МНАУ

ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ГОСПОДАРСЬКИ ЦІННИХ ОЗНАК

BOS TAURUS

ОЛДІ ПЛЮС

Монографія

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
МИКОЛАЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ГОСПОДАРСЬКИ ЦІННИХ ОЗНАК *BOS TAURUS*

Монографія

Миколаїв, МНАУ, 2023

Одеса • 2024 • Олді+

УДК 636.082:636.27(477.7)
Г34

Робота друкується за рішенням Вчених рад:
Миколаївського національного аграрного університету
(протокол № 5 від 05.12.2023 р.)
та Дніпровського державного аграрно-економічного університету
(протокол № 7 від 23.05.2024 р.)

Авторський колектив:

М. І. Гиль, О. М. Черненко, І. А. Галушко, О. Ю. Сметана, О. І. Каратєєва, В. А. Волков, О. С. Крамаренко, М. М. Тимофіїв, Ю. В. Грицієнко

Рецензенти:

Ковтун Світлана Іванівна – докторка сільськогосподарських наук, професорка, академікиня НААН, перша заступниця директора з наукової роботи Інституту розведення і генетики тварин імені М. В. Зубця НААН;

Федорович Єлизавета Іллівна – докторка сільськогосподарських наук, професорка, членкиня-кореспондентка НААН, завідувачка лабораторії розведення та селекції тварин Інституту біології тварин НААН

Генетичний аналіз господарськи цінних ознак *Bos taurus* : монографія / М. І. Гиль, О. М. Черненко, І. А. Галушко та ін. – Миколаїв : Миколаївський національний аграрний університет ; Одеса : Олді+, 2024. – 426 с.

Г34

ISBN 978-617-7149-74-2

У монографії викладено матеріали і результати науково-виробничих досліджень, одержаних авторами під час проведення експериментів і досліджень у науковій школі «Генетики і селекції тварин», офіційно сформованій у Миколаївському національному аграрному університеті у 2008 році.

Уперше на основі комплексних генетико-популяційних, онтогенетичних та молекулярно-генетичних досліджень великої рогатої худоби Півдня України вдосконалено окремі методологічні аспекти породоутворюючого процесу в скотарстві, розроблено нові методичні підходи підвищення генетичного потенціалу продуктивності поширених у регіоні порід молочного і м'ясного та комбінованого напрямів продуктивності, що дало можливість сформувати нову сучасну методологію генетичного аналізу для сільськогосподарських представників *Bos taurus.*

Монографія розрахована переважно на спеціалістів галузі знань 20 «Аграрні науки та продовольство» спеціальності 204 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва», фахівців інших спеціальностей із використанням генетичної діагностики й аналізу, науковців і викладачів, аспірантів і докторантів, студентів закладів вищої освіти й фахівців установ мережі профільних академій наук.

УДК 636.082:636.27(477.7)

© М. І. Гиль, О. М. Черненко, І. А. Галушко,
О. Ю. Сметана, О. І. Каратєєва, В. А. Волков,
О. С. Крамаренко, М. М. Тимофіїв, Ю. В. Грицієнко, 2024
© Миколаївський національний аграрний університет, 2023
© Олді+ (оформлення та дизайн), 2024

ISBN 978-617-7149-74-2

ЗМІСТ

Передмова 6
Вступ 7
Глава 1. Генетичний потенціал молочної продуктивності корів та ступінь його реалізації залежно від генотипових і паратипових факторів 9
Глава 2. Адитивний, материнський і гетерозисний ефекти в успадкуванні ознак молочної продуктивності 30
Глава 3. Генетичні аспекти компонентів фенотипової дисперсії основних кількісних ознак молочної худоби 40
Глава 4. Генетичний аналіз полігенно зумовлених ознак молочної продуктивності в системі діалельних схрещувань 61
Глава 5. Використання імуногенетичного аналізу за гаплотипами тварин для оптимізації генетичної структури стад великої рогатої худоби 72
Глава 6. Імуногенетичні особливості тестування корів за ознаками молочної продуктивності та лінійної диференціації 97
Глава 7. Генетичні особливості худоби української червоної молочної породи за групами крові 106
Глава 8. Молекулярні біохімічні маркери в генетичній диференціації порід великої рогатої худоби 112
Глава 9. Поліморфізм генетико-біохімічних систем сучасних українських порід великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності 118
Глава 10. Порівняльний аналіз поліморфізму структурних генів у корів молочних порід 133
Глава 11. Поліморфізм к-казеїну та соматотропіну і їх зв'язок з господарськи корисними ознаками молочної худоби 149

Глава 12. Поліморфізм к-казеїну та соматотропіну
та їх зв'язок із господарськи корисними ознаками
голштинської худоби різного екологічного походження..... 156
Глава 13. Поліморфізм *к*-казеїну, *β*-лактоглобуліну,
соматотропіну і лептину та їх зв'язок із господарськи
корисними ознаками худоби різних ліній..... 164
Глава 14. Поліморфізм структурних генів голштинської
худоби різних моделей штучного відбору..... 174
Глава 15. Поліморфізм к-казеїну та β-лактоглобуліну,
соматотропіну і лептину та їх зв'язок із господарськи
корисними ознаками худоби різних порід
і типів формування організму в постнатальний період 196
Глава 16. Генетичний контроль та моніторинг поширеності
мутації *BLAD* у стадах різних порід молочної худоби..... 222
Глава 17. Поширеність напівлетальної мутації *BLAD*
у лініях української чорно-рябої молочної породи 230
Глава 18. Генетичне прогнозування отримання тварин
із задовільними адаптаційними якостями 237
Глава 19. Поліморфізм генів білкового та ліпідного обмінів
сучасних українських порід великої рогатої худоби
молочного напрямку продуктивності 246
Глава 20. Зв'язок генних маркерів із ознаками молочної
продуктивності корів української селекції..... 265
Глава 21. Генетичні маркери і стан відтворення корів
української селекції молочного напрямку
продуктивності..... 287
Глава 22. Генотипова та алельна характеристика
великої рогатої худоби південної м'ясної породи
за локусами мікросателітів 308
Глава 23. Внутрішньопородна популяційно-генетична структура
та диференціація корів південної м'ясної породи
за мікросателітними локусами ДНК..... 339
Глава 24. Аналіз популяційно-генетичних процесів
у популяції худоби південної м'ясної породи
та її філогенетичні зв'язки за поліморфізмом
мікросателітних локусів..... 353

Глава 25. Генетичний поліморфізм ділянки гена гормону росту (*bGH*_EX5_C1241G) та його зв'язок із ростовими процесами молодняку великої рогатої худоби 362
Глава 26. Асоціація між ростовими показниками тварин і генетичним поліморфізмом окремих локусів мікросателітної ДНК 371
Список використаної літератури 380
Перелік умовних скорочень 415
Про авторів 421

ПЕРЕДМОВА

Юваль Ной Харарі у праці «*Sapiens*. Коротка історія людства» (2018) свідчить, що матерія виникла 13,5 млрд років тому, а близько 3,8 млрд років тому планета Земля мала вже організми, тобто живу форму матерії. Не зайвим буде при цьому згадати, що й нуклеїнова кислота, без якої немислима жива матерія Землі, виникла саме в зазначений період. Перша й вирішальна науково-технічна революція, що сформувала *аграрний* напрям розвитку нашого суспільства і при цьому значно прискорила розвиток подій на планеті, відбулася 12 тис. років тому, і за нею ми визначаємо ще дві революції – *технічну* та *біотехнологічну*. У другу людство опанувало енергію вуглеводнів і навчилося використовувати метал, а в третю завдяки геніальності колективу вчених на чолі із J. Craig Venter ми стали свідками створення у 2010 році синтетичної живої матерії, яка не має природніх батьків.

Суспільство *Homo sapiens*, «виростивши» кожному представнику мізки об'ємом 1200–1400 см^3, пережило за останні 500 років наукову революцію. Ми маємо на Землі сформовані науки, академії наук, плекаємо своїх вчителів, розвиваємо наукові школи. Такий стан речей у свідомої частини людства планети.

Будучи щасливим уперше здобувати вищу освіту в науково-педагогічних працівників Миколаївського сільськогосподарського інституту, мені поталанило зустріти свого вчителя – Віталія Петровича Коваленка, доктора сільськогосподарських наук, професора, член-кореспондента НААН, академіка НАНВО, у науковій школі якого відбулося моє фомування як дослідника-вченого, отримано два наукові ступені – кандидата і згодом доктора сільськогосподарських наук. За його прикладом у подальшому вдалося сформувати свою наукову школу з генетики і селекції організмів, частину результатів, насамперед з генетики, ми й пропонуємо читачеві.

Михайло Іванович Гиль, листопад 2023 р., Україна

ВСТУП

Вирішення проблеми підвищення продуктивності худоби, ефективність породоутворюючого процесу значною мірою залежать від використання новітніх досягнень генетики. Інтенсифікація скотарства висуває нові завдання щодо підвищення ефективності селекційної роботи, коли поряд із створенням нових порід великої рогатої худоби важливим елементом є вдосконалення існуючих [4, 7, 11, 33, 73, 78, 79].

Тому на сучасному етапі розвитку технологій у скотарстві важливо не тільки зберегти та підвищити генетичний потенціал вітчизняних порід, а й раціонально використовувати генофонд поліпшуючих порід. Провідними вченими України розроблено нові науково обґрунтовані методи реалізації генетичного потенціалу як у межах закритих популяцій (вітчизняних порід), так і з використанням наявного світового генофонду [20, 21, 67, 133]. Питання підвищення рівня генетичного потенціалу стад великої рогатої худоби можна комплексно вивчати на основі аналізу типів успадкування ознак, показників адаптивної здатності як вирішення важливої наукової проблеми, що має теоретичне і практичне значення для досягнення прогресу в технологіях вітчизняного скотарства.

Удосконалення прийомів племінного відбору та підбору нині потребує розроблення методів і прийомів максимально точного визначення племінних якостей тварин, оскільки їх оцінка за фенотипом, що нині переважає в господарствах України, не може забезпечити ефективної селекції через низьку успадковуваність більшості господарськи корисних ознак. Інша проблема – це перехід до комплексної оцінки та моделювання параметрів селекції худоби, ураховуючи не тільки ознаки продуктивності, а й закономірності перебігу постнатального онтогенезу, використання імуногенетичних і молекулярно-генетичних

маркерів, контроль генних мутацій тощо. У цьому аспекті важливого теоретичного і практичного значення набуває створення системи генетичного аналізу основних господарськи корисних ознак, показників адаптивної здатності ліній, типів і порід худоби. Необхідними її елементами при роботі з генофондними стадами є оцінювання генотипової різноманітності, вибір мірних ознак, що мають високий кореляційний зв'язок з основними господарськи корисними ознаками, використання принципів стабілізуючого відбору тощо для консолідації й підвищення гомозиготності популяцій і стад. Широкого теоретичного обґрунтування та практичного застосування в технологіях скотарства країни поки що не набули генетико-біологічні закономірності типів успадкування компонентів фенотипової дисперсії господарськи корисних ознак, зумовлених адитивним, материнським і гетерозисним ефектом, новітні методики оцінювання мінливості та генетичної детермінованості, використання імуногенетичного аналізу генотипової структури популяцій, обґрунтування ефективних методів чистопородного розведення [6]. Ефективно не використовуються сучасні досягнення молекулярної генетики сільськогосподарських тварин [48, 61, 138, 160]. Тому доцільним і актуальним є впровадження та використання розроблених і перевірених генетичних методик задля використання й обслуговування *Bos taurus* у різних технологічних умовах їх утримання шляхом обґрунтування методології генетичного аналізу наявного і перспективного генофонду та оцінювання мікроеволюційних процесів, що відбуваються в породах великої рогатої худоби країни.

ГЛАВА 1
ГЕНЕТИЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ МОЛОЧНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ КОРІВ ТА СТУПІНЬ ЙОГО РЕАЛІЗАЦІЇ ЗАЛЕЖНО ВІД ГЕНОТИПОВИХ І ПАРАТИПОВИХ ФАКТОРІВ

У масиві молочної худоби, що традиційно використовується в умовах Півдня України, є як спеціалізовані породи молочного напрямку продуктивності, так і комбінованого, а також м'ясного, які не рівнозначні за своїми властивостями і дають різний ефект реалізації власних спадкових програм у конкретних умовах існування – південному регіоні країни. Це зобов'язує технолога-селекціонера «розраховувати» на можливу й реальну кількість молочної сировини, обирати певні важелі впливу на генотип з метою досягнення мінімальних різниць між прогностичними і фактичними показниками фенів.

Виходячи із завдань дослідження були визначені передумови формування комбінацій, і в т. ч. полігенно зумовлених ознак молочної продуктивності корів, шляхом генеалогічного аналізу їхніх жіночих предків порівняно з показниками всього врахованого в досліді поголів'я. Науково-господарчі дослідження здійснено на перетині двох останніх століть в умовах племінних стад великої рогатої худоби української червоної молочної породи (СЗАТ «Колос» Миколаївської області, ПОК «Зоря» Херсонської області), української чорно-рябої молочної породи (ДП ДГ «Червоний шахтар» Дніпропетровської області, «ДП "Степове"» Миколаївської області, племзаводи «Плосківський», «Бортничі», «Терезіно», «Кожанка», «Зоря», «Світанок» та «Колос»), чорно-рябої

голштинської породи (АТЗТ «Агро-Союз» Дніпропетровської області, ДПЗ «Княжичі» Київської області), червоної степової породи (ПОК «Зоря» Херсонської області, ДП ДГ «Червоний шахтар» Дніпропетровської області, ПР ДП «Степове» Миколаївської області), англерської породи (ПОК «Зоря» Херсонської області), симентальської породи (ПР ТОВ «АК "Васильки"» Миколаївської області) та в умовах стад помісної худоби (ДП ДГ «Еліта» Миколаївської області, ДПЗ «Чумаки» та «Любомирівка» Дніпропетровської області). Досліджувалися продуктивні характеристики молочного і комбінованого напрямку продуктивності худоби ($N = 622$ гол.) згідно з методикою Н. А. Плохинского [134]; визначались особливості динаміки молочної продуктивності чистопородних тварин порівняно з показниками всього врахованого поголів'я та з її генетичним потенціалом, розрахованим за походженням корів на підставі селекційного індексу Н. А. Кравченко [95, 96]:

$$CI = (2M + MM + MБ) : 4, \qquad (1.1)$$

де *M* – середній рівень розвитку ознаки матерів; *MM* – середній рівень розвитку ознаки матерів матерів; *МБ* – середній рівень розвитку ознаки матерів батьків; *2* та *4* – коефіцієнти.

Встановлено, що в представників ЧС, УЧМгт і Г худоби, крім УЧМжт, А і С використано таку форму підбору за надоєм, що матері мали вищий рівень продуктивності (табл. 1.1, рис. 1.1), ніж матері матерів, а матері батьків – більший від попередніх. Це забезпечило в дочках приріст продуктивності по відношенню до генерації матерів у корів генотипів УЧМгт, Г, А і С.

За вмістом жиру в молоці матері всіх врахованих порід і типів, за винятком голштинів, поступалися матерям матерів, але батьківська половина родоводу була ціннішою (табл. 1.2, рис. 1.2). Варто зазначити, що всі дочки поступились за жирністю молока власним матерям, за винятком представників симентальської породи.

Підбір жіночих предків за кількістю молочного жиру був такий, що тільки худоба ЧС, УЧМгт і Г порід й типів мала в матерів вищі показники за такі в матерів матерів (табл. 1.3,

рис. 1.3). Звісно, у матерів батьків всіх врахованих порід й типів спадковий потенціал переважав аналогів материнської половини родоводу, а дочки порід Г, А і С, як і за надоєм, перевищили власних матерів.

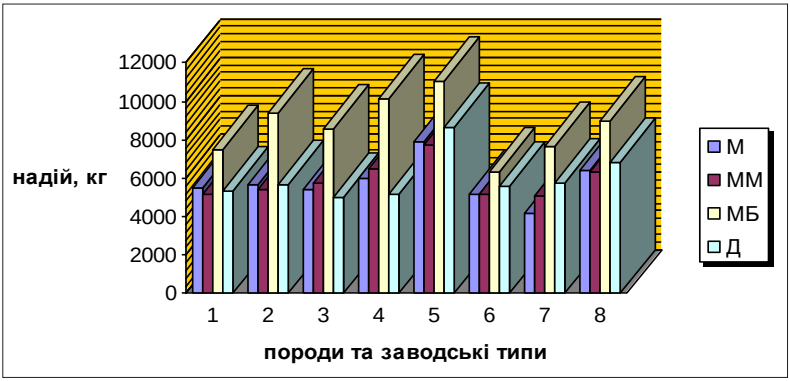


Рисунок 1.1. Генетичний потенціал жіночих предків та дочок за рівнем надою молока (кг) за 305 днів вищої лактації:
1 – ЧС; 2 – УЧМгт; 3 – УЧМжт; 4 – УЧРМ; 5 – Г; 6 – А;
7 – С; 8 – у середньому

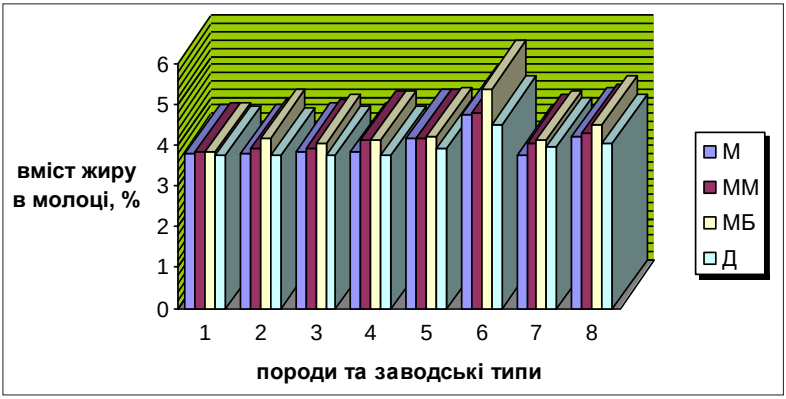


Рисунок 1.2. Генетичний потенціал жіночих предків та їх дочок за вмістом жиру в молоці (%) у вищу лактацію:
1 – ЧС; 2 – УЧМгт; 3 – УЧМжт; 4 – УЧРМ; 5 – Г; 6 – А;
7 – С; 8 – у середньому

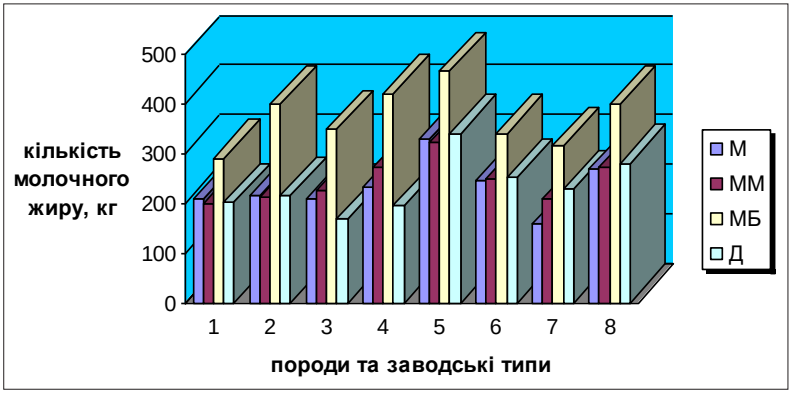


Рисунок 1.3. Генетичний потенціал жіночих предків та їхніх дочок за кількістю молочного жиру (кг) у вищу лактацію:
1 – ЧС; 2 – УЧМгт; 3 – УЧМжт; 4 – УЧРМ; 5 – Г; 6 – А;
7 – С; 8 – у середньому

Таблиця 1.1

Молочна продуктивність жіночих предків корів в умовах Півдня України (за надоєм у 305 дн. лактації, кг)

Порода, заводський тип	*n*	Рівень розвитку ознаки та її мінливість і вірогідність				
		$\overline{X} \pm Sx$	σ	C_v	$d \pm Sd$	*td*
1	2	3	4	5	6	7
Матері						
ЧС	41	5523 ± 186	1193	22	–863 ± 199	4,34***
УЧМгт	50	5645 ± 186	1315	23	–741 ± 199	3,72***
УЧМжт	34	5406 ± 174	1017	19	–980 ± 188	5,21***
УЧРМ	40	5984 ± 276	1745	29	–402 ± 285	1,41
Г	250	7912 ± 73	1152	15	1526 ± 101	15,11***
А	178	5134 ± 65	864	17	–1252 ± 96	13,04***
С	16	4163 ± 95	378	9	–2223 ± 118	18,84***
У середньому	608	6386 ± 70	1719	27		×
Матері матерів						
ЧС	41	5198 ± 182	1162	22	–1150 ± 195	5,90***
УЧМгт	47	5412 ± 146	1002	19	–936 ± 162	5,78***

Закінчення таблиці 1.1

1	2	3	4	5	6	7
УЧМжт	30	5718 ± 194	1061	19	–630 ± 207	3,04**
УЧРМ	40	6507 ± 207	1309	20	159 ± 219	0,73
Г	250	7732 ± 103	1635	21	1384 ± 125	11,07***
А	179	5180 ± 70	933	18	–1168 ± 100	11,68***
С	24	5116 ± 188	919	18	–1232 ± 201	6,13***
У середньому	610	6348 ± 71	1763	28	×	×
Матері батьків						
ЧС	41	7493 ± 169	1085	14	–1497 ± 198	7,56***
УЧМгт	51	9407 ± 173	1238	13	417 ± 201	2,07*
УЧМжт	35	8593 ± 225	1332	16	–397 ± 247	1,61
УЧРМ	40	10135 ± 303	1914	19	1145 ± 320	3,58***
Г	250	11034 ± 115	1824	17	2044 ± 154	13,27***
А	179	6356 ± 94	1252	20	–2634 ± 139	18,95***
С	20	7627 ± 480	2148	28	–1363 ± 491	2,78*
У середньому	615	8990 ± 103	2548	28	×	×

Таблиця 1.2

Молочна продуктивність жіночих предків корів в умовах Півдня України (за вмістом жиру в молоці, %)

Порода, заводський тип	***n***	**Рівень розвитку ознаки та її мінливість і вірогідність**				
		$\overline{X} \pm Sx$	**σ**	C_v	$d \pm Sd$	***td***
1	2	3	4	5	6	7
Матері						
ЧС	41	3,80 ± 0,03	0,16	4,26	–0,44 ± 0,04	11,00***
УЧМгт	50	3,81 ± 0,02	0,17	4,34	–0,43 ± 0,03	14,33***
УЧМжт	34	3,85 ± 0,03	0,15	3,80	–0,39 ± 0,04	9,75***
УЧРМ	40	3,87 ± 0,02	0,12	3,17	–0,37 ± 0,03	12,33***
Г	250	4,17 ± 0,03	0,49	11,80	–0,07 ± 0,04	1,75
А	178	4,76 ± 0,03	0,41	8,60	0,52 ± 0,04	13,00***
С	16	3,77 ± 0,03	0,11	2,98	–0,47 ± 0,04	11,75***
У середньому	608	4,24 ± 0,02	0,54	12,65	×	×

Закінчення таблиці 1.2

1	2	3	4	5	6	7
Матері матерів						
ЧС	41	3,84 ± 0,03	0,21	5,53	–0,47 ± 0,04	11,75***
УЧМгт	47	3,92 ± 0,05	0,34	8,70	–0,39 ± 0,05	7,80***
УЧМжт	30	3,93 ± 0,03	0,14	3,53	–0,38 ± 0,04	9,50***
УЧРМ	40	4,16 ± 0,07	0,43	10,27	–0,15 ± 0,07	2,14*
Г	250	4,17 ± 0,04	0,57	13,70	–0,14 ± 0,04	3,50***
А	179	4,83 ± 0,03	0,43	8,80	0,52 ± 0,04	13,00***
С	24	4,07 ± 0,10	0,48	11,88	–0,24 ± 0,10	2,40*
У середньому	610	4,31 ± 0,02	0,59	13,61	×	×
Матері батьків						
ЧС	41	3,87 ± 0,02	0,14	3,60	–0,65 ± 0,04	16,25***
УЧМгт	51	4,19 ± 0,07	0,47	11,20	–0,33 ± 0,08	4,13***
УЧМжт	35	4,06 ± 0,07	0,42	10,32	–0,46 ± 0,08	5,75***
УЧРМ	40	4,14 ± 0,05	0,35	8,35	–0,38 ± 0,06	6,33***
Г	250	4,24 ± 0,03	0,48	11,40	–0,28 ± 0,04	7,00***
А	179	5,38 ± 0,04	0,57	10,60	0,86 ± 0,05	17,20***
С	20	4,16 ± 0,05	0,21	5,14	–0,36 ± 0,06	6,00***
У середньому	615	4,52 ± 0,03	0,73	16,16	×	×

Таблиця 1.3

Молочна продуктивність жіночих предків корів в умовах Півдня України (за кількістю молочного жиру, кг)

Порода, заводський тип	***n***	**Рівень розвитку ознаки та її мінливість і вірогідність**				
		$\overline{X} \pm Sx$	**σ**	C_v	$d \pm Sd$	***td***
1	2	3	4	5	6	7
Матері						
ЧС	41	209 ± 7	46	22	–60 ± 8	7,50***
УЧМгт	50	215 ± 7	52	24	–54 ± 8	6,75***
УЧМжт	34	208 ± 7	38	19	–61 ± 8	7,63***
УЧРМ	40	231 ± 11	67	29	38 ± 11	3,45***
Г	250	328 ± 3	52	16	59 ± 4	14,75***
А	178	244 ± 3	41	17	–25 ± 4	6,25***
С	16	157 ± 4	16	10	–112 ± 5	22,40***
У середньому	608	269 ± 3	71	25	×	×

Закінчення таблиці 1.3

1	2	3	4	5	6	7
Матері матерів						
ЧС	41	200 ± 7	47	24	–71 ± 8	8,88***
УЧМгт	47	212 ± 6	44	21	–59 ± 8	7,38***
УЧМжт	30	224 ± 7	39	17	–47 ± 8	5,88***
УЧРМ	40	272 ± 11	58	25	1 ± 11	0,09
Г	250	321 ± 5	73	23	50 ± 6	8,33***
А	179	250 ± 3	47	19	–21 ± 4	5,25***
С	24	209 ± 9	46	22	–62 ± 9	6,89***
У середньому	610	271 ± 3	75	28	×	×
Матері батьків						
ЧС	41	290 ± 7	44	15	–107 ± 8	13,38***
УЧМгт	51	397 ± 12	83	21	0 ± 13	0,00
УЧМжт	35	348 ± 10	57	16	–49 ± 11	4,45***
УЧРМ	40	420 ± 14	88	21	23 ± 15	1,53
Г	250	466 ± 5	82	18	69 ± 6	11,50***
А	179	340 ± 5	67	20	–57 ± 6	9,50***
С	20	316 ± 19	85	27	–81 ± 19	4,26***
У середньому	615	397 ± 4	98	25	×	×

Отже, спадковий потенціал кількісних ознак молочної продуктивності найбільш високий у представників голштиської, української чорно-рябої молочної, англерської порід та голштинізованого заводського типу української червоної молочної породи.

Вивчення власної продуктивності корів (табл. 1.4, рис. 1.4) свідчить, що високовірогідно найбільший рівень надоїв за даними всіх урахованих лактацій забезпечили полігенні системи голштинських корів (7631 ± 85 кг…7919 ± 96…7975 ± ± 120…8688 ± 99 кг), у той час як найменший – у тварин УЧМжт. Англерська худоба, як і очікувалося, перевищила своїх аналогів за вмістом жиру в молоці та контрольні значення вибірки на 0,42 ± 0,03–0,45 ± 0,02 % (P > 0,999; табл. 1.5, рис. 1.5). Найменший вміст жиру в молоці був у корів голштинізованого типу УЧМ породи – 3,75 ± 0,01…3,78 ± 0,01 % у першу, третю і вищу лактації, тим часом як у другу – ровесницям УЧМжт

і УЧРМ, відповідно, 3,80 ± 0,02 % та 3,80 ± 0,01 %. Характерним є і те, що рівень надою (за групою контролю) за врахованими лактаціями поступово збільшувався (при зменшенні мінливості ознаки – C_v = 37…35…33…30 %; див. табл. 1.4), проте вміст жиру в молоці після першої лактації зменшився у другу і далі знову підвищився до вищої (як і сама мінливість ознаки; табл. 1.5).

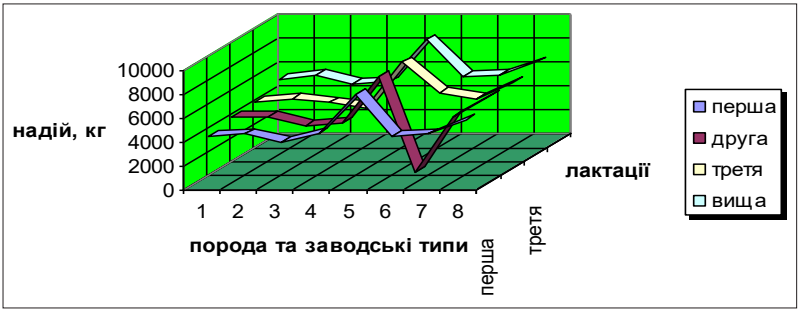


Рисунок 1.4. Рівень надоїв (кг) корів різних генотипів в обліку за 305 дн. лактації:
1 – ЧС; 2 – УЧМгт; 3 – УЧМжт; 4 – УЧРМ; 5 – Г; 6 – А; 7 – С, 8 – у середньому

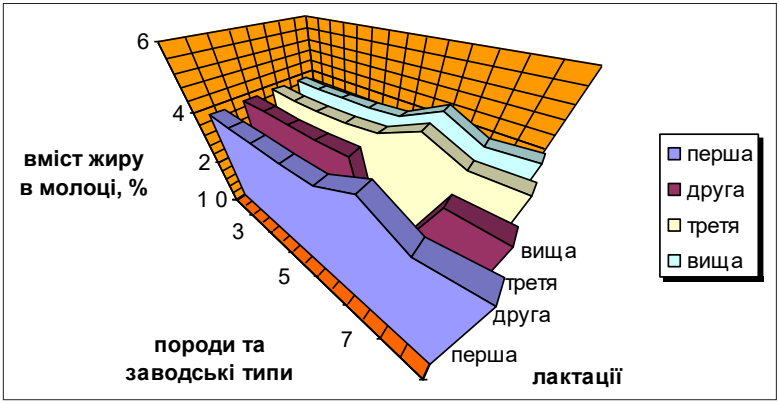


Рисунок 1.5. Вміст жиру в молоці (%) корів різних генотипів за 305 дн. лактації:
1 – ЧС; 2 – УЧМгт; 3 – УЧМжт; 4 – УЧРМ; 5 – Г; 6 – А; 7 – С; 8 – у середньому

Таблиця 1.4

Молочна продуктивність корів в умовах Півдня України (за надоєм у 305 дн. лактації, кг)

Порода, заводський тип	*n*	Рівень розвитку ознаки та її мінливість і вірогідність				
		$\overline{X} \pm Sx$	σ	C_v	$d \pm Sd$	*td*
1	2	3	4	5	6	7
Перша лактація						
ЧС	41	4117 ± 169	1082	26	–1431 ± 187	7,65***
УЧМгт	51	4337 ± 122	872	20	–1211 ± 146	8,29***
УЧМжт	35	3669 ± 127	749	20	–1879 ± 151	12,44***
УЧРМ	40	4343 ± 211	1337	31	–1205 ± 226	5,33***
Г	250	7631 ± 85	1343	18	2083 ± 117	17,80***
А	179	4133 ± 51	684	17	–1415 ± 96	14,74***
С	27	4327 ± 198	1028	24	–1221 ± 214	5,71***
У середньому	622	5548 ± 81	2029	37	×	×
Друга лактація						
ЧС	41	4571 ± 162	1034	23	–1807 ± 194	9,31***
УЧМгт	50	4584 ± 144	1017	22	–1794 ± 179	10,02***
УЧМжт	35	3854 ± 193	1143	30	–2524 ± 221	11,42***
УЧРМ	40	4095 ± 218	1378	34	–2283 ± 243	9,40***
Г	250	7919 ± 96	1613	19	1541 ± 144	10,70***
А	–	–	–	–	–	–
С	23	4605 ± 234	1123	24	–1773 ± 257	6,90***
У середньому	438	6378 ± 107	2244	35	×	×
Третя лактація						
ЧС	41	4625 ± 169	1082	23	–1630 ± 189	8,62***
УЧМгт	51	4933 ± 156	1113	23	–1322 ± 178	7,43***
УЧМжт	29	4609 ± 205	1103	24	–1646 ± 222	7,41***
УЧРМ	40	4162 ± 160	1013	24	–2093 ± 181	11,56***
Г	250	7975 ± 120	1901	24	1720 ± 147	11,70***
А	179	5459 ± 75	998	18	–796 ± 113	7,04***
С	16	4897 ± 380	1519	31	–1358 ± 389	3,49**
У середньому	605	6255 ± 85	2087	33	×	×

Закінчення таблиці 1.4

1	2	3	4	5	6	7
Вища лактація						
ЧС	41	5349 ± 138	882	16	–1460 ± 161	9,07***
УЧМгт	51	5696 ± 116	831	15	–1110 ± 143	7,76***
УЧМжт	35	5013 ± 183	1082	22	–1793 ± 201	8,92***
УЧРМ	40	5185 ± 185	1168	23	–1621 ± 203	7,99***
Г	250	8688 ± 99	1558	18	1882 ± 129	14,59***
А	179	5593 ± 83	1114	20	–1213 ± 117	10,37***
С	8	5728 ± 493	1394	24	–1078 ± 500	2,16
У середньому	603	6806 ± 83	2047	30	×	×

Таблиця 1.5

Молочна продуктивність корів в умовах Півдня України (за вмістом жиру в молоці, %)

Порода, заводський тип	***n***	**Рівень розвитку ознаки та її мінливість і вірогідність**				
		$\overline{X} \pm Sx$	**σ**	C_v	***d* ± *Sd***	***td***
1	2	3	4	5	6	7
Перша лактація						
ЧС	41	3,81 ± 0,02	0,13	3,32	–0,20 ± 0,02	10,00***
УЧМгт	48	3,82 ± 0,02	0,13	3,51	–0,19 ± 0,02	9,50***
УЧМжт	32	3,83 ± 0,02	0,14	3,58	–0,18 ± 0,02	9,00***
УЧРМ	40	3,78 ± 0,01	0,09	2,32	–0,23 ± 0,01	23,00***
Г	250	3,83 ± 0,01	0,22	5,80	–0,18 ± 0,01	18,00***
А	179	4,46 ± 0,02	0,27	6,20	0,45 ± 0,02	22,50***
С	27	3,79 ± 0,02	0,10	2,55	–0,22 ± 0,02	11,00***
У середньому	616	4,01 ± 0,01	0,36	8,88	×	×
Друга лактація						
ЧС	41	3,81 ± 0,02	0,14	3,72	–0,05 ± 0,02	2,50*
УЧМгт	50	3,82 ± 0,02	0,17	4,46	–0,04 ± 0,02	2,00*
УЧМжт	25	3,80 ± 0,02	0,09	2,37	–0,06 ± 0,02	3,00**
УЧРМ	40	3,80 ± 0,01	0,05	1,42	–0,06 ± 0,01	6,00***
Г	250	3,88 ± 0,02	0,30	7,80	0,02 ± 0,02	1,00
А	–	–	–	–	–	–

Закінчення таблиці 1.5

1	2	3	4	5	6	7
С	22	3,86 ± 0,03	0,14	3,60	0,00 ± 0,03	0,00
У середньому	427	3,86 ± 0,01	0,24	6,29	×	×
Третя лактація						
ЧС	41	3,82 ± 0,03	0,16	4,19	–0,25 ± 0,04	6,25***
УЧМгт	46	3,75 ± 0,02	0,11	2,99	–0,32 ± 0,03	10,67***
УЧМжт	14	3,74 ± 0,04	0,16	4,16	–0,33 ± 0,04	8,25***
УЧРМ	40	3,80 ± 0,01	0,05	1,38	–0,27 ± 0,02	13,50***
Г	250	3,92 ± 0,03	0,40	10,30	–0,15 ± 0,04	3,75***
А	179	4,49 ± 0,02	0,29	6,50	0,42 ± 0,03	14,00***
С	16	4,00 ± 0,13	0,53	13,17	–0,07 ± 0,13	0,54
У середньому	585	4,07 ± 0,02	0,43	10,63	×	×
Вища лактація						
ЧС	41	3,79 ± 0,01	0,08	2,15	–0,29 ± 0,02	14,50***
УЧМгт	51	3,75 ± 0,01	0,09	2,34	–0,33 ± 0,02	16,50***
УЧМжт	17	3,77 ± 0,02	0,07	1,82	–0,31 ± 0,03	10,33***
УЧРМ	40	3,78 ± 0,01	0,08	2,14	–0,30 ± 0,02	15,00***
Г	250	3,93 ± 0,02	0,37	9,40	–0,15 ± 0,03	5,00***
А	179	4,53 ± 0,02	0,27	5,90	0,45 ± 0,03	15,00***
С	8	3,96 ± 0,03	0,09	2,23	–0,12 ± 0,04	3,00*
У середньому	585	4,08 ± 0,02	0,42	10,29	×	×

За даними всіх лактацій відносно вищу експресію ознаки «Кількість молочного жиру» встановлено лише в голштинської худоби (292 ± 3 …306 ± 4…310 ± 5…340 ± 4 кг; табл. 1.6, рис. 1.6), а решта не досягали контрольних значень з найменшим рівнем різниці у тварин англерської породи (–10 ± 5…–36 ± 4 кг; P > 0,999). Встановлено, що мінливість ознаки в цілому зменшувалась із віком.

Аналіз генетичного потенціалу полігенно зумовлених ознак молочної продуктивності в жіночих предків худоби різних порід та заводських типів що досліджувалися, дозволяє стверджувати про його суттєву різницю (табл. 1.7, рис. 1.7).

Таблиця 1.6

Молочна продуктивність корів в умовах Півдня України (за кількістю молочного жиру, кг)

Порода, заводський тип	*n*	Рівень розвитку ознаки та її мінливість і вірогідність				
		$\overline{X} \pm Sx$	σ	C_v	$d \pm Sd$	*td*
1	2	3	4	5	6	7
Перша лактація						
ЧС	41	157 ± 6	41	26	–63 ± 7	9,00***
УЧМгт	48	168 ± 5	31	19	–52 ± 6	8,67***
УЧМжт	32	141 ± 5	29	20	–79 ± 6	13,17***
УЧРМ	40	165 ± 8	52	32	–55 ± 9	6,11***
Г	250	292 ± 3	49	17	72 ± 4	18,00***
А	179	184 ± 2	30	16	–36 ± 4	9,00***
С	27	164 ± 7	39	24	–56 ± 8	7,00***
У середньому	616	220 ± 3	73	33	×	×
Друга лактація						
ЧС	41	174 ± 6	38	22	–74 ± 7	10,57***
УЧМгт	50	175 ± 5	37	21	–73 ± 6	12,17***
УЧМжт	25	135 ± 7	37	28	–113 ± 8	14,13***
УЧРМ	40	155 ± 8	52	33	–93 ± 9	10,33***
Г	250	306 ± 4	58	19	58 ± 6	9,67***
А	–	–	–	–	–	–
С	21	175 ± 9	39	22	–73 ± 10	7,30***
У середньому	426	248 ± 4	88	35	×	×
Третя лактація						
ЧС	41	176 ± 6	41	23	–78 ± 7	11,14***
УЧМгт	46	184 ± 6	39	21	–70 ± 7	10,00***
УЧМжт	14	164 ± 10	39	24	–90 ± 10	9,00***
УЧРМ	40	158 ± 6	38	24	–96 ± 7	13,71***
Г	250	310 ± 5	73	23	56 ± 6	9,33***
А	179	244 ± 4	49	20	–10 ± 5	2,00*
С	16	191 ± 15	60	32	–63 ± 15	4,20***
У середньому	585	254 ± 3	81	32	×	×

Закінчення таблиці 1.6

1	2	3	4	5	6	7
Вища лактація						
ЧС	41	203 ± 5	33	16	–77 ± 6	12,83***
УЧМгт	51	214 ± 4	30	14	–66 ± 5	13,20***
УЧМжт	18	169 ± 12	52	31	–111 ± 12	9,25***
УЧРМ	40	196 ± 7	46	23	–84 ± 8	10,50***
Г	250	340 ± 4	62	18	60 ± 5	12,00***
А	179	253 ± 4	51	20	–27 ± 5	5,40***
С	8	228 ± 20	57	25	–52 ± 20	2,60*
У середньому	568	280 ± 3	78	28	×	×

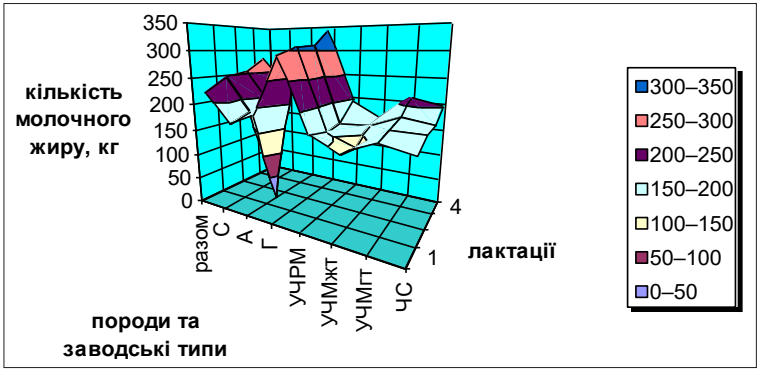


Рисунок 1.6. Кількість молочного жиру (кг) у корів різних генотипів за 305 дн. лактації:
1 – ЧС; 2 – УЧМгт; 3 – УЧМжт; 4 – УЧРМ; 5 – Г; 6 – А; 7 – С; 8 – у середньому

Так, корови голштинської та спорідненої до неї української чорно-рябої молочної породи за надоєм переважали середні значення всього врахованого поголів'я, у показниках селекційного індексу на 23 і 2 % відповідно, а решта поступалися з максимальним значенням за сименталами –25 %. За вмістом жиру в молоці перевагу мала англерська худоба (14 %), коли інші червоних і чорно-рябих порід й заводських типів мали менші (на –3 %…–12 %) за контрольні значення

характеристики спадкового потенціалу. Кількість молочного жиру перевищила рубіж селекційного індексу у 302 кг лише в голштинів (+20 %), а найменші значення мали представники червоної степової і симентальської порід – 227 кг та 210 кг відповідно.

Таблиця 1.7

Генетичний потенціал молочної худоби в умовах Півдня України

Порода, заводський тип (*n*)	Значення селекційного індексу за:								
	надоєм у розрахунку на 305 дн. лактації, кг			вмістом жиру в молоці, %			кількістю молочного жиру, кг		
	CI	відхилення		*CI*	відхилення		*CI*	відхилення	
		абсолютні	відносні		абсолютні	відносні		абсолютні	відносні
ЧС (41)	5934	–1094	–16	3,83	–0,50	–12	227	–75	–25
УЧМгт (51)	6527	–501	–7	3,93	–0,40	–9	260	–42	–14
УЧМжт (17)	6281	–747	–11	3,92	–0,40	–9	247	–55	–18
УЧРМ (40)	7153	125	2	4,01	–0,32	–7	289	–13	–4
Г (250)	8648	1620	23	4,19	–0,14	–3	361	59	20
А (179)	5451	–1577	–22	4,93	0,61	14	270	–32	–11
С (8)	5267	–1760	–25	3,94	–0,39	–9	210	–92	–30
У середньому (585)	7028	×	×	4,33	×	×	302	×	×

За надоями лише представники голштинської, англерської та симентальської порід перевищили прогнозовані рівні – на 0,5; 2,6 і 8,7 % відповідно (табл. 1.8, див. рис. 1.7), проте за жирністю молока (% і кг) перевагу за значення *CI* встановлено в корів симентальської породи (рис. 1.8 і рис. 1.9).

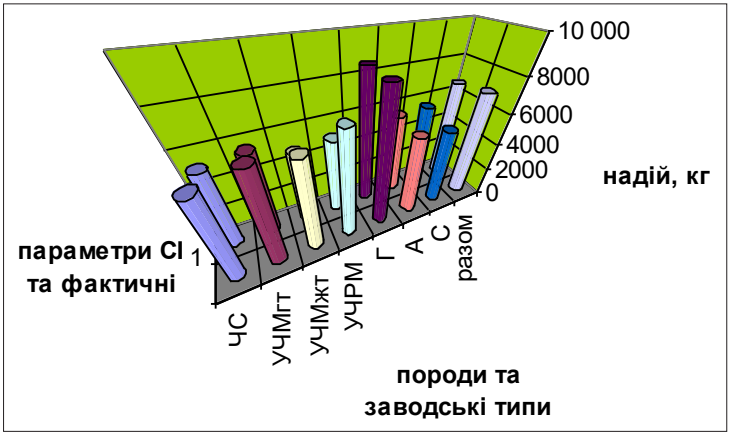


Рисунок 1.7. Порівняльна характеристика спадкового потенціалу худоби (*CI*) різних генотипів і його реалізація (надій, кг)

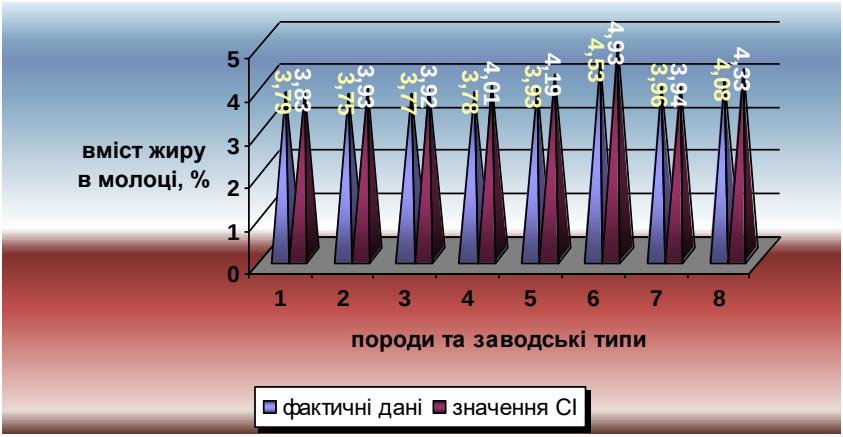


Рисунок 1.8. Порівняльна характеристика спадкового потенціалу худоби (*CI*) різних генотипів і його реалізація (вміст жиру в молоці, %)

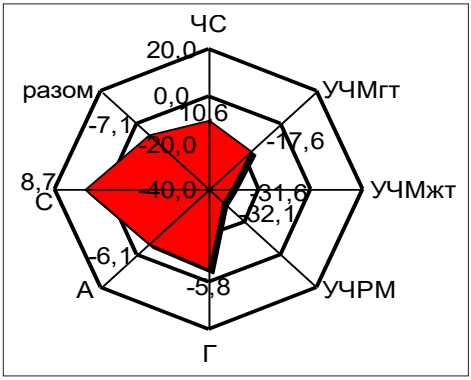


Рисунок 1.9. Порівняльна характеристика спадкового потенціалу худоби (CI) різних генотипів і його реалізація (кількість молочного жиру, кг)

Аналіз кількісних ознак молочної худоби різних порід та заводських типів, що поширені на півдні України, з використанням генетико-математичного моделей Мак-Неллі та Мак-Міллана показав, що ступінь реалізації спадкового потенціалу корів у власну лактацію дорівнює 100 %, проте як у моделі Т. Бріджеса *lim* становив 88–104 % залежно від типу кривої лактації та її порядку (табл. 1.9). У межах нової УЧМ породи та голштинської оцінені заводські типи та генеалогічні лінії в моделях Мак-Неллі та Мак-Міллана (табл. 1.10–1.11) за закінчену лактацію засвідчили нам повну відповідність спадково потенційної і реальної кількості виробленого молока коровою від отелення до запуску, тим часом як у моделі Т. Бріджеса *lim* показника був, відповідно, 90–99 % та 81–100 % залежно від типу кривої лактації та її порядку.

Таблиця 1.8

Рівень реалізації генетичного потенціалу молочної продуктивності корів в умовах Півдня України

Порода, заводський тип	*n*	Ознаки молочної продуктивності			
		значення		відхилення	
		$\overline{X}$	*CI*	абсолютні	відносні
Надій за 305 дн. лактації, кг					
ЧС	41	5349	5934	–585	–9,9
УЧМгт	51	5696	6527	–831	–12,7
УЧМжт	17	5013	6281	–1268	–20,2
УЧРМ	40	5185	7153	–1968	–27,5
Г	250	8688	8648	41	0,5
А	179	5593	5451	142	2,6
С	8	5728	5267	461	8,7
У середньому	585	6806	7028	–222	–3,2
Вміст жиру, %					
ЧС	41	3,79	3,83	–0,04	–1,0
УЧМгт	51	3,75	3,93	–0,18	–4,6
УЧМжт	17	3,77	3,92	–0,15	–3,9
УЧРМ	40	3,78	4,01	–0,23	–5,7
Г	250	3,93	4,19	–0,26	–6,1
А	179	4,53	4,93	–0,40	–8,2
С	8	3,96	3,94	0,02	0,4
У середньому	585	4,08	4,33	–0,25	–5,7
Кількість молочного жиру, кг					
ЧС	41	203	227	–24	–10,6
УЧМгт	51	214	260	–46	–17,6
УЧМжт	17	169	247	–78	–31,6
УЧРМ	40	196	289	–93	–32,1
Г	250	340	361	–21	–5,8
А	179	253	270	–17	–6,1
С	8	228	210	18	8,7
У середньому	585	280	302	–22	–7,1

Таблиця 1.9

Ступінь реалізації спадкового потенціалу надою за закінчену лактацію в корів різних генотипів, %

Порода, заводський тип	*n*	Модель				
		Мак-Міллана*	Мак-Неллі*	Т. Бріджеса		
				т/ф*	п/ф**	п/т***
Перша лактація						
ЧС	41	100	100	98	95	97
УЧМгт	50	100	100	96	91	95
УЧМжт	34	100	100	97	92	95
УЧРМ	40	100	100	92	88	96
Г	250	100	100	87	81	93
Друга лактація						
ЧС	41	101	100	101	101	99
УЧМгт	50	100	100	97	91	94
УЧМжт	34	100	100	96	90	93
УЧРМ	40	100	100	94	91	96
Г	250	100	100	93	90	96
Третя лактація						
ЧС	41	101	100	102	104	102
УЧМгт	50	100	100	98	95	97
УЧМжт	34	100	100	99	95	97
УЧРМ	40	100	100	97	97	99
Г	250	100	100	99	98	100
Вища лактація						
ЧС	41	100	100	98	96	98
УЧМгт	50	100	100	97	93	95
УЧМжт	34	100	100	96	92	96
УЧРМ	40	100	100	94	90	96
Г	250	100	100	95	90	95

Примітки: 1. * – теоретичний до фактичного надою. 2. ** – п/ф – прогнозований до фактичного. 3. *** – п/т –прогнозований до теоретичного надою.

Таблиця 1.10

Ступінь реалізації спадкового потенціалу надою за закінчену лактацію в корів різних генотипів, %

Порода, заводський тип	*n*	Модель				
		Мак-Міллана*	Мак-Неллі*	Т. Бріджеса		
				т/ф*	п/ф**	п/т***
Перша лактація						
УЧМ	84	100	100	97	92	95
УЧМгт	50	100	100	96	91	95
УЧМжт	34	100	100	97	92	95
Друга лактація						
УЧМ	84	100	100	97	91	94
УЧМгт	50	100	100	97	91	94
УЧМжт	34	100	100	96	90	93
Третя лактація						
УЧМ	84	100	100	98	95	97
УЧМгт	50	100	100	98	95	97
УЧМжт	34	100	100	99	95	97
Вища лактація						
УЧМ	84	100	100	97	93	95
УЧМгт	50	100	100	97	93	95
УЧМжт	34	100	100	96	92	96

Примітки: 1. * – теоретичний до фактичного надою. 2. ** – п/ф – прогнозований до фактичного. 3. *** – п/т –прогнозований до теоретичного надою.

Таблиця 1.11

Ступінь реалізації спадкового потенціалу надою за закінчену лактацію в корів голштинської породи різних генеалогічних ліній, %

Лінія	*n*	Модель				
		Мак-Міллана*	Мак-Неллі*	Т. Бріджеса		
				т/ф*	п/ф**	п/т***
Перша лактація						
Чіфа	50	100	100	92	86	94
Старбака	50	100	100	92	87	94
Елевейшна	50	100	100	92	86	93
Белла	50	100	100	89	82	92
Валіанта	50	100	100	92	85	92
В середньому	250	100	100	87	81	93
Друга лактація						
Чіфа	50	100	100	98	96	98
Старбака	50	100	100	96	92	96
Елевейшна	50	100	100	94	86	92
Белла	50	100	100	94	91	97
Валіанта	50	100	100	97	95	98
В середньому	250	100	100	93	90	96
Третя лактація						
Чіфа	50	100	100	99	99	100
Старбака	50	100	100	100	98	98
Елевейшна	50	100	100	93	87	94
Белла	50	100	100	93	88	95
Валіанта	50	100	100	95	84	88
В середньому	250	100	100	99	98	100
Вища лактація						
Чіфа	50	100	100	99	98	99
Старбака	50	100	100	93	88	94
Елевейшна	50	100	100	94	82	89

Отже, наведена характеристика генетичного потенціалу ознак різних представників молочної і комбінованої продуктивності порід великої рогатої худоби свідчить про їхню певну міжпородну специфічність, різницю за рівнями експресії ознак і її мінливості, причому і за різні лактації (тобто в онтогенезі), специфічну відповідь конкретного генотипу на паратипові фактори, що виявляються в умовах Півдня України. Встановлено, що спеціалізовані породи молочного і комбінованого напрямку продуктивності Півдня України не рівнозначні за своїми властивостями і дають різний ефект реалізації власних спадкових програм у конкретних умовах існування.

ГЛАВА 2
АДИТИВНИЙ, МАТЕРИНСЬКИЙ І ГЕТЕРОЗИСНИЙ ЕФЕКТИ В УСПАДКУВАННІ ОЗНАК МОЛОЧНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ

Сучасні програми великомасштабної селекції в молочному скотарстві передбачають інтенсивне використання найбільш цінних плідників-лідерів породи для підвищення темпів генетичного прогресу і біотехнологічних методів для прискореного розмноження цінних генотипів [75, 132]. Разом з тим важливе значення має використання кращого світового генофонду для поліпшення продуктивних і репродуктивних ознак вітчизняних порід і типів молочної худоби при відтворному, ввідному і поглинальному схрещуванні. В Україні комплекс вказаних факторів забезпечив успішний процес породоутворення, наслідком якого є створення нових внутрішньопородних типів і порід худоби, що мають високий рівень продуктивності, життєздатності й плодючості.

У той самий час подальший прогрес у популяціях молочної худоби може бути прискорено шляхом оцінки закономірностей успадкування полігенно зумовлених ознак та їх урахування для оптимізації селекційних програм. Уже відомо, що тип успадкування ознак визначає форму підбору й методи розведення тварин. Так, за адитивного (проміжного) типу батьківські форми (породи, лінії, окремі особини) мають бути контрастними за ознаками селекції з переважним їх проявом у статі з більшим коефіцієнтом розмноження. Наприклад, у свинарстві для підвищення енергії росту, оплати корму, ураховуючи відносно

високий рівень успадковуваності цих ознак, переважна селекція здійснюється на користь батьківських порід чи ліній, а материнські породи повинні мати високі відтворні якості. За різних форм неадитивного успадкування (домінування батьківської або материнської форм, наддомінування – гетерозис) селекційні програми мають розроблятися на підставі оцінки поєднуваності (комбінаційної здатності) вихідних порід (родинних форм). Тому основним критерієм при відборі пар під час розведення ліній, для формування структури кросів при гібридизації є їхні показники загальної й специфічної комбінаційної здатності в системі контрольних випробувань. Виходячи з теоретичних передумов можна дійти висновку, що для поліпшення ліній, порід при чистопородному розведенні необхідно використовувати плідників і маток із високим проявом адитивного типу успадкування ознак, а для міжлінійних кросів, гібридизації – із більшим співвідношенням неадитивної форми успадкування ознак. Особливо важливе значення це має для підвищення рівня репродуктивних ознак, тому що їх становлення відбувається шляхом контрольованої гетерозиготності.

У зв'язку з цим актуальними є дослідження, які спрямовані на вивчення компонентів фенотипової дисперсії ознак молочної продуктивності, зумовлених різними типами дії генів (адитивними, неадитивними). Важливого значення набуває також визначення впливу материнської породи на ефективність селекції за основними господарськи корисними ознаками. Тому нами проведені дослідження з вивчення типу успадкування ознак молочної продуктивності у тварин української чорно-рябої молочної породи.

Для оцінки адитивного, материнського і гетерозисного ефектів в успадкуванні ознак молочної продуктивності у корів української чорно-рябої молочної породи ($N = 320$ гол.) використано метод, запропонований D. Minkema [294] і I. K. Oldenbrock [305]. Дослідження виконані на підставі аналізу даних молочної продуктивності вихідної чорно-рябої й поліпшуючої голштинської породи, які наведені в роботах М. В. Зубця, Ю. В. Карасика, В. П. Бурката та ін. [76]. Схему досліджень наведено на рис. 2.1.

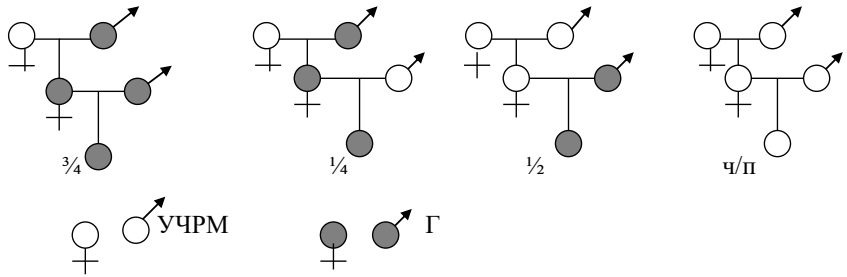


Рисунок 2.1. Схема парування тварин різних порід для визначення адитивного, материнського і гетерозисного ефектів

Були отримані помісі першого покоління, які в подальшому використовувались у поглинальному схрещуванні з голштинською породою, а друга частина – із плідниками УЧРМ породи (за типом ввідного схрещування).

У базових господарствах, де відбувалося створення нової молочної породи великої рогатої худоби, вивчені показники надою й вмісту жиру за I, II й III лактації для тварин різної частки крові за голштинами. Варто зазначити, що господарства відрізнялися за рівнем реалізації генетичного потенціалу молочної продуктивності, що дало змогу оцінити вплив паратипових факторів на закономірності успадкування ознак. У дослідженнях визначалася структура фенотипового прояву ознак молочної продуктивності в помісей I покоління за такими компонентами: продуктивність материнської породи (*A*), адитивний тип дії генів (*a*), материнський (*m*) і гетерозисний ефект (*h*). Результати досліджень наведено в табл. 2.1.

Визначено, що ознака «Надій за лактацію» зумовлена переважно адитивним типом дії генів, ефект якого за I лактацію для всіх господарств становить від 94 до 732 кг. Аналогічні результати зафіксовано і для корів, що оцінені за даними II і III лактацій, крім племзаводу «Зоря», де ці ефекти були від'ємними (–133 кг за II і –336 кг за III лактацію). Проте в цьому разі має місце значний гетерозисний ефект за надоєм – 236 і 608 кг відповідно.

Таблиця 2.1

Адитивний, материнський і гетерозисний ефекти надою корів за лактацію, кг

Племзавод	Одиниця виміру	Надій та його компоненти за лактацію														
		перша					друга					третя				
		½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*	½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*	½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*
«Плосківський»	кг	5761	5487	316	129	–171	6358	6243	656	–283	–258	6768	6371	285	94,5	17,5
	%	100	95,2	5,6	2,2	–3,0	100	98,2	10,3	–4,5	–4,0	100	94,1	4,2	1,4	0,3
«Бортничі»	кг	4309	4665	335	–169	–522	5178	5818	713	–718	–635	6193	5740	7,21	–300	32
	%	100	108,3	7,8	–3,9	–12,2	100	112,3	13,8	–13,9	–12,2	100	92,7	11,6	–4,8	0,5
«Терезіно»	кг	4332	3570	732	–228	258	4611	4300	612	–127	–174	4856	4590	303	134	–171
	%	100	82,4	16,9	–5,3	6,0	100	93,2	13,3	–2,8	–3,7	100	94,5	6,2	2,8	–3,5
«Кожанка»	кг	3425	3300	94	–104	135	3833	3710	327	–278	74	4779	3807	51	96	822
	%	100	96,4	2,7	–3,0	3,9	100	96,8	8,5	–7,3	2,0	100	79,7	1,1	2,0	17,2
«Зоря»	кг	3299	3210	237	–32	–116	3511	3354	–133	54	236	4536	3643	–336	621	608
	%	100	97,3	7,2	–1,0	–3,5	100	95,5	–3,8	1,5	6,8	100	80,3	–7,4	13,7	13,4
«Світанок»	кг	4394	3497	776	123,5	–2,5	5156	4021	537	143,5	454,5	6012	4381	402	360,5	868,5
	%	100	79,6	17,7	2,8	–0,1	100	77,9	104	2,8	8,9	100	72,9	6,7	6,0	14,4
«Колос»	кг	3285	2758	1777	98,5	–1348,5	4428	3293	1729	68,5	–662,5	5496	4097	1247	288,5	–136,5
	%	100	83,9	54,1	3,0	–41,0	100	74,4	39,1	1,5	–15,0	100	74,5	22,7	5,3	–2,5

Одержані результати свідчать, що поряд із переважно адитивним типом успадкування величини надою його підвищення в помісей досягається і внаслідок прояву гетерозису. Необхідно зазначити, що такий тип успадкування встановлено лише в племзаводі «Зоря», в якому молочна продуктивність вихідної материнської породи була значно меншою порівняно з іншими господарствами (3643 кг за III лактацію). Необхідно враховувати цей фактор, тому що прийняті теоретичні концепції орієнтують на більший прояв гетерозисного ефекту в оптимальних умовах середовища. Саме тому останнім часом здійснюються дослідження з використанням гетерозисного ефекту як прийому подолання несприятливих (стресових) умов середовища. Отримані дані підтверджують ефективність такого підходу, тому що в господарствах із надоєм 4000 кг молока і більше успадкування надою за різних форм схрещування здійснюється переважно за рахунок адитивних факторів, тобто збільшення продуктивності помісей зумовлюється генетичною різницею порід.

Отже, ефективність використання схрещування при створенні української чорно-рябої молочної породи була зумовлена перевагою в племінній цінності голштинських плідників над чорно-рябими. Подальше підвищення ефекту селекції у створеній новій породі залежить здебільшого від покращення роботи з оцінки бугаїв-плідників, що використовуються.

Встановлено також прояв гетерозисного ефекту за надоєм в племзаводі «Терезино» ($h = 258$ кг), але він певною мірою компенсував зниження надою за рахунок материнського впливу ($m = –228$ кг). На цьому тлі максимальним виявився адитивний ефект дії генів (+732 кг). Материнський і гетерозисний ефекти за їх позитивного впливу на величину надою значно знижували адитивний ефект, що необхідно враховувати при оцінці плідників. Отже, одні й ті самі значення надою можуть бути отримані за різного співвідношення генів, які зумовлюють ефекти, що вивчаються.

Загальна закономірність полягає в тому, що в разі збільшення рівня продуктивності стада підвищується величина адитивного ефекту в успадкуванні ознак. Це вказує на те, що реалізація генетичного потенціалу продуктивності більш точно прогнозується

й збільшується в оптимальних умовах середовища. При цьому ефект гетерозису, як правило, не проявляється (суттєві від'ємні його показники встановлені в I і II лактації). Однак за III лактацію засвідчується його незначний прояв (крім племзаводу «Зоря»).

Аналіз успадкування вмісту жиру (табл. 2.2) вказує, що використання голштинських плідників у господарствах із високим рівнем продуктивності («Плосківський», «Бортничі») не викликало зменшення жирномолочності чистопорідних і помісних корів. У той самий час у господарствах «Плосківський» і «Зоря» жирномолочність корів за III лактацію значно підвищилася (для помісей I покоління становила 3,97 і 3,89 % відповідно). При цьому виявились значні відмінності в типі дії генів. Так, на племзаводі «Плосківський» підвищення жирномолочності за I лактацію зумовлено материнським ефектом (+0,29 %) порівняно з чистопородними чорно-рябими, у яких зміни залежні від суттєвого гетерозисного ефекту (+9,5 %). У той самий час на племзаводі «Бортничі» досить високі й позитивні гетерозисні ефекти збільшення вмісту жиру в молоці (I лактація +0,12 %, II лактація +0,14 і III лактація +0,06 %) елімінуються негативним материнським ефектом (–0,08 %, –0,14 % за I і II лактації відповідно).

Виходячи з теоретичних передумов, відповідно до яких вміст жиру має значно вищі показники успадковуваності (h^2 = 0,4…0,6) порівняно з надоєм (h^2 = 0,10…0,25), прийнято вважати, що вміст жиру в молоці за лактацію зумовлений більшою часткою адитивно діючих факторів. Цим певною мірою обгрунтовано тезу, що селекція, спрямована на підвищення вмісту жиру в молоці, є більш ефективною порівняно з ознакою «Надій за лактацію». Як свідчать отримані результати досліджень, використання в процесі породоутворення подібних за рівнем проявів ознаки порід (за молочним жиром) не сприяє прояву адитивного типу успадкування, оскільки він здебільшого зумовлений контрастністю порід (генотиповими відмінностями). Тому традиційні уявлення про переважний адитивний тип успадкування вмісту жиру в молоці справедливий лише для порід, що мають суттєві генетичні відмінності за цією ознакою.

Таблиця 2.2

Адитивний, материнський і гетерозисний ефекти вмісту жиру в молоці, %

Племзавод	Процент жиру в молоці та його компоненти за лактацію														
	перша					друга					третя				
	½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*	½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*	½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*
«Плосківський»	3,70	3,65	–0,05	0,12	–0,02	3,81	3,69	–0,10	0,08	0,14	3,97	3,68	–0,01	–0,08	0,38
	100	98,6	–1,13	3,2	0,05	100	96,8	–2,6	2,1	3,7	100	92,7	–0,2	–2,0	9,5
«Бортничі»	3,58	3,60	–0,06	–0,08	0,12	3,59	3,74	–0,15	–0,14	0,14	3,68	3,66	–0,01	–0,01	0,06
	100	100,6	–1,7	–2,3	3,4	100	104,2	–4,2	–3,9	3,9	100	101,4	–2,8	–0,3	1,7
«Терезіно»	3,73	3,85	–0,14	0,08	–0,06	3,75	3,72	0,0	–0,02	0,05	3,77	3,76	–0,06	0,04	0,03
	100	103,2	–3,8	2,1	–1,5	100	99,2	0,0	–0,5	1,3	100	99,7	–1,6	1,1	0,8
«Кожанка»	3,61	3,67	0,04	0,06	–0,16	3,63	3,70	–0,01	–0,02	–0,04	3,63	3,68	0,04	–0,01	–0,08
	100	101,7	1,1	1,7	–4,5	100	101,9	–0,3	–0,6	–1,0	100	101,4	1,1	–0,3	–2,2
«Зоря»	3,73	3,78	–0,01	0,04	–0,08	3,73	3,76	–0,04	0,02	–0,01	3,89	3,74	–0,10	0,08	0,17
	100	101,3	–0,3	1,0	–2,0	100	100,8	–1,1	0,6	–0,3	100	96,1	–2,6	2,1	4,4
«Світанок»	3,95	3,92	0,09	–0,065	0,005	3,97	3,92	0,04	0,02	–0,01	3,96	3,94	0,13	0,03	–0,14
	100	99,2	2,2	–1,6	0,2	100	98,7	1,0	0,5	–0,2	100	99,5	3,3	0,8	–3,6
«Колос»	3,90	3,90	–0,01	0,14	–0,13	3,95	3,92	0,16	0,25	–0,38	4,12	4,04	0,23	–0,11	–0,04
	100	100	–0,3	3,6	–3,3	100	99,2	4,1	6,3	–9,6	100	98,1	5,6	–2,7	–1,0

Аналіз типів успадкування ознак при використанні як поліпшуючої породи червоно-рябих голштинів виявив деякі відмінності порівняно з чорно-рябими голштинами при використанні на маточному поголів'ї симентальської породи. Так, за зниження молочної продуктивності (ДПЗ «Колос») проявляється від'ємний гетерозисний ефект в усіх трьох лактаціях. Особливо значний він по І лактації і становить 1348,5 кг. Однак певною мірою його дія компенсується високим генетичним потенціалом червоно-рябих голштинських плідників (адитивний ефект становить +1777 кг). У подальшому (за другу і третю лактації) вплив небажаного ефекту від'ємного гетерозису знижується до –136,5 кг (див. табл. 2.1).

Таблиця 2.3

Адитивний, материнський і гетерозисний ефекти кількості молочного жиру за лактацію, кг

Племзавод	Одиниця виміру	Кількість молочного жиру та його компоненти				
		½ УЧРМ ½ Г	*A*	*a*	*m*	*h*
Перша лактація						
«Світанок»	кг	173,6	137,1	34,3	2,15	0,05
	%	100	78,9	19,8	1,2	0,1
«Колос»	кг	128,1	106,1	71,3	16,4	–65,7
	%	100	82,8	55,6	12,8	–51,2
Друга лактація						
«Світанок»	кг	204,7	157,6	27,2	2,95	16,95
	%	100	77,0	13,3	1,4	8,3
«Колос»	кг	174,9	129,1	77,0	2,4	–33,6
	%	100	73,8	44,0	1,4	–19,2
Третя лактація						
«Світанок	кг	248	172,6	33,6	16,0	25,8
	%	100	69,6	13,5	6,5	10,4
«Колос»	кг	226,4	165,4	64	5,95	–9,05
	%	100	73,1	28,3	2,6	–4,0

Виходячи з отриманих даних зниження молочної продуктивності, низька комбінаційна здатність вихідних порід обумовлена погіршенням рівня годівлі та умов утримання тварин. Аналогічні результати одержано в ДПЗ «Колос» за ознакою «молочний жир» (% і кг; див. табл. 2.2, 2.3).

У той самий час за більш високого рівня молочної продуктивності прояву негативних значень гетерозису практично не зафіксовано. Так, у ДПЗ «Світанок» ефект гетерозису за третю лактацію за надоєм по III лактації становив +868,5 кг за одночасного зниження адитивно зумовленої дисперсії за надоєм у I лактацію (+776 кг). Тобто підвищення молочної продуктивності для даного стада досягається внаслідок одночасної дії генів адитивного типу й ефекту домінування та наддомінування. При цьому їх співвідношення в рівні генетичної мінливості складає пропорцію близьку до 50:50 %. Засвідчується різний тип дії спадкових факторів на селекційні ознаки залежно від рівня продуктивності стад та генофонду, що використовується. Так, при використанні як поліпшуючої породи чорно-рябих голштинів зниження рівня продуктивності зумовлено зменшенням адитивної дисперсії ознак, а при використанні червоно-рябих голштинів цей процес супроводжується значним рівнем адитивно зумовленої дисперсії в поєднанні з негативним проявом ефекту гетерозису, що викликано низьким ефектом комбінаційної здатності цієї породи в несприятливих умовах утримання. Зазначені відмінності в типах успадкування ознак залежно від генофонду, що використовується, потрібно враховувати при розробленні програм селекційного поліпшення стад молочної худоби.

Отже, результати досліджень свідчать, що один і той самий або близький рівень продуктивності може досягатися за різного співвідношенні факторів, що зумовлюють адитивний, материнський і гетерозисний ефекти, а також рівня продуктивності вихідних порід і умов середовища. Тому в практичній роботі з удосконалення ліній і типів молочної худоби необхідно конкретно до кожного господарства визначити тип успадкування ознак. Для цього можуть бути використані більш прості прийоми оцінки типу успадкування, засновані на порівнянні продуктивності матерів батьків, матерів і отриманих їхніх дочок (Зубец М. В., Карасик Ю. М., Буркат В. П. (1990)).

У цілому, необхідно зазначити, що в процесі створення нової української чорно-рябої молочної породи шляхом використання голштинських плідників продуктивність підвищувалась переважно за адитивним типом успадкування (за надоєм) і проявом материнського й гетерозисного ефектів (за вмістом жиру в молоці). А отримані результати за надоєм обумовлені значною різницею в племінній цінності плідників голштинської і чорно-рябої порід. У той час як в умовах, що сприяють реалізації високого рівня продуктивності (генетичного потенціалу), величина адитивних ефектів значно збільшується, а гетерозисного – зменшується. Уперше було показано, що при використанні плідників із високим генетичним потенціалом у стадах із середнім рівнем продуктивності збільшення надою може досягатись унаслідок прояву гетерозисного ефекту.

До того ж при розробленні селекційних програм удосконалення української чорно-рябої молочної породи доцільно передбачувати підбір контрастних за ознаками «Надій за лактацію» і «Вміст жиру в молоці» як окремих особин, так і їх груп, що використовуються в міжлінійних кросах у межах породи. А питання оцінки препотентності плідників з урахуванням типу успадкування ознак у потомства потребує подальшого вивчення.

ГЛАВА 3
ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ КОМПОНЕНТІВ ФЕНОТИПОВОЇ ДИСПЕРСІЇ ОСНОВНИХ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ

Невід'ємною складовою генетико-селекційного процесу в стадах сільськогосподарських тварин є штучний відбір, який здебільшого спрямований проти природного через велику потребу закріплення в представниках доместикованої фауни економічно цінних для людства ознак [17]. Такі еволюційно сформовані адаптивні системи зазнають корінної перебудови або шляхом модифікації (що рідко має місце), або генетичними змінами на рівні генотипу, а частіше – генофондів. Як зазначає А. А. Жученко [70], адаптивний ефект еволюційно зумовлений, видо- та породоспецифічний і може досягатися на субклітинному, клітинному, тканинному, органному, організменному, видовому і біоценотичному рівнях та ступенях, тобто на всіх рівнях організації живої матерії. Тут потрібно додати, що в породах сільськогосподарських тварин і птиці необхідність генеалогічної структурованості, наприклад за заводськими лініями, давно доведений факт [25, 34, 38, 43, 88, 169]. Останні інколи настільки спеціалізовані, що генетичні зміни в них можуть розглядатися як початок мікроеволюційних процесів у породах. Саме цей етап стає ключовим моментом у технологіях селекції, а тому генетико-адаптивні реакції мають бути вивчені на різних рівнях й за різних методів і прийомів розведення сільськогосподарських тварин [17, 18, 28, 36, 56, 87, 89, 99, 104, 140, 159, 251]. Особливе місце тут належить генетиці адаптивних реакцій, тобто усвідомленню їх генетичної природи у тварин й птиці. Оскільки ці питання в молочному скотарстві недостатньо вивчені, вважаємо, що заслуговує на увагу

дослідження компонентів фенотипової мінливості головних кількісних ознак селекції у корів червоної степової породи різних заводських ліній в умовах Півдня України.

Оцінка адаптивної здатності здійснювалась за коровами червоної степової породи та її помісей з англерською, червоною датською, голштинською худобою різних поєднань (від двопородних до чотирипородних) у племінних заводах Півдня України (N = 197 гол.) – «Чумаки» (86,8 % усього поголів'я), «Червоний Шахтар» (7,5 %) та «Любомирівка» (5,7 %) Дніпропетровської області [120]. Предметом досліджень стало вивчення параметрів молочної продуктивності корів створених груп, їхні екстер'єрно-конституціональні характеристики, розвиток організму худоби за живою масою (кг). Передусім було проведено оцінку спадкового потенціалу корів сформованих груп за ознаками молочної продуктивності жіночих предків корів за найвищі лактації.

Адаптаційні здатності худоби оцінювали, порівнюючи параметри молочної продуктивності корів у розрізі лактацій та генотипів за червоною степовою породою різних заводських ліній (Андалуза ОМН-324, Візита КГН-26, Веселого ЗАН-45, Златоуста ДН-29, Зевса ЗАН-10, Казбека ЗАН-60, Курая ЗАН-6, Ладного КМН-179, Рибака ЗАН-39, Фукса ЗАН-11) і зональних типів (запорізький і дніпропетровський), різних типів підбору (прямий і реципрокний кроси, внутрілінійне розведення) та прийомів розведення в англерської худоби (інбредні – тісний ступінь, близький, помірний, віддалений за Пушем-Шапоружем [5] та аутбредні) щодо встановлення їхньої загальної та специфічної адаптаційної здатності в трьох суміжних генераціях корів та у пробандів за період з початку лактації до її піку. Адаптаційну здатність визначали методом двофакторного аналізу за методикою А. В. Кильчевского [84]. Під загальною адаптаційною здатністю вважали середнє значення конкретного генотипу (заводські лінії / зональний тип / тип підбору / прийом розведення) в усіх екологічних умовах (генераціях), під специфічною – відхилення від ЗАЗ у конкретних умовах. Вона враховувала ефект середовища та її взаємодію з генотипом.

Компоненти фенотипічної варіанси, що зумовлені генетичними, середовищними факторами та взаємодією конкретних генотипів, розраховували за методикою М. А. Федіна та ін. [169]. Визначено регресію взаємодії «генотип×середовище» на зміну екологічних факторів. Досліджувалась продуктивність корів найбільш поширених заводських ліній червоної степової породи / двох її зональних типів – запорізького та дніпропетровського / найбільш поширених ліній дніпропетровського зонального типу – Візита КГН-26, Златоуста ДН-29 і Фукса ЗАН-11 / корів червоної степової породи внутрілінійного підбору та прямого і реципрокного кросів / англерських корів аутбредного та інбредного походження за матерями батьків, матерями матерів, матерями та їх дочками у вищу лактацію. З використанням дисперсійного і регресійного аналізів встановлено компоненти фенотипової дисперсії молочної продуктивності, що зумовлені адитивним ефектом генів (d_i) певної лінії, адитивним ефектом середовища (e_i) для конкретної генерації, ефектом взаємодії генотипів ліній з середовищем (d_i+g_{ij}), та визначено коефіцієнт лінійної регресії певної лінії (b_i).

Еколого-генетичні параметри корів різних експериментальних комбінацій дослідження визначалися шляхом кількісної оцінки параметрів взаємодії «генотип×середовище» [18, 154]. Початково було встановлено достовірність різниць між коровами генотипів, що вивчались, та суттєвість впливу оточуючого середовища з використанням математичної моделі:

$$Xijk = \overline{X} + gi + lj + mij + lijk, \qquad (3.1)$$

де $\overline{X}$ – середнє за всіма випробуваннями; g – ефект *i*-генотипа; *l* – ефект *j*-умов існування певної генерації; *mij* – ефект взаємодії *i*-генотипа та *j*-умов існування певної генерації; *lijk* – ефект випадкових впливів.

Далі визначалося відхилення кожної групи тварин від середньої продуктивності для всіх урахованих генерацій для визначення пластичності певної групи (b_i) та її стабільності (S_i^2). Параметри пластичності розраховувалися шляхом визначення

коефіцієнта регресії показника кожної групи на середні значення за всіма генераціями. Оцінка здійснювалася за кращими стандартизованими (за 305 дн.) лактаціями за надоєм (кг) та жирністю молока (% та кг) у корів червоної степової та англерської порід. Корови були оцінені за заводськими лініями, запорізьким і дніпропетровським зональними типами, залежно від типу підбору (внутрілінійний підбір, прямий та реціпрокний кроси), за ступенем спорідненості (інбредні й аутбредні). Одночасно еколого-генетичні параметри (продуктивність, пластичність та стабільність) було оцінено за таким принципом: «–» – значення показника нижче від середнього за всіма генераціями; «+» – значення показника вище від середнього за всіма генераціями. Використано трифакторний дисперсійний аналіз для оцінки сили залежності ознак від різних чинників, що впливають.

За результатами аналізу (табл. 3.1) доведено, що за надоєм з усіх поширених на Півдні України заводських ліній червоної степової породи найменший позитивний адитивний ефект характерний для корів лінії Ладного КМН-179 (+0,79 кг) і найбільший – у Златоуста ДН-29 (+441,57) та Фукса ЗАН-11 (+335,75 кг), що підтверджено в дослідженнях з оцінки загальної та специфічної адаптаційної здатностей.

За вмістом жиру в молоці (табл. 3.2) найбільшу від'ємну та найменшу позитивну адитивну дію генів встановлено, відповідно, у представників лінії Златоуста ДН-29 (–0,08 %) та Рибака ЗАН-39 (+0,01 %), у той час як корови – нащадки лінії Ладного КМН-179 мають високу відселекціонованість за цією ознакою (+0,16).

За кількістю молочного жиру (табл. 3.3) найбільший позитивний адитивний ефект встановлено у представників ліній Златоуста ДН-29 (+12,77 кг), Фукса ЗАН-11 (+10,53 кг) та Ладного КМН-179 (+8,05 кг). Це є результатом відселекціонованості двох перших ліній за високою молочністю, а третьої – за жирністю молока. Низька адитивна дія генів за вказаною вище ознакою притаманна молочній худобі ліній Зевса ЗАН-10 (–13,86 кг) та Веселого ЗАН-45 (–10,77 кг).

Таблиця 3.1

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (надій молока за 305 дн. лактації, кг)

Заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Андалуза ОМН-324	32	27,99	–103,13	–112,19	103,28	–21,01	0,06
Візита КГН-26	13	–1015,57	–9,43	45,51	745,14	–58,59	–0,48
Веселого ЗАН-45	26	668,89	–699,39	–439,37	–312,28	–195,54	0,59
Златоуста ДН-29	12	297,37	864,62	21,35	582,93	441,57	–0,13
Зевса ЗАН-10	20	–551,23	–458,08	–252,90	–464,52	–431,68	–0,08
Казбека ЗАН-60	32	–624,91	396,31	380,88	–182,63	–7,59	–0,47
Курая ЗАН-6	19	1290,07	–284,81	–89,85	–405,27	127,53	0,70
Ладного КМН-179	31	–755,30	142,58	627,84	–11,96	0,79	–0,49
Рибака ЗАН-39	41	243,83	–463,93	–253,12	–291,71	–191,23	0,30
Фукса ЗАН-11	59	418,87	615,25	71,86	237,02	335,75	–0,01

Таблиця 3.2

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (вміст жиру, %)

Заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Андалуза ОМН-324	32	–0,08	–0,01	–0,05	–0,13	–0,07	–0,43
Візита КГН-26	13	–0,12	–0,13	–0,16	0,13	–0,07	0,60
Веселого ЗАН-45	26	–0,06	–0,13	0,01	–0,05	–0,06	0,09
Златоуста ДН-29	12	–0,06	–0,03	–0,07	–0,15	–0,08	–0,24
Зевса ЗАН-10	20	0,31	–0,02	0,01	–0,09	0,05	1,08
Казбека ЗАН-60	32	–0,09	0,11	0,11	0,15	0,07	–0,71
Курая ЗАН-6	19	–0,10	0,01	0,10	0,11	0,03	–0,47
Ладного КМН-179	31	0,17	0,17	0,12	0,18	0,16	0,17
Рибака ЗАН-39	41	0,06	0,08	–0,02	–0,09	0,01	–0,13
Фукса ЗАН-11	59	–0,04	–0,06	–0,05	–0,05	–0,05	0,05

Таблиця 3.3

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (кількість молочного жиру, кг)

Заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Андалуза ОМН-324	32	–3,76	–4,48	–7,47	–3,06	–4,69	0,02
Візита КГН-26	13	–46,01	–6,16	–1,37	37,76	–3,98	–0,42
Веселого ЗАН-45	26	22,09	–31,16	–16,88	–14,87	–10,20	0,51
Златоуста ДН-29	12	7,73	31,80	–2,71	14,27	12,77	–0,13
Зевса ЗАН-10	20	–3,19	–19,43	–9,77	–23,03	–13,86	0,13
Казбека ЗАН-60	32	–30,09	19,93	20,19	0,69	2,68	–0,54
Курая ЗАН-6	19	43,35	–9,33	–0,59	–11,06	5,59	0,52
Ладного КМН-179	31	–18,92	12,76	29,82	8,55	8,05	–0,40
Рибака ЗАН-39	41	13,86	–14,51	–11,18	–15,87	–6,92	0,29
Фукса ЗАН-11	59	14,95	20,57	–0,03	6,63	10,53	0,01

Встановлено, що взаємодія «генотип×середовище» по-різному впливає на представників однієї й тієї ж лінії. Так, за надоєм (див. табл. 3.1) у корів лінії Златоуста ДН-29 в МБ, ММ, М та самих дочках у вищу лактацію середовище сприяє експресивності генотипу – надої збільшуються на +297,37…+864,62…+21,35…+582,93 кг. Аналогічна тенденція виявлена й у тварин лінії Фукса ЗАН-11. Разом із тим те саме середовище зумовлює у корів лінії Зевса ЗАН-10 лише зменшення молочної продуктивності.

За вмістом жиру в молоці (див. табл. 3.2) стабільний позитивний ефект від взаємодії генотипів тварин й середовища мав місце лише в корів лінії Ладного КМН-179 і становив 0,12…0,18 % у трьох рядах суміжних генерацій. А результати вивчення такої взаємодії за кількістю молочного жиру стійких позитивних ефектів не довели, тим часом як від'ємні зафіксовані для худоби ліній Андалуза ОМН-324 і Зевса ЗАН-10.

Отже, нами встановлено адитивну дію середовища на оцінені генотипи – різні заводські лінії. Так, за надоєм у МБ вона мала

потенціал підвищувати продуктивність на 1388,82 кг, в ММ і М – зменшувала, відповідно, на 914,93 і 475,15 кг і в дочках позитивно, але незначно покращувала – +1,26 кг (табл. 3.4). За вмістом і кількістю молочного жиру результатами аналізу підтверджено попередньо наведену тенденцію. Отже, кожна генерація молочної худоби існувала в різних умовах середовища, але з подібним (за напрямком) адитивним типом впливу на генотипи.

Таблиця 3.4

Значення адитивного ефекту середовища формування кількісних ознак молочних корів усіх врахованих заводських ліній червоної степової породи (*n* = 285 гол.)

Полігенно зумовлена ознака	Генерація			
	МБ	ММ	М	Д
Надій молока за 305 дн. лактації, кг	1388,82	–914,93	–475,15	1,26
Вміст жиру в молоці, %	0,11	–0,09	–0,07	0,05
Кількість молочного жиру, кг	59,65	–40,10	–21,77	2,22

При створенні та вдосконаленні заводських ліній і зональних типів молочної худоби вже досить тривалий час використовуються методи чистопородного розведення та схрещування, але недостатньо розглянуті питання моніторингу підбору. Питання породної мікроеволюції розглядаються переважно в площині мутаційної та онтогенетичної, кореляційної мінливостей під впливом антропогенної дії людини. Однак виявилося, що саме адаптаційні механізми чомусь меншою мірою привертали увагу дослідників. Можливо, це сталося внаслідок дослівного сприйняття відомої гіпотези «адитивного впливу генотипу і середовища» П. Хорна [173], але беззаперечним є те, що взаємодія «генотип×середовище» має місце в стадах і популяціях, навіть існує багато моделей її інтерпретації [217, 226–227, 249, 251]. У попередніх наших дослідженнях вже було розглянуто компоненти фенотипової мінливості продуктивних ознак червоної степової породи різних заводських ліній, що входять до складу різних зональних типів. Тому виникла можливість зіставити ефекти взаємодій

«генотип×середовище» двох зональних типів – дніпропетровського та запорізького – в червоної степової породи, що й наведено нижче. За схемою висвітлення одержаних результатів наводяться також ефекти конкретних заводських ліній вказаних зональних типів. Результати проведеного аналізу (табл. 3.5) дозволяють сказати, що за надоєм серед оцінених зональних типів адитивний ефект генотипів у корів запорізького зонального типу від'ємний і значущий –231,82, а худоба дніпропетровського типу показала позитивні значення, що становить різницю майже в 464 кг. Помітно, що з шести ліній лише нащадки Златоуста ДН-29 і Курая ЗАН-6 перевищили рубіж жирномолочності у 200 кг.

Таблиця 3.5

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії червоної степової породи різних структурних одиниць (надій молока за 305 дн. лактації, кг)

Зональний тип, заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Дніпропетровський	84	–147,77	529,08	170,29	375,69	231,82	–0,22
Візита КГН-26	13	–915,79	–499,58	–0,73	223,44	–298,16	–0,27
Златоуста ДН-29	12	397,15	374,48	–24,89	61,23	201,99	0,10
Фукса ЗАН-11	59	518,64	125,10	25,62	–284,68	96,17	0,18
Запорізький	65	147,77	–529,08	–170,29	–375,69	–231,82	0,22
Веселого ЗАН-45	26	199,65	–218,63	–178,66	81,74	–28,98	0,13
Зевса ЗАН-10	20	–1020,47	22,68	7,80	–70,50	–265,12	–0,35
Курая ЗАН-6	19	820,83	195,95	170,86	–11,24	294,10	0,22

За вмістом жиру в молоці (табл. 3.6) ЗЗТ на 0,06 % мав вищі ефекти порівняно з тваринами ДЗТ. Проте жодна з оцінених ліній не перевищила окремо потенціал у 1,00 %, що потрібно враховувати при наступній селекції цієї худоби.

За кількістю молочного жиру корови ДЗТ виявили адитивний ефект генотипу на рівні +7,66 кг, а ЗЗТ на рівні –7,66 кг (табл. 3.7).

Таблиця 3.6

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи різних структурних одиниць (вміст жиру, %)

Зональний тип, заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Дніпропетровський	84	–0,05	–0,01	–0,04	–0,01	–0,03	–0,12
Візита КГН-26	13	–0,05	–0,06	0,00	0,15	0,01	0,47
Златоуста ДН-29	12	0,02	0,04	–0,01	–0,13	–0,02	–0,41
Фукса ЗАН-11	59	0,04	0,02	0,01	–0,03	0,01	–0,06
Запорізький	65	0,05	0,01	0,04	0,01	0,03	0,12
Веселого ЗАН-45	26	–0,11	–0,08	–0,03	–0,04	–0,07	–0,10
Зевса ЗАН-10	20	0,26	0,03	–0,03	–0,08	0,04	0,73
Курая ЗАН-6	19	–0,15	0,06	0,06	0,12	0,02	–0,63

Таблиця 3.7

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи різних структурних одиниць (кількість молочного жиру, кг)

Зональний тип, заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Дніпропетровський	84	–8,02	19,60	4,66	14,41	7,66	–0,20
Візита КГН-26	13	–38,23	–21,56	0,00	18,24	–10,39	–0,19
Златоуста ДН-29	12	15,50	16,39	–1,34	–5,25	6,33	0,04
Фукса ЗАН-11	59	22,73	5,17	1,34	–13,00	4,06	0,15
Запорізький	65	8,02	–19,60	–4,66	–14,41	–7,66	0,20
Веселого ЗАН-45	26	1,34	–11,19	–7,80	1,40	–4,06	0,08
Зевса ЗАН-10	20	–23,94	0,54	–0,69	–6,73	–7,71	–0,18
Курая ЗАН-6	19	22,60	10,65	8,49	5,33	11,77	0,10

Встановлено, що взаємодія «генотип×середовище» має різний вплив на представників зональних типів та їх структурні заводські лінії. Так, за надоєм (див. табл. 3.5) у корів ДЗТ ефект d_i+g_{ij} забезпечив у ММ та Д перевагу над спадковим потенціалом їх генотипів, тим часом як у тварин ЗЗТ, навпаки, поступалися. За вмістом жиру в молоці (див. табл. 3.6) реалізація спадкового потенціалу в умовах певного довкілля лише у МБ та корів обох зональних типів дала позитивно вищі ефекти, ніж це програмувалося лише спадковістю. За кількістю молочного жиру (див. табл. 3.7) характеристики

взаємодій «генотип×середовище» у двох зональних типів тотожні до таких за надоєм. У межах наявних заводських ліній ефекти приймають специфічне для кожної структурної породної одиниці значення параметра, що й передбачалося нами. Наступні результати (табл. 3.8) оцінки адитивної дії самого середовища доводять передусім, що генетико-статистичний аналіз має тенденцію зміни кінцевих параметрів залежно від об'єктів і розмірів дослідження – вибірок.

Таблиця 3.8

Значення адитивного ефекту середовища формування кількісних ознак молочних корів всіх врахованих зональних типів та їх заводських ліній

Зональний тип, заводська лінія	*n*	Генерація			
		МБ	ММ	М	Д
Надій молока за 305 дн. лактації, кг					
Дніпропетровський	84	1658,04	–947,87	–642,75	–67,41
Візита КГН-26	13	1049,47	–664,36	–668,49	283,38
Златоуста ДН-29	12	1049,47	–664,36	–668,49	283,38
Фукса ЗАН-11	56	1049,47	–664,36	–668,49	283,38
Запорізький	65	1658,04	–947,87	–642,75	–67,41
Веселого ЗАН-45	26	2024,63	–1229,13	–569,30	–226,20
Зевса ЗАН-10	20	2024,63	–1229,13	–569,30	–226,20
Курая ЗАН-6	19	2024,63	–1229,13	–569,30	–226,20
Вміст жиру в молоці, %					
Дніпропетровський	84	0,13	–0,13	–0,05	0,05
Візита КГН-26	13	0,09	–0,11	–0,07	0,08
Златоуста ДН-29	12	0,09	–0,11	–0,07	0,08
Фукса ЗАН-11	56	0,09	–0,11	–0,07	0,08
Запорізький	65	0,13	–0,13	–0,05	0,05
Веселого ЗАН-45	26	0,15	–0,14	–0,04	–0,04
Зевса ЗАН-10	20	0,15	–0,14	–0,04	–0,04
Курая ЗАН-6	19	0,15	–0,14	–0,04	–0,04
Кількість молочного жиру, кг					
Дніпропетровський	84	71,20	–42,63	–28,00	–0,56
Візита КГН-26	13	45,40	–31,18	–29,62	15,39
Златоуста ДН-29	12	45,40	–31,18	–29,62	15,39
Фукса ЗАН-11	56	45,40	–31,18	–29,62	15,39
Запорізький	65	71,20	–42,63	–28,00	–0,56
Веселого ЗАН-45	26	86,55	–53,93	–24,70	–7,91
Зевса ЗАН-10	20	86,55	–53,93	–24,70	–7,91
Курая ЗАН-6	19	86,55	–53,93	–24,70	–7,91

У даному випадку за всіма ознаками в межах ДЗТ ефекти вищі, ніж за структурними заводськими лініями, а у ЗЗТ – навпаки. Проте це не знижує точності одержаних даних, оскільки загальні тенденції не порушились. У цілому необхідно зазначити, що найбільший від'ємний вплив довкілля зафіксовано за надоєм, вмістом жиру та кількістю молочного жиру в генераціях ММ і М заводських ліній ЗЗТ, як і найбільший позитивний у МБ. Отже, кожна генерація молочної худоби мала різні умови існування, але з однаковим (за напрямком) адитивним типом впливу на генотипи.

Багато наукових робіт нині присвячені технологіям селекційного процесу в стадах сільськогосподарських тварин [4, 7, 11, 79]. Це абсолютно зрозуміло, оскільки людство давно змінює доместиковану фауну через соціальні й економічні потреби власного суспільства. Потреба швидко і в достатній кількості виробляти тваринницьку продукцію вимагає нині і в цій прикладній науці (селекції) розроблення точних методик (які базуються в першу чергу на генетичних закономірностях), що здатні прогнозувати кінцевий результат, більш повноцінно використовувати живу матерію – тварин, їхні генетичні програми.

Були створені різні класифікації й моделі взаємодії «генотип × середовище», що ґрунтувались на зміні рангів самих генотипів при змінах умов довкілля (Robertson F. W. [329]) або пояснювали ці процеси без урахування міжпопуляційних та внутрішньопопуляційних генетичних змін (Haldane J. B.S. [249]). І, нарешті, лише B. G. McBride [290] та A. Dunlop [217] запропонували найбільш повну класифікацію усіх типів взаємодії «генотип×середовище». У зв'язку з цим слід вважати актуальним проведення досліджень компонентів фенотипової мінливості основних ознак селекції у корів червоної степової породи запорізького зонального типу – Півдня України з позицій вивчення генетичних особливостей адаптивних реакцій різних заводських ліній в умовах конкретного ареалу їх існування. Результати проведеного аналізу (табл. 3.9) свідчать, що за надоєм серед усіх оцінених заводських ліній червоної степової породи найменший від'ємний адитивний ефект характерний для корів лінії Веселого ЗАН-45 (–28,98 кг),

а найбільший позитивний – Курая ЗАН-6 (+294,10 кг), що раніше нами підтверджено в дослідженнях з оцінки прояву загальної та адаптаційної здатностей.

Таблиця 3.9

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (надій молока за 305 дн. лактації, кг)

Заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Веселого ЗАН-45	26	199,65	–218,63	–178,66	81,74	–28,98	0,13
Зевса ЗАН-10	20	–1020,47	22,68	7,80	–70,50	–265,12	–0,35
Курая ЗАН-6	19	820,83	195,95	170,86	–11,24	294,10	0,22

За вмістом жиру в молоці (табл. 3.10) найменша адитивна дія генів встановлена в представників лінії Курая ЗАН-6 (+0,02), тим часом як корови – нащадки ліній Зевса ЗАН-10 мали ефект у +0,04 %, а Веселого ЗАН-45 – від'ємний, тобто зумовлювали зменшення жирності молока.

Таблиця 3.10

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (вміст жиру, %)

Заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Веселого ЗАН-45	26	–0,11	–0,08	–0,03	–0,04	–0,07	–0,10
Зевса ЗАН-10	20	0,26	0,03	–0,03	–0,08	0,04	0,73
Курая ЗАН-6	19	–0,15	0,06	0,06	0,12	0,02	–0,63

За кількістю молочного жиру (табл. 3.11) найбільший позитивний адитивний ефект встановлено в представників лінії Курая ЗАН-6 (+11,77), а ровесники ліній Веселого ЗАН-45 і Зевса ЗАН-10 поступились їм на 15,83–19,48 кг. Отже, фактично зафіксовано випадок більш високої відселекціонованості на високу молочність заводської лінії Курая ЗАН-6 і на жирність молока – Зевса ЗАН-10 у межах конкретного зонального типу.

Таблиця 3.11

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (кількість молочного жиру, кг)

Заводська лінія	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Веселого ЗАН-45	26	1,34	–11,19	–7,80	1,40	–4,06	0,08
Зевса ЗАН-10	20	–23,94	0,54	–0,69	–6,73	–7,71	–0,18
Курая ЗАН-6	19	22,60	10,65	8,49	5,33	11,77	0,10

Наступними дослідженнями нами встановлено, що взаємодія «генотип×середовище» має різний вплив на представників однієї лінії у визначеному ареалі їх існування. Так, за надоєм (див. табл. 3.9) середовище зумовлює генотип порівняно на найвищу експресивність у генерації МБ, ніж сама адитивна дія генів. У худоби лінії Веселого ЗАН-45 в генераціях ММ та М взаємодія генотипів з середовищем посилила від'ємний вплив на ознаку, а в ровесниць лінії Зевса ЗАН-10, навпаки, діяла на зменшення адитивного негативного ефекту. За вмістом жиру в молоці (див. табл. 3.10) стабільний позитивний ефект впливу і взаємодії з середовищем над адитивним зафіксовано в корів лінії Курая ЗАН-6 генерацій ММ, М та Д. Корови всіх врахованих генерацій лінії Зевса ЗАН-10 і М, Д лінії Зевса ЗАН-10 показали потенціал зниження вмісту жиру в молоці через екологічні умови. Дослідженнями встановлено, що в худоби лінії Веселого ЗАН-45 як спадкова програма, так і її взаємодія з паратиповими факторами забезпечували зменшення жирності молока, особливо в генерації дідів, а результати вивчення такої взаємодії за кількістю молочного жиру (див. табл. 3.11) виявили стійкі позитивні та найвищі ефекти в нащадків усіх генерацій лінії Курая ЗАН-6.

Для повноти проведених оцінок нижче наведено результати адитивної дії середовища на оцінені генотипи – різні генерації корів трьох заводських ліній. Встановлено, що в усіх жіночих предків та в їхніх дочок ефекти мали певну різницю (табл. 3.12).

З наведених даних випливає, що найбільший від'ємний вплив довкілля зафіксовано за надоєм, вмістом жиру та кількістю

молочного жиру в генераціях ММ і М. Отже, кожна генерація молочної худоби мала різні умови існування, але з однаковим (за напрямком) адитивним типом впливу на генотипи.

Таблиця 3.12

Значення адитивного ефекту середовища формування кількісних ознак молочних корів всіх врахованих заводських ліній (*n* = 65 гол.)

Полігенно зумовлена ознака	Генерація			
	МБ	ММ	М	Д
Надій молока за 305 дн. лактації, кг	2024,63	–1229,13	–569,30	–226,20
Вміст жиру в молоці, %	0,15	–0,14	–0,04	0,03
Кількість молочного жиру, кг	86,55	–53,93	–24,70	–7,91

Свого часу низка дослідників [99, 227] опублікували власне бачення щодо реагування генотипів у подібних та різних умовах довкілля, яке, до речі, було суперечливим до поглядів J. Hammond [251]. Після того D. S. Falconer, M. Latyszewski [227] досить змістовно розвинули ці дослідження та сформулювали відомі всім висновки. Своєю чергою, Брандш (цит. за: П. Хорн [173]) доповнив вчення про взаємодію генотипу та середовища. Разом з тим теорія і практика селекційного процесу у тваринництві збагачувалася новими методиками і прийомами, що забезпечило сьогодні існування багатьох порід сільськогосподарських тварин і птиці. Одним із питань при удосконаленні чистопородних популяцій, зокрема і молочної худоби, є застосування кросів, доцільність внутрішньолінійного розведення. Однак адаптованість створених генотипів від різних типів підбору ще вивчена недостатньо, а тому й зумовила актуальність подальших наших досліджень.

Результати проведеного аналізу (табл. 3.13) дозволяють сказати, що за надоєм серед усіх поширених на Півдні України заводських ліній червоної степової породи та їх кросів найбільший від'ємний адитивний ефект характерний для корів від внутрішньолінійного розведення (–117 кг), а найбільший – у кросованих тварин, причому рівний (+58 кг).

Таблиця 3.13

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (надій молока за 305 дн. лактації, кг)

Тип підбору	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Внутрішньолінійне розведення	148	–212,94	–179,13	–42,81	–33,12	–117,00	–0,04
Прямий крос	163	79,91	99,91	44,87	9,03	58,43	0,00
Реципрокний крос	160	133,03	79,23	–2,06	24,09	58,57	0,04

За вмістом жиру в молоці (табл. 3.14) найбільша від'ємна адитивна дія генів знову встановлена у тварин внутрішньолінійного підбору – 0,02 %. Корови груп прямого і реципрокного кросів мали подібні позитивні ефекти (d_i = 0,01 %).

Таблиця 3.14

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (вміст жиру, %)

Тип підбору	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Внутрішньолінійне розведення	148	–0,13	–0,02	0,02	0,05	–0,02	–0,40
Прямий крос	163	0,06	0,01	–0,01	–0,03	0,01	0,18
Реципрокний крос	160	0,07	0,00	–0,01	–0,02	0,01	0,22

Вивчення залежності кількості молочного жиру в худоби дозволило встановити, що адитивна дія генів у тварин, народжених у результаті кросу, вища за тварин внутрішньолінійного розведення на 8,7–8,8 кг (табл. 3.15). Отже, молочна худоба, отримана в результаті кросів, потенційно більш продуктивна, що є загальновизнаним фактом і збігається з нашими попередніми дослідженнями [37–43].

Встановлено, що взаємодія «генотип×середовище» має різний вплив на худобу одного типу підбору. Так, у корів групи внутрішньолінійного розведення (див. табл. 3.13) в МБ і ММ довкілля посилило дію генотипу, тим часом як у М та Д – навпаки.

Таблиця 3.15

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії заводських ліній червоної степової породи (кількість молочного жиру, кг)

Тип підбору	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Внутрішньолінійне розведення	148	–17,40	–7,28	–0,53	1,92	–5,82	–0,12
Прямий крос	163	7,48	4,93	0,95	–1,47	2,97	0,04
Реципрокний крос	160	9,92	2,35	–0,42	–0,45	2,85	0,08

Своєю чергою, в усіх тварин кросового розведення попередньо названа тенденція зберіглася. За вмістом жиру в молоці (див. табл. 3.14) МБ в усіх типах підбору посилили дію генів зі збереженням напрямку, а от у М та Д напрямок змінився на протилежний відносно дії спадкових програм на формування ознак. Характерно, що в генерації М середовище нівелювало дію генетичних програм у тварин. Аналіз взаємодії «генотип×середовище» за кількістю молочного жиру (див. табл. 3.15) дозволив стверджувати, що в МБ, ММ та М групи корів внутрішньолінійного розведення напрямок дії генів на ознаку за рахунок впливу довкілля не був змінений, хоча мав різну експресію. Остання є специфічною і у тварин різних генерацій, народжених у результаті кросів, але з найбільшим проявом у МБ.

А результати дослідження адитивної дії середовища на оцінені генотипи доповнюють виконані нами оцінки в різних генераціях корів трьох типів підбору. Встановлено, що в усіх жіночих предків та в їх дочок ефекти мали певну різницю (табл. 3.16).

Таблиця 3.16

Значення адитивного ефекту середовища формування кількісних ознак молочних корів усіх врахованих типів підбору (*n* = 471 гол.)

Полігенно зумовлена ознака	Генерація			
	МБ	ММ	М	Д
Надій молока за 305 дн. лактації, кг	1705,83	–847,58	–725,54	–33,12
Вміст жиру в молоці, %	0,24	–0,12	–0,09	–0,02
Кількість молочного жиру, кг	80,79	–39,63	–33,69	–7,47

Так, у генерації МБ e_i забезпечив позитивні результати за всіма ознаками, у той часі як в інших корів – лише від'ємні з найбільшим рівнем у ММ.

Невід'ємною складовою породотворного процесу є і генеалогічна структурованість порід за заводськими лініями, існування зональних типів, відрідь тощо. Отже, ми, свідомо звужуючи варіабельність ознак у межах породних структурних одиниць, далі різко розширюємо її шляхом запровадження кросів, викликаємо ефекти гетерозису, або здійснюємо схрещуванням та гібридизацією. Усе це має різні наслідки на кількісних ознаках, а також на репродуктивних функціях й відтворювальній здатності тварин [227, 251]. Тому своєчасним є визначення міри адаптивності новостворених генотипів, наприклад, від різних прийомів розведення. Одним із прийомів удосконалення чистопородних популяцій, зокрема і молочної худоби, є застосування інбридингу або протилежного його прийому – аутбридингу. Їх доцільність і необхідність не потребує додаткових доказів унаслідок всебічного висвітлення в науковій літературі цієї проблеми. Разом із тим адаптаційна здатність генотипів, створених при використанні різних ступенів інбридингу чи аутбридингу оцінена ще недостатньо, а тому її вивчення нами і виконано.

Результати проведеного аналізу (табл. 3.17) дозволяють стверджувати, що за надоєм корови англерської породи групи тісного інбридингу за всіма врахованими генераціями виявили найбільший від'ємний показник адитивної дії генотипів на ознаку (–308,53 кг), а їх ровесниці в групах віддаленого інбридингу та аутбредні показали вищі ефекти – на 631,0–572,8 кг відповідно.

За вмістом жиру в молоці (табл. 3.18) найвищі ефекти сумісної дії полігенів зафіксовано в корів аутбредного розведення (+0,07 %) та групи близького інбридингу (+0,05 %), а найбільші від'ємні – віддаленого інбридингу (–0,15 %), що на 0,22 % менше ніж у лідера, та на 0,18 % – ніж у групи корів помірно інбредованих.

Таблиця 3.17

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії англерських корів різних прийомів розведення (надій молока за 305 дн. лактації, кг)

Прийом розведення	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Тісний інбридинг	10	–889,50	–197,56	–47,62	–99,45	–308,53	–0,63
Близький інбридинг	50	–65,96	194,10	30,99	–582,87	–105,93	–0,21
Помірний інбридинг	48	–36,39	–11,22	–90,23	–551,25	–172,27	–0,03
Віддалений інбридинг	22	842,81	46,29	–17,52	418,31	322,47	0,72
Аутбредне розведення	50	149,04	–31,62	124,40	815,25	264,27	0,15

Таблиця 3.18

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії англерських корів різних прийомів розведення (вміст жиру, %)

Прийом розведення	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Тісний інбридинг	10	–0,07	0,06	–0,02	–0,02	–0,01	–0,06
Близький інбридинг	50	0,04	0,03	0,03	0,07	0,05	–0,04
Помірний інбридинг	48	0,00	0,05	0,05	0,02	0,03	–0,04
Віддалений інбридинг	22	–0,04	–0,13	–0,13	–0,14	–0,15	0,18
Аутбредне розведення	50	0,06	0,00	0,00	0,07	0,07	–0,03

Характерно, що у тварин інбредного розведення адитивна дія генів на прояв вмісту жиру в молоці мала криволінійну залежність зі зменшенням ступеня спорідненості. За кількістю молочного жиру (табл. 3.19), як і при оцінці корів за надоями, більший спадковий потенціал виявлено в англерів аутбредного походження (+16,43 кг), а найбільший від'ємний і майже тотожний за абсолютною величиною – в аналогів групи тісного інбридингу (–16,59 кг).

Отже, найбільший рівень гомозиготності популяції, як і найменший, у молочної худоби (у даному випадку – англерів) лише посилював негативний тиск генотипу на жирність молока, а також застосування майже всіх найбільш тісних ступенів інбридингу не покращувало молочність худоби.

Таблиця 3.19

Значення адитивних ефектів генів, середовища та їх взаємодії англерських корів різних прийомів розведення (кількість молочного жиру, кг)

Прийом розведення	*n*	$d_i + g_{ij}$				d_i	b_i
		МБ	ММ	М	Д		
Тісний інбридинг	10	–50,74	–6,45	–2,68	–6,48	–16,59	–0,51
Близький інбридинг	50	–4,01	10,91	5,58	–24,12	–2,91	–0,04
Помірний інбридинг	48	–3,59	1,75	–1,01	–23,36	–6,55	0,02
Віддалений інбридинг	22	47,46	–4,52	–14,84	10,38	9,62	0,59
Аутбредне розведення	50	10,87	–1,69	12,96	43,58	16,43	–0,05

Встановлено, що взаємодія «генотип×середовище» має різний вплив на англерську худобу одного прийому розведення. Передусім необхідно зазначити, що лише дочки є такими, що отримані в результаті або інбридингу, або аутбридингу, у той час як решта генерацій в усіх сформованих груп не є спорідненими. Тому результати проведеного дослідження за надоєм і кількістю молочного жиру (див. табл. 3.17 і 3.19) доводять, що вплив середовища на генотип у худоби аутбредного розведення та всіх ступенів інбридингу, крім тісного, посилили пряму адитивну дію генотипу. За вмістом жиру в молоці (див. табл. 3.18) суттєвих змін ознаки від взаємодії контролюючих її спадкових програм з довкіллям не виявлено, крім корів групи близького інбридингу.

Доповнюють ці оцінки нижче наведені результати адитивної дії середовища на досліджені генотипи – різні генерації корів трьох варіантів підбору. Встановлено, що в усіх жіночих предків та в їхніх дочок ефекти мали певну різницю (табл. 3.20).

Таблиця 3.20

Значення адитивного ефекту середовища формування кількісних ознак англерських корів усіх врахованих прийомів розведення (*n* = 180 гол.)

Полігенно зумовлена ознака	Генерація			
	МБ	ММ	М	Д
Надій молока за 305 дн. лактації, кг	744,47	–398,87	–428,61	83,01
Вміст жиру в молоці, %	0,51	–0,03	–0,14	–0,34
Кількість молочного жиру, кг	66,48	–21,47	–28,69	–16,32

Як видно з наведених даних, найбільший від'ємний вплив довкілля зафіксовано за надоєм і жирністю молока в генераціях ММ та М, проте як у МБ він є позитивний. Отже, кожна генерація молочної худоби мала різні умови існування, але з однаковим (за напрямком) адитивним типом впливу на генотипи.

Отже, проведений регресійний аналіз дав змогу нам встановити заводські лінії, зональні типи, які є низько-, середньо- і високостабільними, а також типи підбору та прийоми розведення, що забезпечують вказані ефекти. За надоєм до низькостабільних слід віднести худобу ліній Андалуза ОМН-324, а середньостабільних – Рибака ЗАН-39, Веселого ЗАН-45 і Курая ЗАН-6. Аналоги ліній Візита КГН-26, Казбека ЗАН-60 і Ладного КМН-179 мають низьку пластичність за цією ознакою. Високостабільними за вмістом жиру в молоці є корови ліній Казбека ЗАН-60, Курая ЗАН-6, а більш пластичними – аналоги ліній Візита КГН-26 і Зевса ЗАН-10. Подібну пластичність за кількістю молочного жиру виявлено в худоби ліній Курая ЗАН-6 та Веселого ЗАН-45, а в лініях Андалуза ОМН-324, Зевса ЗАН-10, Фукса ЗАН-11 стабільність ознаки є середньою.

У межах ДЗТ худоба за надоєм і кількістю молочного жиру в цілому та ліній Візита КГН-26 і Зевса ЗАН-10 є сталою. Вміст жиру в молоці відрізняється стабільністю в корів ліній Златоуста ДН-29 і Курая ЗАН-6 та в цілому у тварин ДЗТ. У ЗЗТ червоної степової худоби лінії Веселого ЗАН-45 та Курая ЗАН-6 за надоєм є середньостабільними, а Зевса ЗАН-10 – високостабільними з малою пластичністю. Середньопластичними за вмістом жиру в молоці є корови лінії Зевса ЗАН-10, проте як аналоги лінії Курая ЗАН-6 малопластичні. За кількістю молочного жиру середньостабільними є тварини ліній Веселого ЗАН-45 та Курая ЗАН-6.

Встановлено, що народжена в результаті кросового підбору худоба за надоєм, вмістом та кількістю молочного жиру є середньопластичною, а внутрішньолінійного розведення – стабільною. Також сталою і малопластичною за надоєм є худоба тісного, близького і помірного ступенів спорідненості з перевагою за тваринами групи тісного інбридингу. Середньопластичними

за жирністю молока виявлено лише корів групи віддаленого інбридингу. У той час як за кількістю молочного жиру англери, що народжені в результаті віддаленого інбридингу, є менш сталими, а помірного – середньостабільні, решта – малопластичні.

Виходячи з одержаних еколого-генетичних параметрів, ми засвідчуємо, що найбільш оптимальними лініями в червоній степовій породі Півдня України для виробничих комплексів через сталість пенетрантності кількісних ознак є корови лінії Візита КГН-26, Казбека ЗАН-60 і Ладного КМН-179. За основними ознаками молочної продуктивності зазначені вище параметри більш сталі у тварин ДЗТ, проте в аналогів ЗЗТ вони є середньостабільними. Одночасно найбільш оптимальними лініями в червоній степовій породі запорізького зонального типу є корови ліній Зевса ЗАН-10 та Курая ЗАН-6. Разом із тим структурні заводські лінії не завжди відповідають загальним характеристикам фенотипової мінливості компонентів основних ознак селекції в червоній степовій породі.

Внутрішньолінійне розведення червоної степової породи, що підтвердилось, призводить до зменшення пластичності та забезпечує негативні впливи відповідних полігенних комплексів на формування молочної продуктивності, а кроси – навпаки. Отже, еколого-генетичні параметри в молочної худоби залежно від ступеня спорідненості знаходяться під різним контролем генотипів; вони є більш залежними від ефектів взаємодії з спадковістю за надоями та малопластичними за збільшення ступеня спорідненості.

ГЛАВА 4
ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ПОЛІГЕННО ЗУМОВЛЕНИХ ОЗНАК МОЛОЧНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ В СИСТЕМІ ДІАЛЕЛЬНИХ СХРЕЩУВАНЬ

Одним із важливих завдань селекційної роботи в молочному скотарстві нині, як ми передбачаємо, будуть вважати підтримання високого рівня гетерозисного ефекту в певних генераціях худоби. Раніше нами вже доведено [38] наявність цього явища за основними ознаками селекції в корів, що мають оптимальну комбінаційну здатність. Не будемо зупинятись тут і на формах виявлення гетерозисного ефекту, оскільки це питання докладно висвітлено у науковій літературі [100, 105, 127, 148, 149, 166, 168, 174, 240, 254, 257].

Зазначимо лише, що при плануванні племінної роботи на вказаний вище результат виключно важливу роль відіграє поєднуваність вихідних генотипів (батьківські пари, лінії та родини, відріддя та заводські типи, породи, види). Звідси зрозумілим стає актуальність генетичних досліджень кількісних ознак у молочному скотарстві з використанням діалельного аналізу. Останній вже широко використовується в рослинництві [107–108, 119, 144–145, 169, 255–256, 343, 346] та в окремих тваринництва – птахівництві [149] і вівчарстві, проте в селекції великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності він не використовувався.

Виходячи з цих передумов нами було поставлено завдання визначити ефекти генів і генетичні відмінності між заводськими лініями червоної степової породи двох заводських типів – дніпропетровського та запорізького.

У повному діалельному аналізі досліджувалось два варіанти по дев'ять гібридних комбінацій (міжлінійні). Дані дисперсійного аналізу (табл. 4.1–4.5) свідчать про суттєву перевагу впливу материнського генотипу на рівень надою корів дніпропетровського зонального типу (P > 0,95), високоймовірний вплив генотипу обох батьківських ліній на жирномолочність, у той час як швидкість молоковіддачі та жива маса більш залежні від плідників (P < 0,95 – P > 0,95); у худоби запорізького зонального типу вплив генотипів був імовірним на жирність молока (%, кг), рівень надою за вищу лактацію.

Таблиця 4.1

Факторіальна залежність надою червоних степових корів (вища лактація, кг)

Джерело мінливості	Зональний тип	*SS*	*df*	*MS*	F-розрахункове	F-теоретичне	η_x^2
За материнськими лініями	ДЗТ	1 628 100	2	814 050	0,73	3,04	0,008
	ЗЗТ	1 179 600	2	589 800	1,46	3,07	0,021
За батьківськими лініями	ДЗТ	687 700	2	343 850	0,31	3,04	0,003
	ЗЗТ	1 497 600	2	748 800	1,85	3,07	0,026
Взаємодія ліній	ДЗТ	3 963 100	4	990 775	0,89	2,41	0,019
	ЗЗТ	5 235 300	4	1 308 825	3,24	2,44	0,092
Загальний вплив організованих факторів	ДЗТ	6 278 900	–	–	–	–	0,030
	ЗЗТ	7 912 500	–	–	–	–	0,138
Випадкові	ДЗТ	2,049337 08	185	1 107 750	–	–	0,970
	ЗЗТ	57180600	122	403 837	–	–	0,862
Загальна	ДЗТ	2,112126 08	193	–	–	–	–
	ЗЗТ	57180600	130	–	–	–	–

Таблиця 4.2

Факторіальна залежність вмісту жиру в молоці червоних степових корів (вища лактація, %)

Джерело мінливості	Зональний тип	*SS*	*df*	*MS*	F-розрахункове	F-теоретичне	η_x^2
За материнськими лініями	ДЗТ	0,23	2	0,115	2,8	3,04	0,027
	ЗЗТ	0,24	2	0,120	3,0	3,07	0,045
За батьківськими лініями	ДЗТ	0,0064	2	0,0032	0,08	3,04	0,0008
	ЗЗТ	0,4400	2	0,2200	5,50	3,07	0,082
Взаємодія ліній	ДЗТ	0,6636	4	0,1659	4,05	2,41	0,080
	ЗЗТ	0,0500	4	0,0125	0,31	2,44	0,009
Загальний вплив організованих факторів	ДЗТ	0,90	–	–	–	–	0,106
	ЗЗТ	0,73	–	–	–	–	0,135
Випадкові	ДЗТ	7,61	185	0,041	–	–	0,894
	ЗЗТ	4,66	122	0,040	–	–	0,865
Загальна	ДЗТ	8,51	193	–	–	–	–
	ЗЗТ	5,39	130	–	–	–	–

Таблиця 4.3

Факторіальна залежність кількості молочного жиру червоних степових корів (вища лактація, кг)

Джерело мінливості	Зональний тип	*SS*	*df*	*MS*	F-розрахункове	F-теоретичне	η_x^2
1	2	3	4	5	6	7	8
За материнськими лініями	ДЗТ	4710,1	2	2355,1	1,19	3,04	0,012
	ЗЗТ	449,8	2	224,9	0,37	3,07	0,005
За батьківськими лініями	ДЗТ	1474,1	2	737,05	0,37	3,04	0,004
	ЗЗТ	5500,0	2	2750,00	4,47	3,07	0,063

Закінчення таблиці 4.3

1	2	3	4	5	6	7	8
Взаємодія ліній	ДЗТ	11453,6	4	2863,4	1,45	2,41	0,030
	ЗЗТ	5844,9	4	1461,0	2,37	2,44	0,067
Загальний вплив організованих факторів	ДЗТ	17637,8	–	–	–	–	0,046
	ЗЗТ	11794,7	–	–	–	–	0,136
Випадкові	ДЗТ	364773,2	185	1971,747	–	–	0,954
	ЗЗТ	75099,9	122	615,600	–	–	0,864
Загальна	ДЗТ	382411,0	193	–	–	–	–
	ЗЗТ	86894,6	130	–	–	–	–

Таблиця 4.4

Факторіальна залежність швидкості молоковіддачі червоних степових корів (вища лактація, кг/хв)

Джерело мінливості	**Зональний тип**	***SS***	***df***	***MS***	**F-розрахункове**	**F-теоретичне**	η_x^2
За материнськими лініями	ДЗТ	0,08	2	0,04	0,25	3,07	0,003
	ЗЗТ	0,41	2	0,21	1,50	3,09	0,026
За батьківськими лініями	ДЗТ	1,11	2	0,555	3,47	3,07	0,038
	ЗЗТ	0,60	2	0,300	2,14	3,09	0,038
Взаємодія ліній	ДЗТ	1,18	4	0,295	1,84	2,44	0,040
	ЗЗТ	0,48	4	0,120	0,86	2,46	0,031
Загальний вплив організованих факторів	ДЗТ	2,37	–	–	–	–	0,080
	ЗЗТ	1,49	–	–	–	–	0,095
Випадкові	ДЗТ	27,17	168	0,01	–	–	0,920
	ЗЗТ	14,14	104	0,14	–	–	0,905
Загальна	ДЗТ	29,54	176	–	–	–	–
	ЗЗТ	15,63	112	–	–	–	–

Таблиця 4.5

Факторіальна залежність живої маси червоних степових корів (вища лактація, кг)

Джерело мінливості	Зональний тип	*SS*	*df*	*MS*	F-розрахункове	F-теоретичне	η_x^2
За материнськими лініями	ДЗТ	4552	2	2276,0	0,50	3,04	0,005
	ЗЗТ	10767	2	5383,5	1,29	3,07	0,019
За батьківськими лініями	ДЗТ	9391	2	4695,5	1,04	3,04	0,011
	ЗЗТ	10670	2	5335,0	1,28	3,07	0,019
Взаємодія ліній	ДЗТ	9250	4	2312,5	0,51	2,41	0,011
	ЗЗТ	34176	4	8544,0	2,05	2,44	0,061
Загальний вплив організованих факторів	ДЗТ	23193	–	–	–	–	0,027
	ЗЗТ	55613	–	–	–	–	0,098
Випадкові	ДЗТ	838656	185	4533,3	–	–	0,973
	ЗЗТ	509155	122	4173,4	–	–	0,902
Загальна	ДЗТ	861849	193	–	–	–	–
	ЗЗТ	564768	130	–	–	–	–

Після оцінки компонентної залежності ознак молочної продуктивності були розраховані параметри *D*, H_1, H_2, *F*, h^2, *E* та інші, які дозволяють дійти висновку про характер генетичних систем, що контролюють основні ознаки селекції в червоної степової худоби (табл. 4.6). Аналіз адитивних генів (*D*), що вносять власну складову на формування надою і жирності молока (%, кг) у тварин ДЗТ встановив, що їх експресія значно більша, ніж в аналогів ЗЗТ (крім швидкості молоковіддачі). З віком їх кількість (генів) змінюється, що свідчить про специфічну активність локусів та певних алелів, які є «утворюючими» до певної ознаки.

Таблиця 4.6

Компоненти генотипової дисперсії ознак у корів червоної степової породи різних зональних типів

Параметр	Зональний тип	Ознака молочної продуктивності за лактацію										Жива маса в першу лактацію, кг
		перша				третя			вища			
		надій за 305 дн., кг	вміст жиру в молоці, %	кількість молочного жиру, кг	швидкість молоковіддачі, кг/хв	надій за 305 дн., кг	вміст жиру в молоці, %	кількість молочного жиру, кг	надій за 305 дн., кг	вміст жиру в молоці, %	кількість молочного жиру, кг	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
D	ЗЗТ	413,56	0,0010	–26,43	0,0119	–81 662,09	–0,0002	317,54	–51 008,93	0,0037	5,71	–117,68
	ДЗТ	166 745,50	0,0097	306,02	–0,0027	202 991,10	0,0049	368,21	106 675,90	0,0245	429,05	–52,74
H_1	ЗЗТ	2313,91	0,0059	–37,35	0,0134	–65 512,37	0,0018	390,28	149 016,60	–0,0046	51,03	1033,37
	ДЗТ	53 773,59	0,0029	114,31	0,0559	221 132,10	0,0072	347,54	14 945,10	0,0170	83,31	292,10
H_2	ЗЗТ	3346,51	0,0051	–25,34	0,0147	–44 294,38	0,0021	362,64	129 421,10	–0,0030	70,10	896,85
	ДЗТ	55 395,36	0,0025	129,96	0,0529	208 211,90	0,0060	343,92	30 560,07	0,0139	103,09	256,03
F	ЗЗТ	–15232,76	–0,0063	–19,20	0,0076	–41 968,70	–0,0038	340,15	–82 354,70	–0,0025	–31,80	173,59
	ДЗТ	83 112,37	0,0030	102,16	–0,0013	158 527,80	0,0045	–46,01	75 765,80	0,0165	233,37	–10,72
h^2	ЗЗТ	–9541,38	–0,0014	–14,31	0,0184	–57 617,09	–0,0002	138,14	–11 843,22	–0,0035	146,83	103,90
	ДЗТ	46 528,54	0,0002	184,97	0,0463	153 486,20	0,0002	296,33	65 540,31	–0,0001	88,70	69,25
E	ЗЗТ	14 647,83	0,0029	33,40	0,0065	83 790,58	0,0036	148,49	59 921,77	0,0059	36,26	272,82
	ДЗТ	26 986,65	0,0008	53,82	0,0062	41 416,46	0,0013	107,16	66 365,85	0,0017	115,71	59,83

Продовження таблиці 4.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
sqr (H_1/D)	ЗЗТ	2,37	2,3840	1,19	1,0620	0,90	0,0000	1,11	0,00	0,0000	2,99	0,00
	ДЗТ	0,57	0,5440	0,61	0,0000	1,04	1,2130	0,97	0,37	0,8340	0,44	0,00
kd/ (*kd*+*kr*)	ЗЗТ	–3,39	–0,1352	0,35	0,6512	0,36	0,0000	0,74	0,00	0,0000	0,03	0,00
	ДЗТ	0,72	0,6425	0,64	0,0000	0,69	0,6890	0,47	0,97	0,7019	0,81	0,00
h^2/H_2	ЗЗТ	–4,27	–0,4141	0,85	1,8664	1,95	–0,1070	0,57	–0,14	1,7072	3,14	0,17
	ДЗТ	1,26	0,1178	2,14	1,3129	1,11	0,0414	1,29	1,74	–0,0134	1,29	0,41
h	ЗЗТ	–36,18	–0,0267	–3,23	–0,1522	66,71	–0,0500	15,75	180,40	–0,0300	13,18	17,49
	ДЗТ	–257,91	–0,0278	–14,99	0,2256	–429,14	0,0333	–19,38	–291,03	–0,0333	–13,21	10,66
uv	ЗЗТ	0,36	0,2150	0,17	0,2760	0,17	0,2960	0,23	0,22	0,1640	0,34	0,22
	ДЗТ	0,26	0,2160	0,28	0,2370	0,24	0,2100	0,25	0,51	0,2050	0,31	0,22
D/ (*D*+*E*)	ЗЗТ	0,03	0,2670	–3,79	0,6460	–38,37	–0,0660	0,68	–5,72	0,3850	0,14	–0,76
	ДЗТ	0,86	0,9260	0,85	–0,7650	0,83	0,7940	0,78	0,62	0,9360	0,79	–7,44
h^2b	ЗЗТ	0,36	0,6520	–0,91	0,4400	–0,98	0,3790	0,39	0,49	0,2070	0,43	0,35
	ДЗТ	0,67	0,8430	0,70	0,6940	0,66	0,6430	0,73	0,19	0,8440	0,50	0,51
h^2n	ЗЗТ	0,32	0,4970	–0,55	0,1230	–0,72	0,2860	0,01	0,22	0,3090	0,15	–0,18
	ДЗТ	0,50	0,7170	0,52	0,0400	0,24	0,2200	0,52	0,09	0,5180	0,38	–0,03
M_p	ЗЗТ	3724,43	3,9150	145,86	1,7830	4713,50	3,8930	172,23	4921,84	3,9220	192,65	494,75
	ДЗТ	4225,64	3,8420	163,60	1,6470	5646,61	3,8000	208,77	5733,47	3,8730	222,58	534,53
M_{fl}	ЗЗТ	3697,30	3,8950	143,44	1,6690	4763,53	3,8560	184,04	5057,14	3,8990	202,53	507,87
	ДЗТ	4032,21	3,8210	152,35	1,8160	5324,75	3,8250	194,24	5515,20	3,8480	212,68	542,53
M_{all}	ЗЗТ	3706,34	3,9020	144,24	1,7070	4746,85	3,8680	180,11	5012,04	3,9070	199,24	503,50
	ДЗТ	4096,68	3,8280	156,10	1,7590	5432,04	3,8170	199,08	5587,95	3,8570	215,98	539,86

Закінчення таблиці 4.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
V_p	ЗЗТ	15 061,38	0,0039	6,97	0,0184	2128,49	0,0034	466,03	8912,85	0,0096	41,97	155,14
	ДЗТ	193 732,20	0,0105	359,84	0,0035	244 407,50	0,0062	475,37	17 3041,80	0,0262	544,76	7,09
V_{fl}	ЗЗТ	19 076,58	0,0078	11,35	0,0005	37 688,84	0,0045	27,95	122 420,30	0,0041	14,91	336,31
	ДЗТ	2151,73	0,0015	14,80	0,0106	1871,05	0,0014	193,50	861,16	0,0019	2,75	108,66
V_{all}	ЗЗТ	15 872,27	0,0059	10,30	0,0082	24 713,42	0,0040	168,87	83 317,27	0,0051	44,23	292,01
	ДЗТ	59131,98	0,0036	130,83	0,0146	88 169,50	0,0026	292,62	55 709,57	0,0079	162,43	85,66
E_p	ЗЗТ	10 633,75	0,0043	4,73	0,0164	24 359,56	0,0046	4,23	7967,14	0,0009	15,50	34,65
	ДЗТ	3489,03	0,0011	5,88	0,0131	41 940,14	0,0023	29,76	37 946,74	0,0026	33,42	42,57
E_{fl}	ЗЗТ	18 522,24	0,0017	43,58	0,0025	122 663,80	0,0028	234,88	86 815,92	0,0038	43,85	165,99
	ДЗТ	41 027,81	0,0006	80,52	0,0033	49 478,60	0,0006	124,09	85 099,41	0,0013	155,60	78,54
E_{all}	ЗЗТ	14 647,83	0,0029	33,40	0,0065	83 790,58	0,0036	148,49	59 921,77	0,0059	36,26	272,82
	ДЗТ	26 986,65	0,0008	53,82	0,0062	41 416,46	0,0013	107,16	66 365,85	0,0017	115,71	59,83

Необхідно зазначити, що батьківські форми ДЗТ червоної степової породи за досліджуваними ознаками селекції (крім швидкості молоковіддачі та живої маси) характеризувалися явною перевагою домінантних алелів ($F > 0$), у той час як їх аналоги ЗЗТ мали переважну кількість рецесивних генів ($F < 0$). Але балансова (uv) характеристика корів обох зональних типів та аналіз значень H_1 та H_2 виявили за загальною кількістю домінантних і рецесивних генів все ж таки перевагу останніх, причому різниця між групами не була суттєвою. Підтвердженням цьому є значення домінування за всіма гетерозиготними локусами (h^2) прямого контролю ознак молочної продуктивності, що у тварин ЗЗТ були від'ємними, коли в аналогів ДЗТ – позитивними, крім живої маси. Зіставлення величин D і H_1 вказує, що за ознаками молочної продуктивності, живою масою червоні степові корови дніпропетровського зонального типу забезпечують нащадкам високий тип успадкування їх (за ознаками) генетичної мінливості з можливістю порівняно легкої оцінки, тим часом як в аналогів запорізького зонального типу – навпаки.

У гібридів (нащадків F_1) запорізького зонального типу середня ступінь домінування (sqr) виявила гетерозисні ефекти за надоєм і жирністю молока (%, кг), швидкістю молоковіддачі лише в першу лактацію; з віком ці характеристики змінилися за першими двома ознаками на неповне домінування. Це свідчить про зміну характеру генного контролю ознак в онтогенезі. Худоба дніпропетровського зонального типу в усі оцінені лактації мала неповно домінантний тип генетичного зумовлення основних ознак селекції. Варто відмітити, що за живою масою у всіх представників червоної степової породи гетерозисні ефекти у віці першої лактації нами не були зафіксовані.

Частка домінантних локусів ($kd/(kd+kr)$) у корів ДЗТ була в усі лактації вищою за такі в аналогів ЗЗТ, із різною величиною різниці за досліджуваними ознаками; з віком вона збільшувалася. Це збігається і з одержаними значеннями числа ефективних факторів (за домінантними генами) у тварин. При цьому середній напрямок домінування не має повної тотожності з часткою

алелів із позитивною домінантною дією, тобто останні часто є «прихованими» генетичним фоном поліморфних локусів.

Встановлено високі й середні показники успадкування у вузькому розумінні (h^2n; за компонентами батьків) відповідно до вмісту та кількості молочного жиру (0,72 і 0,52), рівню надоїв (0,50) у корів ДЗТ у першу лактацію. Аналоги ЗЗТ їм поступались, а з віком ці значення в обох представників досліджуваних зональних типів змінювалися. Зіставляючи характеристики h^2b та h^2n за живою масою в корів червоної степової породи можна стверджувати, що поєднання спадкових програм батьківських форм призводить до зміни ефектів генетичного контролю ознаки, що потрібно враховувати в селекційних програмах тварин.

Вміст жиру в молоці порівняно до всіх інших ознак дослідження має найменший ступінь залежності від впливу умов середовища, причому в обох зональних типах (E = 0,0029…0,0008; перша лактація), проте найбільша підконтрольність середовищу виявлена за кількістю надоєного молока. З віком, як і очікувалось, методика діалельного аналізу встановлює слабшання генетичного контролю ознак молочної продуктивності. Зіставлення дисперсій (V_i) ознак молочної продуктивності і живої маси за батьками, матерями, їх середніми значеннями та внеску мінливості за рахунок середовища (E_i) доводить, що паратипові впливи мають порівняно більшу частку в загальній мінливості фена під час реалізації генетичної програми, причому з різним ефектом (за часткою) у представників ДЗТ та ЗЗТ за конкретною ознакою і віком постнатального онтогенезу.

Отже, нами встановлено тип генів, що визначають рівень молочної продуктивності і живої маси в корів різних зональних типів червоної степової породи. Так, при переважній залежності ознак селекції від адитивної дії генів прямого впливу локусів домінантної дії на фени, як правило, не встановлюється (характерно для худоби ДЗТ), баланс між домінантними і рецесивними алелями є на користь останніх, успадкування ознак при цьому високе, а гетерозисних ефектів не фіксується. У таких корів червоної степової породи кількість ефективних локусів домінантної дії порівняно вища, але і вплив середовищних ефектів на ознаки

є значущим. Разом із тим у представників запорізького зонального типу при перевазі дій домінантних генів, ніж адитивного типу контролю ознак, успадкування характеру реалізації спадкової програми є низьким, проте гетерозисні ефекти є панівним типом формування основних фенів селекції молочної худоби. Частка ефективних локусів домінантної дії не є значущою при все ж таки перевазі рецесивних генів у балансі поліморфних локусів, що мають пряму дію на селекційні ознаки.

Зазначимо, що частка домінантних локусів з віком має тенденцію до збільшення в обох зональних типах червоної степової породи, як і кількість ефективних локусів домінантної дії, хоча експресія гетерозисних ефектів з лактаціями слабшає (за підконтрольними ознаками дослідження).

Встановлено, що середній напрямок домінування всіх полігенних локусів ознак молочної продуктивності повністю не збігається з таким ефективної дії, що необхідно враховувати при організації племінної роботи в стадах і популяціях тварин. Проведені дослідження свідчать про доцільність використання діалельного аналізу для оцінки компонентів складних полігенних ознак, типу їх успадкування та використання окремих результатів для проведення належної селекційної роботи з молочної худобою.

ГЛАВА 5

ВИКОРИСТАННЯ ІМУНОГЕНЕТИЧНОГО АНАЛІЗУ ЗА ГАПЛОТИПАМИ ТВАРИН ДЛЯ ОПТИМІЗАЦІЇ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ СТАД ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ

Використання генофонду вітчизняних новостворених порід великої рогатої худоби за умов більш повної реалізації їхнього генетичного потенціалу продуктивності, племінної цінності, ведення великомасштабної селекції в молочному скотарстві є актуальною проблемою й потребує вирішення багатьох завдань [135]. Одним із них є розроблення методів та прийомів біохімічного та імуногенетичного аналізу в селекційно-племінній роботі. Як стверджують В. Н. Іовенко [80], В. Н. Іовенко, В. М. Туринський [81], В. Г. Назаренко та ін. [126], В. А. Кириченко [85], спостереження за змінами генетичних структур популяцій в процесі схрещування та чистопородного розведення дозволяє оцінити алельний стан генів, що кодують синтез білків, виявити генетичні маркери високої продуктивності, резистентності, оптимального поєднання батьківських пар, а також встановити роль кожної з вихідних порід у формуванні генетичної структури на різних етапах породоутворення. На переконання багатьох вчених [3, 8, 13, 52, 115] для більш глибокого вивчення окремих порід, популяцій та стад з метою визначення внутрішньої диференціації, попередніх процесів породоутворення, оцінки результатів внутрішньопородного удосконалення та філогенетичних взаємин і взаємного впливу необхідно проводити імуногенетичні дослідження.

Низка дослідників [160, 112, 115, 162] неодноразово наголошували, що одержана імуногенетична інформація щодо особливостей генофонду дозволяє відбирати вихідний матеріал для селекції на підставі генетичної оцінки рівнів внутрішньопородної та міжпородної мінливості. Інколи такі дослідження ускладнені тим, що фахівцю відомі лише частоти еритроцитарних антигенів без інформації про частоти генотипів.

У такому разі набір кров'яних факторів можна розглядати як гаплотип [151], вивчення якого і стало предметом наших досліджень.

Визначення груп крові піддослідних тварин проводили в лабораторіях імуногенетики Інституту тваринництва степових районів ім. М. Ф. Іванова «Асканія-Нова» НААН та ПП В. М. Врублєвського (м. Бровари) з використанням стандартних моноспецифічних реагентів та методик дослідження [139].

Проаналізовано на першому етапі поліморфізм дев'яти генетичних систем 53 еритроцитарних факторів у корів порід червона степова і українська червона молочна двох заводських типів – жирномолочного і голштинізованого, українська чорно-ряба молочна. На другому етапі імуногенетичних досліджень було проаналізовано поліморфізм чотирьох однофакторних генетичних систем – *J*, *L*, *M* та *Z* у зазначених вище порід.

Вибіркові оцінки частот алелів було одержано для худоби всіх генотипів методом максимальної правдивості за кожним поліморфним локусом окремо та за всією вибіркою (Вейр Б. [27]). Алельна різноманітність багатофакторних генетичних систем була оцінена за середньою кількістю алелів на локус (*Na*), середньою ефективною кількістю алелів на локус (*Ne*), інформаційним індексом Шеннона (*I*), у той час як однофакторних – за кількістю бінарних локусів (*No.Bands*), частотністю бінарних локусів (*No.Bands Freq.*), кількістю унікальних бінарних локусів (*No.Private Bands*), кількістю загальних бінарних локусів (*No.LComm Bands*) та середнім рівнем гетерозиготності (*He*±*SE*). Для оцінки рівня генетичної мінливості в межах кожного генотипу і між ними використано аналіз молекулярної мінливості (AMOVA). Міжгрупові відмінності для всіх вибірок одержано

на підставі оцінки *Φst* (аналог *Fst*). Розраховано значення останнього для усіх пар оцінених генотипів. Рівень значущості було визначено за допомогою рандомізації (використано 999 пермутацій). Рух генів (*gene flow*) між вибірками (середня кількість мігрантів за одну генерацію) розраховано за формулою 5.1:

$$Nm = \frac{1}{4}\left(\frac{1}{\Phi st} - 1\right). \qquad (5.1)$$

Рівень генетичної подібності між породами й типами визначено за допомогою матриць генетичної дистанції (*CD*) Нея (Nei M., 1972) та міжгрупової (*Φst*) молекулярної різниці (AMOVA). На підставі останніх побудовано дендрограми генетичної подібності між дослідженими генотипами; використано метод UPGMA. Також здійснено візуалізацію близькості оцінених порід і типів у просторі перших двох координат (PCoA). Далі визначено кореляційну мінливість між значеннями *CD* та *Φst* за допомогою параметра Мантеля (*MP*; Peakall R., Smouse P. E., 2006). Фіксація генетичної дискретності порід молочної худоби в просторі двох координат виконана за допомогою параметра рангової кореляції Кендаля (Kendall; $\tau_к$). Візуалізацію просторової орієнтації окремих еритроцитарних факторів у площині двох координат здійснено за допомогою міри ідентичності Хеммінга (Hamming). Статистичний аналіз генетичних параметрів виконано за допомогою програм GenIAEx v.6.0 (Peakall R., Smouse P. E., 2006) [314], STATISTICA v.5.5 [104] та MEGA v.3.1 (Kumar S., Tamura K., Nei M., 2004) [278].

Аналіз усіх досліджених локусів дозволив виявити мономорфність корів оцінених генотипів лише за локусом $B^{B'}$ (рис. 5.1), у той час як унікальні алелі встановлено для локусів $B^{K'}$ у червоної степової породи та в корів УЧРМ – $A^{Z'}$ та $B^{B''}$ відповідно (табл. 5.1–5.2).

У генетичній системі *A* максимальна частота характерна для алелі A_2 (0,517) як у загальному аналізі (група контролю), так і в розрізі генотипів корів. Алель *Z'* був наявний лише в худоби УЧРМ породи, проте в останніх не виявлено алелі A_1. У генетичній системі *B* алелі B_2, Y_2, E'_2 виявили максимальну наявність у худоби всієї вибірки, тим часом як для ЧС породи найбільшу частоту зафіксовано в алелів B_2 (0,400), Y_2 (0,700) та *Q'* (0,400),

в аналогів УЧМжт – B_2, O_1, O_2, A'_1, A'_2 і G', УЧМгт – B_2, Y_2, A'_1, A'_2 і E'_2 та худоби УЧРМ породи – лише E'_2 (0,679). Відповідно до вказаних вище генотипів встановлено й відсутність таких алелів – I_1, Q, B', D', I', B''; I_1, Q, T_1, T_2, B', I', K', J'_2, B'', G''; B', D', K', J'_2, B''; K, I_1, O_1, P_2, T_1, A'_1, A'_2, B', K', J'_2, Y' та B''.

Таблиця 5.1

Частота ідентифікованих унікальних (*Private Alleles*) алелів молочної худоби різних генотипів

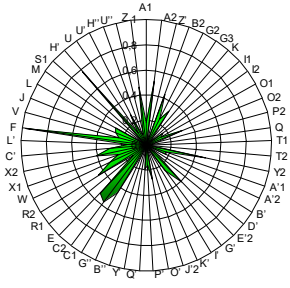
Порода, заводський тип	*n*	Алель	*Na*	Частота
ЧС	10	K'	2	0,100
УЧРМ-1	28	Z'	2	0,071
УЧРМ-2	47	B''	2	0,021

Таблиця 5.2

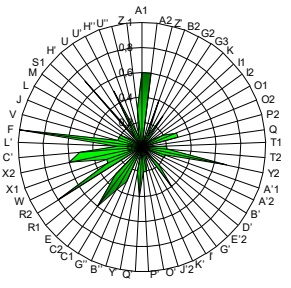
Перелік корів з ідентифікованими унікальними алелями (*Private Alleles*)

Порода, заводський тип	Кличка і номер тварини	Система крові та алель	Рівень розвитку ознак молочної продуктивності в першу лактацію		
			надій, кг	вміст жиру в молоці, %	кількість молочного жиру, кг
ЧС	Шустрая	$B^{K'}$	3317	–	–
УЧРМ-1	Кайма 334	$A^{Z'}$	2103	3,86	81
	Мавка 0037	$A^{Z'}$	2504	3,89	97
УЧРМ-2	Ласкава 4961	$B^{B''}$	4100	3,60	148

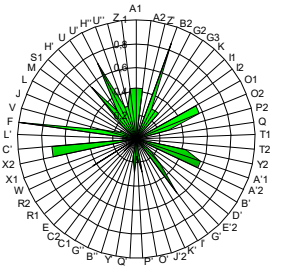
У генетичній системі *C* алель R_1 не знайдено у ЧС та її дочірньої породи – УЧМ. Для останньої (в обох заводських типах) специфічністю є висока частота алелі C' (0,571–0,714) і одночасно відсутність фактору X_1. Корови української чорно-рябої молочної породи мали всі досліджені алелі генетичної системи *C* з максимальною частотою за антигенами C_1, C_2, E, X_1 та X_2.



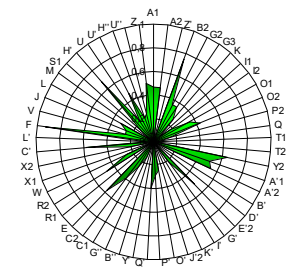
Контрольна група



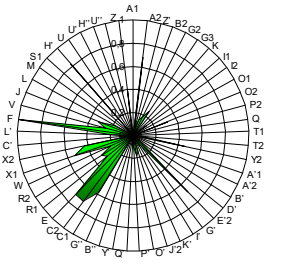
Червона степова



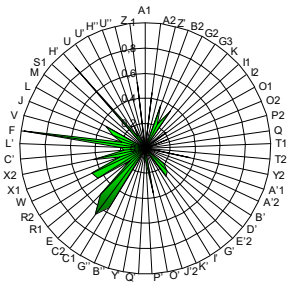
Українська червона молочна
жирномолочний тип



голштинізований тип



Українська чорно-ряба молочна
ДП ДГ «Червоний шахтар»



ДП «ПЗ “Степове”»

Рисунок 5.1. Імуногенетичні профілі мікропопуляцій молочної худоби різних порід та заводських типів

У генетичній системі *F* виявлено перевагу в молочної худоби всіх генотипів за алелем *F* (0,975), проте в системах *J*, *L* та *Z* суттєвих різниць між генотипами худоби не встановлено. Аналіз корів за локусом M^M виявив його відсутність у тварин УЧРМ та УЧМжт. А ідентифікація наявності антигенів системи *S* встановила лише високу частоту алелі *H'* в усіх оцінених порід і типів корів (0,571–0,851). Худоба ЧС та УЧРМ не мала у своєму генотипі алелі S_1, у той час як усі червоні породи характеризувалися відносно вищою за аналогів УЧРМ частотою алелі *U'*.

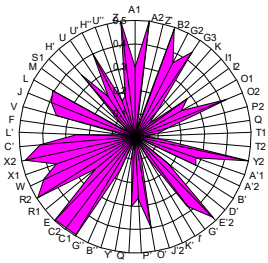
Отже, для червоних і чорно-рябих порід молочної худоби характерною є специфічність присутності та частоти антигенного набору, а також поліморфність усіх оцінених генетичних систем.

Досліджено, що рівень гаплотипної різноманітності (рис. 5.2), як правило, мав вищий прояв у тих алелів, які мали високу частотність у мікропопуляціях молочної худоби, але в ЧС породи високочастотний локус C^{R2} одночасно мав *h* на рівні 0,320.

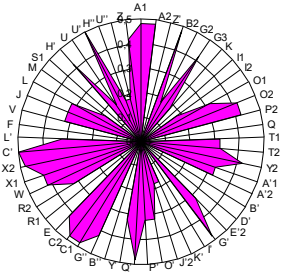
Аналогічне встановлено за локусом B^{B2} для корів голштинізованого і жирномолочного заводських типів УЧМ та локусом $S^{H'}$ в УЧРМ породі. Разом із тим низькочастотні локуси B^{B2}, B^{G3}, C^{R1}, C^{R2} та J^J у представників української чорно-рябої молочної худоби мали високий рівень генетичної різноманітності (*h* = 0,408–0,462). Максимальні значення гаплотипної мінливості (0,500) були встановлені в корів ЧС породи за алелями *C'* і *U'*, в аналогів УЧМгт – A'_1 і E'_2 та УЧРМ – *E*, де виявлено й високу частоту алелів.

Необхідно зазначити також, що корови всіх оцінених порід і типів мали низьку середню локусну різноманітність власних гаплотипів (*H* = 0,273; табл. 5.3), хоча в контексті досліджених мікропопуляцій відносно більші значення характерні для представників ЧС та її дочірньої породи – УЧМ (0,246–0,298).

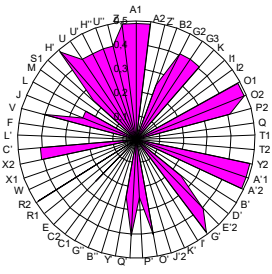
Рівень мінливості між породами й заводськими типами є незначний (табл. 5.4). Найвища кількість алелів на локус характерна для ЧС корів та аналогів УЧМгт – 1,811 ± 0,054 та 1,849 ± 0,050 відповідно. У цих тварин встановлено вищі значення ефективної кількості алелів на локус, проте аналоги УЧРМ породи мають найменші значення вказаних параметрів.

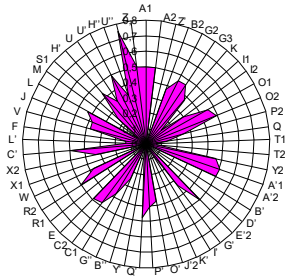


Контрольна група

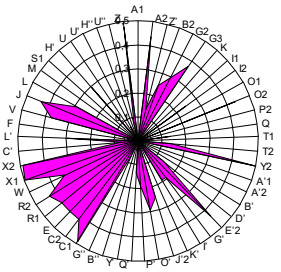


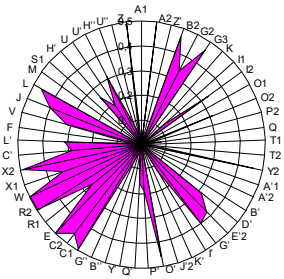
Червона степова





Українська червона молочна
жирномолочний тип голштинізований тип





Українська чорно-ряба молочна
ДП ДГ «Червоний шахтар» ДП «ПЗ “Степове”»

Рисунок 5.2. Профілі генетичної різноманітності еритроцитарних антигенів мікропопуляцій худоби різних порід і заводських типів

Подібна закономірність між худобою спільного походження (червоного кореня та чорно-рябої масті) притаманна щодо значень інформаційного індексу Шеннона та очікуваної локусної гетерозиготності.

Таблиця 5.3

Середні значення мінливості гаплотипів молочної худоби різних порід та типів, *X*

Параметр різноманітності	Порода, заводський тип					*N* = 120
	ЧС, *n* = 10	УЧМжт, *n* = 7	УЧМгт, *n* = 28	УЧРМ-1, *n* = 28	УЧРМ-2, *n* = 47	
Середня гаплотипна локусна (*H*)	0,286	0,246	0,298	0,201	0,227	0,273
Очікувана (*Ve*)	9,308	7,610	9,287	6,783	7,388	9,088

На переконання багатьох дослідників [69, 157, 193, 220, 273, 280, 284, 291, 340, 345, 351, 356], аналіз алелів та еритроцитарних факторів за певними генеалогічними структурами, різними генофондами на всіх етапах породоутворення є невід'ємним елементом у технології селекції.

Таблиця 5.4

Гаплотипні моделі алелів молочної худоби різних порід та типів, $X \pm S_x$

Параметр	Порода, заводський тип					*N* = 120
	ЧС, *n* = 10	УЧМжт, *n* = 7	УЧМгт, *n* = 28	УЧРМ-1, *n* = 28	УЧРМ-2, *n* = 47	
1	2	3	4	5	6	7
Кількість алелів на локус (*Na*)	1,811 ± 0,054	1,623 ± 0,067	1,849 ± 0,050	1,679 ± 0,065	1,774 ± 0,058	1,981 ± 0,019
Кількість алелів з мінливістю більше ніж 5 % (*Na Freq.*>= 5 %)	1,811 ± 0,054	1,623 ± 0,067	1,755 ± 0,060	1,604 ± 0,068	1,604 ± 0,068	1,792 ± 0,056
Ефективна кількість алелів на локус (*Ne*)	1,475 ± 0,045	1,403 ± 0,053	1,519 ± 0,051	1,326 ± 0,046	1,381 ± 0,050	1,449 ± 0,047
Інформаційний індекс Шеннона (*I*)	0,430 ± 0,033	0,362 ± 0,041	0,443 ± 0,035	0,311 ± 0,036	0,346 ± 0,036	0,422 ± 0,030

Закінчення таблиці 5.4

1	2	3	4	5	6	7
Кількість унікальних алелів (*No. Private Alleles*)	0,019 ± 0,019	0,000	0,000	0,019 ± 0,019	0,019 ± 0,019	1,981± 0,019
Кількість загальних алелів, наявних у 25 % чи менше від популяції (*No. LComm Alleles* (<=25 %))	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Кількість загальних алелів, наявних у 50 % чи менше від популяції (*No. LComm Alleles* (<=50 %))	0,075 ± 0,037	0,038 ± 0,026	0,132 ± 0,047	0,133 ± 0,044	0,132 ± 0,047	0,000
Очікувана гетерозиготність на локус (*He*)	0,286 ± 0,023	0,246 ± 0,028	0,298 ± 0,026	0,201 ± 0,025	0,227 ± 0,026	0,273 ± 0,023

Разом із тим ініційовані в країні породотворні процеси зумовили тиск генетичного навантаження на самі популяції молочної худоби, а порівняльну оцінку генофондів, на думку Б. Є. Подоби та ін. [139], варто здійснювати на антигенному рівні, оскільки такі дослідження за алелями в багатьох випадках ускладнено через високу породоспецифічність.

Одночасно варто нагадати, що кількість наявної інформації про значущість імуногенетичного тестування викликала й потребу удосконалення методології, яка дозволяє здійснювати генетичний моніторинг стад і порід, їх структур і, звісно, ознак селекції. У разі наявності лише частот гаплотипів, як з'ясовано нами, вдається провести порівняння порід та популяцій, стад тварин.

Оцінка молекулярної диференціації молочної худоби (табл. 5.5) підтверджує високу вірогідну відмінність між дослідженими генотипами корів ($\Phi st = 0{,}102$; $p < 0{,}001$). При цьому коефіцієнти генетичної дистанції (табл. 5.6) вказують на певну

відокремленість ЧС, УЧМ та УЧРМ порід. Худоба червоних порід утворює досить відокремлений генний пул від тварин чорно-рябої масті (рис. 5.3).

Таблиця 5.5

Молекулярна мінливість (AMOVA) локусів еритроцитарних антигенів у молочної худоби різних порід та типів

Фактор мінливості	*SS*	*df*	*MS*	*E*(*MS*)	%	*Φst*	*p*
Міжгруповий	93,453	4	23,363	0,762	10	0,102	< 0,001
Внутрігруповий	773,947	115	6,730	6,730	90		
Загальний	867,400	119	30,093	7,493			

Таблиця 5.6

Міжгрупова генетична дистанція (*GD*; нижче діагоналі) та генетична тотожність (*GI*) за Неєм (Nei, 1972; вище діагоналі) молочної худоби різних порід та типів

Порода, заводський тип	*n*	Порода, заводський тип				
		ЧС	УЧМжт	УЧМгт	УЧРМ-1	УЧРМ-2
ЧС	10	X	0,981	0,944	0,898	0,956
УЧМжт	7	0,063	X	0,925	0,867	0,940
УЧМгт	28	0,039	0,035	X	0,966	0,961
УЧРМ-1	28	0,062	0,142	0,078	X	0,939
УЧРМ-2	47	0,045	0,108	0,058	0,019	X

Одночасно, обидва заводські типи української червоної молочної породи є близькими (*GI* = 0,925) між собою, хоча худоба УЧМжт найбільш генетично ідентична (*GI* = 0,981) до власної материнської породи – ЧС, ніж УЧМгт (табл. 5.7). Очікувана невисока відмінність між представниками УЧРМ у різних племінних стадах і фактично виявилась мізерно малою (*GD* = 0,019; табл. 5.8). Варто уваги і те, що голштинізований тип, а ні жирномолочний УЧМ породи, мав меншу генетичну дистанцію з представниками УЧРМ, де також характерна частка крові голштинської худоби (*GD* = 0,058–0,078).

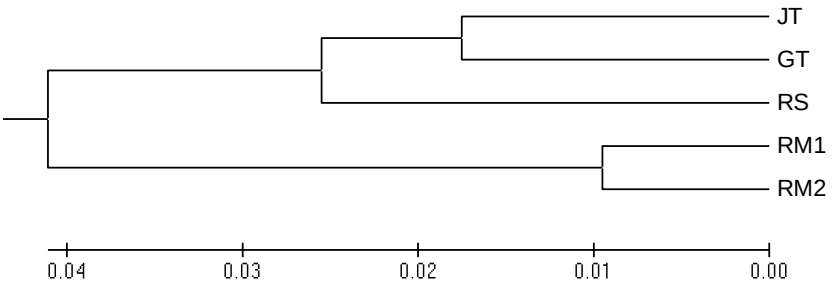


Рисунок 5.3. Дендрограма генетичної подібності між молочною худобою різних генотипів за *GD* (Nie, 1972; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Таблиця 5.7

Парна міжгрупова генетична дистанція (*GD*) за Неєм (Nei, 1972) молочної худоби різних порід та типів

Порода, заводський тип	*GD*
ЧС – УЧМжт	0,063
ЧС – УЧМгт	0,039
УЧМжт – УЧМгт	0,035
ЧС – УЧРМ-1	0,062
УЧМжт – УЧРМ-1	0,142
УЧМгт – УЧРМ-1	0,078
ЧС – УЧРМ-2	0,045
УЧМжт – УЧРМ-2	0,108
УЧМгт – УЧРМ-2	0,058
УЧРМ-1 – УЧРМ-2	0,019

Ці дослідження підтверджуються й аналізом міжгрупової різниці при використанні алгоритму AMOVA (рис. 5.4), хоча рівень розмежованості дещо змінився (табл. 5.9).

Таблиця 5.8

Показники міжгрупової *Фst* (нижче діагоналі) та *p* (вище діагоналі) молочної худоби різних порід та типів

Порода, заводський тип	Порода, заводський тип				
	ЧС	УЧМжт	УЧМгт	УЧРМ-1	УЧРМ-2
ЧС	×	0,196	0,182	**0,001**	**0,001**
УЧМжт	0,024	×	0,421	**0,001**	**0,001**
УЧМгт	0,020	0,000	×	**0,001**	**0,001**
УЧРМ-1	0,115	0,272	0,159	×	**0,001**
УЧРМ-2	0,069	0,197	0,119	0,038	×

Примітка: виділені значення $p < 0,05$.

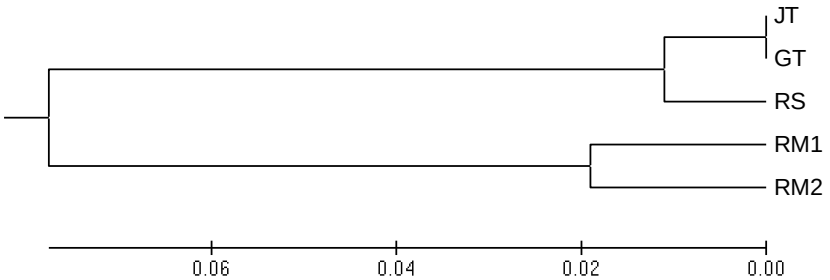


Рисунок 5.4. Дендрограма генетичної подібності між молочною худобою різних генотипів за *Фst* (AMOVA; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Таблиця 5.9

Парна міжгрупова генетична різниця (*Фst*) молочної худоби та оцінка руху генів (*Nm*) молочної худоби різних порід і типів

Порода, заводський тип	*Фst*	*Nm*	*p*
1	2	3	4
ЧС – УЧМжт	0,024	9,991	0,196
ЧС – УЧМгт	0,020	12,218	0,182
УЧМжт – УЧМгт	0,000	0,000	0,421
ЧС – УЧРМ-1	0,115	1,915	**0,001**

Закінчення таблиці 5.9

1	2	3	4
УЧМжт – УЧРМ-1	0,272	0,669	**0,001**
УЧМгт – УЧРМ-1	0,159	1,327	**0,001**
ЧС – УЧРМ-2	0,069	3,373	**0,001**
УЧМжт – УЧРМ-2	0,197	1,020	**0,001**
УЧМгт – УЧРМ-2	0,119	1,856	**0,001**
УЧРМ-1 – УЧРМ-2	0,038	6,341	**0,001**

Примітка: виділені значення $Фst\ p < 0,05$.

Ступінь генетичної подібності, що оцінена за методикою Майала – Ліндстрема [67], найвищою є між коровами голштинізованого і жирномолочного заводських типів УЧМ й різних стад УЧРМ ($r_{УЧМжт\text{-}УЧМгт} = 0,4441$; $r_{УЧРМ\text{-}1\text{-}УЧРМ\text{-}2} = 0,3876$) та коровами ЧС і УЧМ порід ($r_{ЧС\text{-}УЧМгт} = 0,4743$; $r_{ЧС\text{-}УЧМжт} = 0,5952$), у той час як в решти ці значення, зрозуміло, вищі. Змодельована дендрограма на підставі значень *r* сформувала генний пул генетично подібних порід – ЧС та УЧМ і окремий пул – різні стада УЧРМ (рис. 5.5). Варто уваги і те, що аналіз еритроцитарних факторів дозволив встановити значущий рух генів (див. табл. 5.9) між ЧС і УЧМ породами ($Nm = 9,991–12,218$), а також зафіксував це явище, зрозуміло, і в одній і тій самій породі, у нашому випадку – УЧРМ ($Nm = 6,341$), яка представлена (у наших дослідженнях) двома географічно різними племінними стадами. У решти пар «поєднань» порід і типів обмін генами несуттєвий, проте між представниками двох заводських типів УЧМ породи ані значень *Фst*, ані *Nm* не встановлено, що може бути пояснено їхньою високою генетичною близькістю.

Використання розрахованих матриць генетичних дистанцій за Неєм (Nei M., 1972) з урахуванням ординації сформованих мікропопуляцій у просторі перших двох координат (рис. 5.6) фактично візуалізовало чітку відокремленість корів червоної степової породи від аналогів УЧМ та переважно від УЧРМ порід. Останні також знаходяться в різних квадратах площини «генетичного поля». Використання ж цієї методики для аналізу матриці міжгрупових дистанцій за *Фst* (рис. 5.7), не змінюючи

суттєво попередню інтерпретацію, візуально підтверджує більшу подібність наявних у дослідженні червоних порід між собою, ніж до ровесниць української чорно-рябої молочної породи.

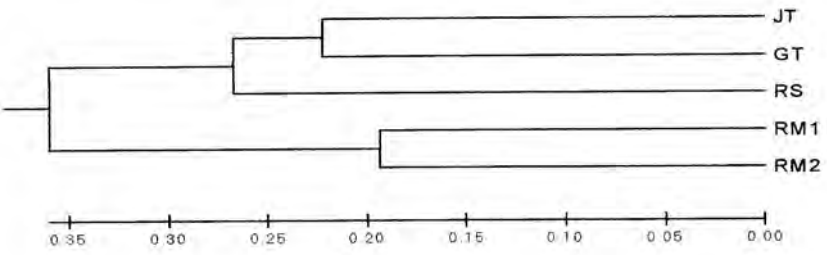


Рисунок 5.5. Дендрограма генетичної подібності між молочної худобою різних генотипів за *r* (Майала та Ліндстрема; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

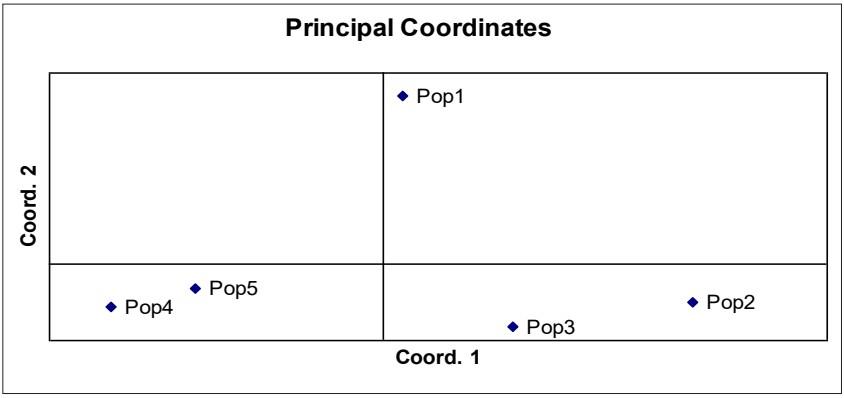


Рисунок 5.6. Результати аналізу головних координат (PCoA; молочна худоба різних генотипів у просторі перших двох координат, що розраховані за Неєм (Nei M., 1972); Pop 1 – ЧС, Pop 2 – УЧМжт, Pop 3 – УЧМгт, Pop 4 – УЧРМ-1, Pop 5 – УЧРМ-2)

Нами перевірено ідентичність ефективності застосування значень генетичної подібності та дискретності за методиками M. Nei та AMOVA при застосуванні процедури ординації мікропопуляцій у просторі перших двох координат (рис. 5.8).

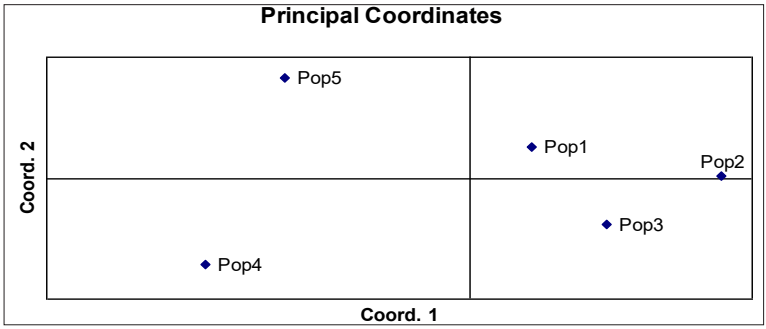


Рисунок 5.7. Результати аналізу головних координат (PCoA; молочна худоба різних генотипів у просторі перших двох координат, що розраховані за *Фst* (AMOVA); Pop 1 – ЧС, Pop 2 – УЧМжт, Pop 3 – УЧМгт, Pop 4 – УЧРМ-1, Pop 5 – УЧРМ-2)

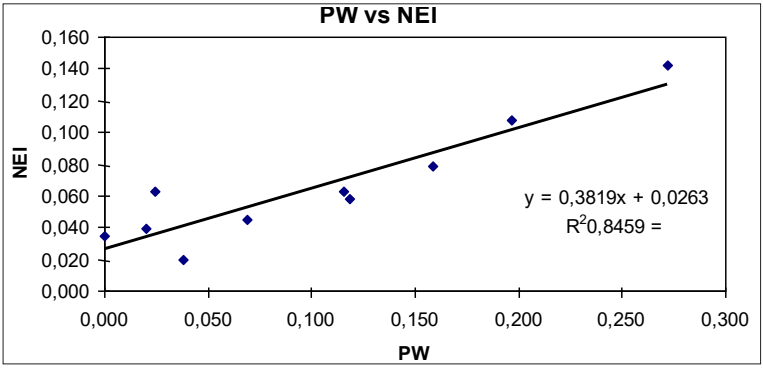


Рисунок 5.8. Кореляційна мінливість за Мантелєм (Mantel Parameters; Peakall, Smouse, 2006) значень *CD* (Nei M., 1972) та *Фst* (AMOVA) частот еритроцитарних факторів молочної худоби різних генотипів (NEI – *CD*, PW – *Фst*)

Оцінка матриць відповідних частот генетичної диференціації за M. Nei та AMOVA на підставі відповідних еритроцитарних локусів за допомогою параметра Мантеля підтвердило їх високу подібність (R_M = 0,920; p_Z = 0,020), що вказує на їх (методик оцінювання) однакову ефективність при генетичній характеристиці порід і типів молочної худоби.

Вивчення характеру парної залежності еритроцитарних антигенів у корів молочних порід за допомогою параметра рангової кореляції Кендаля в нашому дослідженні дозволило встановити, що худоба червоного кореню походження має значущу відокремленість від ровесниць чорно-рябої масті за рахунок алелів поліморфних систем *B* (*B*$_2$, *K*, *A*′$_1$, *A*′$_2$), *C* (*C*$_1$, *C*$_2$, *R*$_1$, *L*′), *S* (*H*′, *U*, *U*′, *H*′, *U*″), а також локусу J^J (рис. 5.9). Одночасно червона степова і ровесниці УЧМ, УЧРМ порід чітко дистанційовані завдяки антигенам B^{T2}, B^{Y2} та Z^z. Отже, підтверджуються попередні висновки про генетичну подібність худоби УЧМ голштинізованого і жирномолочного заводських типів та різних стад УЧРМ породи.

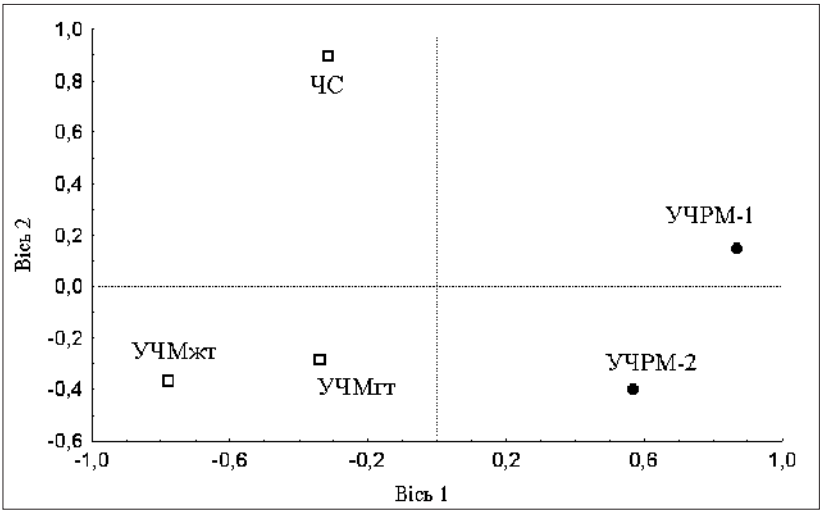


Рисунок 5.9. Результати агалізу τ_K еритроцитарних антигенів молочної худоби різних генотипів

Зіставлення алелофондів порівнюваних порід, як випливає з наших досліджень, дозволяє характеризувати генетичні відмінності й подібність окремих представників підроду *Bos taurus*, хоча інколи становить науковий інтерес встановлення близькості їх антигенів. Використаний параметр міри ідентичності Хеммінга встановив (рис. 5.10), що незалежно від походження антигени мають здатність формування острівної моделі «генетичного поля», що пояснюється частотністю кров'яних факторів і, імовірно, може інтерпретуватися як їх зчеплене успадкування.

Досвід впровадження імуногенетичних методів в Україні засвідчує, що при запровадженні технологічного процесу селекції стад і порід молочної худоби під імуногенетичним контролем досягається високий ступінь організаційної форми експертизи племінних (нуклеарних) тварин. Типування останніх здійснюється у ранньому віці, а оскільки еритроцитарні фактори незмінні з віком (за деякими винятками) [139], незалежні від фізіологічного стану тварин, хвороб і різних впливів зовнішнього середовища [49], їх спільність з полігеннно зумовленими корисними ознаками безсумнівна [123].

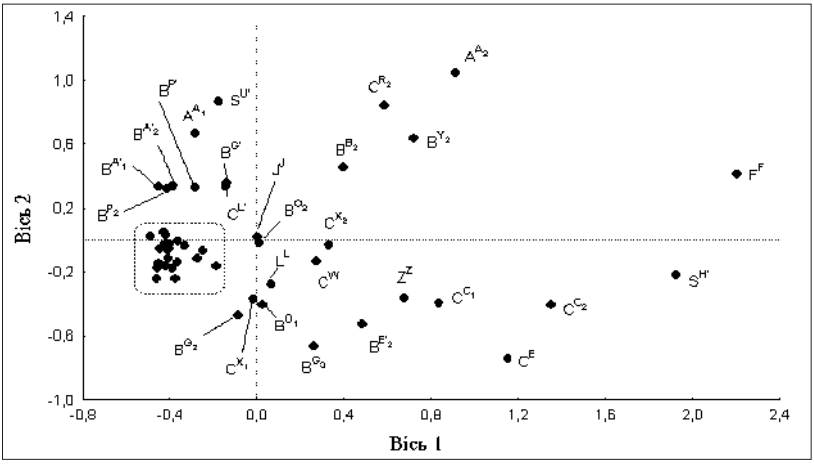


Рисунок 5.10. Результати аналізу ідентичності еритроцитарних антигенів молочної худоби різних генотипів за Hamming

На підставі цього фактично маємо те, що за відносно невеликою кількістю тварин надається досить точна характеристика активній частині породи, і в більшості випадків це оцінка за гаплотипами. У вирішенні проблеми швидкості одержання такого аналізу та його надійності в особин з великим генераційним інтервалом це розглядається як можливе рішення. Порівняння ж порід у таких випадках здійснюють за матеріалами дослідження маточного поголів'я або племінного молодняку в заводських стадах, або по бугаях-плідниках племпідприємств.

Ураховуючи що велика рогата худоба має досить велику кількість генетичних систем, початково дослідження здійснюють за простішими з них – однофакторними. Однак залишається вірогідним можливість формування некоректних висновків, оскільки вивчаються маломорфні системи. А тому нами виконані дослідження для з'ясування цих питань при використанні частот гаплотипів за генетичними системами *J*, *L*, *M* та *Z*.

Аналіз взаємозалежних частот локусів дозволив виявити вищі рівні значень у худоби УЧМ породи (обидва заводські типи) та УЧРМ генетичної системи *Z* (табл. 5.10), у той час як у ровесниць ЧС корів це системи *J* та *L* (0,200). В останніх та УЧМгт, що характерно, виявлена наявність антигенів генетичної системи *M*, коли в решти досліджених тварин вони відсутні. Найвища гетерозиготність виявлена в корів УЧРМ-2 і УЧМгт за локусом Z^Z (*He* = 0,432 та 0,414), що й мали високу частотність. Антигени *J* та *L* у корів ЧС та її дочірньої – УЧМжт мали подібні між собою рівні гетерозиготності, хоча загалом у представників материнської породи параметри були порівняно вищі (*He* = 0,189). Одночасна оцінка всіх генетичних однофакторних систем встановила повну поліморфність їх у корів порід ЧС та УЧМгт, проте як у решти значення не перевищували 75 %.

Аналіз бінарних алелів антигенів залежно від породи і заводського типу підтвердив різну кількість бінарних локусів та їх частотність (табл. 5.11), а також дозволив встановити, що й очікувалося, відсутність унікальних локусів в оцінених генетичних системах. Разом із тим у тварин УЧРМ-1, УЧРМ-2 та УЧМгт, де є частка крові голштинської худоби, середня гетерозиготність була порівняно вище за таку в ровесниць інших генотипів (0,201 ± 0,076…0,252 ± 0,092).

Таблиця 5.10

Генетична структура молочної худоби різних порід та типів

Порода, заводський тип	Генетична система крові	*n*	Взаємозалежна частота локусів (*Band Freq.*)	Частота локусу		Очікувана гетерозиготність генетичної різноманітності (*He*)	Відсоток поліморфних локусів
				"p"	*"q"*		
ЧС	*J*	10	0,200	0,106	0,894	0,189	100
	L		0,200	0,106	0,894	0,189	
	M		0,051	0,051	0,949	0,097	
	Z		0,163	0,163	0,837	0,273	
УЧМжт	*J*	7	0,074	0,074	0,926	0,137	75
	L		0,074	0,074	0,926	0,137	
	M		0,000	0,000	1,000	0,000	
	Z		0,244	0,244	0,756	0,369	
УЧМгт	*J*	28	0,134	0,134	0,866	0,232	100
	L		0,176	0,176	0,824	0,290	
	M		0,018	0,018	0,982	0,035	
	Z		0,293	0,293	0,707	0,414	
УЧРМ-1	*J*	28	0,176	0,176	0,824	0,290	75
	L		0,094	0,094	0,906	0,170	
	M		0,000	0,000	1,000	0,000	
	Z		0,221	0,221	0,779	0,344	
УЧРМ-2	*J*	47	0,149	0,149	0,851	0,254	75
	L		0,201	0,201	0,799	0,321	
	M		0,000	0,000	1,000	0,000	
	Z		0,316	0,316	0,684	0,432	
За вибіркою	×	120	×	×	×	×	85

Оцінка молекулярної диференціації молочної худоби (табл. 5.12) не підтвердила вірогідної та й наявної відмінності між дослідженими генотипами корів ($Фst = 0{,}000$; $p < 0{,}080$). А коефіцієнти генетичної дистанції (табл. 5.13) вказують на наявну відокремленість ЧС від УЧМгт та УЧРМ-2 порід, а також УЧМжт від УЧРМ-2. Не може бути пояснена й подібна до попередніх дистанційованість УЧРМ-1 й УЧРМ-2 (табл. 5.14).

Таблиця 5.11

Характеристика бінарних алелів антигенів молочної худоби різних порід і типів

Параметр	Порода, заводський тип				
	ЧС	УЧМжт	УЧМгт	УЧРМ-1	УЧРМ-2
Кількість бінарних локусів (*No.Bands*)	4	3	4	3	3
Частотність бінарних локусів з мінливістю >= 5 % (*No.Bands Freq.>= 5 %*)	4	3	3	3	3
Середній рівень гетерозиготності (*He±SE*)	0,187± 0,036	0,167± 0,077	0,243± 0,079	0,201± 0,076	0,252± 0,092

Таблиця 5.12

Молекулярна мінливість (AMOVA) локусів еритроцитарних антигенів у молочної худоби різних порід і типів

Фактор мінливості	*SS*	*df*	*MS*	*E(MS)*	*%*	*Φst*	*p*
Міжгруповий	1,866	4	0,467	0,000	0	0,000	< 0,080
Внутрігруповий	77,800	115	0,677	0,677	100		
Загалом	79,667	119	1,143	0,667			

Таблиця 5.13

Міжгрупова генетична дистанція (*GD*; нижче діагоналі) та генетична тотожність (*GI*) за Неєм (Nei, 1972; вище діагоналі) молочної худоби різних порід і типів

Порода, заводський тип	Порода, заводський тип				
	ЧС	УЧМжт	УЧМгт	УЧРМ-1	УЧРМ-2
ЧС	×	0,980	0,998	0,975	0,965
УЧМжт	0,010	×	0,986	0,989	0,988
УЧМгт	0,023	0,015	×	0,985	0,978
УЧРМ-1	0,012	0,011	0,014	×	0,990
УЧРМ-2	0,036	0,025	0,002	0,020	×

Використані значення генетичної дистанції корів різних мікропопуляцій дозволили сформувати два генні пули складом порід, який не збігається з попередньо одержаними нами даними щодо подібності цих генотипів (рис. 5.11).

Таблиця 5.14

Парна міжгрупова генетична дистанція (*GD*) за Неєм (Nei, 1972) молочної худоби різних порід і типів

Порода, заводський тип	*GD*
ЧС – УЧМжт	0,010
ЧС – УЧМгт	0,023
УЧМжт – УЧМгт	0,015
ЧС – УЧРМ-1	0,012
УЧМжт – УЧРМ-1	0,011
УЧМгт – УЧРМ-1	0,014
ЧС – УЧРМ-2	0,036
УЧМжт – УЧРМ-2	0,025
УЧМгт – УЧРМ-2	0,002
УЧРМ-1 – УЧРМ-2	0,020

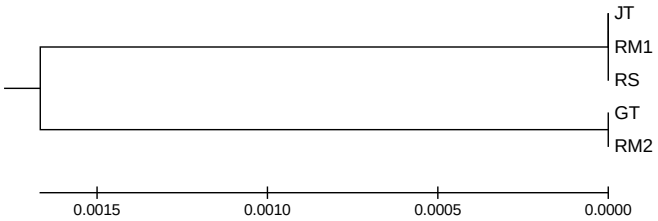


Рисунок 5.11. Дендрограма генетичної подібності між молочної худобою різних генотипів за *GD* (Nei M., 1972; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

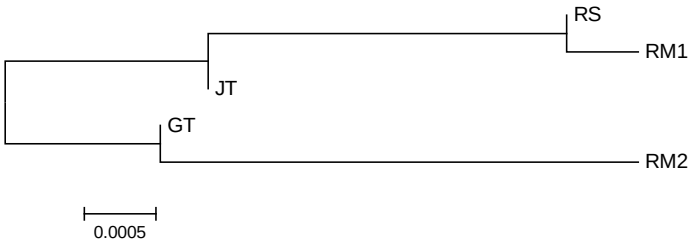


Рисунок 5.12. Дендрограма генетичної подібності між молочною худобою різних генотипів за *Фst* (AMOVA; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Важко пояснити і можливість генетичної близькості чорно-рябих і червоних порід молочної худоби, особливо якщо в них немає часток крові голштинської породи. Аналіз міжгрупової різниці при використанні алгоритму AMOVA (рис. 5.12) підтвердив наявність генетичної мінливості між коровами порід ЧС та УЧРМ-1 (0,08), а також між (!) УЧРМ-1 та УЧРМ-2 (0,012; табл. 5.15).

Таблиця 5.15

Показники міжгрупової *Фst* (нижче діагоналі) та *p* (вище діагоналі) молочної худоби різних порід та типів

Порода, заводський тип	Порода, заводський тип				
	ЧС	УЧМжт	УЧМгт	УЧРМ-1	УЧРМ-2
ЧС	×	0,411	0,382	0,413	0,362
УЧМжт	0,000	×	0,418	0,397	0,382
УЧМгт	0,000	0,000	×	0,401	0,400
УЧРМ-1	0,000	0,000	0,000	×	0,213
УЧРМ-2	0,008	0,000	0,000	0,012	×

Молекулярної різниці однофакторних алелів в інших зіставленнях порід й заводських типів не було виявлено (табл. 5.16). Аналізом еритроцитарних факторів встановлено значущий рух генів між УЧРМ-1 і УЧРМ-2, що є зрозумілим явищем в умовах однієї породи (*Nm* = 19,980), також зафіксовано це явище (!) між представниками ЧС і УЧРМ-2 (*Nm* = 29,748). У решти пар «поєднань» порід і типів обмін генами не встановлено. Це не знаходить підставних пояснень.

Таблиця 5.16

Парна міжгрупова генетична різниця (*Фst*) та оцінка руху генів (*Nm*) молочної худоби різних порід та типів

Порода, заводський тип	*Фst*	*Nm*	*p*
1	2	3	4
ЧС – УЧМжт	0,000	0,000	0,411
ЧС – УЧМгт	0,000	0,000	0,382
УЧМжт – УЧМгт	0,000	0,000	0,418
ЧС – УЧРМ-1	0,000	0,000	0,413

Закінчення таблиці 5.16

1	2	3	4
УЧМжт – УЧРМ-1	0,000	0,000	0,397
УЧМгт – УЧРМ-1	0,000	0,000	0,401
ЧС – УЧРМ-2	0,008	29,748	0,362
УЧМжт – УЧРМ-2	0,000	0,000	0,382
УЧМгт – УЧРМ-2	0,000	0,000	0,400
УЧРМ-1 – УЧРМ-2	0,012	19,980	0,213

Використання розрахованих матриць генетичних дистанцій за Неєм (Nei M., 1972) з урахуванням ординації сформованих мікропопуляцій у просторі перших двох координат (рис. 5.13) фактично візуалізовало чітку відокремленість корів червоної степової породи, жирномолочного типу української червоної молочної та української чорно-рябої молочної (стадо ДП ДГ «Червоний шахтар») порід від тварин УЧРМ-2 й УЧМгт. Подібність останніх може бути пояснена часткою крові голштинської худоби, що є генофондах обох мікропопуляцій, проте близькість корів ЧС та УЧРМ-1, зрозуміло, сумнівна.

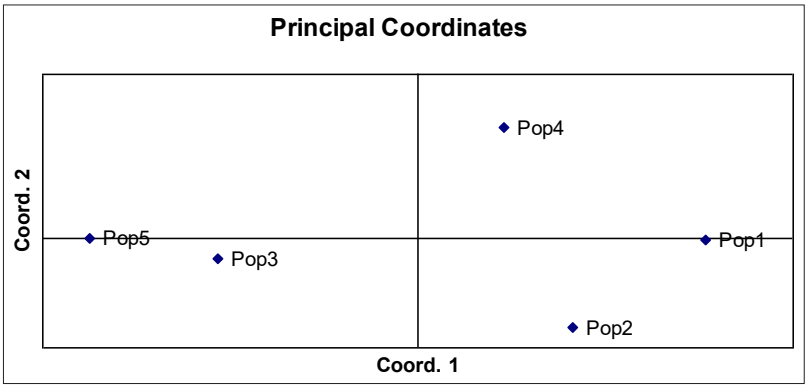


Рисунок 5.13. Результати аналізу головних координат (PCoA; молочна худоба різних генотипів у просторі перших двох координат, що розраховані за Неєм (Nei M., 1972); Pop 1 – ЧС, Pop 2 – УЧМжт, Pop 3 – УЧМгт, Pop 4 – УЧРМ-1, Pop 5 – УЧРМ-2)

Отже, методика оцінки гаплотипів з використанням програми GenIAEx v.6.0 (Peakall R., Smouse P. E., 2006), STATISTICA v.5.5 та MEGA v.3.1 (Kumar S., Tamura K., Nei M., 2005) забезпечує технологу-селекціонеру досить повну характеристику алелофонду та генетичної структури порід і заводських типів молочної худоби.

Встановлено, що для червоних і чорно-рябих порід молочної худоби характерною є специфічність наявності та частотності антигенного складу, а також поліморфність усіх оцінених генетичних систем. У мікропопуляціях молочної худоби рівень гаплотипної різноманітності, як правило, має вищий прояв в алелів із високою частотою, однак високочастотні локуси в корів червоної степової породи – C^{R2}, у тварин голштинізованого і жирномолочного заводських типів української червоної молочної – B^{B2} та в української чорно-рябої молочної порід – $S^{H'}$ одночасно мали низьку мінливість. Разом із тим низькочастотні локуси B^{B2}, B^{G3}, C^{R1}, C^{R2} та J^{J} у представників української чорно-рябої молочної худоби мали високий рівень генетичної різноманітності.

Визначені параметри: інформаційний індекс Шеннона, кількість алелів на локус, ефективна кількість алелів на локус та очікувана гетерозиготність – мають подібну тенденцію інтерпретації модельного стану гаплотипів молочної худоби. У корів червоної степової породи і голштинізованого заводського типу української червоної молочної породи вони мали схожий прояв і відрізнялись від молочної худоби інших генотипів. Одночасно методи визначення молекулярної мінливості AMOVA та величин матриці генетичної дистанції M. Nei ефективно й точно характеризують спадкову диференціацію молочної худоби різних порід і заводських типів; червона і чорно-ряба худоба мають значущу спадково зумовлену розмежованість, а дочірня до червоної степової українська червона молочна порода є високогенетично подібною, особливо за її голштинізованим заводським типом.

Виявлений нашими дослідженнями рух генів між породами вказує на їхню генетичну ідентичність/близькість, підтверджує походження тварин та визначає генетичний внесок

вихідних порід до дочірньої; це зафіксовано за мікропопуляціями червоної степової та української червоної молочної порід та оціненими стадами української чорно-рябої молочної породи. Визначені рівні генетичної подібності генотипів за Неєм, AMOVA, Майалом і Ліндстремом у червоних породах та стадах української чорно-рябої молочної породи, а також між ними дозволяють оцінити подібну частку спадкової компоненти в загальній мінливості ознаки при вирішенні застосування технологом-селекціонером різних прийомів і методів розведення стад та популяцій молочної худоби.

Проведений нами моніторинг еритроцитарних антигенів молочної худоби за методикою рангової кореляції Kendall дає можливість «ідентифікувати» локуси кров'яних факторів, внесок яких у розмежованість порід і заводських типів має надзвичайно велике значення. Встановлено чітку характеристику алельного складу еритроцитарних антигенів, що забезпечують розмежованість мікропопуляцій червоних і чорно-рябих порід худоби та специфічність дистанційованості червоних степових корів від решти. Досліджено, що оцінка алелофонду молочної худоби за параметром міри ідентичності Hamming вказує на вірогідну зчепленість алелів у молочної худоби.

Встановлено, що методика оцінки гаплотипів з використанням програм GenIAEx v.6.0 (Peakall R., Smouse P. E., 2006) та MEGA v.3.1 (Kumar S., Tamura K., Nei M., 2005) забезпечує технологу-селекціонеру достатньо повну можливу характеристику за алелофондом однофакторних генетичних систем порід і заводських типів молочної худоби, але одержані результати не є коректними з огляду на дійсний стан генетичної структури оцінених порід і заводських типів, їхню генетичну подібність та відокремленість. А методи визначення молекулярної мінливості гаплотипів за AMOVA та величин матриці генетичної дистанції Нея бажано застосовувати при аналізі поліморфних генетичних систем, що надасть коректну генетичну характеристику молочної худоби різних порід і заводських типів.

ГЛАВА 6
ІМУНОГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ТЕСТУВАННЯ КОРІВ ЗА ОЗНАКАМИ МОЛОЧНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЛІНІЙНОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ

У молочному скотарстві великомасштабна селекція нині ведеться із залученням великого арсеналу генетичних методів і прийомів оцінки спадкових характеристик. Імуногенетичне тестування стад і популяцій в Україні поки що посідає чинне місце, воно є найбільш доступним (з огляду на кількість накопичених у спеціальних центрах матеріалів та, звичайно, цінність цих досліджень). На думку Б. Є. Подоби [136, 135, 139], порівняльну оцінку генофондів варто здійснювати на антигенному рівні, оскільки такі дослідження за алелями в багатьох випадках ускладнені через високу породоспецифічність. Разом із тим ініційовані в країні породотворні процеси, особливо в останні півстоліття, зумовили тиск генетичного навантаження на самі популяції молочної худоби. На переконання багатьох дослідників [8, 13, 45, 52, 80–81, 123, 162], аналіз частот алелів та еритроцитарних факторів за певними генеалогічними структурами, різними генофондами на всіх етапах породотворення є невід'ємним елементом у технології селекції. Одночасно варто нагадати, що кількість наявної інформації [3, 9, 45] про значущість імуногенетичного тестування викликала й потребу удосконалення методології, яка дозволяє здійснювати моніторинг стад і порід, їх структур і, звісно, ознак селекції [104, 123, 274, 314]. Інколи такі дослідження ускладнені тим, що фахівцю відомо лише частоти еритроцитарних антигенів без інформації про частоти генотипів. У такому разі набір кров'яних факторів можна розглядати

як гаплотип, про що вже йшлося раніше. Уже є перші роботи [80] з оцінювання популяцій великої рогатої худоби на підставі таких даних, але за особливостями лінійної розподіленості тварин, їхньої генетичної характеристики в межах такої породно-структурної належності досліди не здійснювались.

У такому разі визначення груп крові піддослідних тварин УЧРМ породи провели в лабораторії імуногенетики Інституту тваринництва степових районів ім. М. Ф. Іванова «Асканія-Нова» НААН України з використанням стандартних моноспецифічних реагентів та методик дослідження [139]. Кров у корів брали з яремної вени з подальшою консервацією розчином лимоннокислого натру (тризаміщений), глюкози та стрептоміцину. Проаналізовано поліморфізм восьми (*A*, *B*, *C*, *F-V*, *L*, *M*, *S*, *Z*) генетичних систем за 45 еритроцитарними факторами (крім тварин лінії Аннас Адема, до складу якої входило лише три корови). Було розраховано такі показники генетичної різноманітності: частку поліморфних локусів (*P*), середню генетичну різноманітність (*h*) і середню ефективну кількість алелів (*Ae*). Крім оцінок фактичної різноманітності, також встановлено показники потенційної різноманітності (очікуваної, якщо $n \to \infty$); використано метод А. Чао [206] та асимптотичний метод регресії [104, 274].

З метою оцінки ступеня генетичної диференціації між групами по відношенню до частот різних еритроцитарних антигенів був використаний метод аналізу молекулярної мінливості (AMOVA). Для оцінки рівня значущості як для парних величин *Φst* між окремими групами тварин, так і для інтегрального показника був застосаваний resampling-метод перестановок (999 пермутацій) [278]. Для відшуку еритроцитарних антигенів, по відношенню частоти яких наявні вірогідні відмінності між групами, використаний критерій Хі-квадрат, що розрахований за методикою максимальної подібності правді (χ^2_{ML}). Більше того, для визначення ступеня подібності/відмінності між окремими групами тварин було використано методи багатовимірного шкалювання (MDS) на підставі матриці евклідової відстані між групами, а також метод головних координат (PCoA) через матрицю парних оцінок генетичної диференціації (*Φst*). Із використанням

UPGMA-алгоритму було побудовано дендрограму генетичної подібності між групами тварин на підставі частот еритроцитарних антигенів. Стійкість топології цієї дендрограми було оцінено для кожної гілки за допомогою *bootstrap*-процедури (використано по 1000 повторень). Усі розрахунки було виконано з використанням програми GenAIEX v. 6.0 [314], STATISTICA v. 5.5 [347] та PAST v. 1.82b [250].

Отже, із 45 еритроцитарних антигенів, використаних нами для аналізу, чотири були мономорфними для всіх піддослідних тварин. Це антигени *Z′*, *B′*, *B″* та R_1. Рівень генетичної різноманітності значно коливався серед тварин різних ліній. Кількість локусів, для яких встановлено внутрішньопопуляційний поліморфізм, змінювалася серед досліджених ліній корів УЧРМ породи значною мірою – від 32 антигенів (71,1 %) в представників лінії Елевейшна до 40 антигенів (88,9 %) в особин лінії Валіанта (табл. 6.1). Практично узгоджено з часткою поліморфних локусів коливалася генетична різноманітність – від 0,250 (лінія Елевейшна) до 0,284 (лінія Валіанта). Ефективна кількість алелів між тим була найбільшою серед корів, що належали лінії Хановера РЕД (1,844), коли найменша (1,689) – серед тварин лінії Старбака (табл. 6.1). Унікальні алелі було зареєстровано лише серед худоби ліній Валіанта (для еритроцитарних антигенів *K* та O_2) та Старбака (*H″*) з дуже малою частотою (0,022…0,044).

Як фактична різноманітність, так і потенційна для корів різних ліній знаходилась у досить близькій відповідності (табл. 6.1). Це свідчить про те, що обсяг вибірок (19–31 тварина) був достатнім для оцінювання їх генетичної різноманітності. На рисунку 6.1 наведено криві «розрідження» (*rarefaction curves*), що відображають залежність кількості виявлених у групі еритроцитарних антигенів від обсягу вибірки. Загалом можна зазначити, що для тварин лінії Валіанта та Ханновера РЕД інтенсивність зростання різноманітності більш суттєва, ніж у худоби лінії Старбака. Більш того, для корів лінії Елевейшна рівень максимально можливої різноманітності встановлюється вже за обсягу вибірки 10–12 голів, що додатково свідчить про дуже низький рівень генетичної різноманітності тварин цієї лінії.

Із 41 еритроцитарного антигена, що виявляють мінливість у досліджених тварин, для 12 було встановлено достовірні відмінності по відношенню їх частот серед тварин різних ліній (табл. 6.2). Це – антигени A_1, A_2, G_2, I_1, G', O', Q', G'', R_2, W, C' та L. Частоти решти 29 антигенів достовірно не відрізнялися серед корів обстежених груп худоби.

Таблиця 6.1

Показники генетичного різноманіття ліній української чорно-рябої молочної породи за еритроцитарними антигенами

Показник	Лінія				
	Валіанта (*n* = 28)	**Елевейшна (*n* = 19)**	**Аннас Адема (*n* = 3)**	**Ханновера РЕД (*n* = 19)**	**Старбака (*n* = 31)**
Частка поліморфних локусів (*P*), %	88,9	71,1	–	84,4	77,8
Генетичне різноманіття (*h*)	0,284± 0,026	0,250± 0,029	–	0,267± 0,026	0,271± 0,028
Ефективна кількість алелів (*Ae*)	1,778± 0,047	1,711± 0,069	–	1,844± 0,055	1,689± 0,063
Частота унікальних алелів	0,044	–	–	–	0,022
Фактична кількість зареєстрованих антигенів	40	32	–	38	35
Очікувана кількість зареєстрованих антигенів, якщо $n \to \infty$:					
– модель А. Чао	41,78±0,83	32,01±0,20	–	39,29±0,71	38,50±4,00
– модель регресії	43,36±0,16	35,57±0,13	–	43,45±0,22	37,60±0,10

Загалом, результати AMOVA (табл. 6.3) свідчать про те, що рівень генетичної диференціації між тваринами піддослідних ліній є значущим (Φst = 0,047; P = 0,001).

Попарні оцінки генетичної диференціації між коровами досліджених ліній УЧРМ змінювалися від 0,003 (між представниками ліній Валіанта та Ханновера РЕД) до 0,092 (Елевейшна та

Старбака відповідно). Проте достовірні відмінності (з поправкою Бонферроні на множинні порівняння) було встановлено лише для однієї пари – худоби з ліній Елевейшна та Старбака. Між тваринами інших ліній суттєвих генетичних відмінностей не виявлено.

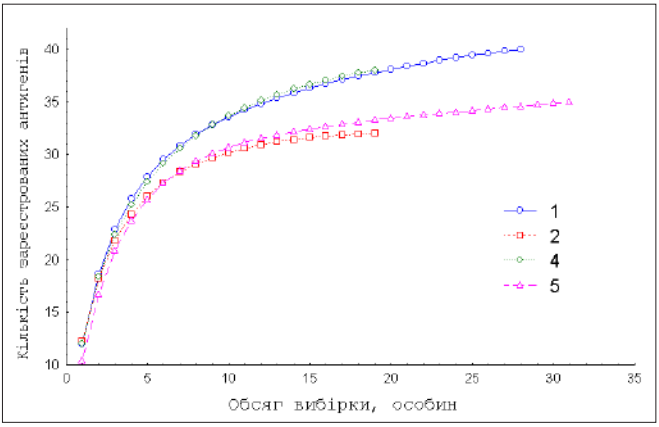


Рисунок 6.1. Криві залежності кількості зареєстрованих антигенів від обсягу вибірки (*rarefaction curves*) для корів різних груп

Таблиця 6.2

Еритроцитарні антигени, за частотою яких відмічені вірогідні відмінності між коровами різних ліній УЧРМ породи

Антиген	Критерій Хі-квадрат (χ^2_{ML})	Рівень значущості (*P*)
A_1	15,13	0,0045
*A*2	14,97	0,0048
*G*2	11,86	0,0185
*I*1	23,15	0,0001
G'	12,62	0,0132
O'	20,23	0,0005
Q'	11,28	0,0236
G"	14,17	0,0068
*R*2	16,13	0,0029
W	10,67	0,0305
C'	14,67	0,0055
L	10,37	0,0346

Таблиця 6.3

Результати аналізу молекулярної мінливості (AMOVA) еритроцитарних антигенів корів різних ліній УЧРМ породи

Джерело мінливості	*SS*	*df*	*MS*	Φ_{PT}	*P*
Між групами	48,713	4	12,178	***0,047***	0,001
Внутрішньогрупова	600,747	95	6,324		
Загальна	649,460	99	18,502		

На рисунку 6.2 наведено дендрограму генетичної подібності між коровами різних ліній на підставі частот окремих еритроцитарних антигенів. Як встановлено, найбільш та максимально віддаленими виявилися тварини лінії Аннас Адема, у той час як решта ліній утворюють єдиний пул. Низькі оцінювання *bootstrap*-вірогідностей (від 37 до 49 %) свідчать про те, що топологія гілок, які утворені вивченими групами тварин УЧРМ породи, не є стійкою.

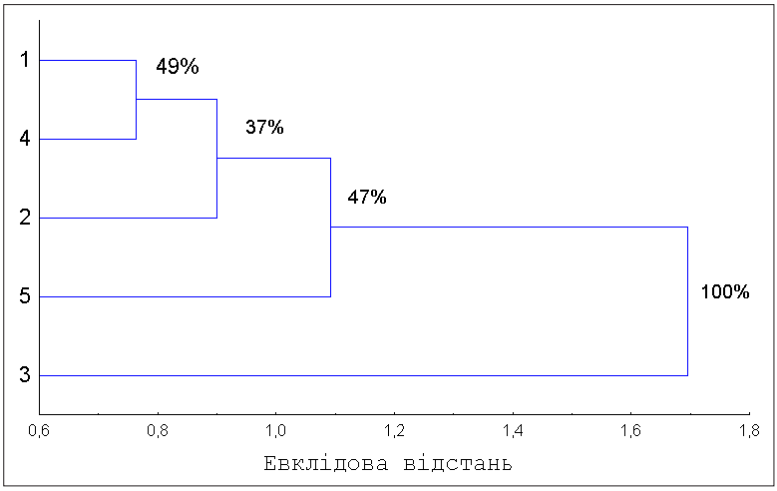
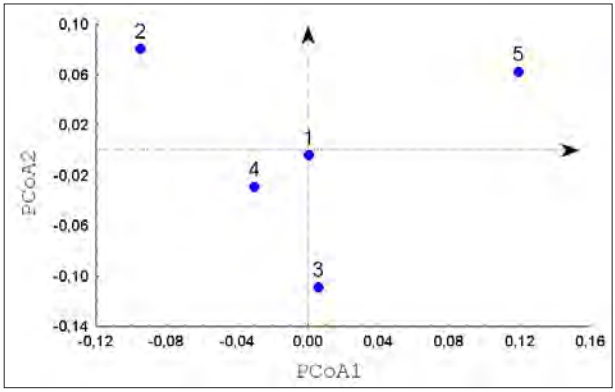
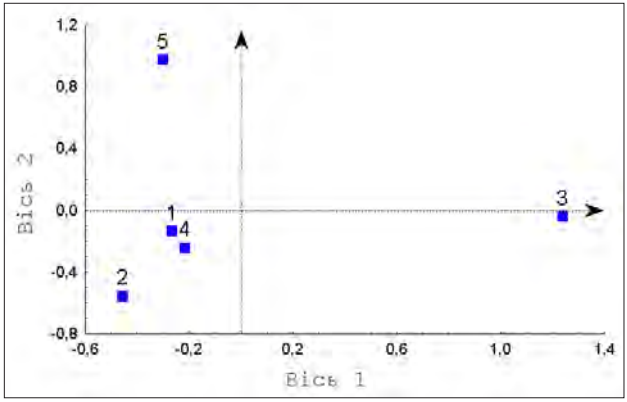


Рисунок 6.2. Дендрограма подібності корів різних груп за частотами еритроцитарних антигенів (наведено *bootstrap*-ймовірності формування окремих гілок для 1000 повторів; лінії: 1 – Валіанта; 2 – Елевейшна; 3 – Аннас Адема; 4 – Ханновеер РЕД; 5 – Старбака)

Тому для більшої деталізації характеру генетичної диференціації між окремими структурними елементами породи нами був використаний метод ординації центроїдів у просторі решти двох осей багатовимірного шкалювання та перших двох осей головних координат (рис. 6.3).



А



Б

Рисунок 6.3. Розподіл центроїдів груп корів у просторі перших двох осей багатовимірного шкалювання (А) та головних координат (Б) на підставі частот еритроцитарних антигенів (лінії: 1 – Валіанта; 2 – Елевейшна; 3 – Аннас Адема; 4 – Ханновеер РЕД; 5 – Старбака)

Фактично в обох випадках одержано результати, які узгоджуються. З п'яти ліній худоби, що аналізувалася, найбільш близькими за імуногенетичною мінливістю виявилися тварини ліній Валіанта та Ханновера РЕД, проте пердставниці Елевейшна, Аннас Адема та Старбака виявляються віддаленими між собою, як і від ровесниць ліній Валіанта і Ханновера РЕД. При цьому вісь 1 та головна координата 2, вісь 2 та головна координата 1 опинилися ортогональними між собою. Найбільший внесок у формування цієї ординації центроїдів окремих генеалогічних ліній вносять частоти антигенів: до вісі 1 – *I'*, *K'*, C_2, X_2 (із позитивним знаком) і *L* (з від'ємним знаком); до вісі 2 – Y_2 (із позитивним знаком) і A_2, *U'* (з від'ємним знаком).

З метою більш детального аналізу формування генетичної структури окремих ліній УЧРМ породи нами було використано гаплотипи на підставі п'яти еритроцитарних антигенів, для яких встановлено найбільші відмінності по відношенню до частоти їх зустрічальності. Загалом для цих антигенів відмічено наявність 13 гаплотипів (табл. 6.4).

Таблиця 6.4

Частоти окремих гаплотипів за еритроцитарними антигенами серед корів різних ліній УЧРМ породи

Гаплотип	Еритроцитарний антиген					Лінія				
	A_1	A_2	I_1	*O'*	R_2	Валіанта	Елевейшна	Аннас Адема	Ханновера РЕД	Старбака
1	0	0	0	0	0	5	1	0	5	12
2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0
3	0	0	0	1	0	6	2	1	1	0
4	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
5	0	0	1	0	0	1	0	0	0	7
6	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
7	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
8	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
9	1	1	0	0	0	5	4	0	3	6
10	1	1	0	0	1	4	5	0	3	1
11	1	1	0	1	0	2	4	0	0	0
12	1	1	0	1	1	3	2	0	3	0
13	1	1	1	0	0	0	0	0	1	3

Три з них встановлено як унікальні: два (гаплотипи ---I_1-- та --I_1O'-) наявні лише серед корів лінії Старбака, а один (A_1----) – серед худоби лінії Валіанта. Віднайдено гаплотипи унікальні і для двох ліній. Наприклад, лише серед тварин ліній Ханновера РЕД та Старбака засвідчується гаплотип $A_1A_2I_1$--, а серед худоби ліній Валіанта та Елевейшна – гаплотип A_1A_2-O'-. З іншого боку, серед тварин ліній Валіанта та Старбака не виявлено гаплотип ---$O'R_2$, який зафіксовано для корів решти досліджених ліній. Використавши частоти одержаних гаплотипів нами було побудовано ще одну дендрограму подібності (рис. 6.4). І хоча її топологія дуже близька до тієї, що була одержана на підставі частот окремих антигенів, але при цьому стійкість цієї дендрограми виявилася набагато більшою. Загалом із досить високою вірогідністю (85 %) формується кластер, що включає представників ліній Валіанта, Елевейшна та Ханновера РЕД. Відокремлено від них розташовано тварин-ровесниць із лінії Старбака (85 %) та окремо від худоби ліній Валіанта, Елевейшна, Хановера РЕД та Старбака – корови лінії Аннас Адема (100 %).

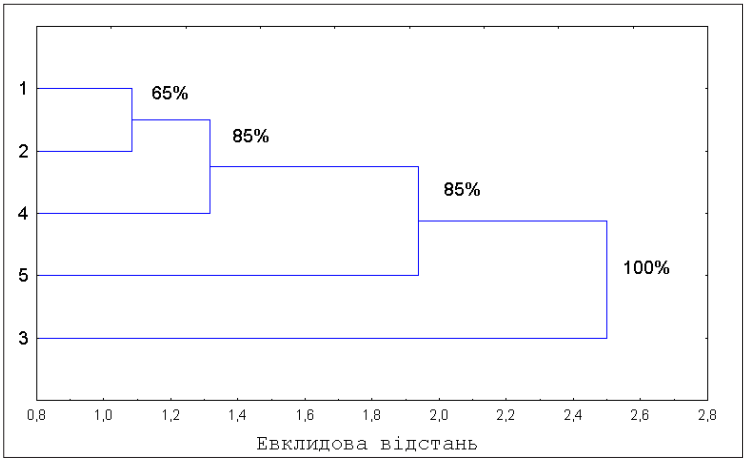


Рисунок 6.4. Дендрограма подібності корів різних груп за частотами 13 гаплотипів еритроцитарних антигенів (наведено *bootstrap*-ймовірності формування окремих гілок для 1000 повторів; лінії: 1 – Валіанта; 2 – Елевейшна; 3 – Аннас Адема; 4 – Ханновер РЕД; 5 – Старбака)

ГЛАВА 7
ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ХУДОБИ УКРАЇНСЬКОЇ ЧЕРВОНОЇ МОЛОЧНОЇ ПОРОДИ ЗА ГРУПАМИ КРОВІ

У сучасних умовах інтенсифікації перехід тваринництва на промислову основу значною мірою визначається продуктивними якостями тварин, вимоги до яких внаслідок впровадження індустріальних технологій швидко змінюються. Важливим фактором забезпечення необхідного рівня молочної продуктивності є виведення тварин з високим генетичним потенціалом, які здатні до високої продуктивності при утриманні великими групами, доїнні на сучасних доїльних установках [139].

На всіх етапах породотворення невід'ємним елементом селекційного процесу має бути молекулярно-генетичний аналіз, зокрема імуногенетичний контроль і моніторинг алелів та антигенних факторів відповідно до генотипових і генеалогічних структур тварин і порід, що дозволяє ефективно обґрунтувати критерії оцінки, відбору і підбору [74, 125, 155]. За думкою Б. Є. Подоби, Р.О. Стоянова [137] доцільно проводити аналіз на антигенному рівні, при порівняльній оцінці генофондів різних порід худоби, особливо таких, що є досить генетично віддаленими, оскільки подібний аналіз на алельному рівні в багатьох випадках ускладнюється через високу породоспецифічність алелофондів системи ЕАВ. Порівняльну оцінку генофондів жирномолочного і голштинізованого внутрішньопородних типів української червоної молочної породи (n = 255) проводили за даними імуногенетичного тестування в стаді ПОК «Зоря» Херсонської області.

Антигени груп крові визначалися (В. Г. Назаренко) у лабораторії імуногенетики Інституту тваринництва степових районів імені

М. Ф. Іванова «Асканія-Нова» НААН гемолітичними тестами за загальноприйнятою методикою [118, 153] із використанням 53 моноспецифічних реагентів дев'яти генетичних систем, перевірених у міжнародних порівняльних випробуваннях.

Ступінь генетичної подібності популяції визначали за допомогою формули Майала і Ліндстрема [289]:

$$r = \frac{\sum x \cdot y}{\sqrt{\sum x^2 \cdot \sum y^2}}, \qquad (7.1)$$

де *x і y* – частоти антигенів у прівнювальних популяціях; *r* – коефіцієнт генетичної подібності. Показник коефіцієнта дивергенції (*CD*) обчислювали за формулою А. С. Серебровського [147]:

$$CD = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{m} \left(\frac{p_i - q_i}{p_i + q_i} \right)^2}{m}}, \qquad (7.2)$$

де *CD* – коефіцієнт дивергенції; p_i та q_i – частоти *i*-го фактора в популяціях, що порівнюються; *m* – кількість факторів, за якими проводиться порівняння.

Для порівняння жирномолочного і голштинізованого внутрішньопородних типів української червоної молочної породи на генетичному рівні вивчено їхню генетичну структуру за еритроцитарними антигенами. Виявлено майже всі фактори дев'яти генетичних систем крові, але антигенна насиченість кожного з типів була різною. Так, у тварин жирномолочного типу встановлено 51 антиген, а в голштинізованого – 52 антигени, тим часом як частота їх була неоднаковою і коливалась від 0,0049 до 1,0000. Уявлення про особливості генофонду за еритроцитарними антигенами двох внутрішньопородних типів худоби дають імуногенетичні профілі – графічні зображення антигенної структури на полігонах розподілу. Залежно від рівня взаємодії між спадковими генетичними системами і біологічно-адаптивними можливостями відбувається зрушення частот антигенних факторів. Ці процеси проаналізовані за даними частот антигенів двох внутрішньопородних типів української червоної молочної породи (табл. 7.1, рис. 7.1).

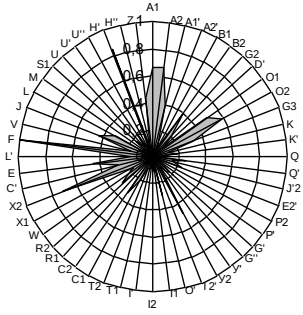
Таблиця 7.1

Частота локусів еритроцитарних антигенів у корів української червоної молочної породи

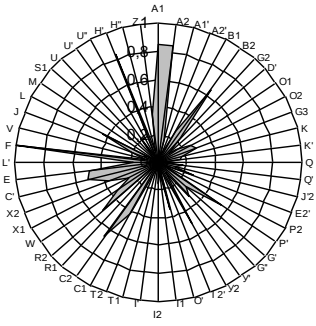
Генетична система крові	Локус, алель	Внутрішньопородний тип		Різниця частот та її вірогідність
		жирномолочний (*n = 52*)	голштинізований (*n = 203*)	
		p* ± *SEp	***p* ± *SEp***	**d ± md**
1	2	3	4	5
A	A_1	0,8462 ± 0,0500	0,6552 ± 0,0334	0,1910 ± 0,0601**
	A_2	0,8462 ± 0,0500	0,6552 ± 0,0334	0,1910 ± 0,0601**
B	A_1'	0,1731 ± 0,0525	0,3941 ± 0,0343	–0,2210 ± 0,0627**
	A_2'	0,0385 ± 0,0267	0,1084 ± 0,0218	–0,0699 ± 0,0345*
	B_1	0,2500 ± 0,0600	0,0690 ± 0,0178	0,1810 ± 0,0626**
	B_2	0,6346 ± 0,0668	0,3941 ± 0,0343	0,2405 ± 0,0751**
	G_2	0,2308 ± 0,0584	0,1970 ± 0,0279	0,0337 ± 0,0648
	D'	0,0962 ± 0,0409	0,0936 ± 0,0204	0,0026 ± 0,0457
	O_1	0,1538 ± 0,0500	0,4926 ± 0,0351	–0,3388 ± 0,0611***
	O_2	0,2500 ± 0,0600	0,5862 ± 0,0346	–0,3362 ± 0,0693***
	G_3	0,2885 ± 0,0628	0,3153 ± 0,0326	–0,0268 ± 0,0708
	K	0,1731 ± 0,0525	0,1133 ± 0,0222	0,0598 ± 0,0570
	K'	0,1538 ± 0,0500	0,1872 ± 0,0274	–0,0333 ± 0,0570
	Q	0,0385 ± 0,0267	0,0296 ± 0,0119	0,0089 ± 0,0292
	Q'	0,1731 ± 0,0525	0,2463 ± 0,0302	–0,0732 ± 0,0606
	J'_2	0,1154 ± 0,0443	0,1429 ± 0,0246	–0,0275 ± 0,0507
	E_2'	0,2692 ± 0,0615	0,2365 ± 0,0298	0,0328 ± 0,0684
	P_2	0,0385 ± 0,0267	0,0246 ± 0,0109	0,0138 ± 0,0288
	P'	0,5385 ± 0,0691	0,0788 ± 0,0189	0,4596 ± 0,0717***
	G'	0,2692 ± 0,0615	0,1626 ± 0,0259	0,1067 ± 0,0667
	G"	0,3269 ± 0,0651	0,1576 ± 0,0256	0,1693 ± 0,0699*
	Y'	0,0769 ± 0,0370	0,0788 ± 0,0189	–0,0019 ± 0,0415
	Y_2	0,5000 ± 0,0693	0,4877 ± 0,0351	0,0123 ± 0,0777
	I_2'	0,0385 ± 0,0267	0,0148 ± 0,0085	0,0237 ± 0,0280
	O'	0,3462 ± 0,0660	0,2956 ± 0,0320	0,0506 ± 0,0733
	I_1	0,0769 ± 0,0370	0,0640 ± 0,0172	0,0129 ± 0,0408
	I_2	0,1538 ± 0,0500	0,1084 ± 0,0218	0,0455 ± 0,0546
	I'	0,0000 ± 0,0000	0,0296 ± 0,0119	–0,0296 ± 0,0119*
	T_1	0,0577 ± 0,0323	0,0887 ± 0,0200	–0,0310 ± 0,0380
	T_2	0,0577 ± 0,0323	0,0887 ± 0,0200	–0,0310 ± 0,0380

Закінчення таблиці 7.1

1	2	3	4	5
C	C_1	0,4231 ± 0,0685	0,1970 ± 0,0279	0,2260 ± 0,0740**
	C_2	0,6538 ± 0,0660	0,3350 ± 0,0331	0,3189 ± 0,0738***
	R_1	0,0000 ± 0,0000	0,0049 ± 0,0049	–0,0049 ± 0,0049
	R_2	0,5192 ± 0,0693	0,2956 ± 0,0320	0,2237 ± 0,0763
	W	0,3462 ± 0,0660	0,2217 ± 0,0292	0,1245 ± 0,0721
	X_1	0,2308 ± 0,0584	0,1675 ± 0,0262	0,0633 ± 0,0640
	X_2	0,3654 ± 0,0668	0,7241 ± 0,0314	–0,3588 ± 0,0738***
	C'	0,5000 ± 0,0693	0,2709 ± 0,0312	0,2291 ± 0,0760**
	E	0,4808 ± 0,0693	0,4384 ± 0,0348	0,0423 ± 0,0775
	L'	0,1731 ± 0,0525	0,1626 ± 0,0259	0,0105 ± 0,0585
F	*F*	1,0000 ± 0,0000	1,0000 ± 0,0000	0,0000 ± 0,0000
	V	0,0962 ± 0,0409	0,1675 ± 0,0262	–0,0713 ± 0,0486
J	*J*	0,1923 ± 0,0547	0,4335 ± 0,0348	–0,2412 ± 0,0648***
L	*L*	0,4423 ± 0,0689	0,3153 ± 0,0326	0,1270 ± 0,0762
M	*M*	0,0385 ± 0,0267	0,0246 ± 0,0109	0,0138 ± 0,0288
S	S_1	0,0577 ± 0,0323	0,1675 ± 0,0262	–0,1098 ± 0,0416**
	U	0,0769 ± 0,0370	0,0936 ± 0,0204	–0,0167 ± 0,0422
	U'	0,2115 ± 0,0566	0,1921 ± 0,0277	0,0194 ± 0,0630
	U''	0,0385 ± 0,0267	0,0394 ± 0,0137	–0,0009 ± 0,0300
	H'	0,8269 ± 0,0525	0,8473 ± 0,0252	–0,0204 ± 0,0582
	H''	0,0769 ± 0,0370	0,0739 ± 0,0184	0,0030 ± 0,0413
Z	*Z*	0,3462 ± 0,0660	0,4335 ± 0,0348	–0,0873 ± 0,0746



голштинізований тип



жирномолочний тип

Рисунок 7.1. Імуногенетичні профілі внутрішньопородних типів української червоної молочної породи

Встановлено, що внутрішньопородні типи достовірно відрізняються за частотами окремих антигенів. Так, за факторами A_1', A_2', O_1, O_2, I', X_2, S_1, J перевага відзначається у тварин голштинізованого типу, а за факторами A_1, A_2, B_1, B_2, P', G'', C_1, C_2, R_2, C', навпаки, суттєву перевагу мають тварини жирномолочного типу. Разом із тим антиген F системи F груп крові наявний в усіх тварин обох типів.

Інформацію щодо генетичної структури за поліморфними ознаками (антигенними факторами груп крові) використовували для оцінки ступеня генетичної спорідненості чи диференціації досліджуваних груп тварин шляхом обчислення коефіцієнтів генетичної схожості та дивергенції.

Ступінь генетичної схожості, визначений за формулою Майала і Ліндстрема, становив 0,9087 (90,87 %), що свідчить про досить високу генетичну схожість внутрішньопородних типів. Це пояснюється спільністю походження, тобто вихідною материнською – червоною степовою породою.

Показник дивергенції, на думку Б. Є. Подоби та Р. О. Стоянова [137], найбільш адекватно відображає генетичну диференціацію за частотами антигенів. Він ураховує фактори, що трапляються тільки в одній із попарно порівняних популяцій, а також дозволяє відзначити відносну «цінність» окремих факторів, тому що різниця за більш рідкісною ознакою свідчить про істотну дивергенцію порівнюваних груп.

Встановлений показник дивергенції, розрахований між двома типами, становив 0,3285, що вказує на деяку розбіжність за генетичною структурою двох груп, чим можна пояснити вірогідну різницю за концентрацією 18 антигенів. Ця розбіжність, на нашу думку, зумовлена впливом голштинської породи.

На підставі аналізу одержаних матеріалів визначено специфічність генофонду жирномолочного і голштинізованого внутрішньопородних типів української червоної молочної породи в племзаводі ПОК «Зоря» згідно з державними вимогами при атестації племзаводів, що дає можливість свідомо керувати їх подальшим розвитком.

Генетична дивергенція внутрішньопородних типів української червоної молочної породи в межах 9,13 % свідчить про суттєву спадкову «частку» материнської червоної степової худоби в генофондах новоствореної породи, її типів, а тому в них варто очікувати високу гомологію мінливості основних ознак селекції.

Визначені генотипові особливості свідчать про ефективність імуногенетичного контролю селекційних процесів.

ГЛАВА 8
МОЛЕКУЛЯРНІ БІОХІМІЧНІ МАРКЕРИ В ГЕНЕТИЧНІЙ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ ПОРІД ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ

Однією з важливих проблем у селекції сільськогосподарських тварин є необхідність формування стад за бажаним рівнем продуктивності, адаптацією до конкретних регіонів розведення, промислових технологій, стійкістю до різних захворювань.

Інтенсифікація галузі молочного скотарства потребує не лише розроблення й удосконалення прийомів вирощування, утримання та годівлі худоби, а й покращення існуючих і виведення нових порід з високим потенціалом продуктивності. Різке скорочення поголів'я чистопородної червоної степової худоби негативно вплинуло на зростання продуктивності тварин у господарствах Півдня України. Ефективним засобом для її підвищення виявилося використання червоної степової худоби кращої молочної породи світу – голштинської, а в подальшому – виведення нової української червоної молочної породи, нині вже існуючої. За даними досліджень [10, 30–32, 66, 121–122, 142], голштинські плідники сприяють підвищенню молочної продуктивності, відгодівельних та забійних якостей тварин, у т.ч. червоної степової породи. Необхідно зазначити, що при виведенні УЧМ породи важливим напрямком селекційної роботи є необхідність збереження високої жирномолочності, типової для окремих структурних одиниць червоної степової породи, разом зі збільшенням загального надою, характерного для голштинів.

Класичні методи селекції займають великий проміжок часу і потребують значних матеріальних витрат і здебільшого ґрунтуються на відборі тварин за фенотиповими ознаками – фенами.

Методи відбору за ними є трудомісткими, тому необхідний пошук нових допоміжних підходів, одним з яких є використання методів біохімічної генетики.

Останніми роками особливої актуальності набувають дослідження генетичних структур порід і внутрішньопородних типів з використанням методів сучасної молекулярної генетики та різних типів молекулярно-генетичних маркерів [22, 48, 61, 67, 138, 160]. У зв'язку з цим імовірно, що в реальній селекції, крім маркування окремих ознак, можливий пошук конкретних генетичних систем, що визначають становлення інтегрованого «бажаного генотипу". Вивчення за допомогою молекулярно-генетичних маркерів селекційного матеріалу свідчить про те, що в процесі штучного цілеспрямованого відбору формуються нові генотипи, їхня специфіка детермінується стійкими генними асоціаціями, що передаються нащадкам. Ефективними генетичними маркерами таких асоціацій генів є молекулярні маркери, у тому числі й біохімічні. Використання останніх дозволяє контролювати напрямок і скорочувати час селекційного процесу.

З метою вивчення породоспецифічних характеристик генетичних структур досліджених порід виконано порівняльний аналіз за частотою зустрічальності різних алельних варіантів та розподілу генотипів за окремими біохімічними системами. Так, у чотирьох порід великої рогатої худоби за генетико-біохімічними маркерами виявили такий поліморфізм: трансферин (*Tf* – алельні варіанти *A*, D_1, D_2, *E*); церулоплазмін (*Cp* – алельні варіанти *A*, *B*); амілаза-I (*Am-I* – алельні варіанти *B*, *C*). Розподіл алельних частот наведено в табл. 8.1.

Експериментальний матеріал для роботи з аналізу генетичної структури, міжпородної диференціації було отримано від повновікових корів чотирьох порід великої рогатої худоби – українська червона молочна (голштинізований і жирномолочний заводські типи), голштинська, українська чорно-ряба молочна та симентальська. Кров для досліджень брали з яремної вени з подальшою консервацією гепарином (гепарин з розрахунку 25 МО на 1 мл крові). Електрофоретичні дослідження здійснювали методами горизонтального крохмального (14 %) та вертикального

поліакриламідного (12 %) електрофорезів з подальшим гістохімічним фарбуванням за загальноприйнятими методиками з власними модифікаціями [816, 859]. Проаналізовано поліморфізм трьох генетико-біохімічних систем, а саме: транспортні білки – трансферин (*Tf*) і церулоплазмін – *Cp* (КФ 1.10.3.2) та фермент метаболізму екзогенних субстратів – амілаза-I – *Am-I* (КФ 3.2.1.1).

Таблиця 8.1

Розподіл алельних частот за поліморфними локусами в худоби різних порід і типів

Локус	Порода і типи молочної худоби й комбінованого напрямку продуктивності				
	УЧМ		Г	С	УЧРМ
	УЧМжт	УЧМгт			
Tf (n)	29	39	26	22	20
A	0,483	0,397	0,538	0,295	0,525
D_1	0,190	0,269	0,288	0,250	0,325
D_2	0,327	0,334	0,174	0,455	0,125
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,025
Am-I (*n*)	29	39	39	27	30
B	0,707	0,692	0,359	0,815	0,517
C	0,293	0,308	0,641	0,185	0,483
Cp (*n*)	29	39	39	27	30
A	0,638	0,551	0,385	0,630	0,700
B	0,362	0,449	0,615	0,370	0,300

За локусом трансферину значно частішим є алельний варіант Tf^A, порівняно з іншими алелями, крім тварин симентальської породи, в яких цей алель має найменшу частоту зустрічальності – 0,295. В останніх з найбільшою частотою засвідчується алельний варіант Tf^{D2}. Тварини УЧРМ породи відрізняються від представників інших порід наявністю рідкого алельного варіанта Tf^E, який зустрічається з низькою частотою – 0,025.

За локусом амілази у тварин симентальської породи суттєво переважає алельний варіант з більшою рухливістю $Am\text{-}I^B$, порівняно з тваринами інших порід. У тварин голштинської породи,

навпаки, з високою частотою (0,641) зустрічається алельний варіант з низькою рухливістю *Am-I*^{C}, що тісно асоційований з підвищеною молочною продуктивністю і становить 0,641 (див. табл. 8.1). За локусом церулоплазміну у тварин голштинської породи порівняно частішим є алельний варіант *B*, в той час як в інших порід переважає алельний варіант *A* і *lim* його частоти від 0,551 до 0,700.

Розрахунок гетерозиготності показав, що у тварин усіх досліджених порід рівень середньої гетерозиготності на локус коливається майже в однакових межах – від 0,479 до 0,528 (табл. 8.2).

Таблиця 8.2

Рівень середньої гетерозиготності молочної худоби (*He*) на локус за трьома поліморфними генетико-біохімічними системами

Порода, заводський тип	*n*	*He*	*S.E.*
Жирномолочний тип української червоної молочної породи	29	0,517	0,040
Голштинізований тип української червоної молочної породи	39	0,479	0,037
Голштинська порода	39	0,521	0,031
Симентальська порода	27	0,525	0,193
Українська чорно-ряба порода	30	0,528	0,121

Найменші значення генетичних відстаней виявилися між жирномолочним та голштинізованим типами української червоної молочної породи і становили 0,005. Дещо більшими, але також незначними були генетичні відстані між тваринами порід УЧРМ та УЧМ (0,024 і 0,028 відповідно). Найбільш віддаленими за значеннями генетичних відстаней виявилися тварини голштинської та симентальської порід (0,113).

На основі індексу ідентичності Nei M. [300] побудовано дендрограму, яка дозволяє оцінити взаємовідносини представників різних порід (рис. 8.1). Кластерний аналіз показав, що за генетико-біохімічними системами найбільш близькими між собою виявились заводські типи української червоної молочної

породи, потім близько до них розташовані тварини української чорно-рябої молочної та голштинської порід, а симентальська порода найбільш віддалена від усіх наведених вище порід. Це пояснюється різним походженням, а також різним напрямком продуктивності цих тварин.

Отже, в оцінених порід великої рогатої худоби виявлено поліморфізм локусів за всіма дослідженими біохімічними системами. Тварини порід молочного напрямку продуктивності чітко відрізнялися від представників комбінованого напрямку продуктивності – симентальської худоби перевагою алельного варіанта *A* за локусом *Tf*, а також вищою частотою зустрічальності алельного варіанта *C* за локусом *Am-I*. Для тварин симентальскої породи за локусом *Am-I* породоспецифічним є перевага алельного варіанта $Am\text{-}I^{B}$. Особливості розподілу алельних частот за виявленими поліморфними локусами свідчать про наявність породоспецифічних характеристик генетичних структур порід.

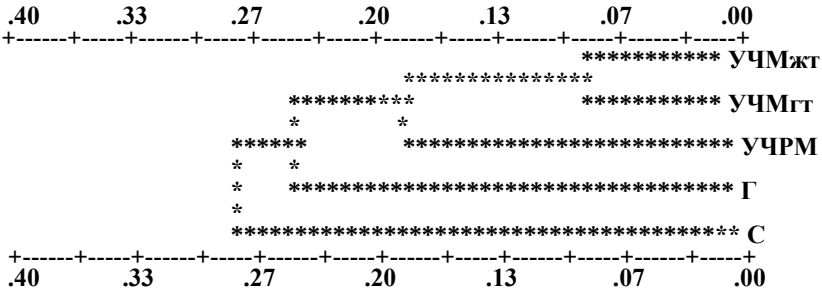


Рисунок 8.1. Дендрограма генетичних взаємовідносин між молочною худобою різних порід і заводських типів

Варто зазначити, що за розподілом алельних варіантів за локусами *Tf* і *Am-I*, українська чорно-ряба молочна порода виявилася більш схожою на голштинську породу, ніж обидва заводські типи української червоної молочної породи. Останнім за даними аналізу генетичної структури на підставі вказаних вище локусів

належить проміжне положення між симентальскою породою та голштинами (див. табл. 8.2).

Отже, сумарний розподіл алелів та генотипів за трьома поліморфними системами: трансферину, амілази-І і церулоплазміну – відповідає генезису розглянутих порід, про що свідчить кластерний аналіз, виконаний на основі такого розподілу. У той самий час генетична диференціація між породами за локусами трансферину і амілази-І відповідають відмінностям між породами за їх належністю до різних напрямків продуктивності. Отримані дані свідчать про те, що генотипування тварин за розглянутими молекулярно-генетичними маркерами може сприяти прискоренню селекційної роботи щодо підвищення рівня їх продуктивності в бажаному напрямку.

ГЛАВА 9
ПОЛІМОРФІЗМ ГЕНЕТИКО-БІОХІМІЧНИХ СИСТЕМ СУЧАСНИХ УКРАЇНСЬКИХ ПОРІД ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ МОЛОЧНОГО НАПРЯМКУ ПРОДУКТИВНОСТІ

Можливість застосування контролю процесу передачі генів батьківських пар у кількох поколінь та визначення фактичного індексу генетичної подібності шляхом використання поліморфних генетико-біохімічних систем і нуклеотидних повторів ДНК для маркування генотипів забезпечує перспективність прогнозування ефективності відбору й підбору у тваринництві [202, 248, 295].

Для кожної породи, популяції тварин характерний особливий, тільки їй властивий спектр частот зустрічальності поліморфних систем, тому генетична характеристика порід, проведена в період їх відносно стабільного стану, може слугувати своєрідним імуногенетичним паспортом і можливою точкою відліку в подальших моніторингових дослідженнях якісних та кількісних змін параметрів генофондів, що відбуваються внаслідок дії факторів зовнішнього середовища та специфіки селекційної роботи [131, 146].

До біохімічних систем організму, що мають практичне значення в селекції, належать білки сироватки крові. Вони беруть участь у регуляції осмотичного й онкотичного тиску, кислотно-лужної рівноваги, відіграють важливу роль у процесах обміну речовин. Виконуючи транспортну функцію, сироваткові білки мають велике значення і в процесах синтезу компонентів молока. Так, сироваткові альбуміни є попередниками білків

молока, бета-глобуліни – жиру, гама-глобуліни є носіями антитіл і відображають захисні властивості організму. Встановлено їхню залежність від годівлі, породи, продуктивності, генотипу [141].

Найбільш перспективним напрямком удосконалення порід великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності шляхом селекційних маніпуляцій є використання молекулярно-генетичних маркерів. Породи великої рогатої худоби вітчизняної селекції характеризуються різноманітністю генетичної структури, а саме: різними цінними алельними варіантами, що мають також зв'язок з ознаками їх продуктивності [15, 14, 198, 337]. Молочна продуктивність є однією з основних груп господарськи корисних ознак молочної худоби, формування якої зумовлено величезною кількістю генетичних локусів. Аналіз кореляційних зв'язків засвідчує можливість їх використання для подальшого вдосконалення селекційного процесу та отримання високопродуктивних тварин. Відбір корів за генотипами алелів, які асоційовані з кількісними та якісними показниками молочної продуктивності, буде ефективним для подальшого розвитку стада [59, 190, 228–230].

Висока продуктивність молочних корів обумовлена й нерозривно пов'язана з інтенсивним перебігом процесів обміну речовин в органах і системах та функціональною діяльністю органів. Оптимальний перебіг цих процесів дозволяє детально отримувати максимум генетично зумовленої біологічно повноцінної молочної продукції [1, 143]. Порівняльний аналіз поліморфізму різних ферментів дозволяє дійти важливого висновку про те, що видоутворення може бути тісно пов'язане з реорганізацією генетико-біохімічних систем контролю внутрішньоклітинного енергетичного метаболізму. Тим часом породоутворення асоціюється з перетворенням генетико-біохімічних систем локальної біохімічної адаптації, контролюючи зв'язки між внутрішнім і зовнішнім середовищем організму [46].

З підвищенням рівня показників продуктивності дедалі складніше досягти селекційних зрушень [57, 209]. Пояснити це явище можна тим, що інтенсивна селекція, спрямована на підвищення продуктивності, призводить до нагромадження генетичного

вантажу та зниження генетичного різноманіття. Зниження показника генетичної мінливості може призвести до зниження рівня адаптивних якостей тварин і спричинювати неефективну роботу в селекції. Підходи до вдосконалення порід засновані на використанні маркер-допоміжної селекції, контролю походження й інтрогресії (міжвидове перенесення генів) із застосуванням оцінки геному тварин і генетичної різноманітності популяцій за допомогою маркерних технологій [54].

Такі генотипові маркери, як ізоферменти, є важливими при аналізі перенесення генетичного матеріалу. Вони ефективно застосовуються при проведенні маніпуляцій з генетичним матеріалом, які потребують контролю ефективності інтродукції генетичного матеріалу [2, 158].

Білкові маркери забезпечують можливість ідентифікації генотипів за багатьма генами та вивчення динамічних змін частот алелів у процесі селекції й дозволяють контролювати племінну справу. Спроби прискорити селекційний процес включенням у роботу простих біохімічних ознак тварин, як і простих генетичних систем, що пов'язані зі складними ознаками продуктивності шляхом використання генетичних маркерів у генетиці та селекції, теоретично обґрунтувані О. Серебровським у публікації «Генетичний аналіз» [147].

Генетика ізоферментів дає можливість виконувати пошук закономірностей функціонування генів в онтогенезі, вивчає роль цих пептидів при проходженні морфогенетичних процесів, клітинній диференціації, при цьому виявляються генетичні механізми регуляції експресії спектру ізоферментів і рівень їх використання, аналізується роль у регуляції процесів метаболізму [94]. Цікавими і перспективними напрямками застосування даних про мінливість ізоферментів є: оцінка внутрішньо- і міжвидової генетичної мінливості [86], оцінка кількості генетичних змін при видоутворенні, дослідження генетичних основ мікроеволюційних процесів, виявлення зв'язків філогенезу між різними таксономічними групами, виявлення розмаху та механізмів підтримки генетичної мінливості. Численні дослідження поліморфізму білків, ферментів і систем крові [50] підтвердили

існування внутрішньовидової різноманітності за низкою локусів структурних генів. Білковий поліморфізм – оптимальний показник для вивчення та контролю генетичної диференціації груп тварин у зв'язку з їх відтворенням у різних еколого-географічних умовах. Високий рівень поліморфності локусів характерний для нативних популяцій, що пристосовані до існування в природних умовах.

Біохімічні маркери є сполучною ланкою між генетичними і фенотиповими рівнями мінливості [47]. Дослідження з їх використанням здійснюються при вивченні: зчеплення та хромосомної локалізації генів, тканинної і внутрішньоклітинної специфічності їх експресії, ролі взаємодії алельних і неалельних генів, онтогенезу, впливу на генетичну структуру популяції різних форм відбору [161]. Ізоферменти є корисними генетичними маркерами, оскільки при їх використанні можна отримати генетичну інформацію про стан генофондів природних та штучних популяцій. При дослідженні генетико-біохімічного поліморфізму в досліджуваних популяціях при тотожних методичних умовах наявні мономорфні локуси [309]. Використання морфологічних моногенно успадкованих ознак не забезпечує вирішення практичних проблем генетики, розведення та селекції. Тому при вирішенні різноманітних, залежно від мети, завдань у різних галузях тваринництва на перший план виходить відбір ознак, що підконтрольні як окремим генам, так і їх комплексам, які відносно легко ідентифікуються за допомогою даних молекулярно-генетичного аналізу.

Відповідно, метою нашого дослідження стало виявлення наявності особливостей генетичної структури порід та встановлення розмаху внутрішньопородної мінливості мікропопуляцій корів трьох сучасних порід вітчизняної селекції молочного напрямку продуктивності шляхом аналізу генотипів і алелів за електрофоретичним розділом окремих варіантів генетико-біохімічних систем.

Досліджували репрезентативні вибірки з порід великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності – українська червона молочна (УЧМ, $n = 35$ гол.), українська

чорно-ряба молочна (УЧорРМ, $n = 31$ гол.), українська червоно-ряба молочна (УЧерРМ, $n = 25$ гол.) племінного стада ПСП «Колос-2011» Очаківського району Миколаївської області.

Кров для досліджень брали з яремної вени з подальшим висушуванням у лабораторних умовах. Досліди здійснювали на еритроцитах і плазмі крові. Оцінку генетичної структури проводили за генетично детермінованим поліморфізмом груп генетико-біохімічних систем. Білковий поліморфізм та поліморфізм ферментів виявляли за допомогою використання методу електрофоретичного розділення білків у 13 % крохмальному гелі у горизонтальних камерах з подальшим гістохімічним фарбуванням (Harris, H., & Hopkinson, D. A. (1976)) [252]. До групи досліджуваних генетико-біохімічних систем входили транспортні білки: гемоглобін (*HB*), церулоплазмін (*CP*), трансферин (*Tf*), посттрансферин (*pTf*), амілаза (*Am-1*) та рецептор до вітаміну D (кальцитріолу) (*GC*).

Під час аналізу генетичної структури груп тварин за генетико-біохімічними системами використовували такі показники: частота алелів та генотипів, рівень фактичної (*Ho*) та очікуваної гетерозиготності (*He*), індекс поліморфізму (*PIC*). Оцінку відповідності частот генотипів рівновазі Кастла – Гарді – Вайнберга проводили за критерієм Пірсона ($\chi 2$). Для оцінки генетичної диференціації дослідних популяцій використовували індивідуальний індекс фіксації Райта (*FIS*).

Генетико-популяційний та біометричний аналізи результатів, отриманих в процесі проведення дослідження, здійснили за допомогою методів математичної статистики ($\chi 2$, критерій Стьюдента, Фішера).

Статистичний обробіток даних проведено в стандартному пакеті «Microsoft Excel 2013» з використанням власних програм та інтегрованої надбудови GenAlEx 6.5 (http://biology- assets.anu.edu.au/GenAlEx/Download.html) для розрахунків статистики Райта. Аналіз за іншими показниками виконано в стандартному пакеті IBM SPSS Statîstîcs V24.0 (https://wwwibmcom/support/knowledgecenter/ru/S SLVMB_24.0.0/spss/product_landmg.html).

Наявність особливостей генетичної структури для кожної породи зумовлена специфічним розподілом алельних

і генотипових частот за окремими генетико-біохімічними системами. З метою підтвердження існування породоспецифічних характеристик проведено порівняльний аналіз поліморфізму генетико-біохімічних систем крові, а саме: виявлено поліморфізм шести локусів – *Tf, pTf, GC, HB, CP, Am-I*. Було розраховано алельні частоти на локус, що показано в табл. 9.1.

Таблиця 9.1

Розподіл генотипів та алельних частот за генетико-біохімічними системами *Tf*, *pTf*, *GC*, *HB*, *CP* та *Am-1*

Локус, алель	Порода		
	українська червона молочна	українська чорно-ряба молочна	українська червоно-ряба молочна
Tf (n)	35	31	25
A	0,414	0,516	0,260
D_1	0,371	0,290	0,520
D_2	0,157	0,177	0,180
E	0,057	0,016	0,040
pTf (n)	35	31	26
F	0,571	0,629	0,538
S	0,429	0,371	0,462
GC (n)	35	31	26
A	0,543	0,613	0,635
B	0,457	0,387	0,365
HB (n)	35	31	28
A	0,957	0,984	1,000
B	0,043	0,016	–
CP (n)	35	31	26
A	0,515	0,452	0,462
B	0,485	0,548	0,538
Am-1 (n)	35	31	26
B	0,500	0,613	0,558
C	0,500	0,387	0,442

Tf (трансферин) – транспортний білок, який виконує транспортування заліза з центрів поглинання дванадцятипалої кишки

до всіх тканин. До даного класу відносять трансферин, овотрансферин, лактоферин, меланотрансферин – регулюють обмін заліза між тканинами і запасними депо, що знаходяться в печінці та впливають на вміст жиру й кількість Ca, P, Fe, Cu; становить 3–6 % усіх білків сироватки крові.

Відомо, що варіант *A* асоційований з підвищеним вмістом аспаргінової кислоти в плазмі крові. Варіант *D* асоціюється з жирністю молока та підвищеними надоями. У тварин з генотипом *DD* – вміст гемоглобіну і активність каталази вище (високий рівень каталази сприяє збільшенню надоїв), засвідчується більша кількість *ß*-глобулінів (глобуліни попередники жиру). Варіант *E-DE* характеризується підвищеним вмістом лізину, ізолейцину, тирозину в плазмі крові [58]. Локус трансферину є найбільш інформативним за рівнем поліморфізму білків і ферментів крові. Так, дослідженнями було встановлено наявність восьми варіантів фенотипів локусів трансферину (із 10 можливих): *AA*, AD_1, AD_2, *AE*, D_1D_1, D_1D_2, D_2D_2, зумовлені чотирма алельними генами – *A*, D_1, D_2, *E* (табл. 9.2).

Варто зазначити, що за даним локусом має місце виражена міжпородна диференціація комбінацій алелів. Кожній із порід властиві свої особливості будови генетичної структури. Так, за локусом трансферину породи можна поділити на такі групи: з домінуванням алельного варіанта *TfA* (українська чорно-ряба молочна) та TfD_1 (українська червоно-ряба молочна). У тварин української червоної молочної породи частота саме цих (не інших) генетичних комплексів приблизно рівна: *TfA* – 0,414 й *TfD1* – 0,371. У той час як українська червоно-ряба молочна порода характеризується наявністю п'яти генотипів; при цьому повністю відсутні тварини, гомозиготні за алелем *TfA* й *TfE*, TfD_2 та взагалі не виявлено генотипів *TfAE*, TfD_2E, але показник фактичної гетерозиготності становить 0,840 (найбільший з усіх оцінених порід тварин) і значно перевищує рівень очікуваної – 0,641. Худоба української червоної молочної породи є найбільш поліморфною, бо встановлено наявність восьми варіантів локусу – *TfAA*, $TfAD_1$, $TfAD_2$, *TfAE*, TfD_1D_1, TfD_1D_2, TfD_1E *та* TfD_2D_2, а рівень очікуваного й фактичного поліморфізмів мав

Таблиця 9.2

Поліморфізм локусів біохімічних систем крові *Tf* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу																			
		AA		*AD₁*		*AD₂*		*AE*		*D₁D₁*		*D₁D₂*		*D₁E*		*D₂ D₂*		*D₂E*		*EE*	
		n	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%
УЧМ	35	6	17,1	10	28,6	5	14,3	2	5,7	5	14,3	4	11,4	2	5,7	1	2,9	–	–	–	–
УЧерРМ	25	–	–	10	40,0	3	12,0	–	–	4	16,0	6	24,0	2	8,0	–	–	–	–	–	–
УЧорРМ	31	10	32,3	6	19,4	5	16,1	1	3,2	4	12,9	4	12,9	–	–	1	3,2	–	–	–	–

Порода	*n*	Частота алеля *A/D₁/D₂/E*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{IS}
			H_o	H_e			
УЧМ	35	0,414/0,371/0,157/0,057	0,657	0,672	27,40	0,662	0,022
УЧерРМ	25	0,260/0,520/0,180/0,040	0,840	0,641	32,92	0,628	–0,311
УЧорРМ	31	0,516/0,290/0,177/0,016	0,516	0,628	27,71	0,618	0,178

майже тотожні значення – 0,672 й 0,657 відповідно. Одночасно в ровесниць української чорно-рябої молочної породи при високому фактичному ступені представлених фенотипів локусу *Tf* (*AA*, *AD*$_1$, *AD*$_2$, *AE*, *D*$_1$*D*$_1$, *D*$_1$*D*$_2$, *D*$_1$*E*) й, незрозуміло чому, меншому з усіх порід тварин значенні *Ho* – 0,516, розрахунково очікувана гетерозиготність була близькою до таких значень одноліток інших порід – 0,628.

У результаті дослідження встановлено, що поєднання алелів варіанта *TfEE* в усіх групах тварин не було виявлено зовсім; низька і частота зустрічальності його з-поміж усіх досліджених порід худоби 0,016–0,057. Це явище можна пояснити специфікою вжитих попередньо породотворних процесів із сучасними українськими породами великої рогатої худоби. Параметри *PIC* та *Ho* показали, що всі алелі локусу *Tf* в оцінених породах худоби є високополіморфними – 0,618–0,662.

Інша генетико-біохімічна система, що контролюється одним локусом з двома алелями *F* та *S* – посттрансферин, також виявила у тварин певне різноманіття його типів (табл. 9.3).

Встановлено, що за локусом *pTf* наявні суттєві міжпородні відмінності, явно виражені у тварин української чорно-рябої молочної породи. Варто зазначити, що в цій мікропопуляції рівень фактичної гетерозиготності – 0,677 значно перевищує очікувану – 0,474. Таке співвідношення генотипів обумовлене різницею в частотах аллелей. Засвідчується найнижча з-поміж інших порід худоби частота тварин-гомозигот за алелем *pTfS* – 0,371. Рівень фактичної гетерозиготності в оціненій мікропопуляції української червоно-рябої молочної породи значно нижчий за показник очікуваної, хоча частота алеля *F* переважає над такою *S*, як і в аналогів УЧорРМ, але не суттєво – 0,538 та 0,462 відповідно. У групі тварин української червоної молочної породи вірогідного відхилення значень фактичних частот від очікуваних відповідно до закону Кастла-Гарді-Вайнберга не зафіксовано. Рівень поліморфізму за значенням індекса *PIC* був значущим та мав за локусом *pTf* в усіх спостережуваних породах великої рогатої худоби близькі значення – 0,467–0,497.

Таблиця 9.3

Поліморфізм локусів біохімічних систем крові *pTf* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *F/S*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{is}
		FF		*FS*		*SS*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	35	11	31,4	18	51,4	6	17,2	0,571/ 0,429	0,514	0,497	0,088	0,490	–0,035
УЧерРМ	26	9	34,6	10	38,5	7	26,9	0,538/ 0,462	0,384	0,507	1,330	0,497	0,241
УЧорРМ	31	9	29,0	21	67,7	1	3,3	0,629/ 0,371	0,677	0,474	6,320	0,467	–0,428

Обмін кальцію та фосфатів кісткової тканини регулюється за участі вітаміну D шляхом взаємодії його гормонально-активної форми кальцитроалу з рецепторами клітин. Останні належать до ядерних транскрипційних білків і беруть участь не лише в процесі транскрипції, а й у механізмі посттранскрипції, контрольованому мікроРНК [292]. Під час електрофоретичних досліджень за локусом рецептора до вітаміну D нами було ідентифіковно два алельні варіанти – *GC A* і *GC B* (табл. 9.4).

Необхідно зауважити, що за локусом рецептора до вітаміну D серед тварин усіх трьох порід має місце високе статистично достовірне значення гетерозигот; визначена їх кількість у групі української червоної молочної породи становить 0,730, а очікувана – 0,473 (P > 0,99).

У мікропопуляціях української червоно-рябої молочної та української чорно-рябої молочної порід встановлено високу частоту алеля *A* – 0,635 та 0,613 відповідно. Проте в української червоно-рябої молочної ідентифіковано наявність двох фенованріантів локусів рецептора до вітаміну D – гомозиготний тип *GC AA* і гетерозиготний варіант *GC AB*, та повністю відсутні гомозиготи за локусом *GC BB*.

Таблиця 9.4

Поліморфізм локусів біохімічних систем крові *GC* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *A*/*B*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{IS}
		AA		*AB*		*BB*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	35	8	22,8	22	62,8	5	14,4	0,543/ 0,457	0,628	0,504	2,485	0,496	–0,248
УЧерРМ	26	7	26,9	19	73,1	0	–	0,635/ 0,365	0,730	0,473	8,619	0,464	–0,545
УЧорРМ	31	10	32,3	18	58,0	3	9,7	0,613/ 0,387	0,580	0,482	1,551	0,475	–0,204

Параметри *PIC* та *Ho* показали, що всі алелі локусу *GC* в оцінених породах худоби є відчутно поліморфними – 0,475–0,500.

Гемоглобін – складний залізовмісний білок еритроцитів, головною функцією якого є транспортування кисню та газів, а також буферна функція [106]. При проведенні електрофоретичних досліджень у тварин двох порід української червоної молочної та української чорно-рябої молочної нами було встановлено два алельні варіанти гемоглобіну – *A* і *B* (табл. 9.5), у той час як усі ровесниці УчерРМ були гомозиготними – *HB AA*.

Таблиця 9.5

Поліморфізм локусів біохімічних систем крові *HB* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *A*/*B*	Гетерозиготність		χ^2	PIC	F_{IS}
		AA		*AB*		*BB*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	35	32	91,4	3	8,6	0	–	0,957/ 0,043	0,085	0,083	0,070	0,082	–0,030
УЧерРМ	28	28	100	0	–	0	–	–	–	–	–	–	–
УЧорРМ	31	30	96,8	1	3,1	0	–	0,984/ 0,016	0,032	0,032	0,008	0,032	0,000

У зазначених вище досліджених порід ідентифіковано наявність двох феноваріантів локусів гемоглобіну – гомозиготний тип *HB AA* і гетерозиготний варіант *HB AB*, що кодуються двома кодомінантними алелями *HB A* і *HB B*. Наявність гомозигот за локусом *HB BB* у жодної з тварин трьох українських порід худоби при проведенні досліджень не ідентифіковано.

Частота прояву аллельного варіанта *HB A* у тварин української червоної молочної породи становить 0,957, а алеля *HB B* – лише 0,043, для української чорно-рябої молочної – 0,984 та 0,016 відповідно. Висока концентрація алелю *HB A* зумовлена значущим відсотком наявності гомозигот *HB AA* – 91,4 % у тварин української червоної молочної породи та 96,8 % в однолітків української чорно-рябої молочної відповідно.

За локусом гемоглобіну засвідчується збіг фактичного й очікуваного значень гетерозиготності, що, можливо, є проявом індиферентності по відношенню до адаптаційних та інших біологічних якостей власників різних генотипів.

Оцінка індексу поліморфізму корів за локусом *HB* дозволила підтвердити її мінімальну наявність (0,082 та 0,032) лише в українській червоній молочній та українській чорно-рябій молочній породах, проте ровесниці української червоно-рябої молочної породи були мономорфні.

За даними літературних джерел [14–16] і нашими дослідженнями, можна дійти висновку, що у великої рогатої худоби частота прояву алельного варіанта *HB B* є дуже низькою. За локусом цього білкового комплексу в досліджуваній групі тварин української червоно-рябої молочної породи не виявлено поліморфізму; усі тварини мали гомозиготний тип *HB AA* (див. табл. 9.5).

Cp – транспортний білок, основна біохімічна роль якого полягає в транспортуванні міді, а також виконує ферментативну роль – каталізує окиснення поліфенолів і поліамінів. Пептид є глобуліном, точніше *a*-глобуліном, що регулює окисно-відновні реакції в клітинах, контролює кількість заліза, а, відповідно, характеризується активним перебігом процесу перенесення білками крові жирних кислот. При цьому ліпіди плазми крові утворюють високомолекулярні жирні кислоти. Варіант

A асоційований з жирністю молока, оскільки в крові наявна більша кількість міді, що безпосередньо впливає на вищу кількість ферменту оксидази [111].

Різноманіття типів церулоплазміну, як відомо, також контролюється одним локусом з двома алелями *A* та *B* (табл. 9.6), що й підтверджено нашими дослідженнями для сучасної вітчизняної худоби молочного напрямку продуктивності.

Таблиця 9.6

Поліморфізм локусів біохімічних систем крові *CP* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *A*/*B*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{is}
		AA		*AB*		*BB*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	35	9	26,5	17	50	8	23,5	0,515/ 0,485	0,500	0,507	0,000	0,500	0,014
УЧерРМ	26	5	19,2	14	53,8	7	27,0	0,462/ 0,538	0,538	0,507	0,181	0,497	–0,063
УЧорРМ	31	2	6,5	24	77,4	5	16,1	0,452/ 0,548	0,774	0,503	9,827	0,495	–0,538

При цьому встановлено, що за локусом церулоплазміну суттєвих міжпородних відмінностей між худобою української червоної молочної та української червоно-рябої молочної порід не виявлено. Варто зазначити, що в цих мікропопуляціях рівень очікуваної та фактичної гетерозиготності майже тотожний і значущого відхилення від стану генетичної рівноваги, згідно із законом Кастла-Гарді-Вайнберга, не зафіксовано. На підставі аналізу результатів популяційно-генетичного аналізу поліморфних локусів білків та ферментів крові дослідних груп встановлено, що фактична гетерозиготність тварин української чорно-рябої молочної породи за локусом церулоплазміну становить 77,4 % ($P > 0,999$), що статистично вірогідно вказує на перевагу над очікуваним таким значенням.

Рівень поліморфізму за значенням індекса – *PIC* був значущий та мав за локусом *CP* в усіх аналізованих породах великої рогатої худоби майже тотожні значення 0,495–0,500.

Амілаза – фермент класу гідролаз, каталізує гідроліз крохмалю, глікогену і полісахаридів, декстрину; є транспортним білком. Він негативно корелює з лужною фосфатазою, а фізіологічна роль полягає в мобілізації запасів полісахаридів у клітинах та в каталізі обміну крохмалю і глікогену; впливає на кількість Ca, P, Fe, Cu та на рівень надою й вміст жиру в молоці [98]. У досліджуваних нами мікропопуляціях амілаза також контролюється добре збалансованою двоалельною системою – *Am-1B* і *Am-1C* (табл. 9.7). За цим локусом більш помітною є міжпородна відмінність, імовірно, зумовлена конкретними особливостями в екологічних умовах ареалу поширення попередників створюваних порід.

Таблиця 9.7

Поліморфізм локусів біохімічних систем крові *Am-1* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *B*/*C*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{is}
		BB		*BC*		*CC*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	35	6	17,1	23	65,8	6	17,1	0,500/ 0,500	0,657	0,507	3,457	0,500	–0,296
УЧерРМ	26	9	34,6	11	42,3	6	23,1	0,558/ 0,442	0,423	0,503	0,527	0,493	0,159
УЧорРМ	31	10	32,3	18	58,1	3	9,6	0,613/ 0,387	0,580	0,482	1,551	0,475	–0,204

За локусом амілази українські червоні молочні та українські чорно-рябі молочні корови характеризуються більшим відсотком гетерозигот *Am-I BC* (65,8 і 58,1 % відповідно). Частота зустрічальності алеля *C* найменша в представниць українських чорно-рябих молочних тварин – 0,387, при цьому частота гомозигот *Am-I CC* становить в них лише 9,6 %. Очікуване та фактичне значення гетерозиготності збігається в худоби УЧМ

породи, проте як у ровесниць інших досліджуваних порід є своя, не тотожна поміж ними специфіка.

Значення індексу поліморфізму (*PIC*) засвідчили значущу варіабельність локусу *Am-1*, причому в усіх досліджених порід корів української селекції.

Отже, у результаті проведених досліджень генетико-біохімічних систем та статистичного аналізу встановлено наявність генетичних породоспецифічних особливостей у сучасних українських порід молочного напрямку продуктивності.

За локусами *Tf, pTf, GC, HB, CP* та *Am-1* виявлено той чи інший ступінь поліморфізму генетико-біохімічних систем. Причому високу частоту зустрічальності алельних варіантів вірогідно ідентифіковано в усіх трьох породах вітчизняної селекції за локусами *Tf – AD*$_1$; *pTf – FS*; *GC – AB*; *HB – AA*; *CP – AB*; *Am-1 – BC*. Найбільш поліморфною (61,8–66,2 %) генетико-біохімічною системою в корів порід української селекції встановлено локус *Tf*, проте за іншими – *pTf*, *GC*, *CP* та *Am-1* – індекс поліморфізму мав ліміт мінливості породних середніх значень від 0,464 до 0,500, а оцінювання локусу *HB* встановило його рівень лише від 0,000 до 0,082.

Отже, алельні варіанти досліджених поліморфних генетико-біохімічних систем можуть бути використані для оцінки генетичної структури порід і внутрішньопородних груп, що дуже важливо для організації племінної справи та ведення селекційної роботи у тваринництві і дає можливість практичного застосування генетико-математичних методів прогнозування рівня молочної продуктивності корів.

Можливо, основними причинами подібності розподілу між різними породами таких генетичних породоспецифічних характеристик є спільність походження, вплив факторів штучного відбору, а також закономірності внутрішньопородної диференціації.

ГЛАВА 10
ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПОЛІМОРФІЗМУ СТРУКТУРНИХ ГЕНІВ У КОРІВ МОЛОЧНИХ ПОРІД

Останніми десятиліттями відбувається активне залучення методів молекулярної генетики для вирішення класичних проблем селекції сільськогосподарських видів тварин [22, 61, 67, 138, 160].

В Україні одним із найпоширеніших напрямків для пошуку методів прискорення селекційної роботи з породами великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності стає використання саме молекулярно-генетичних маркерів [6]. Фактом є твердження деяких дослідників про те, що «молекулярна генетика прибуває на ферми» [339]. Поліморфізм ділянок ДНК у таких дослідженнях є одночасно предметом та інструментом аналізу. Результати вивчення поліморфізму нуклеїнових кислот уже знайшли своє практичне застосування в контролі походження тварин, у діагностиці захворювань і низці інших галузей. Одночасно необхідно наголосити, що ефективність використання молекулярно-генетичних маркерів у селекційній роботі значною мірою залежить від вибору молекулярно-генетичних маркерів та ознак, у контролі розвитку яких вони беруть участь, а також від селекційного завдання, що вирішується.

Так, прийнято вважати, що економічно найбільш ефективним є використання молекулярно-генетичних маркерів під час роботи із племінними тваринами в процесі оцінки їхньої племінної цінності з урахуванням підбору відповідних варіантів схрещувань [340]. У прискоренні вдосконалювання молочної продуктивності спеціалізованих порід великої рогатої худоби

ролзрізняють два основні напрямки використання молекулярно-генетичних маркерів. Один із них – картування хромосом великої рогатої худоби щодо виявлення головних генів молочної продуктивності (Quantitive Trait Loci – QTL) [212].

Передбачається, що картування QTL може сприяти формуванню принципово нового етапу в селекції – селекції за допомогою маркерів (MAS). Водночас аналіз накопичених даних за результатами такого прийому оцінки свідчить про їхню крайню суперечливість. Наприклад, картування QTL головних ознак молочної продуктивності (надій, кг, вміст жиру й білка в молоці, %) у тварин однієї й тієї самої голштинської породи виявило різну локалізацію таких генів у хромосомах залежно від країни, де виконувалися дослідження [172]. Очевидно, що результати таких досліджень будуть значною мірою залежати від специфіки генофондів розглянутих порід тварин, а також від факторів навколишнього середовища, в якому вони відтворюються.

Можливість цілеспрямованого створення високопродуктивних груп тварин великою мірою залежить від наявності інформації про гени, що контролюють ознаки продуктивності. На цей час уже ідентифіковано окремі гени з вираженими фенотиповими ефектами дії, що призводять, наприклад, до м'язової гіпертрофії в худоби й свиней, пов'язаних з підвищеною чутливістю свиней до стресу або багатоплідністю в овець. Проте ознаки продуктивності тварин здебільшого є кількісними і полігенними за характером їх формування. А тому численні дослідження зосереджені на пошуках «головних» генів таких кількісних ознак, поліморфізм за якими становить визначальний внесок у їх розвиток. Ідентифікація таких генів пов'язана зі значними труднощами, оскільки на цей час все ж недостатньо вивченими залишаються генетичні процеси формування кількісних ознак.

На сьогодні є два основні напрямки пошуку «головних» генів кількісних ознак. Перший, як уже згадувалося, ґрунтується на використанні поліморфізму мікросателітних локусів і припущенні про те, що досить велика їх кількість може дозволити пов'язати поліморфізм окремих з мінливістю певної ознаки і, отже, припустити локалізацію «головних» генів цієї ознаки

в ділянках хромосом, маркованих такими мікросателітними локусами. В основі іншого методу лежить контроль поліморфізму структурних генів, потенційно пов'язаних з фізіологічними процесами, наприклад, гени гормонів, що є регуляторами швидкості росту (ген гормону росту, ген інсуліноподібного фактора росту), апетит і використання кормів (ген лептину) тощо, а далі – аналіз зв'язку, асоціацій алельних варіантів цих генів з характеристиками продуктивності.

До цих генів належать білки молока, наприклад, *κ*-казеїн, *β*-лактоглобулін, а також структурні гени, що кодують білки та беруть участь у регуляції процесів загального метаболізму, такі як соматотропний гормон, міостатин. У генетичну диференціацію між групами корів, що відрізняються за характеристиками молочної продуктивності, можуть втягуватися й генетико-біохімічні системи, поліморфізм яких раніше дозволив виявити відмінності між породами різного напрямку продуктивності [53], про що ми вже згадували раніше. З огляду на недостатність досліджень у галузі вивчення генетичної структури різних порід худоби нами проаналізовано поліморфізм і розподіл алельних варіантів структурних генів, що безпосередньо беруть участь у формуванні цінних ознак. Результати аналізу розподілу алелів за шістьма дослідженими структурними генами наведено в табл. 10.1.

Виконано порівняльний аналіз генетичної структури порід великої рогатої худоби за поліморфізмом генів *BLG*, *CSN3*, *GH* і *MSTN* з використанням методу PCR-RFLP [83].

Для аналізу поліморфізму виділяли сумарну ДНК із клітин периферичної крові в представників великої рогатої худоби за такою методикою. Кров для досліджень брали з яремної вени тварин у пробірки з гепарином (гепарин з розрахунку 25 МО на 1 мл крові). До 200 мкл гепаринізованої цільної крові додавали 1 мл деіонізованої H_2O і піддавали зразок заморожуванню-відтаюванню. Центрифугували 5 хв при 7000 об./хв. Супернатант зливали, додавали 1 мл деіонізованої H_2O, струшували на вортексі й повторювали процедуру до появи безбарвного осаду. Цей осад суспензували в 500 мкл розчину, що містить 25 мМ ЕДТА, pH 8.0 і 75 мМ NaCl. Зразок інкубували 120 хв

за температури +56 °С, струшуючи кожні 30 хв на вортексі, після чого суміш екстрагували рівним об'ємом фенолу та двічі рівним об'ємом хлороформу й знову інкубували 30 хв за кімнатної температури. Центрифугували 5 хв при 14 000 об./хв. З водної фази ДНК преципітували 2,5 об'ємами 96 % етилового спирту або рівним об'ємом ізопропілового спирту. Зразок витримували від 30 до 60 хв за температури –20 °С і центрифугували 15 хв при 14 000 об./хв. ДНК-осад промивали 70 % етанолом, підсушували за кімнатної температури й розчиняли в 50 мкл деіонізованої H_2O. Виділену ДНК в кількості 50 ng використовували в ПЛР та оцінювали поліморфізм структурних генів за методом ПЛР-ПДРФ. Реакційна суміш для ПЛР об'ємом 10 мкл містила: 50 мМ KCl, 10 мМ трис-HCl (pH 8,3), 0,2 мМ кожного dNTP, 2 мМ $MgCl_2$, 10 п кожного праймера, 0,75 од. Taq-polimeras, 50 ng геномної ДНК; використаний ампліфікатор фірми «Eppendorf» (Німеччина).

Таблиця 10.1

Розподіл алельних варіантів по локусах *Tf*, *Am-I*, *Cp*, *CSN3*, *GH* та *BLG* у корів української червоної молочної породи

Локус	Заводський тип української червоної молочної породи	
	жирномолочний	голштинізований
1	2	3
Tf (n)	29	39
A	0,483	0,397
D_1	0,190	0,269
D_2	0,327	0,334
E	0,000	0,000
Am-I (n)	29	39
B	0,707	0,692
C	0,293	0,308
Cp (n)	29	39
A	0,638	0,551
B	0,362	0,449
CSN3 (n)	28	40
A	0,875	0,776
B	0,125	0,224

Закінчення таблиці 10.1

1	2	3
GH (n)	28	40
L	0,893	0,731
V	0,107	0,269
BLG (n)	20	13
A	0,675	0,462
B	0,250	0,538

Для рестрикційного аналізу брали по 5 мкл продукту ампліфікації. Рестрикцію проводили протягом 3 год за температури + 37 °С в об'ємі 10 мкл. Продукти рестрикції розділяли методом електрофорезу в 2 % агарозному гелі з використанням 1х ТВЕ-буфера, після фарбування гелю бромістим етидієм візуалізували під ультрафіолетовими променями. Ампліфікація починалася із вступного циклу 95 °С – 2 хв, 57 °С – 1 хв і 72 °С – 2 хв, за яким йшли 35 циклів, кожний із температурним режимом: 95 °С – 30 с, 57 °С – 30 с і 72 °С – 1 хв. Завершував реакцію кінцевий синтез: 10 хв за температури 72 °С. Розмір продукту ампліфікації становив 1355 п.н. Для виявлення алельних варіантів використовували рестриктазу *HinfI* (Moody D. E., Pomp D., 1995). Статистичну вірогідність розходжень між частотами поширення алельних варіантів за різними локусами розраховували з використанням критерію Р. А. Фішера, закону Кастла-Гарді-Вайнберга [170].

Визначено, що за розподілом алелів генетико-біохімічних систем (*Tf* і *Am-I*), за якими виявляються відмінності між породами великої рогатої худоби молочного й подвійного напрямку продуктивності [264], не виявлено істотних відмінностей між заводськими типами УЧМ породи, що відрізняються за жирномолочністю і величиною надою.

Нами були обрані локуси так, щоб мати можливість охопити дві найбільш важливі для тваринництва з господарської точки зору характеристики – молочну й м'ясну. Два гени – *к*-казеїн і *β*-лактоглобулін – «відповідальні» за показники молочної продуктивності, міостатин – за м'ясні. Ген гормону росту був обраний

у зв'язку з його важливою функцією як регулятора соматичного росту організму. Крім цієї функції, він має лактогенну, інсуліноподібну і низку інших дій, про що вже згадувалося вище.

Для вибраних груп тварин за дослідженими поліморфними системами виявлені такі закономірності розподілу алельних варіантів (табл. 10.2). Один із найбільш відомих генів, пов'язаний з ознаками сиропридатності молока – *к*-казеїн (*CSN3*). Його важлива функціональна роль полягає в захисті міцел молока від преципітації іонами кальцію, у формуванні оболонки навколо міцел, попереджаючи їхню агрегацію. Під час гідролізу *к*-казеїну відбувається коагуляція молока, утворення осаду казеїну й формування згустку, що використовується в сироварінні.

Таблиця 10.2

Розподіл алельних частот структурних генів великої рогатої худоби

Порода	*n*	Алельна частота структурних генів			
		CSN3	***BLG***	***MSTN***	***GH***
Голштинська	40	*a*-0,812 *b*-0,188	*a*-0,594 *b*-0,406	–	*L*-0,733 *V*-0,267
Червона степова	30	*a*-0,680 *b*-0,320	*a*-0,430 *b*-0,570	–	*L*-0,629 *V*-0,371
Українська червона молочна	68	*a*-0,767 *b*-0,233	*a*-0,601 *b*-0,399	–	*L*-0,640 *V*-0,360
Українська чорно-ряба молочна	16	*a*-0,638 *b*-0,362	*a*-0,624 *b*-0,376	–	*L*-0,780 *V*-0,220
Симентальська	27	*a*-0,592 *b*-0,408	*a*-0,265 *b*-0,735	*a*-1,0 *b*-0,0	*L*-0,627 *V*-0,373

Продукт ампліфікації гена *CNS3* із відповідними праймерами включає ділянку 4-го екзону й 4-го інтрону гену. Після рестрикції цього фрагмента рестриктазою *Hind III* виявляються два алельні варіанти – *A* та *B*. Варіант *B* гену *CSN3* характеризується наявністю двох крапкових мутацій, у положеннях 136 і 148, що викликають амінокислотні заміни *Тир* на *Ізо* та *Ала* на *Асп* [262]. Наявність алельного варіанта *B* локусу *CSN3* істотно поліпшує якість твердих сирів. *BB*-генотип спричиняє на 5–10 % більший

вихід сиру, ніж *AA*-генотип [220]. Виявляється тісний зв'язок між поліморфізмом молочного білка й сичужним зсіданням молока. Осадження молока від корів з генотипом *CNS3 AA* під дією сичужного ферменту триває довше, ніж осадження молока від корів з генотипом *AB* і особливо із *BB*-генотипом. Наявність алеля *B* у локусі *к*-казеїну – економічно важлива для сировиробництва ознака селекції у великої рогатої худоби, що має спеціалізацію в молочному напрямку продуктивності. Спрямоване формування стад коровами, які є носіями цього алеля з метою забезпечення сировиробництва, могло б сприяти більш повному використанню генетичного потенціалу тварин. Це особливо важливо тому, що в молочних порід великої рогатої худоби, зокрема, у голштинської і отриманих з її використанням як поліпшуючої породи, засвідчується низька частота зустрічальності алельного варіанта *CNS3 B* [69].

У наших дослідженнях (див. табл. 10.1) низьку частоту зустрічальності алеля *CNS3 B* зафіксовано в обох заводських типах УЧМ. У групі УЧМжт були відсутні гомозиготи *CNS3 BB*, а частота зустрічальності алеля *CNS3 B* була значно нижчою, ніж в аналогів іншої групи. Отримані дані свідчать про те, що алелі локусу *CNS3* не включались у міжгрупову диференціацію розглянутих груп корів, що відрізнялися за жирномолочністю.

У процесі аналізу алельних варіантів гена *CSN3* досліджуваних порід худоби (див. табл. 10.2) нами було виявлено три генотипи – *AA* (розмір фрагментів рестрикції 133, 91 і 49 п.н.), *AB* (224, 133, 91 і 49 п.н.) і *BB* (224 і 49 п.н.; рис. 10.1).

За локусом *CSN3* у більшості досліджених порід переважав алельний варіант *A*; у груп тварин голштинської породи *CSN3 A* зафіксовано із частотою 0,812, в української червоної молочної породи – 0,766, у червоної степової – 0,680, в української чорно-рябої молочної породи – 0,638, найнижча частота мала місце в групи тварин симентальської породи (*A* – 0,592).

Для локусу *CNS3* наявність алельного варіанта *B* локусу *CSN3* значно поліпшує якість твердих сирів. Щодо цього очевидна перспективність використання молока порід червоної степової та української чорно-рябої молочної порід.

β-лактоглобулін (*BLG*) – білок, який, на відміну від казеїнів, не осаджується сичуговим ферментом, не входить до структури міцел і є сироватковим білком. Біологічна функція *BLG*, як передбачається, пов'язана із транспортом вітаміну А. Цю гіпотезу підтверджує відкриття рецепторів для комплексу *BLG* і ретинолу в кишківнику новонароджених телят, що сприяє засвоєнню ліпідів. Ген *BLG* має розмір 4662 п.н. і складається із семи екзонів та шести інтронів.

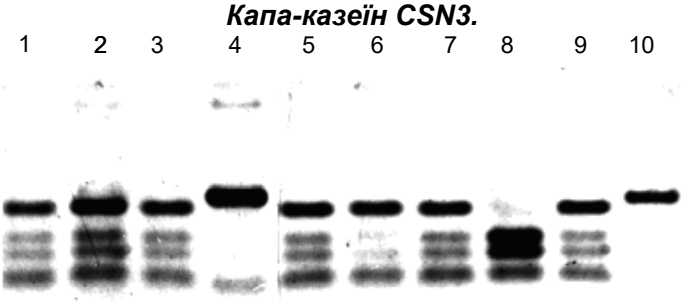


Рисунок 10.1. Рестрикційний аналіз продуктів ПЛР гена капа-казеїну у великої рогатої худоби (доріжки 1–3, 5–7, 9 – гетерозиготні тварини з генотипом *AB* (фрагменти ДНК довжиною 224, 133, 91 і 49 п.н.); 8 – гомозиготна тварина з генотипом *AA* (розмір фрагментів ДНК 133, 91 і 49 п.н.); 4, 10 – нерестрикований продукт ПЛР (273 п.н.))

Відносно локусу *BLG*, то ділянка ампліфікації довжиною 247 п.н. містила фрагменти 4-го екзону й 4-го інтрону. Алель *BLG A* несе один сайт рестрикції для рестриктази *Hae III*, який веде до формування двох фрагментів рестрикції 148 і 99 п.н., а *BLG B* у ділянці довжиною в 148 п.н. має додатковий другий сайт рестрикції *Hae III,* і після рестрикції відбувається формування трьох фрагментів: одного довжиною 99 і двох фрагментів з довжиною 74 п.н. Варіант *BLG B* відрізняється від *A* наявністю двох крапкових мутацій, що призводять до амінокислотних замін: *Асп → Глу* й *Вал → Ала* в положенні 64 і 118 відповідно [291].

Експресію варіанта *B* пов'язують із високим вмістом у молоці казеїнових білків, більшим відсотком жиру й кращими

параметрами казеїнового коагуляту. Варіант *А* контролює високий вміст сироваткових білків і сумарний вміст білків молока. У молоці корів з генотипом *АВ* засвідчується наявність обох алельних форм *BLG* з перевагою форми *А* [356]. У наших дослідженнях частота зустрічальності варіанта *BLG А* виявилася значно вищою в жирномолочних корів порівняно з голштинізованими (див. табл. 10.1). Ці дві групи за локусом *BLG* мали близький відсоток гетерозигот (65 % УЧМжт і 61 % – в УЧМгт).

Загалом, отримані нами дані не збігаються з наявними в літературі про те, що в жирномолочних корів частіше засвідчується наявність алелі *BLG B* порівняно з іншими тваринами [193, 291]. Очевидно, такі зв'язки виявляються тільки при порівнянні порід, що належать до різних напрямків продуктивності (молочного й комбінованого напрямку), де оцінки ступеня прояву характеристик молочної продуктивності виконуються за середнім значенням у великої кількості тварин і, зрозуміло, зв'язок між ними з алелями й генотипами різних структурних генів також розглядається на популяційному рівні.

У досліджених тварин різних порід (див. табл. 10.2) за локусом *BLG* зафіксовано три генотипи. Для генотипу *АА* продукти рестрикції становили 148 і 99 п.н., для генотипу *ВВ* – 99 і 2 × 74 п.н. Генотип гетерозиготної тварини, відповідно, був представлений фрагментами розміром 148, 99 і 2 × 74 п.н. (рис. 10.2).

Частота зустрічальності алельного варіанта *А* виявилася найбільш високою у тварин української чорно-рябої молочної породи та української червоної молочної порід. За локусом *BLG* у тварин української чорно-рябої породи переважав варіант Blg^A (0,624), а в української червоної молочної породи частота зустрічальності алельного варіанта Blg^B була дещо вищою (0,399), у симентальської породи варіант Blg^B зустрічався із частотою 0,735 і в червоної степової співвідношення Blg^A і Blg^B було майже однаковим (0,430 і 0,570; див. табл. 10.2).

Одним із регуляторів розвитку скелетних м'язів є міостатин, що належить до родини трансформувальних факторів росту (*TGFβ*). Для цього локусу виявляють два генотипи – *N/N* (продукт *PCR* дорівнює 196 п.н.) і *nt821(del11)/N* (185 і 196 п.н.; рис. 10.3).

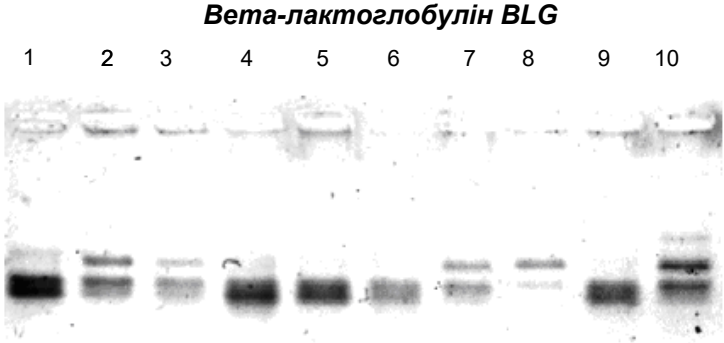


Рисунок 10.2. Рестрикційний аналіз продуктів ПЛР гена *β*-лактоглобуліна у великої рогатої худоби (1, 4, 5, 6, 9 – гомозиготні тварини з генотипом *BB* (фрагмент ДНК 99 і 2 × 74 п.н.); 7, 8 – гомозиготні тварини з генотипом *AA* (фрагменти 148 і 99 п.н.); 2, 3, 10 – тварини з генотипом *AB* (фрагменти 148, 99 і 2 × 74 п.н.))

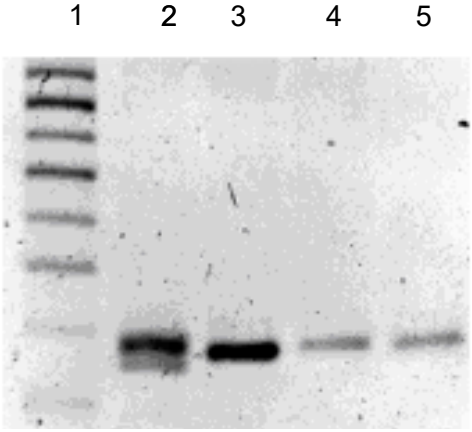


Рисунок 10.3. Продукти ампліфікації (ПЛР) фрагмента гена міостатину (*MSTN*) у великої рогатої худоби (гомозиготні тварини, вільні від мутації (делеція в 11 пар нуклеотидів) – доріжки 3–5; гетерозиготна тварина з мутацією *nt812-del* – доріжка 2; маркер молекулярних мас – 50bp step ladder – доріжка 1)

При дослідженні гена *MSTN* у тварин симентальської породи не було виявлено особин-носіїв *nt812 (del11)*, що зумовлює розростання м'язової тканини (подвійна мускулатура). Усі тварини за цим локусом були гомозиготними, тому фенотипові ознаки подвійної мускулатури не проявлялися.

Ген гормону росту (*GH*) складається з п'яти екзонів і чотирьох інтронів, загалом це більше 2 т.п.н. У великої рогатої худоби ген гормону росту локалізований в 19 хромосомі. У цього виду було ідентифіковано окремі мутації в гені гормону росту [280]. Надано характеристику основних алельних варіантів цього гена в європейської великої рогатої худоби, що виникли завдяки нуклеотидним замінам у різних районах гену. Особлива увага приділяється нуклеотидній заміні в 5-му екзоні кодону лейцину (*CTG*) на кодон валіну (*GTG*) у положенні 127 поліпептидного ланцюгу, що призводить до появи алельних варіантів *A* та *B*. Ці алелі виявляються за допомогою рестриктази *Alu I* [284] і позначаються як алель *L* (лейцин) і *V* (валін). *GH* є системним регулятором фундаментальних біохімічних процесів, що лежить в основі загального обміну в усіх тварин. У ссавців описано його лактогенну активність. Відомо, що введення екзогенного *GH* стимулює ріст і розвиток молочної залози та збільшує вихід молока в корів на 10–40 % [291, 273]. Виявлено також, що при цьому знижується рівень жиру й збільшується кількість м'язової тканини в туші. Тому не дивно, що *GH* становить такий великий інтерес як маркер низки характеристик продуктивності тварин. Особлива увага приділяється поліморфізму алелів *L* і *V*, оскільки було показано, що молоко корів з генотипом *LL* містить більший відсоток жиру й білка, ніж у тварин з генотипом *VV* [291, 273].

У наших дослідженнях було виявлено, що, дійсно, саме в жирномолочної групи корів частота зустрічальності алеля *GH L* помітно вище, ніж в аналогів іншої групі (див. табл. 10.1). Ці спостереження відповідають літературним даним про те, що відмінності між групами корів за жирномолочністю повинні супроводжуватися й диференціацією між ними за частотою зустрічальності алеля *GH L*.

За локусом гормону росту нами було виявлено три генотипи в худоби різних досліджуваних порід (див. табл. 10.2). Для генотипу *LL* продукти рестрикції становили 171 і 52 п.н., для генотипу *LV* – 223, 171 і 52 п.н., а для *VV* – 223 п.н. (рис. 10.4). Перевага алельного варіанта *L* має місце майже в усіх досліджених порід – у голштинської породи (0,733), в української чорно-рябої молочної породи (0,780), симентальської (0,627).

Згідно з розподілом алельних і генотипових частот за чотирма поліморфними системами за більшістю розглянутих локусів, що наведено в табл. 10.2, у досліджених груп тварин не встановлено якихось виражених відмінностей. Так, для двох регуляторних генів засвідчено подібну специфіку розподілу алельних варіантів. Ген *GH* з найбільшою частотою був представлений більш цінним алельним варіантом *L* – 0,780 (українська чорно-ряба молочна порода) і 0,733 (голштинська порода).

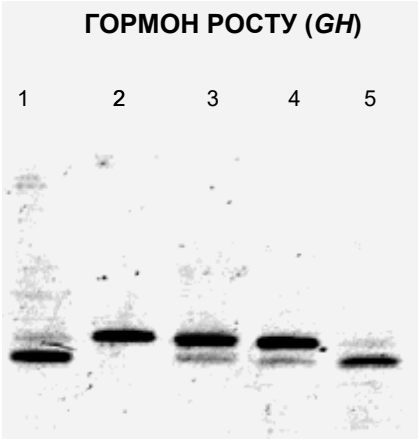


Рисунок 10.4. Рестрикційний аналіз продуктів ПЛР гена гормону росту великої рогатої худоби (доріжки 1, 5 – гомозиготні тварини з генотипом *LL* (фрагменти 171 і 52 п.н.); доріжка 2 – гомозиготна тварина з генотипом *VV* (фрагмент 223 п.н.); доріжки 3, 4 – гетерозиготні тварини з генотипом *LV* (фрагмент 223, 171 і 52 п.н.))

Ген *CSN3*, пов'язаний з молочною продуктивністю, також характеризувався подібним розподілом генних частот у розглянутих породних групах, крім групи сименталів. Панівним тут був алельний варіант *A* – 0,638–0,812. Незважаючи на це, господарськи цінний варіант *B* був представлений у тварин української чорно-рябої молочної породи з досить високою частотою – 0,362. Такий підвищений показник варіанта *CSN3 B* властивий локальним породам великої рогатої худоби, у той час як у високоспеціалізованих комерційних порід (наприклад, голштинської) він знаходиться в межах 0,150–0,293.

Виражені внутрішньопородні відмінності було виявлено тільки за геном *β*-лактоглобуліну, пов'язаним з молочними характеристиками продуктивності. У групі тварин симентальської породи за локусом *BLG* переважав більш цінний варіант Blg^{B}, асоційований з високим вмістом казеїнових білків, жиру й кращих параметрів казеїнового коагуляту.

Виконаний аналіз за чотирма дослідженими локусами – маркерами ознак молочної та м'ясної продуктивності показав, що більш сприятливим співвідношенням цінних алельних варіантів із селекційної точки зору характеризуються тварини червоної степової та симентальської порід. Це виявляється справедливим як для гена *BLG*, так і для *CSN3*, а також *GH*, алельні варіанти яких найбільш часто мають місце у тварин цієї породи й асоційовані з високими характеристиками молочної продуктивності (високий вміст казеїнових білків, жиру й кращі параметри казеїнового коагуляту). Очевидно, що червона степова порода заслуговує на особливу увагу з метою збереження її генофонду. Крім того, червона степова порода є унікальною породою з погляду селекційної роботи, тому що наявність у неї алельного варіанта *B* за локусом *CSN3*, відповідального за одержання твердих сирів високої якості, збігається з відносно високою частотою зустрічальності алельного варіанта *B* за локусом *BLG*, асоційованого з високим надоєм молока. У тварин симентальської породи засвідчується відносно висока частота зустрічальності алельного варіанта *L* за локусом *GH*, який асоційований з високим приростом живої маси після народження.

Отже, червона степова порода, судячи з розподілу алельних варіантів генів білків молока, має унікальний генетичний потенціал до молочної продуктивності, а симентальська порода, з огляду на розподіл алельних варіантів за локусом *GH*, відрізняється високою схильністю до м'ясної продуктивності.

Для того щоб оцінити, чи можна розглядати розподіл алельних варіантів за вивченими локусами як додаткову породну характеристику, чи має він виражену внутрішньопородну мінливість, було виконано порівняння трьох груп голштинської породи різного напрямку селекції. У результаті виявилося, що частоти алельних варіантів у цих двох груп практично збігаються за всіма дослідженими структурними генами, тобто на підставі аналізу отриманих даних можна зробити припущення про те, що частота алелів за цими генами може бути додатковою породною характеристикою і не залежати від еколого-географічних умов відтворення тварин.

З метою перевірки наявності або відсутності тісних асоціацій між алельними варіантами досліджених структурних генів, що безпосередньо беруть участь у контролі господарськи цінних ознак, були розраховані ймовірності невипадкового збігу алельних варіантів у тварин різних порід за парами досліджених локусів. Аналізувалися тільки ті тварини, у яких був оцінений поліморфізм одночасно за всіма локусами (крім мономорфного *MSTN*). З них тільки два статистично вірогідно відрізнялися від випадкового розподілу алельних варіантів за парами локусів. Статистично вірогідно ($P < 0,05$) виявилися асоційовані алельні варіанти за локусами *CSN3* і *GH* (*A* і *L*, відповідно) у голштинської породи; а в червоної степової породи – за *BLG* і *GH* (*B* і *B* відповідно). Важливо наголосити, що всі розглянуті локуси у великої рогатої худоби перебувають у різних хромосомах (*CSN3* локалізований на хромосомі 6, *BLG* – на хромосомі 11 і *GH* – на хромосомі 19). Виявлено статистично достовірні асоціації між цими парами несинтенних локусів у досліджуваних порід, що, очевидно, пов'язано з напрямом штучного відбору, у результаті якого були задіяні комплекси генів, що входили й у дослідження даної роботи. На користь цього припущення

свідчить збіг отриманих нами даних про міжпородні відмінності за відносно підвищеними частотами зустрічальності алельних варіантів, асоційованих з молочною або м'ясною продуктивністю та індивідуальних асоціаціях між відповідними алельними варіантами в досліджених порід, виявлені за допомогою аналізу нерівноваги зчеплення.

Як зазначалося вище, у виконаний аналіз були включені гени (*Tf*, *Am-I*, *CSN3*, *GH* та *BLG*), алелі й генотипи яких у літературі пов'язують із міжпородною диференціацією генофондів між породами молочного й комбінованого напрямку продуктивності та, відповідно, припускають, що їхній поліморфізм асоційований з характеристиками молочної продуктивності. За нашим даними (див. табл. 10.2), тільки розподіл алелів за локусом соматотропіну збігся з диференціацією внутрішньопородних груп тварин за жирномолочністю. Це добре узгоджується з висновком японських дослідників про те, що ефективність включення молекулярно-генетичних маркерів у внутрішньопородну селекційну роботу визначається попереднім підбором таких маркерів для конкретної селекційної схеми, оскільки в одному поєднанні факторів середовища і генотипових факторів успішним буде застосування одних маркерів, в іншому – інших [340].

Отже, порівняльний аналіз поліморфізму п'яти структурних генів свідчить про те, що в української червоної молочної породи відмінності за жирномолочністю між заводськими типами асоційовані з поліморфізмом тільки одного гену – соматотропіну. Це істотно відрізняється від описаних раніше результатів міжпородних порівнянь, в яких розходження за породоспецифічними характеристиками молочної продуктивності виявлялися пов'язаними з поліморфізмом не тільки соматотропного гормону, а й генів білків молока (*κ*-казеїну, *β*-лактоглобуліну), а також таких генетико-біохімічних систем, як трансферин, амілаза-1. Тому отримані дані дозволяють вважати, що в одні й ті самі характеристики молочної продуктивності поліморфізм різних структурних генів може вносити неоднаковий вклад при міжпородних і внутрішньопородних порівняннях.

Разом із тим результати наших досліджень свідчать про те, що розподіл алельних варіантів за дослідженими структурними генами і асоціації між ними, що контролюють господарські цінні ознаки, можуть розглядатися в порід худоби молочного і комбінованого напрямку продуктивності як додаткові породні характеристики, а їх формування, очевидно, визначалося особливостями штучного відбору, проведеного з кожною породою відповідно до напрямку її продуктивності.

ГЛАВА 11
ПОЛІМОРФІЗМ К-КАЗЕЇНУ ТА СОМАТОТРОПІНУ І ЇХ ЗВ'ЯЗОК З ГОСПОДАРСЬКИ КОРИСНИМИ ОЗНАКАМИ МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ

Головним селекційним завданням галузі молочного скотарства є отримання високопродуктивних тварин, які дають молоко з високим вмістом білка, що характеризується гарними технологічними якостями. У сучасній генетиці для вирішення цих завдань здійснюється пошук генів, поліморфізм яких може бути асоційований з бажаними ознаками молочної продуктивності. До таких генів відносять такі, що кодують білки молока, а також гени – системні регулятори загального обміну, такі як, наприклад, соматотропін.

Білки молока поділяються на дві основні групи – казеїни і сироваткові білки. Частка казеїнів, представлених кількома фракціями, у великої рогатої худоби становить дещо більше 80 % наявного молочного білка. Казеїни належать до родини фосфопротеїнів, що синтезуються в молочній залозі у відповідь на індукцію лактогенними гормонами та іншими факторами. Вони формують великі колоїдні агрегати – міцели, що відповідають за окремі показники якості молока. Типові міцели молока великої рогатої худоби містять близько 10^4 окремих молекул казеїну. Родина казеїнових містить в собі три еволюційно пов'язані гени (α-S_1, S_2 і β-казеїни, кальцій-чуттєві казеїни) та κ-казеїни які, як вважають, походять від гену γ-ланцюга фібриногену. У різних видів ссавців гени казеїнів успадковуються зчеплено, тобто локалізовані в одній і тій самій хромосомі [48].

За своєю структурою та якостями *к*-казеїни значно відрізняються від інших казеїнів; вони мають велику подібність і, мабуть, загальне походження з фібриногеном – білком, який бере участь у процесі зсідання крові, та характеризуються подібною з ним функцією: виконують роль стабілізуючого фактору при утворенні міцел. Аналіз амінокислотних послідовностей *к*-казеїну різних видів показав, що наявність треоніну й аланіну в кодонах, що відповідають 136 та 148-му кодонам *к*-казеїну, є характерною для віддалених в еволюційному плані видів: вівці, кози, людина, а також буйволи, зубри та яки. Тільки у великої рогатої худоби та зебу було виявлено *A*- і *B*-алелі *к*-казеїну, що дало підставу запропонувати гіпотетичний шлях походження алелів *к*-казеїну. Також було запропоновано як предка алеля розглядати *к*-казеїн *G* широко представленим у яків і зубрів, від якого в результаті крапкових замін походять *A*- і *B*-алелі великої рогатої худоби [157, 351].

Алель *B*, мабуть, еволюційно більш молодий, і його порівняно більше поширення у великої рогатої худоби може бути зумовлене селекційними процесами. Як показали дослідження окремих авторів [345], молоко корів з генотипом *AA* щодо молока корів з генотипом *AB* і *BB* характеризується зниженою здатністю до зсідання. При виробництві твердих сирів молоко корів з генотипом *BB* має майже на 10 % більший вихід кінцевого продукту [345]. У сільськогосподарських видів тварин досліджено зв'язок між поліморфізмом соматотропного гормону й окремими характеристиками продуктивності, у тому числі й молочною продуктивністю [284]. Передбачається, що поліморфізм продуктів цих генів вносить суттєвий доробок у відмінності між тваринами за характеристиками молочної продуктивності і, отже, контроль розподілу алелів за цими локусами може сприяти прискоренню селекційної роботи з удосконалення молочних порід великої рогатої худоби [212].

Породи великої рогатої худоби України нараховують значну кількість, серед яких за напрямом молочної продуктивності значну роль відіграють голштинська та створена на її основі українська чорно-ряба молочна порода. Голштинська чорно-ряба

порода великої рогатої худоби поширена майже по всій території України, а молочні породи червоного кореня більш характерні для півдня та південного сходу країни. Практичний і науковий інтерес даної роботи полягає у з'ясуванні питання, які саме причини зумовлюють таку перевагу в ареалі поширення цих молочних порід, чи мають вони характерні риси генофонду, які забезпечують пристосування тварин до певних умов вирощування та продуктивність, що задовольняє вимогам переробної промисловості.

Отже, одними з генів кількісних ознак, поліморфізм яких впливає на вихід кінцевого продукту та на показники молочної продуктивності, є гени казеїну і гормону росту. Поліморфізм гену *к*-казеїну зумовлює певний відсоток білка в молоці та його різні фізико-хімічні властивості. Найбільш поширені (з дев'яти виявлених) два алельні варіанти *к*-казеїну – *CSN3 A* та *CSN3 B*. Також, за літературними даними, показано, що наявність у тварин генотипу *CSN3 BB* характеризує підвищений відсоток наявності білка в молоці, і воно в таких тварин є кращим для виробництва різних сортів твердих сирів. Необхідно зазначити, що алельний варіант *CSN3 B* асоційовано з більшим вмістом білка та сиропридатністю, у той час як алельний варіант *CSN3 A* – з підвищеним загальним надоєм [272–273].

Ген соматотропного гормону відіграє вирішальну роль у стимуляції синтезу різних білків, поділу клітин і загалом росту організму. Показано, що цей ген проявляє й лактогенну активність. Поліморфізм за геном гормону росту пов'язують у великої рогатої худоби із вмістом білка і жиру в молоці, а також темпами приросту живої маси тіла [280, 281, 284, 356].

Результати аналізу поліморфізму в худоби молочних порід за генами *к*-казеїну та гормону росту дозволили виявити таке розподілення частот алельних варіантів, генотипів та значення середньої гетерозиготності за цими локусами в досліджених груп тварин (табл. 11.1). Для всіх груп була характерною перевага наявності алельного варіанта *A*, ніж *B* за локусом *к*-казеїну. Найбільше значення частоти алельного варіанта *A* (0,895) зафіксовано в голштинської худоби, а найменше – у представників

УЧРМ (0,767). В останніх виявлено найбільший відсоток наявності гетерозигот за геном *CSN3* – 47 %, а найменший – 17 % у тварин жирномолочного типу УЧМ породи, у той час як в аналогів голштинізованого заводського типу відсоток гетерозигот теж був незначний і становив 21 %. У підсумку можна висловити думку, що за частотами зустрічальності гетерозигот за цими локусами не засвідчується статистично достовірного відхилення від стану рівноваги, який відповідає закону Кастла-Гарді-Вайнберга (табл. 11.1). У той самий час жирномолочна українська червона молочна худоба відрізнялася від усіх інших найменшими значеннями середньої гетерозиготності за дослідженими локусами.

Таблиця 11.1

Алельні частоти за генами *CSN3* і *GH* та значення середньої гетерозиготності тварин різних порід і типів

Ген та параметр	Порода і заводський тип молочної худоби (*n*)			
	Г (40)	УЧМгт (40)	УЧМжт (28)	УЧРМ (16)
CSN3: A	0,895	0,776	0,875	0,767
B	0,105	0,224	0,125	0,233
GH: L	0,769	0,731	0,893	0,531
V	0,231	0,269	0,107	0,469
*Нн**	0,285	0,440	0,155	0,390
*Но***	0,275	0,375	0,209	0,442

Примітки:
1. *Нн** – фактична гетерозиготність у середньому за дослідженими локусами.
2. *Но*** – очікувана гетерозиготність у середньому за дослідженими локусами.

У досліджених груп тварин за геном соматотропного гормону виявлено два алельні варіанти гену – *GH L* та *GH V*. Переважала частота алеля *L* в усіх групах, проте в корів української чорно-рябої молочної породи різниця виявилась мінімальною. Найбільше значення частоти *GH L* (0,893) мало місце в жирномолочної худоби УЧМ породи, а найменше – у тварин УЧРМ (0,531).

Експресію алельного варіанта *GH L* пов'язують як зі збільшенням загального надою, так і з підвищеною жирномолочністю в корів [284]. У наших дослідженнях підвищену частоту алельного варіанта *GH V* виявлено в худоби української чорно-рябої

молочної породи. Цей алельний варіант пов'язують із високим надоєм, але генотип *GH VV* зменшує швидкість приросту живої маси тварин [356]. Гетерозиготність за локусом соматотропного гормону становила в групі голштинізованих корів української червоної молочної породи 54 % і була найвищою, а найнижче значення – 14 % виявлено в жирномолочного заводського типу цієї самої породи. За літературними даними, гетерозиготи *GH LV* мають більший відсоток білка в молоці, проте генотип *GH LL* забезпечує більш високу жирність молока [281], що збігається з отриманими нами даними про диференціацію двох заводських типів української червоної молочної породи за розподілом алелів за локусом соматотропного гормону, у той час як у жирномолочної групи засвідчується виражена перевага алеля *L* за відносно зниженої частоти зустрічальності алеля *V* (див. табл. 11.1).

На підставі розподілу алельних варіантів за генами *к*-казеїну та гормону росту, які асоційовані з показниками молочної продуктивності у великої рогатої худоби, розраховували значення генетичної ідентичності та генетичні відстані між групами досліджених порід; використана методика M. Nei [300] (табл. 11.2).

Таблиця 11.2

Значення генетичної ідентичності та генетичних відстаней за Неєм між дослідженими групами тварин молочних порід і заводських типів

Порода і тип	Г	УЧРМ	УЧМгт	УЧМжт
Г	×	0,050	0,009	0,009
УЧРМ	0,950	×	0,033	0,095
УЧМгт	0,991	0,967	×	0,019
УЧМжт	0,991	0,905	0,981	×

Дендрограма, побудована на основі генетичних відстаней, що розраховані за розподілом алельних варіантів *к*-казеїну і соматотропного гормону, свідчить про значну генетичну близькість між групою голштинської худоби і голштинізованою українською червоною молочною худобою (рис. 11.1). Максимальні значення генетичних відстаней виявлено між українською

червоною молочною породою жирномолочного типу і українською чорно-рябою молочною породою. На дендрограмі поступово відходять гілки досліджених груп худоби від найменшого кластеру, утвореного голштинською та голштинізованою групою української червоної молочної породи. Такий розподіл вказує на виражений зв'язок між розподілом алельних варіантів за дослідженими локусами та специфічними особливостями продуктивності тварин.

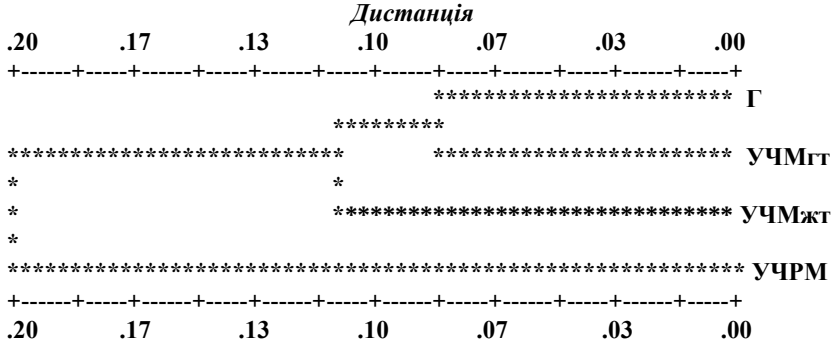


Рисунок 11.1. Дендрограма генетичних відстаней між породами і заводськими типами молочної худоби

Отже, дослідження поліморфізму двох структурних генів у червоних та чорно-рябих порід молочної худоби дозволило проаналізувати специфіку розподілу алельних варіантів за генами *к*-казеїну та соматотропного гормону в генофондах досліджених порід. Низька частота алеля *CSN3 B* відповідає літературним даним так, що спеціалізація за молочним напрямом продуктивності та селекційна робота на підвищений надій молока у тварин супроводжується зменшенням частоти алельного варіанта *B* локусу *к*-казеїну.

Нами зафіксовано більш тісний зв'язок генотипу *LV* локусу гормону росту з підвищеним загальним надоєм молока, а висока частота зустрічальності генотипу *GH LL* асоційована з належністю тварин до групи червоної породи з підвищеною

жирномолочністю. Залучення до порівняння двох структурних генів, пов'язаних з молочним напрямом продуктивності, не виявило розбіжностей між червоними і чорно-рябими породами.

Отже, отримані дані свідчать про те, що поліморфізм соматотропного гормону (*L* и *V* алелі) може сприяти ефективному відбору жирномолочних тварин і плануванню отримання нащадків з бажаними ознаками продуктивності у великої рогатої худоби української червоної молочної породи.

ГЛАВА 12
ПОЛІМОРФІЗМ К-КАЗЕЇНУ ТА СОМАТОТРОПІНУ ТА ЇХ ЗВ'ЯЗОК ІЗ ГОСПОДАРСЬКИ КОРИСНИМИ ОЗНАКАМИ ГОЛШТИНСЬКОЇ ХУДОБИ РІЗНОГО ЕКОЛОГІЧНОГО ПОХОДЖЕННЯ

Для високопродуктивних тварин галузі молочного скотарства на сучасному етапі одним із вирішальних завдань з погляду їхньої племінної та виробничої цінності є отримання корів, які дають молоко з високим вмістом жиру і білка та характеризується гарними технологічними якостями. Сучасна сільськогосподарська генетика для вирішення цих завдань здійснює пошук генів, поліморфізм яких є фактично «зчеплений» з бажаними ознаками молочної продуктивності. До таких генів відносять такі, що кодують білки молока, а також гени – системні регулятори загального обміну, наприклад, соматотропіну. Разом із тим останній період існування галузі молочного скотарства характеризується відносно активним імпортом різних порід тварин в Україну, переважну частку в якому має голштинська худоба різних селекцій і еколого-географічних зон Європи й Північної Америки. Зрозуміло, що якість молочної сировини від таких корів стає питанням вивчення вітчизняних учених.

Відомо, що білки молока поділяються на дві основні групи – казеїни і сироваткові білки. Перші представлені кількома фракціями, і у великої рогатої худоби їх частка дещо більша – 80 % наявного молочного білка. Казеїни синтезуються в молочній залозі у відповідь на індукцію лактогенними гормонами та іншими факторами та належать до родини фосфопротеїнів. Їх особливість полягає в утворенні великих колоїдних агрегатів – міцел (у великої рогатої худоби вони містять близько

10^4 окремих молекул казеїну), які відповідають за окремі показники якості молока. Три еволюційно пов'язані гени (α-S_1, S_2 і β-казеїни, кальцій-чуттєві казеїни) та κ-казеїни, які, як вважають, походять від гена γ-ланцюга фібриногену, про що вже згадувалося раніше. У ссавців гени казеїнів успадковуються зчеплено й локалізовані в одній і тій самій хромосомі [71].

Характерно, що структура та якості κ-казеїну значно відрізняються від інших при збереженні великої подібності і, очевидно, загального походження з фібриногеном. Навіть їхня функція подібна: виконують роль стабілізуючого фактору при утворенні міцел. Амінокислотні послідовності κ-казеїну різних видів за наявності треоніну й аланіну в кодонах (відповідно 136 та 148-й триплети), характеризують віддалені в еволюційному плані види: овець, кіз, людей, а також буйволів, зубрів та яків. Хоча у великої рогатої худоби та зебу було виявлено *A*- і *B*-алелі κ-казеїну, що дало підставу запропонувати гіпотетичний шлях походження алелів κ-казеїну. Також було запропоновано як предка алеля розглядати κ-казеїн *G* широко представлений у яків і зубрів, від якого в результаті точкових замін походять *A*- і *B*-алелі великої рогатої худоби [48]. Значне поширення у великої рогатої худоби алеля *B* (більш молодого), очевидно, зумовлене селекційними процесами. А дослідження окремих авторів [40, 44, 46] свідчать, що молоко корів з генотипом *AA* відносно молока корів з генотипом *AB* і *BB* характеризується зниженою здатністю до зсідання. А тому при виробництві твердих сирів молоко корів з генотипом *BB* має майже на 10 % більший вихід кінцевого продукту [68].

Поліморфізм соматотропіну й окремі характеристики продуктивності в сільськогосподарських видів тварин досліджено на наявність зв'язку, у тому числі й з молочною продуктивністю [61], а наявні відмінності генів вносять суттєвий доробок у продуктивні ознаки. Отже, контроль поділу алелів за цими локусами може сприяти прискоренню селекційної роботи з удосконалення молочних порід великої рогатої худоби [62].

Практичний і науковий інтерес даної роботи полягає у з'ясуванні питання, які саме причини зумовлюють відмінності у хімічному складі молока голштинських корів різних екогенотипів

(німецького (HE), угорського (HU) і данського (DAN)), чи мають вони характерні риси генофонду, які забезпечують пристосування тварин до певних умов вирощування й продуктивності, що задовольняє вимогам переробної промисловості.

На вихід кінцевого продукту та показники молочної продуктивності впливає поліморфізм генів казеїну та гормону росту. Поліморфізм першого зумовлює певний відсоток білка в молоці та його різні фізико-хімічні властивості. А найбільш поширеними є (з дев'яти виявлених) два алельні варіанти *κ*-казеїну – *CSN3 A* та *CSN3 B*. Необхідно зазначити, що алельний варіант *CSN3 B* асоційовано з більшим вмістом білка та сиропридатністю, тоді як алельний варіант *CSN3 A* – з підвищеним загальним надоєм [212–215].

Ген соматотропіну відіграє вирішальну роль у стимуляції синтезу різних білків, поділу клітин і загалом росту організму. Показано, що цей ген проявляє й лактогенну активність. У великої рогатої худоби його поліморфізм пов'язують зі вмістом білка та жиру в молоці, а також темпами приросту живої маси тіла [218, 225–227].

Виконано порівняльний аналіз генетичної структури різних екогенотипів голштинської худоби за поліморфізмом генів *CSN3* і *GH* з використанням методу PCR-RFLP [139]. Для аналізу поліморфізму виділяли сумарну ДНК із клітин периферичної крові в представників великої рогатої худоби за такою методикою. Кров для досліджень брали з яремної вени тварин у пробірки з гепарином (гепарин з розрахунку 25 МО на 1 мл крові). До 200 мкл гепаринізованої цільної крові додавали 1 мл деіонізованої H_2O і піддавали зразок заморожуванню-відтаюванню. Центрифугували 5 хв при 7000 об./хв. Супернатант зливали, додавали 1 мл деіонізованої H_2O, струшували на вортексі й повторювали процедуру до появи безбарвного осаду. Цей осад суспензували у 500 мкл розчину, що містить 25 мМ ЕДТА, pH 8.0 і 75 мМ NaCl. Зразок інкубували 120 хв за температури +56 °С, струшуючи кожні 30 хв на вортексі, після чого суміш екстрагували рівним об'ємом фенолу та двічі рівним об'ємом хлороформу й знову інкубували 30 хв за кімнатної

температури. Центрифугували 5 хв при 14000 об./хв. З водної фази ДНК преципітували 2,5 об'ємами 96 % етилового спирту або рівним об'ємом ізопропілового спирту. Зразок витримували від 30 до 60 хв за температури –20 °С, і центрифугували 15 хв при 14 000 об./хв. ДНК-осад промивали 70 % етанолом, підсушували за кімнатної температури й розчиняли в 50 мкл деіонізованої H_2O. Виділену ДНК у кількості 50 ng використовували в ПЛР та оцінювали поліморфізм структурних генів за методом ПЛР-ПДРФ. Реакційна суміш для ПЛР об'ємом 10 мкл містила: 50 мМ KCl, 10 мМ трис-HCl (pH 8,3), 0,2 мМ кожного dNTP, 2 мМ $MgCl_2$, 10 п кожного праймера, 0,75 од. Taq-polimeras, 50 ng геномної ДНК; використаний ампліфікатор фірми "Eppendorf" (Німеччина).

Для проведення рестрикційного аналізу брали по 5 мкл продукту ампліфікації. Рестрикцію проводили протягом 3 год за температури +37 °С в об'ємі 10 мкл. Продукти рестрикції розділяли методом електрофорезу в 2 % агарозному гелі з використанням 1х ТВЕ-буфера, після фарбування гелю бромистим етидієм візуалізували під ультрафіолетовими променями. Ампліфікація починалася із вступного циклу 95 °С – 2 хв, 57 °С – 1 хв і 72 °С – 2 хв, за яким йшли 35 циклів, кожний із температурним режимом: 95 °С – 30 с, 57 °С – 30 с і 72 °С – 1 хв. Завершував реакцію кінцевий синтез: 10 хв за температури 72 °С. Розмір продукту ампліфікації становив 1355 п.н. Для виявлення алельних варіантів використовували рестриктазу *HinfI* (Medrano, J. F., Aguilar-Cordova, E,. 1990). Статистичну вірогідність розходжень між частотами поширення алельних варіантів за різними локусами розраховували з використанням критерію Р. А. Фишера [170].

Для полімеразної ланцюгової реакції використали стандартну реакційну суміш обсягом 10 мкл: H_2O деіонізованої – 4,3 мкл; буфер ПЛР – 5-х (15 м Mg-1,0 мл) 2,0 мкл; DNTP суміш 10-х (2 мМ кожного) – 0,8 мкл; два праймери (70 ng кожного) – 0,8 мкл; Taq-полімераза (1мл/1000 U) – 0,1 мкл; DNA 50-100 ng – 2,0 мкл. Для проведення ПЛР використали ампліфікатор фірми «Eppendorf» (Німеччина). Електрофорез проводили в 2 % агарозному гелі з використанням 1х ТВЕ-буферу, зони ДНК типували

в ультрафіолетовому світлі після фарбування гелю бромистим етидієм. Для ПЛР-ампліфікації фрагмента гена *к*-казеїну (*CSN3*) використали праймери:

5'-GAAATCCCTACCATCAATACC-3' і

5'-CCATCTACGCTAGTTTAGATG-3'.

Продукт ампліфікації мав розмір 273 п.н. і складався з ділянки 4 екзону й 4 інтрону гену [299]. Температурний режим включав початкову денатурацію 2 хв за температури +95 °С з подальшими 35 циклами: денатурація – 30 с за температури 95 °С, відпал праймерів – 30 с за температури 61 °С та синтез – 1 хв за температури 72 °С. Завершував реакцію кінцевий синтез – 5 хв за температури 72 °С. При використанні рестриктази *Hind III* виявляли два алельні варіанти – *A* та *B*. У носіїв генотипу *AA* сайт рестрикції для цієї рестриктази відсутній, тим часом як наявний нерестриктний продукт ампліфікації розміром 273 п.н. У тварин з генотипом *BB* після рестрикції виявляється два фрагменти довжиною 182 і 91 п.н. [67].

Для аналізу поліморфізму гена соматотропного гормону (*GH*) використали праймери:

5'-GCTGCTCCTGAGGGCCCTTCG-3';

5'-GCGGCGGCACTTCATGACCCT-3'.

Умови ПЛР включали початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с, і кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. У цих умовах ампліфікувався фрагмент 5-го екзону *GH* довжиною в 223 п.н. [156]. При використанні рестриктази *Alu I* у цій ділянці виявлено два алельні варіанти, позначені як *L* (лейцин у позиції 127) і *V* (валін у цій самій позиції). У носіїв *LL* після рестрикції виявляються два фрагменти довжиною 171, 52 п.н., а в генотипів *VV* сайт рестрикції відсутній і виявляється нерестрикований фрагмент довжиною в 223 п.н. [82].

Розрахунок частот алелів поліморфних локусів здійснювали на основі індексу ідентичності з використанням стандартної комп'ютерної програми BIOSYS-I [192].

Одержані результати аналізу названих вище структурних генів у голштинської худоби дозволили виявити таке розподілення

частот алельних варіантів, генотипів та значення середньої гетерозиготності за цими локусами в досліджених груп тварин (табл. 12.1).

Таблиця 12.1

Алельні частоти за генами *CSN3* і *GH* та значення середньої гетерозиготності, коефіцієнта інбридингу голштинських корів різних екогенотипів

Ген та його алель	Екогенотип			
	у середньому (*n* = 40)	HE (*n* = 11)	DAN (*n* = 16)	HU (*n* = 13)
CSN3: A	0,808	0,778	0,877	0,769
B	0,192	0,222	0,123	0,231
GH: L	0,716	0,729	0,891	0,529
V	0,284	0,271	0,109	0,471
*Ho**	0,283	0,338	0,153	0,389
*He***	0,273	0,373	0,207	0,440
*F****	0,037	0,094	0,261	0,116

Так, за *к*-казеїном частота бажаного алеля *B* є низькою в породі (0,192), що було очікуваною характеристикою, коли у представників німецького й угорського екогенотипів (0,222 та 0,231 відповідно) порівняно до данського ці значення вищі. Особливо звертає увагу той факт, що за відносно близьких значень рівнів надою в данських та німецьких голштинів (табл. 12.2) молоко більш сиропридатне в останніх.

Оцінювання частот алелів соматотропіну знов-таки виявило унікальність німецьких екогенотипів голштинської худоби, оскільки за високої частоти алеля *L* (0,729), що має функцію контролю підвищеного вмісту жиру та білка в молоці, у підсумку в цих корів з фактично високим рівнем надою одержується більший, порівняно з іншими екогенотипами, вихід молочного жиру та молочного білка. Експресію алельного варіанта *GH L*, як відомо, пов'язують як зі збільшенням загального надою, так і з підвищеною жирномолочністю в корів [24].

Таблиця 12.2

Молочна продуктивність голштинської худоби різних екогенотипів

Екогенотип	*n*	Рівень розвитку ознаки, її мінливість та вірогідність														
		надій, кг			вміст жиру, %			кількість молочного жиру, кг			вміст білка,%			кількість молочного білка, кг		
		$X \pm Sx$	C_v	$d \pm Sd$	$X \pm Sx$	C_v	$d \pm Sd$	$X \pm Sx$	C_v	$d \pm Sd$	$X \pm Sx$	C_v	$d \pm Sd$	$X \pm Sx$	C_v	$d \pm Sd$
Перша лактація																
НЕ	121	7509 ± 118	17	–122 ± 145	3,87 ± 0,01	2,24	0,04 ± 0,01***	290 ± 5	17	–1 ± 6	3,27 ± 0,004	1,45	–0,02 ± 0,006***	245 ±4	18	–5 ±5
DAN	68	8497 ± 146	14	866 ± 168***	3,68 ± 0,02	4,44	–0,15 ± 0,02***	312 ± 5	13	21 ± 6	3,29 ± 0,01	3,69	0,00 ± 0,01	279 ±5	14	29 ±6
HU	61	6907 ± 132	15	–724 ± 157***	3,92 ± 0,04	8,86	0,09 ± 0,04*	270 ± 5	16	–21 ± 6***	3,31 ± 0,02	4,19	0,02 ± 0,02	229 ±4	15	–22 ± 5***
У середньому	250	7631 ± 858	18	×	3,83 ± 0,01	5,76	×	291 ± 3	17	×	3,29 ± 0,005	2,73	×	250 ±3	18	×
Третя лактація																
НЕ	121	8032 ± 176	24	57 ± 213	3,95 ± 0,03	8,32	0,03 ± 0,04	318 ± 7	25	7 ±9	3,30 ± 0,001	4,24	0,06 ± 0,02**	256 ±5	23	–4 ±6
DAN	68	7653 ± 228	25	–322 ± 257	3,96 ± 0,04	8,27	0,04 ± 0,05	301 ± 8	23	–10 ±9	3,16 ± 0,08	19,7	–0,08 ± 0,08	244 ±7	25	–16 ± 8*
HU	61	8222 ± 236	22	247 ± 264	3,80 ± 0,07	14,83	–0,12 ± 0,07	309 ± 8	21	–2 ±9	3,21 ± 0,03	7,62	–0,03 ± 0,04	286 ±5	14	26 ± 6***
У середньому	250	7975 ± 120	24	×	3,92 ± 0,03	10,27	×	311 ± 5	24	×	3,24 ± 0,02	11,1	×	260 ±3	22	×

У наших дослідженнях підвищену частоту алельного варіанта *GH V* виявлено в голштинів угорської селекції (0,471). Цей алельний варіант пов'язують із високим надоєм, але генотип *GH VV* зменшує швидкість приросту живої маси тварин [42].

За літературними даними, гетерозиготи *GH LV* мають більший відсоток білка в молоці, у той час як генотип *GH LL* забезпечує більш високу жирність молока [52], що збігається з отриманими нами даними про диференціацію досліджених екогенотипів голштинської худоби за розподілом алелів за локусом соматотропіну, тим часом як у корів данського походження засвідчується виражена перевага алеля *L* за відносно зниженої частоти зустрічальності алеля *V*.

Також нами встановлено, що представники данської селекції в голштинській породі мають вищий ступінь консолідації генотипів, що підтверджується порівняно найменшими значеннями фактичної й очікуваної гетерозиготності – 0,153 та 0,207 відповідно. Підсумовуючи, можна стверджувати, що за частотами зустрічальності гетерозигот за цими локусами не засвідчується статистично достовірного відхилення від стану рівноваги, який відповідає закону Кастла-Гарді-Вайнберга.

Коефіцієнт інбридингу, як виявилось, має вищі значення в корів данського екогенотипу (0,261) і найменші – у ровесниць з Німеччини (0,094), проте як у середньому для вибірки голштинської худоби він був незначним – 3,7 %. Це має зв'язок і пояснює значення середньої гетерозиготності тварин, що оцінені, та характеризує причини – прийоми розведення – за ступенем аутбредності і спорідненості при розведенні голштинів різних селекцій.

ГЛАВА 13
ПОЛІМОРФІЗМ *К*-КАЗЕЇНУ, *В*-ЛАКТОГЛОБУЛІНУ, СОМАТОТРОПІНУ І ЛЕПТИНУ ТА ЇХ ЗВ'ЯЗОК ІЗ ГОСПОДАРСЬКИ КОРИСНИМИ ОЗНАКАМИ ХУДОБИ РІЗНИХ ЛІНІЙ

Для прискорення селекційної роботи з породами великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності в Україні одним із найпоширеніших напрямків стає використання молекулярно-генетичних маркерів [212]. Останніми роками дедалі більшою реальністю є твердження деяких дослідників про те, що «молекулярна генетика прибуває на ферми» [336], про що вже згадувався раніше. Саме впровадження молекулярно-генетичних методів у реальні селекційні програми може й дозволяє досягати за короткий час таких ефектів, які в минулому, як відомо, очікувалися роками. Проте необхідно наголосити, що ефективність використання молекулярно-генетичних маркерів у селекційній роботі значною мірою залежить від вибору молекулярно-генетичних маркерів і ознак, у контролі розвитку яких вони беруть участь, а також від селекційного завдання, що вирішується.

Загальновизнано, що економічно найбільш ефективним є використання молекулярно-генетичних маркерів у роботі з племінними тваринами, у процесі оцінки їхньої племінної цінності з урахуванням підбору відповідних варіантів схрещувань [340]. Однак варто зазначити, що задля прискорення вдосконалювання молочної продуктивності спеціалізованих порід великої рогатої худоби розрізняють два відомі основні напрямки використання

молекулярно-генетичних маркерів. Один із них – картування на хромосомах великої рогатої худоби головних генів молочної продуктивності (Quantitive Trait Loci – QTL) [212]. Передбачається, що картування QTL може забезпечити формування принципово нового етапу в селекції – селекції за допомогою маркерів (Marker Assistant Selection – MAS). Хоча аналіз накопичених даних за результатами такого прийому оцінки свідчить про їхню крайню суперечливість. Так, картування QTL головних ознак молочної продуктивності (надій, кг; вміст жиру та білка, % в молоці) у тварин однієї й тієї самої голштинської породи виявило різну локалізацію таких генів у хромосомах залежно від країни, де виконувалися дослідження [172]. Напевно, що результати таких досліджень будуть значною мірою залежати від специфіки генофондів розглянутих порід тварин, а також від факторів навколишнього середовища, в якому вони відтворюються.

Інший напрямок досліджень пов'язаний з виявленням структурних генів, поліморфізм яких може вносити значний вклад у мінливість характеристик молочної продуктивності. Для її характеристики насамперед розглядаються гени білків молока й деякі системні регулятори, такі як соматотропний гормон, тобто гени – кандидати прямого контролю продуктивних ознак [212]. У генетичну диференціацію між групами корів, що відрізняються за характеристиками молочної продуктивності, можуть втягуватися й генетико-біохімічні системи, поліморфізм яких раніше дозволив виявити відмінності між породами різного напрямку продуктивності [53].

Ураховуючи наведене та з метою оцінки можливості використання таких генів для прискорення вдосконалення української чорно-рябої молочної породи, у пропонованій роботі ми виконали порівняльний аналіз поліморфізму й розподілу алелів генів *к*-казеїну (*CSN3*), *β*-лактоглобуліну (*BLG*), соматотропіну (*GH*) і лептину (*LEP*) у представників п'яти досліджуваних ліній худоби, що мають внутрішньопородні відмінності за головними ознаками їх селекції.

Кров для досліджень під час молекулярно-генетичних досліджень брали з яремної вени з подальшою консервацією

гепарином (у розрахунку 25 МО препарату на 1 мл крові). Електрофоретичні дослідження проводили в лабораторії Інституту рибного господарства НААН України методами горизонтального крохмального (14 %) і вертикального поліакриламідного (12 %) електрофорезів з подальшим гістохімічним фарбуванням за загальноприйнятими методиками із власними модифікаціями [44, 252].

Сумарну ДНК виділяли із клітин периферійної крові в представників УЧРМ за такою методикою. До 200 мкл гепаринізованої цільної крові додавали 1 мл деіонізованої H_2O та далі зразок заморожували-відтаювали. Центрифугували 5 хв при 7 тис. об/хв. Супернатант зливали, додавали 1 мл деіонізованої H_2O, струшували на вортексі й повторювали процедуру до появи безбарвного осаду. Останній суспензували в 500 мкл розчину, що містить 25 мМ ЕДТА, pH 8,0 і 75 мМ NaC1. Зразок інкубували 120 хв за температури +56 °С, струшуючи кожні 30 хв на вортексі, після чого суміш екстрагували рівним обсягом хлороформу й знову інкубували 30 хв за кімнатної температури. Центрифугували 5 хв при 14 тис. об/хв. З водної фази ДНК здійснювали преципітацію 2,5 обсягами 96 % етанолу або рівним обсягом ізопропанолу. Зразок витримували від 30 до 60 хв за температури –20 °С і центрифугували 15 хв при 14 тис. об/хв. ДНК-осад промивали 70 % етанолом, підсушували за кімнатної температури й розчиняли в 50 мкл деіонізованої H_2O.

Для полімеразної ланцюгової реакції використали стандартну реакційну суміш обсягом 10 мкл: H_2O деіонізованої – 4,3 мкл; буфер ПЛР – 5-х (15 м Mg-1,0 мол) 2,0 мкл; DNTP суміш 10-х (2 мМ кожного) – 0,8 мкл; два праймери (70 ng кожного) – 0,8 мкл; *Taq*-полімераза (1мл/1000 U) – 0,1 мкл; DNA 50-100 ng – 2,0 мкл.

Для проведення ПЛР використали ампліфікатор фірми «Eppendorf» (Німеччина). Електрофорез проводили в 2 % агарозному гелі з використанням 1х ТВЕ-буферу, зони ДНК типували в ультрафіолетовому світлі після фарбування гелю бромистим етидієм.

Для ПЛР-ампліфікації поліморфізму гена соматотропного гормону (*GH*), фрагмента гена *β*-лактоглобуліну (*BLG*), фрагмента

гена *к*-казеїну (*CSN3*) та лептину (*LEP*) використали спеціально підібрані праймери. Температурний режим для фрагмента гена *к*-казеїну включав початкову денатурацію 2 хв за температури +95 °С з подальшими 35 циклами: денатурація – 30 с за температури 95 °С, відпал праймерів – 30 с за температури 61 °С та синтез – 1 хв за температури 72 °С. Завершував реакцію кінцевий синтез – 5 хв за температури 72 °С. При використанні рестриктази *Hind III* виявляли два алельні варіанти – *A* та *B*. У носіїв генотипу *AA* сайт рестрикції для цієї рестриктази відсутній, у той час як наявний нерестриктний продукт ампліфікації розміром 273 п.н., він складався з ділянки 4 екзону й 4 інтрону гену [217]. У тварин з генотипом *BB* після рестрикції виявляється два фрагменти довжиною 182 і 91 п.н. [220].

Умови ПЛР для фрагмента гена *β*-лактоглобуліну включали початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 40 циклів: 95 °С – 30 с, 58 °С – 30 с, 72 °С – 1 хв і кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Ділянка ампліфікації довжиною 247 п.н. складалась із фрагмента 4-го екзону й 4-го інтрону [291]. Після обробки рестриктазою *Hae III* генотип *AA* має один сайт рестрикції, і в результаті на фореграмі продуктів ампліфікації виявляються два фрагменти довжиною 148 і 99 п.н., а в носіїв генотипу *BB* наявний другий сайт рестрикції, що забезпечує формування трьох фрагментів рестрикції довжиною 99 і двох фрагментів з довжиною 74 п.н. [356].

Умови ПЛР для гена соматотропного гормону включали початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с, і кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. У цих умовах ампліфікувався фрагмент 5-го екзону *GH* довжиною в 223 п.н. [367]. При використанні рестриктази *Alu I* у цій ділянці виявлено два алельні варіанти, позначені як *L* (лейцин у позиції 127) і *V* (валін у цій самій позиції). У носіїв *LL* після рестрикції виявляються два фрагменти довжиною 171, 52 п.н., а в *VV* сайт рестрикції відсутній і виявляється нерестриктний фрагмент довжиною в 223 п.н. [215].

Умови ПЛР для гена лептину містили в собі початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступних 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с, і кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Аналіз поліморфізму

за локусом *LEP* проводили шляхом оцінки довжин рестрикційних фрагментів, одержуваних після обробки продукту ампліфікації (1830 п.н.) рестриктазою *Sau3AI*.

За допомогою електрофорезу в агарозному гелі розподіляли продукти рестрикції, фарбували бромистим етидієм та здійснювали візуалізацію результатів під УФ променями за довжини хвилі 380 нм. Визначали розміри рестриктів за допомогою маркера молекулярної ваги 0,1-kb DNA Ladder (Gibco BRL).

Результати аналізу розподілу алелів за чотирма дослідженими структурними генами наведено в табл. 13.1.

Таблиця 13.1

Розподіл генотипів, алельних варіантів за локусами *CSN3*, *GH*, *LEP* та *BLG* у корів української чорно-рябої молочної породи

Локус і генотип	Лінія				
	Валіанта	Елевейшна	Аннас Адема	Ханновера РЕД	Старбака
1	2	3	4	5	6
LEP (*n*)*	26	18	3	20	21
CC	0,423	0,500	0,333	0,450	0,667
CT	0,462	0,500	0,667	0,500	0,238
TT	0,115	0,000	0,000	0,050	0,095
C	0,654	0,750	0,667	0,700	0,786
T	0,346	0,250	0,333	0,300	0,214
CSN3 (*n*)*	26	18	3	20	21
AA	0,615	0,667	1,000	0,650	0,571
AB	0,346	0,278	0,000	0,300	0,381
BB	0,039	0,055	0,000	0,050	0,048
A	0,788	0,806	1,000	0,800	0,762
B	0,212	0,194	0,000	0,200	0,238
GH (*n*)*	26	18	3	20	21
LL	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
LV	0,885	0,778	0,667	0,650	0,762
VV	0,115	0,222	0,333	0,350	0,238
L	0,442	0,389	0,333	0,325	0,381
V	0,558	0,611	0,667	0,675	0,619

Закінчення таблиці 13.1

1	2	3	4	5	6
BLG (*n*)*	26	18	3	20	21
AA	0,308	0,333	0,667	0,300	0,238
AB	0,230	0,389	0,000	0,500	0,524
BB	0,462	0,278	0,333	0,200	0,238
A	0,423	0,528	0,667	0,550	0,500
B	0,577	0,472	0,333	0,450	0,500

Примітка: (*n*)* – кількість генотипованих тварин.

Встановлено, що за розподілом алелів і генотипів структурних генів, за якими виявляються відмінності між породами великої рогатої худоби молочного й подвійного напрямку продуктивності [53], виявлені загальнопородні характеристики і неістотні відмінності між дослідженими лініями УЧРМ породи, що відрізняються за жирно-, білковомолочністю і величиною надою.

к-казеїн (*CSN3*) – один із деяких відомих генів, пов'язаний з ознаками сиропридатності молока. Його важлива функціональна роль полягає в захисті міцел молока від преципітації іонами кальцію, у формуванні оболонки навколо міцел, упереджаючи їхню агрегацію. При гідролізі *к*-казеїну відбувається коагуляція молока, утворення осаду казеїну й формування згустку, що використовується в сироварінні.

Продукт ампліфікації гена *CNS3* із зазначеними вище праймерами включає ділянку 4-го екзону й 4-го інтрону гена. Після рестрикції цього фрагмента рестриктазою *Hind III* виявляються два алельні варіанти – *A* та *B*. Варіант *B* гена *CSN3* характеризується наявністю двох крапкових мутацій, у положеннях 136 і 148, що викликають амінокислотні заміни *Тир* на *Ізо* та *Ала* на *Асп* [262]. Наявність алельного варіанта *B* локусу *CSN3* значно поліпшує якість твердих сирів. *BB*-генотип спричиняє на 5–10 % більший вихід сиру, ніж *AA*-генотип [220].

Виявляється тісний зв'язок між поліморфізмом молочного білка й сичуговим осадженням молока. Останнє в молоці від корів з генотипом *CNS3 AA* під дією сичугового ферменту триває довше, ніж таке молока від корів з генотипом *AB* й особливо

із *BB*-генотипом. Наявність алеля *B* у локусі *к*-казеїну – економічно важлива для сировиробництва селекційна ознака у великої рогатої худоби, що має спеціалізацію в молочному напрямку продуктивності. Спрямоване формування стад коровами, які є носіями цього алеля з метою забезпечення сировиробництва, могла б сприяти більш повному використанню генетичного потенціалу тварин. Це особливо важливо у зв'язку з тим, що в молочних порід великої рогатої худоби, зокрема, у голштинської й отриманими з її використанням як поліпшуючої породи, виявляється низька частота зустрічальності алельного варіанта *CNS3 B* [69].

У наших дослідженнях (див. табл. 13.1) низьку частоту зустрічальності алеля *CNS3 B* зафіксовано в лініях Валіанта, Елевейшна, Ханновера РЕД та Старбака, причому у представниць Аннас Адема – узагалі відсутня. У дослідних групах Валіанта та Старбака особин-гетерозигот за вивченим локусом було порівняно більше (34,6…38,1 %), ніж аналогів інших груп – 27,8…30,0 % відповідно. Отримані дані свідчать про те, що алелі локусу *CNS3* включались в міжгрупову диференціацію розглянутих ліній худоби, але без кардинально різних характеристик.

β-лактоглобулін (*BLG*) – білок, який, на відміну від казеїнів, не осаджується сичуговим ферментом, не входить до структури міцел і є сироватковим білком. Біологічна функція *BLG*, як передбачається, пов'язана із транспортом вітаміну *A*. Цю гіпотезу підтверджує відкриття рецепторів для комплексу *BLG* і ретинолу в кишківнику новонароджених телят, що сприяє засвоєнню ліпідів. Ген *BLG* має розмір 4662 п.н. і складається із 7 екзонів і 6 інтронів.

Щодо локусу *BLG*, то ділянка ампліфікації довжиною 247 п.н. містила фрагменти 4-го екзону й 4-го інтрону. Алель *BLG A* несе один сайт рестрикції для рестриктази *Hae III*, який забезпечує формування двох фрагментів рестрикції – 148 і 99 п.н., а *BLG B* у ділянці довжиною в 148 п.н. має додатковий другий сайт рестрикції *Hae III,* і після рестрикції засвідчується формування трьох фрагментів: одного довжиною 99 і двох фрагментів з довжиною 74 п.н. Варіант *BLG B* відрізняється від *A* наявністю

двох крапкових мутацій, що зумовлюють амінокислотні заміни *Асп → Глу* й *Вал → Ала* в положенні 64 і 118 відповідно [291]. Експресію варіанта *B* пов'язують із високим вмістом у молоці казеїнових білків, більшим відсотком жиру й кращими параметрами казеїнового коагуляту. Варіант *A* контролює високий вміст сироваткових білків і сумарний вміст білків молока. У молоці корів із генотипом *AB* зафіксовано наявність обох алельних форм *BLG* з перевагою форми *A* [356].

У наших дослідженнях частота зустрічальності варіанта *BLG A* виявилася значно вищою в особин лінії Анас Адема (66,7 %), хоча це може бути ефектом вибірки (див. табл. 13.1). Худоба ліній Ханновера РЕД та Старбака за локусом *BLG* мала близький відсоток гетерозигот (50,0 і 52,4 % відповідно), проте в дослідних групах Валіанта та Старбака частота алеля *BLG B* мала близькі значення – 0,577 та 0,500. Варто зазначити, що розподіл генотипів за дослідженим локусом у тварин лінії Старбака відповідав характеристиці «ідеальної популяції» – 25:50:25, а гетерозигот *AB* серед тварин лінії Аннас Адема не зафіксовано, проте особин-гомозигот в представників лінії Валіанта встановлено більше за геторозиготні генотипи.

Молекулярною особливістю гена гормону росту (*GH*) є те, шо він складається з п'яти екзонів і чотирьох інтронів, загалом це більше 2 т.п.н. У великої рогатої худоби ген гормону росту локалізовано в 19 хромосомі. У цього виду були ідентифіковано окремі мутації в гені гормону росту [280]. Надано характеристику основних алельних варіантів цього гена в європейської великої рогатої худоби, що виникли завдяки нуклеотидним замінам у різних його локусах. Особлива увага приділяється нуклеотидній заміні в 5-му екзоні кодону лейцину (CTG) на кодон валіну (GTG) у положенні 127 поліпептидного ланцюгу, що зумовлює появу алельних варіантів *A* та *B*. Ці алелі виявляються за допомогою рестриктази *Alu I* [284] і позначаються як алель *L* (лейцин) і *V* (валін). *GH* є системним регулятором фундаментальних біохімічних процесів, що лежить в основі загального обміну в усіх тварин. У ссавців описано його лактогенну активність. Відомо, що введення

екзогенного *GH* стимулює ріст і розвиток молочної залози та збільшує вихід молока в корів на 10–40 % [273, 291]. Виявлено також, що при цьому знижується рівень жиру й збільшується кількість м'язової тканини в туші. Тому не дивно, що *GH* становить такий великий інтерес як маркер низки характеристик продуктивності тварин. Особлива увага приділяється поліморфізму алелів *L* і *V*, оскільки було показано, що молоко корів з генотипом *LL* містить більший відсоток жиру й білка, ніж у тварин з генотипом *VV* [273, 291].

У наших дослідженнях було виявлено, що, дійсно, українська чорно-ряба молочна худоба як дочірня до голштинської порода, має вищу зустрічальність алеля *GH V*, особливо в лініях Елевейшна, Аннас Адема, Ханновера РЕД і Старбака (див. табл. 13.1). Ці спостереження відповідають літературним даним, але й свідчать одночасно про те, що в лініях має місце звуження відмінності за частотами гена, як це характерно аналогам дослідної групи Валіанта (*L* – 0,442; *V* – 0,558), тобто відбуваються внутрішньолінійні ізоляційні зміни у цій новій породі молочної худоби. Характерною особливістю для всієї української чорно-рябої молочної породи є абсолютна відсутність генотипів *LL* соматотропіну, причому незалежно від лінійної належності, а також переважає зустрічальність гетерозигот, що відповідає так званій «балансовій моделі» структури популяції [167]. Можливо, це один із прикладів молекулярного рівня, що підтверджує таку тривалу вікову стійкість до високого продукування молока голландської, далі голштинської, чорно-рябої і тепер – української чорно-рябої молочної породи.

Гормональний білок лептин регулює жирові відкладення в організмі, а також впливає на багато інших фізіологічних процесів, наприклад стимуляцію статевого дозрівання, метаболізм глюкози, літогенез, ліполіз і термоліз [258]. Дослідники знайшли більш ніж 20 поліморфних сайтів, з яких тільки шість знаходяться в екзонах, і лише два з них зумовлюють амінокислотні заміни. Ученими був встановлений зв'язок поліморфізму сайтів рестрикції з «оплатою» корму у тварин [130, 172].

Проте в наших дослідженнях УЧРМ худоба всіх досліджених ліній характеризувалася явною перевагою за частотою алеля *C* з вищими значеннями в ровесниць ліній Старабака. Тварини ж ліній Валіанта, Елевейшна та Ханновера РЕД мали майжу тотожну в межах груп досліджень частоту особин гомо- та гетерозиготних генотипів *CC* й *CT*. А от повну відсутність корів з генотипом *TT* за геном лептину встановлено лише в ровесниць з ліній Елевейшна та Аннас Адема.

ГЛАВА 14
ПОЛІМОРФІЗМ СТРУКТУРНИХ ГЕНІВ ГОЛШТИНСЬКОЇ ХУДОБИ РІЗНИХ МОДЕЛЕЙ ШТУЧНОГО ВІДБОРУ

Сучасні генетичні підходи вдосконалення порід тварин сільськогосподарських видів ґрунтуються на детальній оцінці генотипу особин, їхнього генетичного потенціалу, з використанням маркер-допоміжної селекції (MAS) [23].

Застосування методів ДНК-технологій у європейських і американських країнах забезпечує можливість отримувати прибуток унаслідок скорочення часу генераційного інтервалу поголів'я в процесі організації керованого відтворення та застосування MAS-селекції, тобто здійснювати відбір і підбір батьківських пар певних генотипів та отримувати нащадків відповідного генетичного потенціалу щодо основних показників продуктивності.

Одним із основних напрямів у цій роботі є пошук та використання ДНК-маркерів, що дозволяє мітити окремі господарськи цінні ознаки. Дослідження тварин за генами кількісних ознак (QTL) дає можливість визначити генотип тварин та передбачити господарськи корисні ознаки на рівні алельних варіантів генів, незалежно від статі, віку та фізіологічного стану особин [93, 152].

Разом із традиційним методом відбору тварин селекція з використанням маркерів сприяє спрямованому формуванню генофондів із потрібними генними комбінаціями, що супроводжується зниженням економічних витрат на виробництво продукції [93]. Разом із тим ефективність використання молекулярно-генетичних маркерів у селекційній роботі значною мірою залежить від вибору останніх та ознак, у контролі розвитку яких вони беруть участь, а також від селекційного завдання, що вирішується [39].

У наших дослідженнях обрано й вивчено чотири локуси структурних генів з метою охопити достатній спектр їхньої дії на формування молочної продуктивності. Як відомо, гени капа-казеїну (*CSN3*), бета-лактоглобуліну (*BLG*) відповідальні за синтез білків молока [117], ген лептину (*LEP*) бере участь у синтезі жирів [258], а ген гормону росту (*GH*), крім функції регулятора соматичного росту організму, виконує лактогенну та інсуліноподібну функції [223]. Разом з основною метою цієї роботи нами було поставлено завдання дослідити вплив генотипів зазначених вище локусів на продуктивність голштинських корів, оскільки дані попередніх вітчизняних і зарубіжних досліджень суперечливі, про що вже згадувалося раніше.

Для проведення ПЛР-ПДРФ аналізу структурних генів капа-казеїну, бета-лактоглобуліну, гормону росту і лептину з хвостової вени голштинських корів було відібрано 68 зразків крові. У подальшому кров було нанесено на марлеві шматочки, що потім були висушені, продезінфіковані під ультрафіолетом і вміщені в індивідуальні вакуумні пакетики, де й зберігалися до лабораторних досліджень. ДНК-типування зразків виконано у відділі молекулярно-генетичних та біохімічних досліджень Інституту рибного господарства НААН України.

Виділення геномної ДНК здійснювали за допомогою комерційного набору «ДНК-сорб-Б» згідно з рекомендаціями виробника («АмплиСенс»). Сухі зразки розмочували у фізіологічному розчині протягом тижня, після чого отриману суміш поміщали в окремі пробірки та вносили по 300 мкл лізуючого розчину. Зразки ретельно перемішували на вортексі і прогрівали 5 хв за температури 65 °С. Якщо зразок не повністю лізувався, то проводили центрифугування впродовж 5 с за 5 тис. об./хв й використовували для виділення надосадову рідину. У кожну пробірку окремим наконечником додавали по 25 мкл сорбенту, перемішували на вортексі та витримували 2 хв за кімнатної температури. Ще раз перемішували й витримували 5 хв. Центрифугували при 5 тис. об./хв. упродовж 30 с. Супернатант видаляли, використовуючи вакуумний відсмоктувач і окремий наконечник для кожної проби. Осад ресуспендували

в 300 мкл розчину для відмивання № 1. Проводили центрифугування при 5 тис. об./хв. упродовж 30 с, супернатант повністю видаляли. Осад ресуспендували в 500 мкл розчину для відмивання № 2. Центрифугували при 10 тис. об./хв. упродовж 30 с. Супернатант видаляли і повторювали процедуру відмивання. Сорбент підсушували впродовж 5–10 хв за температури 65 °С та ресуспендували в 50 мкл ТЕ-буферу для елюції ДНК. Інкубували впродовж 5 хв за температури 65 °С, періодично струшуючи на вортексі. Центрифугували при 12–14 тис. об./хв упродовж 3–5 хв.

Виділення геномної ДНК здійснювали з використанням мікропробірок об'ємом 1,5 мл, наконечників з фільтром для мікродозаторів, дозаторів перемінного об'єму (Eppendorf, Німеччина), настільної центрифуги «Minispin» (Eppendorf, Німеччина), вортексу та термостату (Biosan, Литва), холодильної камери, яка підтримує температуру –20 °С.

Для визначення наявності ДНК у зразках проводили електофорез у 2–3 % агарозному гелі. Для цього використовували 5 мкл суміші, яку змішували з 45 мкл буферу для нанесення проб (14 % Ficoll-400; 0,02 М Na_3ЕДТА (рН 8,0); 0,15 % ксиленціанол). Супернатант, який містив ДНК, переносили в нові пробірки й використовували для проведення ПЛР.

ПЛР-ПДРФ аналіз здійснювали в три етапи в окремих приміщеннях. На першому етапі проводили полімеразну ланцюгову реакцію, потім – рестрикційний аналіз продуктів ампліфікації та їх електрофоретичне розділення.

Для ПЛР-ампліфікації фрагмента гену *CSN3* використовували праймери:

5'-GAAATCCCTACCATCAATACC-3';

5'-CCATCTACGCTAGTTTAGATG-3'.

Температурний режим включав початкову денатурацію 2 хв за температури +95°С, з наступними 35 циклами: кожний цикл складається з денатурації – 30 с за температури 95 °С, відпалу праймерів – 30 с за температури 61 °С і синтезу – 1 хв за температури 72 °С. Завершує реакцію кінцевий синтез – 5 хв за температури 72 °С. Фрагмент в 273 п.н. обробляли рестриктазою *Hind III* для аналізу поліморфізму за геном *CSN3*.

При аналізі алельних варіантів гена *CSN3;* у досліджуваних груп тварин нами було виявлено три генотипи – *AA* (розмір фрагментів рестрикції 133, 91 і 49 п.н.), *AB* (224, 133, 91 і 49 п.н.) і *BB* (224 і 49 п.н.).

Для ампліфікації фрагмента гена *BLG* були використані такі праймери:

5'-GTGCTGGACACCGACTACAAAAAG-3';

5'-GCTCCCGGTATATGACCACCCTCT-3'.

Умови ПЛР складалися з початкової денатурації 95 °С – 2 хв, кожний із 40 циклів містить: 95 °С – 30 с, 58 °С – 30 с, 72 °С – 1 хв і кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Аналіз поліморфізму за локусом *BLG* здійснювали шляхом оцінки довжин рестрикційних фрагментів, отриманих після обробки продукту ампліфікації (247 п.н.) рестриктазою *Hae III*.

За локусом *BLG* у досліджених тварин зафіксовано три генотипи. Для генотипу *AA* продукти рестрикції становили 148 і 99 п.н., для генотипу *BB* – 99 і 2×74 п.н. Генотип гетерозиготної тварини, відповідно, був представлений фрагментами розміром 148, 99 і 2×74 п.н.

Для аналізу поліморфізму гена *GH* використовували праймери:

5'-GCTGCTCCTGAGGGCCCTTCG-3';

5'-GCGGCGGCACTTCATGACCCT-3'.

Умови ПЛР містили в собі початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с, кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Аналіз поліморфізму за локусом *GH* здійснювали шляхом оцінки довжин рестрикційних фрагментів, одержуваних після обробки продукту ампліфікації (223 п.н.) рестриктазою *AluI*.

За локусом гормону росту нами було виявлено три генотипи. Для генотипу *LL* продукти рестрикції становили 171 і 52 п.н., для генотипу *LV* – 223, 171 і 52 п.н., а для *VV* – 223 п.н.

Для аналізу поліморфізму гену *LEP* використовували праймери:

5'-GTCACCAGGATCAATGACAT-3';

5'-AGCCCAGGAATGAAGTCCAA-3'.

Умови ПЛР містили в собі початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с, кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Аналіз поліморфізму за локусом *LEP* здійснювали шляхом оцінки довжин рестрикційних фрагментів, одержуваних після обробки продукту ампліфікації (1830 п.н.) рестриктазою *Sau3AI*.

За локусом лептину нами було виявлено три генотипи. Для генотипу *AA* продукти рестрикції становили 740, 690, 400 п.н., для генотипу *AB* – 740, 690, 310 п.н., а для *BB* – 740, 470, 220 п.н.

Для проведення ПЛР аналізу використовували ампліфікатор «Терцик». Реакційна суміш об'ємом 25 мкл містила 100 нг геномної ДНК; 5 пкМ кожного з праймерів; 0,67 мМ Тріс-HCl (pH-8,3); 17 мМ $(NH_4)_2SO_4$; 2,5 мМ $MgCl_2$; 0,1 % Твін-20; 0,12 мг/мл БСА; 8 % гліцерину; 0,2 мМ дНТФ суміші та 0,2 од. Taq-полімерази («АмплиСенс»). Умови ПЛР реакції для кожного з досліджуваних генів специфічні. Використано праймери компанії «Синтол».

Після завершення ампліфікації здійснювали електрофоретичний аналіз отриманих ПЛР-продуктів у 2–3 % агарозному гелі. Для цього використовували 5 мкл ПЛР-суміші, яку змішували з 45 мкл буферу для нанесення проб (14 % Ficoll-400; 0,02 М Na_3ЕДТА (pH 8,0); 0,15 % ксиленціанол). Після ПЛР продукти ампліфікації піддавали рестрикційному аналізу. Для цього готували реакційну суміш із розрахунку 15,6 мкл дH_2O, 4 мкл 10× рестрикційного буферу і 0,2 мкл відповідної рестриктази на один зразок. Для визначення алельних варіантів досліджуваних генів використовували специфічні ендонуклеази рестрикції виробництва «Fermentas» (Литва). По 25 мкл готової реакційної суміші вносили у пробірки з ампліфікованими зразками. Зразки інкубували впродовж 12–16 годин за температури 37 °С.

Після інкубації продукти рестрикції аналізували методом електрофорезу, який проводили в 3 % агарозному гелі з використанням 1×ТАЕ буфера (склад 50×: 242 г Тріс-основний; 57 мл льодяної оцтової кислоти; 100 мл 0,5 М ЕДТА (pH 8,0); H_2O д о 1 л). Агарозний гель-електрофорез проводили з використанням камери для горизонтального електрофорезу та блоку живлення (Україна).

Візуалізацію молекул ДНК здійснювали в ультрафіолетовому випромінюванні за допомогою барвника бромистиго етидію (0,5 мкг/мл гелю), використовуючи UV-трансілюмінатор з максимальною довжиною хвилі 312 нм (Vibroblast, Франція). Отримані результати фотографували за допомогою фотокамери "Canon" і заносили до комп'ютерної бази даних. Визначення генотипів зразків здійснювали за допомогою маркера молекулярних мас GeneRulerTM 100bp DNA Ladder Plus («Fermentas», Литва) і позитивних контрольних зразків.

Виконано підрахунок частот алельних і генотипових варіантів поліморфних молекулярно-генетичних систем, а також розраховано ефективну гетерозиготність за кожною з них згідно з методикою Б. Вейра [27].

Достовірність залежності показників продуктивності від генотипів досліджуваних локусів визначали, використовуючи алгоритм однофакторного дисперсійного аналізу за Р. Фишером [170]. Усі розрахунки виконано з допомогою програми Microsoft Office Excel 2007 [102].

Насамперед зазначимо, що казеїни є однією з найкращих моделей у біохімічних і генетичних дослідженнях детермінації ознак молочної продуктивності свійських тварин. Нині для гена капа-казеїну описано сім алельних варіантів, з яких найпоширеніші два алелі – *A* і *B*. Велика кількість даних вітчизняних і зарубіжних вчених доводить цінність цього гена [82]. На сьогодні можна стверджувати, що існує взаємозв'язок між технологічними властивостями молока та генотипом за капа-казеїном, оскільки останній формує оболонку довкола білкових міцел, попереджуючи їх агрегацію. Бажаним для виробництва сирів є молоко корів – носіїв генотипу *BB* [288]. Молоко, отримане від таких тварин, під дією сичужного ферменту зсідається швидше, ніж від аналогів з генотипом *AB* і тим більше – *AA*. Витрати сировини на одиницю продукції при виготовлені сиру з молока корів гомозиготних за алелем *A* збільшується на 8–10 % порівняно з *BB*. Така закономірність виявлена в усіх породах великої рогатої худоби, про що свідчать дані більшості досліджень, отриманих у різний час певними авторами [82, 288]. Крім того,

отримані різні, а нерідко взаємовиключні результати про взаємозв'язок між генотипом за локусом *CSN3* і такими ознаками, як надій, вміст жиру і відтворювальні якості тварин [130, 172].

За локусом капа-казеїну засвідчується певний зв'язок продуктивності з конкретним генотипом (табл. 14.1). Зокрема, найбільші надої маємо у тварин із генотипами *BB* за всі лактації. Це, на нашу думку, зумовило найбільшу кількість молочного жиру й білка в цих же тварин. А ось найбільший вміст жиру і білка за другу, третю і вищу лактації мають гетерозиготні особини. За першу лактацію величини останніх ознак суттєво не відрізняються між гомо- і гетерозиготами. Достовірність впливу генотипу за геном *CSN3* на рівень молочної продуктивності не було встановлено.

Таблиця 14.1

Продуктивні показники голштинських корів різних генотипів локусу *CSN3*

Лактація	Генотип	*n*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Кількість молочного жиру, кг	Вміст білка, %	Кількість молочного білка, кг
Перша	*AA*	40	7387±195	3,89±0,03	286±7	3,30±0,02	243±6
	AB	25	7380±231	3,89±0,02	287±9	3,28±0,01	242±7
	BB	2	8053±936	3,91±0,04	315±39	3,29±0,01	265±31
	Разом	67	7404±144	3,89±0,02	287±5	3,29±0,01	243±5
Друга	*AA*	40	8452±237	3,85±0,05	324±8	3,28±0,02	376±7
	AB	25	7858±235	3,89±0,07	304±8	3,35±0,02	263±7
	BB	2	8754±1629	3,86±0,18	339±79	3,31±0,03	290±56
	Разом	67	8239±170	3,87±0,04	317±6	3,31±0,02	272±5
Третя	*AA*	40	8098±281	3,95±0,07	316±9	3,27±0,04	274±9
	AB	25	8312±304	4,02±0,12	334±16	3,32±0,06	284±9
	BB	2	10147±2905	3,60±0,12	363±92	3,16±0,25	317±67
	Разом	67	8239±209	3,97±0,06	324±8	3,28±0,03	208±16
Вища	*AA*	40	9148±238	3,78±0,07	342±8	3,24±0,03	295±6
	AB	25	8963±290	3,82±0,10	342±16	3,27±0,04	291±8
	BB	2	10147±2905	3,60±0,12	363±92	3,16±0,25	317±67
	Разом	67	9109±183	3,79±0,06	343±7	3,24±0,02	285±8

Дослідження іншого структурного гена – бета-лактоглобуліна відрізняє цей об'єкт тим, що продуктом його трансляції є головний сироватковий білок. Його біологічна функція, як передбачається, пов'язана з транспортом вітаміну *A*. Цю гіпотезу підтверджує відкриття рецепторів для комплексу *BLG* і ретинолу в кишківнику новонароджених телят, що сприяє засвоєнню ліпідів [172]. На цей час відомо десять алельних варіантів *β*-лактоглобуліну, із яких найбільш поширеними є чотири – *A*, *B*, *C*, *D* [291]. Експресію варіанта *B* пов'язують із високим вмістом у молоці казеїнових білків, більшим відсотком жиру й кращими параметрами казеїнового коагуляту. Варіант *A* контролює високий вміст сироваткових білків і сумарний вміст білків молока. У молоці корів з генотипом *AB* засвідчується перевага форми *A* [130, 207]. Аналіз впливу *β*-лактоглобуліну на продуктивні ознаки голштинських корів виявив менш чітку взаємозалежність (табл. 14.2). Так, найменшим надоєм за першу, другу та вищу лактації характеризуються гетерозиготи, а найбільшим – почергово кожен із генотипових варіантів протягом онтогенезу. У цілому за всіма ознаками молочної продуктивності корів за першу лактацію найкращими є особини гомозиготного генотипу *BB*, за другу – гомозиготи *AA*, крім вмісту білка. За третій дійний період більш цінними знову виявилися генотипи *BB*, крім кількості молочного білка. За вищу лактацію відсоток жиру та білка в молоці найбільший у гетерозигот, а кількість жиру і білка, як і надій, – у гомозигот за алелем *A*. Встановлено достовірність впливу гена *BLG* на величину надою, кількість молочного жиру і білка за другу лактацію.

Наступний структурний ген, що досліджується, продукує гормон росту, який, своєю чергою, відіграє важливу роль у стимулюванні синтезу білків, поділі клітин і росту організму. Крім того, він виявляє лактогенну активність. Відомо, наприклад, що введення в організм тварин рекомбінантного гормону росту стимулює ріст і розвиток молочної залози та збільшує вихід молока в корів на 10–40 %, а також знижується рівень жиру, збільшується кількість м'язової тканини в туші [130, 172, 223]. Нині відкрито чотири алельні варіанти гена соматотропіну для

європейської великої рогатої худоби. Особлива увага приділяється алелям *L* і *V*, оскільки було встановлено, що молоко корів із генотипом *LL* містить більший відсоток жиру й білка, ніж у тварин, що мають генотип *VV* [64, 284].

Таблиця 14.2

Продуктивні показники голштинських корів різних генотипів локусу *BLG*

Лактація	Генотип	*n*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Кількість молочного жиру, кг	Вміст білка, %	Кількість молочного білка, кг
Перша	*AA*	9	7439±488	3,87±0,08	286±15	3,31±0,03	246±16
	AB	40	7178±185	3,86±0,02	277±7	3,28±0,02	235±6
	BB	19	7753±264	3,94±0,04	304±9	3,32±0,02	257±8
	Разом	68	7373±145	3,89±0,02	286±5	3,29±0,01	242±5
Друга	*AA*	9	9246±611	3,95±0,17	361±20	3,31±0,06	304±18
	AB	40	7979±193	3,86±0,04	307±7	3,32±0,02	264±6
	BB	19	8200±343	3,86±0,08	314±10	3,29±0,04	268±9
	Разом	68	8209±170	3,87±0,04	316±6	3,31±0,02	271±5
Третя	*AA*	9	8014±776	4,04±0,22	319±26	3,28±0,12	284±33
	AB	40	8285±256	3,87±0,08	317±11	3,27±0,04	276±8
	BB	19	8138±416	4,14±0,09	335±16	3,31±0,06	279±12
	Разом	68	8208±208	3,97±0,06	323±8	3,28±0,03	208±15
Вища	*AA*	9	9733±613	3,77±0,15	363±20	3,22±0,07	312±17
	AB	40	8838±243	3,80±0,08	333±11	3,26±0,03	286±7
	BB	19	9227±324	3,79±0,07	348±11	3,23±0,04	296±8
	Разом	68	9065±185	3,79±0,06	341±7	3,25±0,02	284±8

Між поліморфізмом гена соматотропіну і продуктивністю також можна виявити певний зв'язок (табл. 14.3). Так, генотипи *LL* характеризуються відносно високими надоями впродовж оціненого онтогенезу, а за вищу лактацію – найменшими. Вміст жиру найбільший за першу й другу лактації у тварин гомозиготних за алелем *V*, а за третю і вищу – у гетерозиготних особин. Найбільший вміст білка протягом усіх періодів притаманний коровам з генотипом *VV*. За кількістю молочного жиру

та білка певних закономірностей не виявлено. Достовірності впливу генотипів за локусом *GH* на величину господарськи цінних ознак не встановлено.

Таблиця 14.3

Продуктивні показники голштинських корів різних генотипів локусу *GH*

Лактація	Генотип	*n*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Кількість молочного жиру, кг	Вміст білку, %	Кількість молочного білку, кг
Перша	*LL*	32	7542±205	3,86±0,02	291±8	3,29±0,02	248±7
	LV	29	7317±224	3,91±0,04	285±8	3,29±0,02	240±7
	VV	6	6933±665	3,94±0,11	271±21	3,32±0,05	230±22
	Разом	67	7390±146	3,89±0,02	286±5	3,29±0,01	243±5
Друга	*LL*	32	8363±235	3,89±0,06	324±8	3,29±0,03	275±7
	LV	29	8021±284	3,84±0,06	305±9	3,32±0,02	265±8
	VV	6	8462±656	3,92±0,18	332±31	3,33±0,07	282±23
	Разом	67	8224±172	3,87±0,04	316±6	3,31±0,01	271±5
Третя	*LL*	32	8747±267	3,92±0,08	318±11	3,33±0,04	280±9
	LV	29	8525±374	3,98±0,11	334±14	3,21±0,05	278±11
	VV	6	7172±515	3,96±0,11	282±16	3,42±0,14	262±41
	Разом	67	8223±211	3,95±0,06	322±8	3,28±0,03	208±16
Вища	*LL*	32	9066±225	3,77±0,07	341±9	3,26±0,03	294±6
	LV	29	9119±354	3,78±0,09	341±14	3,20±0,04	289±9
	VV	6	9115±433	3,77±0,16	344±26	3,39±0,09	308±15
	Разом	67	9093±186	3,77±0,05	341±8	3,24±0,02	285±8

Останній досліджений нами структурний ген відповідає за синтез гормонального білка – лептину. Цей гормон регулює жирові відкладення в організмі, а також впливає на багато інших фізіологічних процесів, наприклад стимуляцію статевого дозрівання, метаболізм глюкози, літогенез, ліполіз і термоліз [258]. Дослідники знайшли більш ніж 20 поліморфних сайтів, з яких тільки шість знаходяться в екзонах, і лише два з них зумовлюють амінокислотні заміни. Був встановлений зв'язок поліморфізму

сайтів рестрикції з «оплатою» корму у тварин [130, 172]. Існують дослідження, які свідчать, що алель *T* гена лептину бажаніший, ніж алель *C*, оскільки перший асоційований з підвищеним вмістом жиру й білка в молоці [201, 332].

Поліморфізм же лептину має інший характер зв'язку з продуктивними ознаками голштинських корів, ніж уже розглянуті структурні гени (табл. 14.4).

Таблиця 14.4

Продуктивні показники голштинських корів різних генотипів локусу *LEP*

Лактація	Генотип	*n*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Кількість молочного жиру, кг	Вміст білка, %	Кількість молочного білка, кг
Перша	*CC*	20	7003±312	3,94±0,05	275±12	3,32±0,02	232±10
	CT	38	7591±180	3,86±0,02	293±7	3,28±0,02	249±6
	TT	10	7287±362	3,87±0,07	281±12	3,28±0,03	238±11
	Разом	68	7373±145	3,89±0,02	286±5	3,29±0,01	242±5
Друга	*CC*	20	8231±332	3,83±0,06	314±11	3,30±0,04	270±10
	CT	38	8239±236	3,89±0,06	318±8	3,30±0,02	271±7
	TT	10	8047±413	3,87±0,09	312±19	3,34±0,04	269±15
	Разом	68	8209±170	3,87±0,04	316±6	3,31±0,02	271±5
Третя	*CC*	20	8047±471	3,87±0,11	306±14	3,30±0,06	192±32
	CT	38	8427±240	3,97±0,09	331±9	3,28±0,05	224±19
	TT	10	7696±625	4,12±0,15	323±41	3,25±0,05	179±44
	Разом	68	8208±208	3,97±0,06	323±8	3,28±0,03	208±15
Вища	*CC*	20	9031±420	3,74±0,11	333±12	3,27±0,05	278±19
	CT	38	9122±224	3,76±0,07	340±8	3,23±0,03	293±5
	TT	10	8918±524	4,00±0,17	363±38	3,27±0,05	261±34
	Разом	68	9065±185	3,79±0,06	341±7	3,25±0,02	284±8

Зокрема, встановлено, що гетерозиготні тварини відзначаються вищими надоями, а також кількістю молочного жиру й білка, крім вищої лактації, коли максимальну кількість молочного жиру встановлено у тварин-гомозигот за *TT*. Останнє пов'язане із найбільшим вмістом жиру в цих тварин у відповідний період, а також і за третю

лактацію. Більше системності не віднайдено. Достовірність впливу гену *LEP* на продуктивність також не було встановлено.

Отже, проведені нами дослідження однозначно не встановили залежності продуктивних показників від генотипів особин за розглянутими локусами. Проте за геном *CNS3* генотипи *BB* мали вищу жирно-, білковомолочність та величину надоїв, а за *LEP* – гетерозиготи характеризувалися більшими надоями.

Зважаючи на недостатній рівень досліджень у галузі вивчення генетичної структури для порід молочної худоби при дії стабілізуючого відбору, нами був проведений аналіз поліморфізму і розподілу алельних варіантів зазначених вище структурних генів, що беруть участь у формуванні господарськи цінних ознак голштинських тварин.

Аналіз розподілу генотипів за геном капа-казеїну в досліджуваних нами групах обох моделей ефекту стабілізуючого відбору (ЕСВ) виявив певні закономірності (табл. 14.5, 14.6).

Таблиця 14.5

Генетична структура груп корів контрольної моделі оцінки ЕСВ за геном *CSN3* та їх молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
M^-	*AA*	12	0,545	A – 0,773 B – 0,227	0,351	9255±488	3,62±0,11	3,18±0,06
	AB	10	0,455			9156±547	3,69±0,15	3,23±0,10
	BB	0	0,000			–	–	–
M_0	*AA*	25	0,714	A – 0,829 B – 0,171	0,284	9005±305	3,87±0,10	3,26±0,04
	AB	8	0,229			9310±521	3,86±0,26	3,20±0,04
	BB	2	0,057			10147±2905	3,60±0,12	3,16±0,25
M^+	*AA*	3	0,300	A – 0,650 B – 0,350	0,455	9915±927	3,67±0,16	3,26±0,02
	AB	7	0,700			8291±301	3,96±0,06	3,38±0,05
	BB	0	0,000			–	–	–

Закінчення таблиці 14.5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
У середньому	*AA*	40	0,597	A – 0,784 B – 0,216	0,339	9148±238	3,78±0,07	3,24±,03
	AB	25	0,373			8963±290	3,82±0,10	3,27±0,04
	BB	2	0,030			10147±2905	3,60±0,12	3,16±0,25

Таблиця 14.6

Генетична структура груп корів дослідної моделі оцінки ЕСВ за геном *CSN3* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
M^{--}	*AA*	5	0,385	A – 0,692 B – 0,308	0,426	9619±1113	3,61±0,23	3,20±0,13
	AB	8	0,615			8896±594	3,81±0,15	3,31±0,06
	BB	0	0,000			–	–	–
M^{-}	*AA*	12	0,750	A – 0,875 B – 0,125	0,219	9060±299	3,67±0,13	3,21±0,07
	AB	4	0,250			10932±913	3,91±0,59	3,97±0,21
	BB	0	0,000			–	–	–
M_0	*AA*	11	0,786	A – 0,857 B – 0,143	0,245	8853±501	3,90±0,17	3,29±0,06
	AB	2	0,143			8477±485	3,41±0,55	3,27±0,09
	BB	1	0,071			8093	3,68	3,33
M^{+}	*AA*	9	0,600	A – 0,767 B – 0,233	0,358	9111±626	3,90±0,16	3,22±0,07
	AB	5	0,333			8491±176	3,76±0,16	3,23±0,05
	BB	1	0,067			12201	3,51	2,98
M^{++}	*AA*	3	0,333	A – 0,667 B – 0,333	0,444	9915±927	3,67±0,16	3,26±0,02
	AB	6	0,667			8295±362	3,95±0,07	3,39±0,07
	BB	0	0,000			–	–	–
У середньому	*AA*	40	0,597	A – 0,784 B – 0,216	0,339	9148±238	3,78±0,07	3,24±,03
	AB	25	0,373			8963±290	3,82±0,10	3,27±0,04
	BB	2	0,030			10147±2905	3,60±0,12	3,16±0,25

Передусім пояснюємо, що в нашій роботі ми використали дві моделі. Контрольна розподіляє середні пробіти відносно двох меж, формуючи тим самим три групи [55]. Відповідно особини, пробіт яких не виходив за межі моделі, а саме за межі значень

$x = \overline{X} \pm 0{,}647\sigma$, потрапляли до модального класу (M_0), тварин зі значенням пробіту нижче вказаних меж відносили до класу мінус-варіант (M^-), вище – до класу плюс-варіант (M^+).

Як альтернативу контрольної моделі ми пропонуємо використання нової (дослідної), яка розбиває ряд розподілу на п'ять рівновеликих груп, при цьому середні пробіти промірів тварин розподіляються відносно чотирьох контрольних точок, а саме відносно $x = \overline{X} \pm 0{,}235\sigma$ та $x = \overline{X} \pm 0{,}842\sigma$. Відповідно, особини модального класу (M_0) розміщуються в межах ±0,253σ, група M^+ – від +0,253σ до +0,842σ, M^{++} – більше +0,842σ, M^- – від –0,253σ до –0,842σ і M^{--} – менше –0,842σ.

Після з'ясування кількості особин у групах обох моделей було встановлено відповідність фактичного й теоретичного розподілів за критерієм χ^2 і таблицею його стандартних значень [102]:

$$\chi^2 = \Sigma \frac{(O - E)}{E}, \qquad (14.1)$$

де O – фактична кількість особин; E – теоретично очікуване значення.

Отже, у контрольній моделі частота найбільш цінного алеля *B* є вищою в групі M^+ (0,35), а найменша – у модальному угрупованні (0,171). Однак тварини найбажанішого фенотипу – *BB* є лише в межах модального класу, хоча їх частота становить лише 5,7 %. Зіставлення показників фактичної й очікуваної гетерозиготності дає можливість зазначити, що найменша відмінність має місце в M_0-класі, більша – в M^-, найбільша – в M^+, що пояснюється відсутністю гомозигот за алелем *B* в останніх двох групах. У межах слідної моделі крайні плюс- і мінус-угруповання також мають вищу частоту алеля *B* капа-казеїну порівняно з трьома внутрішніми, але в M_0- та M^+-класах у структурі майже по 7 % генотипів *BB*. У групах M^{--} та M^{++} більша частота гетерозигот, ніж гомозигот *AA*, а різниця між фактичною часткою гетерозигот й очікуваною вища, ніж у трьох центральних класах, що повторює тенденцію контрольної моделі.

Зіставлення величин продуктивних ознак і генотипів за геном *CSN3* дало такі результати. У контрольній моделі ЕСВ у крайніх групах величина надоїв більша у тварин з генотипом *AA*,

у модальному ж класі їм притаманний найменший надій, у той час як найбільший – в особин гомозиготних за алелем *B*. Вміст жиру і білка мають протилежну з надоєм тенденцію розподілу значень.

У межах дослідної моделі M^{--}-, M^{-}- та M^{++}-класи повністю копіюють характер розподілу значень продуктивних ознак крайніх груп контрольної моделі. Своєю чергою, клас M^{+} п'ятигрупового патерну майже відповідає модальному – тригрупового, як і M_0 за вмістом білка, а ось за надоєм останній повторює розподіл крайніх класів.

За локусом *BLG* у наших дослідженнях M^{-} і M_0-групи контрольної моделі мають більшу частку алеля *B* (майже по 60 %), а в класі M^{+} співвідношення алелів *A* та *B* становить 1:1 (табл. 14.7).

Таблиця 14.7

Генетична структура груп корів контрольної моделі оцінки ЕСВ за геном *BLG* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
M^{-}	*AA*	3	0,136	A – 0,409 B – 0,591	0,483	9241 ± 1788	3,53 ± 0,36	3,15 ± 0,10
	AB	12	0,546			9086 ± 480	3,66 ± 0,14	3,21 ± 0,09
	BB	7	0,318			9409 ± 578	3,68 ± 0,12	3,22 ± 0,07
M_0	*AA*	4	0,111	A – 0,417 B – 0,583	0,486	10003 ± 864	3,93 ± 0,25	3,25 ± 0,15
	AB	22	0,611			8771 ± 362	3,87 ± 0,14	3,26 ± 0,04
	BB	10	0,278			9306 ± 491	3,80 ± 0,10	3,20 ± 0,06
M^{+}	*AA*	2	0,200	A – 0,500 B – 0,500	0,500	9933 ± 1853	3,79 ± 0,10	3,28 ± 0,08
	AB	6	0,600			8588 ± 455	3,83 ± 0,10	3,34 ± 0,06
	BB	2	0,200			8193 ± 264	4,07 ± 0,16	3,42 ± 0,18
У середньому	*AA*	9	0,132	A – 0,426 B – 0,574	0,489	9733 ± 613	3,77 ± 0,15	3,22 ± 0,07
	AB	40	0,588			8838 ± 243	3,80 ± 0,08	3,26 ± 0,03
	BB	19	0,280			9227 ± 324	3,79 ± 0,07	3,23 ± 0,04

В усіх групах частота гетерозигот значно перевищує частоту обох гомозиготних генотипів, навіть разом узятих, а той час як очікувана гетерозиготність коливається в межах від 0,483 до 0,5.

При використанні моделі п'яти груп частота алелів гена *BLG* також однакова у крайніх плюс-варіант, а в решті груп частота алеля *B* більше половини і підвищується від M^{--} до M^{+} (табл. 14.8). Частка гетерозигот у класах M^{--}, M^{-} та M_0 є найбільшою. Причому в останніх двох угрупованнях вона перевищує 70 %. У той самий час група M^{+} характеризується найбільшою частотою гомозигот за алелем *B* і найменшою – за алелем *A*. Крім того, у цьому класі, як і в M^{--}, очікувана гетерозиготність передбачається більшою, ніж фактична, у той час як в інших угрупованнях – навпаки, причому в M^{-} та M^{+} різниця найвища.

Таблиця 14.8

Генетична структура груп корів дослідної моделі оцінки ЕСВ за геном *BLG* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
M^{--}	*AA*	3	0,231	A – 0,462 B – 0,538	0,497	9241 ± 1788	3,53 ± 0,36	3,15 ± 0,10
	AB	6	0,461			8986 ± 764	3,84 ± 0,22	3,34 ± 0,11
	BB	4	0,308			9407 ± 1100	3,72 ± 0,13	3,24 ± 0,10
M^{-}	*AA*	1	0,059	A – 0,441 B – 0,559	0,493	9688	4,27	3,31
	AB	13	0,765			9281 ± 516	3,73 ± 0,18	3,15 ± 0,09
	BB	3	0,176			9411 ± 530	3,64 ± 0,30	3,19 ± 0,12
M_0	*AA*	1	0,072	A – 0,429 B – 0,571	0,490	9154	4,33	3,59
	AB	10	0,714			8569 ± 491	3,73 ± 0,20	3,29 ± 0,06
	BB	3	0,214			9196 ± 1168	3,94 ± 0,12	3,19 ± 0,06
M^{+}	*AA*	2	0,133	A – 0,333 B – 0,667	0,444	10586 ± 2285	3,56 ± 0,07	3,04 ± 0,08
	AB	6	0,400			8335 ± 615	4,01 ± 0,21	3,27 ± 0,05
	BB	7	0,467			9353 ± 624	3,75 ± 0,14	3,21 ± 0,09
M^{++}	*AA*	2	0,222	A – 0,500 B – 0,500	0,500	9933 ± 1853	3,79 ± 0,10	3,28 ± 0,01
	AB	5	0,556			8653 ± 562	3,79 ± 0,12	3,34 ± 0,07
	BB	2	0,222			8193 ± 264	4,07 ± 0,16	3,42 ± 0,18
У середньому	*AA*	9	0,132	A – 0,426 B – 0,574	0,489	9733 ± 613	3,77 ± 0,15	3,22 ± 0,07
	AB	40	0,588			8838 ± 243	3,80 ± 0,08	3,26 ± 0,03
	BB	19	0,280			9227 ± 324	3,79 ± 0,07	3,23 ± 0,04

Значення господарськи корисних ознак залежно від генотипів за *β*-лактоглобуліном у групах моделей ЕСВ мають певні особливості розподілу. Так, у крайніх класах контрольної моделі вміст жиру й білка збільшується в послідовності *AA* → *AB* → *BB*, а в модальному просторі – навпаки. Надій же найменший у гетерозиготних корів, а в M^+-угрупованні – і в гомозиготних за алелем *B*.

Використання дослідної моделі оцінки ЕСВ дає такі результати. Її група M^{++} повторює розподіл значень продуктивних ознак класу M^+ контрольної моделі. У решті груп найменшими за надоєм знову ж таки виявились гетерозиготи, а за вмістом жиру й білка в угрупованнях M^{--} та M^+ останні, навпаки, характеризувалися максимальними значеннями. Розподіл цих ознак у класах M^- та M_0 теж відрізняється від такого в групах контрольної моделі.

Аналізуючи розподіл частот алелів гена гормону росту, можна зазначити, що частка бажаного алеля *L* в усіх групах контрольної моделі більша, особливо в крайніх варіант, де частота форми *L* більш ніж утричі перевищує частоту алеля *V* (табл. 14.9). У класі M^- найбільшою є частка гомозигот *LL* і майже відсутні генотипи *VV*, у M^+ останніх взагалі немає, а гетерозигот і гомозигот *LL* – порівну. Модальний клас характеризується найбільшою фактичною гетерозиготністю, що майже дорівнює очікуваній. А в угрупованні M^+ очікувана гетерозиготність відчутно менша від фактичної, проте в аналогах M^--варіант вона майже тотожна.

У класах M^{--}, M^-, M_0 та M^{++} частота алеля *L* значно перевищує частоту *V*-форми гена *GH* (табл. 14.10). У перших трьох групах серед генотипів найбільша частота належить гомозиготам *LL*, потім гетерозиготам, а найменша – гомозиготам *VV*. У M^{++}-угрупованні взагалі відсутні *VV*-особини, а найбільша частка в структурі генотипів належить гетерозиготам. Клас M^+ дуже відрізняється від решти в системі п'яти груп. У ньому частота алеля *V* переважає, а також гетерозигот більш ніж половина. А тому в цьому, як і в M^{++}-класі, очікувана гетерозиготність є відчутно меншою, ніж фактична, тим часом як в інших групах ці параметри відносно однакові.

Таблиця 14.9

Генетична структура груп корів контрольної моделі оцінки ЕСВ за геном *GH* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
M^-	*LL*	13	0,591	L – 0,773 V – 0,227	0,351	9183±356	3,64±0,09	3,21±0,05
	LV	8	0,364			9044±807	3,63±0,20	3,18±0,14
	VV	1	0,045			10882	3,92	3,24
M_0	*LL*	14	0,400	L – 0,629 V – 0,371	0,467	8993±358	3,87±0,14	3,27±0,05
	LV	16	0,457			9322±526	3,81±0,14	3,16±0,05
	VV	5	0,143			8762±242	3,73±0,19	3,41±0,10
M^+	*LL*	5	0,500	L – 0,750 V – 0,250	0,375	8964±786	3,83±0,12	3,34±0,07
	LV	5	0,500			8592±354	3,91±0,09	3,34±0,06
	VV	0	0,000			–	–	–
У середньому	*LL*	32	0,478	L – 0,694 V – 0,306	0,425	9066±225	3,77±0,07	3,26±0,03
	LV	29	0,433			9119±354	3,78±0,09	3,20±0,04
	VV	6	0,089			9115±433	3,77±0,16	3,39±0,09

Таблиця 14.10

Генетична структура груп корів дослідної моделі оцінки ЕСВ за геном *GH* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
M^{--}	*LL*	7	0,538	L – 0,731 V – 0,269	0,393	9167±581	3,66±0,13	3,25±0,06
	LV	5	0,385			8842±1201	3,80±0,29	3,29±0,16
	VV	1	0,077			10882	3,92	3,24
M^-	*LL*	10	0,588	L – 0,765 V – 0,235	0,360	9426±371	3,68±0,16	3,17±0,06
	LV	6	0,353			9272±1057	3,88±0,36	3,04±0,17
	VV	1	0,059			8692	3,65	3,65
M_0	*LL*	9	0,643	L – 0,786 V – 0,214	0,337	8511±420	3,88±0,16	3,31±0,06
	LV	4	0,286			9169±1220	3,56±0,40	3,17±0,07
	VV	1	0,071			9154	4,33	3,59

Закінчення таблиці 14.10

1	2	3	4	5	6	7	8	9
M^+	*LL*	2	0,143	L – 0,464 V – 0,536	0,497	9259 ± 1404	4,14 ± 0,13	3,34 ± 0,02
	LV	9	0,643			9443 ± 673	3,73 ± 0,09	3,14 ± 0,07
	VV	3	0,214			8654 ± 352	3,56 ± 0,15	3,28 ± 0,05
M^{++}	*LL*	4	0,444	L – 0,722 V – 0,278	0,401	9139 ± 1016	3,78 ± 0,14	3,34 ± 0,10
	LV	5	0,556			8592 ± 354	3,91 ± 0,09	3,34 ± 0,06
	VV	0	0,000			–	–	–
У серед-ньому	*LL*	32	0,478	L – 0,694 V – 0,306	0,425	9066 ± 225	3,77 ± 0,07	3,26 ± 0,03
	LV	29	0,433			9119 ± 354	3,78 ± 0,09	3,20 ± 0,04
	VV	6	0,089			9115 ± 433	3,77 ± 0,16	3,39 ± 0,09

Порівняння розподілу значень господарськи корисних ознак залежно від генотипу за геном соматотропіну в угрупованнях моделей оцінки ефекту стабілізуючого відбору дозволяє констатувати таке. За надоєм у контрольній моделі в класах M^- та M^+ гетерозиготні корови мають мінімальне значення, а в модальній групі максимальне. У дослідній моделі в трьох внутрішніх угрупованнях гетерозиготи також мають підвищений надій, а в M_0 та M^+ він найвищий. Крайні класи цієї моделі за розподілом значень надою тотожні до таких у контрольному патерні, не враховуючи особин гомозиготних за алелем *L*, оскільки до мінус-груп потрапила всього одна така корова, а до плюс-групи – жодної. За вмістом жиру й білка в угрупованнях обох моделей оцінки ЕСВ чіткої системності не знайдено.

При дослідженні поліморфізму гену *LEP* у групах контрольної моделі встановлено найбільшу частоту бажаного алеля *T* в межах модального і M^+-класу, але в останньому немає гомозигот *TT*, а частка гетерозиготних особин дорівнює 90 %, тим часом у групах M_0 і M^- гетерозигот близько половини (табл. 14.11). Відповідно до вищезазначеного в останніх двох класах фактична і очікувана гетерозиготність майже не відрізняються, а в M^+-угрупованні фактично значно перевищує очікувану.

За допомогою дослідної моделі встановлено, що найменшою часткою алеля *T* характеризується група M^{--} (0,308), у той час як у решті класів його частота коливається в межах від 44 до 47 % (табл. 14.12).

Таблиця 14.11

Генетична структура груп корів контрольної моделі оцінки ЕСВ за геном *LEP* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
M^-	*CC*	9	0,409	C – 0,636 T – 0,364	0,463	8779±565	3,75±0,14	3,29±0,10
	CT	10	0,455			9621±546	3,52±0,14	3,13±0,07
	TT	3	0,136			9131±1130	3,79±0,10	3,22±0,03
M_0	*CC*	10	0,278	C – 0,542 T – 0,458	0,497	9344±710	3,74±0,20	3,24±0,07
	CT	19	0,528			8990±309	3,83±0,11	3,23±0,05
	TT	7	0,194			8827±627	4,09±0,24	3,29±0,08
M^+	*CC*	1	0,100	C – 0,550 T – 0,450	0,495	8163	3,74	3,33
	CT	9	0,900			8847±430	3,89±0,08	3,35±0,05
	TT	0	0,000			–	–	–
У середньому	*CC*	20	0,294	C – 0,574 T – 0,426	0,489	9031±420	3,74±0,11	3,27±0,05
	CT	38	0,559			9122±224	3,76±0,07	3,23±0,03
	TT	10	0,147			8918±524	4,00±0,17	3,27±0,05

Таблиця 14.12

Генетична структура груп корів дослідної моделі оцінки ЕСВ за геном *LEP* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

Клас розподілу худоби	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
M^{--}	*CC*	6	0,462	C – 0,692 T – 0,308	0,426	8650±789	3,89±0,18	3,37±0,11
	CT	6	0,462			9414±854	3,55±0,19	3,17±0,06
	TT	1	0,076			10882	3,92	3,24
M^-	*CC*	6	0,353	C – 0,559 T – 0,441	0,493	8815±811	3,67±0,12	3,26±0,14
	CT	7	0,412			9690±481	3,57±0,26	3,11±0,11
	TT	4	0,235			9465±1167	4,17±0,44	3,15±0,08
M_0	*CC*	3	0,214	C – 0,536 T – 0,464	0,497	9722±1571	3,34±0,50	3,18±0,11
	CT	9	0,643			8477±427	3,94±0,15	3,28±0,06
	TT	2	0,143			8486±945	4,01±0,46	3,48±0,16

Закінчення таблиці 14.12

1	2	3	4	5	6	7	8	9
M^{+}	*CC*	4	0,267	C – 0,533 T – 0,467	0,498	9624 ± 1373	3,95 ± 0,38	3,16 ± 0,10
	CT	8	0,533			9336 ± 526	3,78 ± 0,13	3,21 ± 0,08
	TT	3	0,200			7823 ± 147	3,81 ± 0,09	3,26 ± 0,04
M^{++}	*CC*	1	0,111	C – 0,556 T – 0,444	0,494	8163	3,74	3,33
	CT	8	0,889			8919 ± 483	3,87 ± 0,08	3,35 ± 0,05
	TT	0	0,000			–	–	–
У середньому	*CC*	20	0,294	C – 0,574 T – 0,426	0,489	9031 ± 420	3,74 ± 0,11	3,27 ± 0,05
	CT	38	0,559			9122 ± 224	3,76 ± 0,07	3,23 ± 0,03
	TT	10	0,147			8918 ± 524	4,00 ± 0,17	3,27 ± 0,05

Крайні групи приблизно повторюють частотний розподіл за генотипами відповідних плюс- і мінус-груп контрольної моделі. В угрупованнях M^{-}, M_0, M^{+} частка гетерозигот є найбільшою відносно частки гомозигот, причому в центральному класі більш ніж утричі. Очікувана гетерозиготність у групах M^{--} і M^{+} дещо менша від фактичних даних, в M^{-} – дещо більша, а в M_0 та M^{++} – відчутно менша, особливо в останньому класі.

Наведемо результати аналізу значень продуктивних ознак залежно від генотипу в групах моделей оцінки ЕСВ. Загалом в угрупованнях контрольної моделі гетерозиготні тварини мають підвищений надій, але в модальному просторі корови з генотипами *CC* переважають гетерозиготних особин за величиною цієї ознаки. Значення вмісту жиру й білка мають протилежний до надою розподіл у класах M_0 та M^{-}. Група M^{+} у цьому плані є винятком, оскільки в ній гомозиготних корів за алелем *C* одна, а за алелем *T* – узагалі жодної.

У п'ятигруповій моделі розподіл величин продуктивних ознак мінус-груп подібний до такого в M^{-}-класі тригрупової. В угрупованнях M_0 та M^{+} дослідного патерну характер розподілу величин основних ознак селекції майже відповідає аналогічному в модальному просторі контрольного. Винятком є вміст жиру в класі M^{+}, де тенденція протилежна.

Отже, аналіз структури розподілу генотипів і алельних варіантів за чотирма досліджуваними структурними генами в групах сформованих двома моделями ефекту стабілізуючого відбору дозволяє дійти таких висновків:

1)частка бажаного в технологічному плані алеля *B* гена капа-казеїну в цілому невелика (21,6 %), хоча відносно більша в крайніх класах. Проте всі гомозиготи за цим алелем зосереджені в середині ряду розподілу, причому дослідна модель показує точніше, на яких саме відрізках;

2)у середньому за вибіркою частка бажаного алеля *A* гена *β*-лактаглобуліну становить 42,6 %. Крізь призму обох моделей у крайніх плюс-групах, частота останнього складає половину. У решті груп контрольної моделі її частка ледь більша ніж 40 %, а в межах дослідної – від 33,3 до 46,2 %, що є свідченням більш диференційної оцінки за допомогою останньому патерну;

3)на алель *L* гена гормону росту, який є бажанішим, у цілому припадає 69,4 % по вибірці. У межах контрольної моделі його частка була меншою в модальній групі, а, використавши дослідну, вдалось встановити, що таке відносне зменшення обумовлене внеском M^+-класу, який фактично є складовою модального відрізку контрольної моделі;

4)частка бажаної *T*-форми гена лептину в середньому дорівнює 42,6 %. Значних відмінностей генетичної структури між групами контрольної і дослідної моделей не зафіксовано, але використання останньої є більш доцільним у зв'язку із детальнішою характеристикою «норми» розподілу;

5)розподіл значень продуктивних ознак залежно від генотипу за чотирма дослідженими локусами в межах використаних патернів оцінки ЕСВ свідчить про високу подібність між їхніми крайніми угрупованнями, а розподіл величин цих ознак у класах M^-, M_0 та M^+ дослідної моделі частіше не збігається з таким у модальному просторі контрольної, що є ще одним підтвердженням неоднорідності останнього й доцільності об'єднання тварин у п'ять рівновеликих груп при плануванні стабілізуючого відбору та одержанні в подальшому від цих тварин молока різного хімічного складу.

ГЛАВА 15
ПОЛІМОРФІЗМ *К*-КАЗЕЇНУ ТА *В*-ЛАКТОГЛОБУЛІНУ, СОМАТОТРОПІНУ І ЛЕПТИНУ ТА ЇХ ЗВ'ЯЗОК ІЗ ГОСПОДАРСЬКИ КОРИСНИМИ ОЗНАКАМИ ХУДОБИ РІЗНИХ ПОРІД І ТИПІВ ФОРМУВАННЯ ОРГАНІЗМУ В ПОСТНАТАЛЬНИЙ ПЕРІОД

Одним із досягнень сучасної генетики є відкриття поліморфних генетичних систем у сільськогосподарських тварин, що «зчеплені» з бажаними ознаками молочної продуктивності. Дуже важливим є отримання тварин із заздалегідь запрограмованою продуктивністю, наприклад, молоко корів, що має високий вміст білка, є більш бажаним у технології сироваріння. Це стає можливим завдяки саме генетичним маркерам, за допомогою яких на рівні білків, або на рівні ДНК і РНК, можна виявити гени, поліморфізм яких асоційований з бажаними ознаками молочної продуктивності [40, 61, 334]. Основним методом у здійсненні даної оцінки є ДНК-маркери, за допомогою яких на рівні алельних варіантів генів можна визначити генотип тварин та передбачити їхню продуктивність незалежно від їхнього фізіологічного стану, віку, інколи й статі [92]. За даними К. В. Копилової, М. І. Гиль, існує два основні напрямки пошуку «головних» генів кількісних ознак [39, 92]. Метод ДНК-маркування – це виявлення ДНК-поліморфізму за допомогою рестрикційного аналізу – «*поліморфізм довжини рестриктних фрагментів»* [40, 90, 192, 233]. Метод ПДРФ-маркерів має перевагу завдяки

менделівському типу успадкування, кодомінантності прояву, відсутності плейотропного ефекту та високому ступеню поліморфізму [40, 91, 291]. Інший метод ґрунтується на виявленні високоваріабельних послідовностей, що містять тандемні повтори сателітної ДНК – мінісателітної і мікросателітної. Визначення міні- і мікросателітної ДНК проводять з використанням *«полімеразної ланцюгової реакції»*, що також дає можливість проведення аналізу її поліморфізму за кожним, окремо обраним локусом [92, 192, 220, 252, 291]. У зв'язку з підвищеними вимогами до якості молока виникає потреба використання в селекційній роботі генетичних маркерів, пов'язаних з ознаками молочної продуктивності. У великої рогатої худоби встановлено найбільшу кількість таких генетичних маркерів, що відкриває широкий спектр можливостей прогнозувати й покращувати продуктивність тварин [92]. Нами був досліджений поліморфізм основних білків молока: *к*-казеїну, пов'язаного із вмістом білка в молоці, його технологічними властивостями, якістю та виходом білкововмісних продуктів, оскільки виконує роль стабілізуючого фактору в утворенні міцел [179, 238, 335], та *β*-лактоглобуліну, який, крім того, що бере участь у синтезі білків молока, є важливою ланкою в селекційному процесі, оскільки має суттєвий вплив на створення активного імунітету в телят, тим самим підвищує збереженість молодняку [312, 324, 333]. Вивчалися гормони: лептин – синтезуючись в адіпоцитах, відповідає за регуляцію маси тіла тварини, споживання нею корму та її жирові відкладення, а також бере участь у синтезі жирів молока [320, 333, 355], і соматотропін, який, крім соматичного регулятора росту тварини, володіє лактогенною, інсуліноподібною, діабетогенною, жиромобілізуючою і нейротропною діями [218, 233].

Був виконаний порівняльний аналіз генетичної структури названих вище порід великої рогатої худоби за поліморфізмом генів *BLG*, *CSN3*, *LEP* і *GH* з використанням методу PCR-RFLP [192, 320]. Для аналізу поліморфізму виділяли сумарну ДНК із клітин периферичної крові в представників великої рогатої худоби за такою методикою. Кров для досліджень брали з яремної вени тварин у пробірки з гепарином (з розрахунку 25 МО на 1 мл

крові). До 200 мкл гепаринізованої цільної крові додавали 1 мл деіонізованої H_2O і піддавали зразок заморожуванню-відтаюванню. Далі центрифугували 5 хв при 7000 об./хв. Супернатант зливали, додавали 1 мл деіонізованої H_2O, струшували на вортексі й повторювали процедуру до появи безбарвного осаду. Цей осад суспендували у 500 мкл розчину, що містить 25 мм ЕДТА, pH 8.0 і 75 мм NaCl. Зразок інкубували 120 хв за температури +56 °С, струшуючи кожні 30 хв на вортексі, після чого суміш екстрагували рівним об'ємом фенолу та двічі рівним об'ємом хлороформу й знову інкубували 30 хв за кімнатної температури. Далі – центрифугування 5 хв при 14000 об./хв. Із водної фази ДНК преципітується 2,5 об'ємами 96 % етилового спирту або рівним об'ємом ізопропілового спирту. Зразок витримували від 30 до 60 хв за температури –20 °С і центрифугували 15 хв при 14000 об./хв. ДНК-осад промивали 70 % етанолом, підсушували за кімнатної температури й розчиняли в 50 мкл деіонізованої H_2O. Виділену ДНК в кількості 50 ng використовували в ПЛР та оцінювали поліморфізм структурних генів за методом ПЛР-ПДРФ. Реакційна суміш для PCR об'ємом 10 мкл містить: 50 мм KCl, 10 мм трис-HCl (pH 8,3), 0,2 мм кожного dNTP, 2 мм $MgCl_2$, 10 п кожного праймеру, 0,75 од. Taq-polimeras, 50 ng геномної ДНК; використовується ампліфікатор фірми «Eppendorf» (Німеччина).

Для проведення рестрикційного аналізу брали по 5 мкл продукту ампліфікації. Рестрикцію проводили протягом 3 год за температури + 37 °С в об'ємі 10 мкл. Продукти рестрикції розділяли методом електрофорезу в 2 % агарозному гелі з використанням 1х ТВЕ-буфера, після фарбування гелю бромістим етидієм візуалізували під ультрафіолетовими променями. Ампліфікація починається із вступного циклу 95 °С – 2 хв, 57 °С – 1 хв і 72 °С – 2 хв, за яким відбуваються 35 циклів, кожний із температурним режимом: 95 °С – 30 с, 57 °С – 30 с і 72 °С – 1 хв. Завершували реакцію кінцевим синтезом – 10 хв за температури 72 °С. Розмір продукту ампліфікації становив 1355 п.н. Для виявлення алельних варіантів використовували рестриктазу *HinfI* (Moody D. E., Pomp D., 1995). Статистичну вірогідність розходжень між частотами поширення алельних варіантів

за різними локусами розраховували з використанням критерію Р. А. Фишера [170]. Для полімеразної ланцюгової реакції використовували стандартну реакційну суміш обсягом 10 мкл: H_2O деіонізованої – 4,3 мкл; буфер ПЛР – 5-х (15 м Mg-1,0 мл) 2,0 мкл; dNTP суміш 10-х (2 мм кожного) – 0,8 мкл; два праймери (70 ng кожного) – 0,8 мкл; Taq-полімераза (1мл/1000 U) – 0,1 мкл; DNA 50-100 ng – 2,0 мкл. Для проведення ПЛР використовували ампліфікатор фірми «Eppendorf» (Німеччина). Електрофорез проводили в 2 % агарозному гелі з використанням 1х ТВЕ-буферу, зони ДНК типували в ультрафіолетовому світлі після фарбування гелю бромистим етидієм. Для ПЛР-ампліфікації фрагмента гена *к*-казеїну використовували праймери:

5'-GAAATCCCTACCATCAATACC-3';

5'-CCATCTACGCTAGTTTAGATG-3'.

Продукт ампліфікації мав розмір 273 п.н. і складався з ділянки 4 екзону й 4 інтрону гена [333]. Температурний режим містить початкову денатурацію 2 хв за температури +95 °С з наступними 35 циклами: денатурація – 30 с за температури 95 °С, відпал праймерів – 30 с за температури 61 °С та синтез – 1 хв за температури 72 °С. Завершує реакцію кінцевий синтез – 5 хв за температури 72 °С. При використанні рестриктази *Hind III* виявляли два алельні варіанти – *А* та *В*. У носіїв генотипу *АА* сайт рестрикції для цієї рестриктази відсутній, тоді як наявний нерестриктний продукт ампліфікації розміром 273 п.н. У тварин з генотипом *ВВ* після рестрикції виявляється два фрагменти довжиною 182 і 91 п.н. [335]. Для ампліфікації фрагмента гена *β*-лактоглобуліну використовували такі праймери:

5'-TGTGCTGGACACCGACTACAAAAAG-3';

5'-GCTCCCGGTATATGACCACCCTCT-3'.

Умови ПЛР містили початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 40 циклів: 95 °С – 30 с, 58 °С – 30 с, 72 °С – 1 хв; кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Ділянка ампліфікації довжиною 247 п.н. складається із фрагмента 4-го екзону й 4-го інтрону [333]. Після обробки рестриктазою *Hae III* генотип *АА* має один сайт рестрикції і в результаті на фореграмі продуктів ампліфікації виявляються два фрагменти довжиною 148 і 99 п.н., а в носіїв генотипу

BB є сайт рестрикції, при якому отримують три фрагменти рестрикції довжиною 99 і два фрагменти довжиною 74 п.н. [324]. Для аналізу поліморфізму гена соматотропного гормону використовували праймери:

5'-GCTGCTCCTGAGGGCCCTTCG-3';

5'-GCGGCGGCACTTCATGACCCT-3'.

Умови ПЛР містили початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступні 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с; кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. У цих умовах ампліфікується фрагмент 5-го екзону *GH* довжиною в 223 п.н. [233, 355]. При використанні рестриктази *Alu I* у цій ділянці виявляється два алельні варіанти, позначені як *L* (лейцин у позиції 127) і *V* (валін у цій самій позиції). У носіїв *LL* після рестрикції виявляються два фрагменти довжиною 171 і 52 п.н., а в генотипів *VV* сайт рестрикції відсутній і виявляється нерестрикований фрагмент довжиною в 223 п.н. [233].

Для аналізу поліморфізму гену *LEP* використовували праймери:

5'- GTCACCAGGATCAATGACAT-3';

5'- AGCCCAGGAATGAAGTCCAA-3'.

Умови ПЛР містили в собі початкову денатурацію 95 °С – 2 хв, наступних 35 циклів: 95 °С – 20 с, 62 °С – 20 с, 72 °С – 40 с, кінцевий синтез 72 °С – 5 хв. Аналіз поліморфізму за локусом *LEP* здійснювали шляхом оцінки довжин рестрикційних фрагментів, одержуваних після обробки продукту ампліфікації (1830 п.н.) рестриктазою *Sau3AI* [355].

За локусом лептину нами було виявлено три генотипи. Для генотипу *AA* продукти рестрикції становили 740, 690, 400 п.н., для генотипу *AB* – 740, 690, 310 п.н., а для *BB* – 740, 470, 220 п.н. Для проведення ПЛР аналізу використовували ампліфікатор «Терцик». Реакційна суміш об'ємом 25 мкл містила 100 нг геномної ДНК; 5 пкМ кожного з праймерів; 0,67 мМ Tpic-HCl (pH 8,3); 17 мМ $(NH_4)_2SO_4$; 2,5 мМ $MgCl_2$; 0,1 % Твін-20; 0,12 мг/мл БСА; 8 % гліцерину; 0,2 мМ дНТФ суміші та 0,2 од. Taq-полімерази («АмплиСенс»). Умови ПЛР реакції для кожного з досліджуваних генів специфічні. Використано праймери компанії «Синтол».

Після завершення ампліфікації проводили електрофоретичний аналіз отриманих ПЛР-продуктів у 2–3 % агарозному гелі. Для цього використовували 5 мкл ПЛР-суміші, яку змішували з 45 мкл буферу для нанесення проб (14 % Ficoll-400; 0,02 М Na_3ЕДТА (pH 8,0); 0,15 % ксиленціанол) [355]. Після проведення ПЛР продукти ампліфікації піддавали рестрикційному аналізу. Для цього готували реакційну суміш із розрахунку 15,6 мкл дH_2O, 4 мкл 10× рестрикційного буферу і 0,2 мкл відповідної рестриктази на один зразок. Для визначення алельних варіантів досліджуваних генів використовували специфічні ендонуклеази рестрикції виробництва «Fermentas» (Литва). По 25 мкл готової реакційної суміші вносили в пробірки з ампліфікованими зразками. Зразки інкубували впродовж 12–16 годин за температури 37 °С.

Після інкубації продукти рестрикції аналізували методом електрофорезу, який проводили у 3 % агарозному гелі з використанням 1×ТАЕ буфера (склад 50×: 242 г Тріс-основний; 57 мл льодяної оцтової кислоти; 100 мл 0,5 М ЕДТА (pH 8,0); H_2O д о 1 л). Агарозний гель-електрофорез проводили з використанням камери для горизонтального електрофорезу та блоку живлення (Україна).

Отже, між локусом *к*-казеїну і продуктивністю тварин нами в ході експерименту встановлено певний зв'язок залежно від генетичної належності тварин та швидкісних змін організму під час їх розвитку (табл. 15.1). Так, вищими надоями відзначилися тварини з генотипом *AB* за всі лактації серед УЧРМ та ЧС худоби, у той час як коровам УЧМ породи кращі надої властиві генотипам *BB*, що також зумовлює й найбільшу кількість молочного жиру в цих тварин. А ось кількість жиру суттєво не відрізняється між гомо- і гетерозиготними генотипами. Необхідно зазначити, що представниці швидкого типу росту гомо- і гетерозиготи відзначаються вищими показниками продуктивності порівняно з аналогами іншої дослідної групи.

Дослідженнями встановлено наявність десяти варіантів *BLG*, але найбільш поширені – *А*, *В*, *С*, *Д* [312]. Вплив гомо- або гетерозиготного стану *BLG* на ознаки продуктивності менш помітний (табл. 15.2).

Таблиця 15.1

Показники продуктивні корів (за 305 дн. лактації $X \pm S_x$) різних порід та стан поліморфізму локусу *CSN3*

ТІФО	*AA*				*AB*				*BB*			
	n	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока	
			%	кг			%	кг			%	кг
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
ЧС												
Перша лактація												
Швидкий	6	3799±241	3,68±0,05	140±9	14	4005±145	3,71±0,01	148±5	3	3620±369	3,73±0,02	135±13
Повільний	11	3723±173	3,70±0,02	137±6	10	3827±99	3,70±0,02	144±4	1	3918	3,68	144
У середньому	17	3750±137	3,69±0,03	138±5	24	3931±94	3,71±0,01	147±3	4	3695±272	3,72±0,02	137±10
Друга лактація												
Швидкий	6	4528±223	3,75±0,02	170±8	14	4248±155	3,72±0,02	158±6	3	4508±7	3,63±0,05	163±2
Повільний	11	4032±186	3,72±0,02	150±7	10	4184±162	3,76±0,02	157±6	1	3889	3,70	144
У середньому	17	4197±153	3,73±0,02	157±6	24	4222±111	3,74±0,01	158±4	4	4198±45	3,66±0,05	153±3
Третя лактація												
Швидкий	6	4360±232	3,75±0,02	163±9	14	4781±208	3,67±0,02	176±8	3	4543±436	3,76±0,04	171±15
Повільний	11	3893±248	3,76±0,02	147±10	10	4154±153	3,73±0,02	155±6	1	3716	3,72	138
У середньому	17	4159±182	3,75±0,02	156±7	24	4572±164	3,69±0,01	169±6	4	4129±264	3,74±0,03	154±14
Вища лактація												
Швидкий	6	4417±302	3,76±0,02	166±11	14	4708±194	3,71±0,02	175±7	3	4724±284	3,72±0,01	176±11
Повільний	11	4269±128	3,69±0,02	158±5	10	4232±149	3,74±0,02	158±6	1	3918	3,68	144
У середньому	17	4321±130	3,72±0,02	161±5	24	4510±136	3,72±0,01	168±5	4	4523±285	3,71±0,01	168±11

Продовження таблиці 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
УЧМ												
Перша лактація												
Швидкий	16	3264±66	3,62±0,04	118±2	5	3141±138	3,66±0,09	114±4	2	3683±81	3,75±0,25	138±9
Повільний	6	3082±163	3,67±0,08	113±7	12	3049±165	3,59±0,06	110±7	4	3138±173	3,72±0,06	117±7
У середньому	14	3214±66	3,64±0,03	117±2	17	3076±121	3,61±0,05	111±5	6	3320±160	3,73±0,08	124±6
Друга лактація												
Швидкий	16	3451±80	3,67±0,04	125±3	5	2931±472	3,67±0,06	108±18	2	3308±193	3,75±0,05	124±5
Повільний	6	3599±244	3,75±0,06	135±8	12	3345±161	3,66±0,05	123±7	4	4083±118	3,77±0,07	154±6
У середньому	14	3488±83	3,69±0,04	127±3	17	3242±166	3,67±0,04	119±7	6	3773±210	3,76±0,04	142±8
Третя лактація												
Швидкий	16	3617±164	3,73±0,06	135±6	5	3138±516	3,66±0,06	114±17	2	3924±142	3,84±0,02	126±8
Повільний	6	3727±209	3,75±0,05	139±6	12	3676±148	3,75±0,03	138±5	4	3239±275	3,73±0,07	121±8
У середньому	14	3644±130	3,74±0,05	136±5	17	3561±161	3,73±0,03	133±6	6	3257±160	3,77±0,05	123±5
Вища лактація												
Швидкий	16	3733±76	3,69±0,03	136±3	5	3585±183	3,60±0,03	129±8	2	3439±324	3,65±0,15	125±7
Повільний	6	3844±155	3,65±0,09	141±7	12	3909±134	3,72±0,03	145±5	4	3764±279	3,71±0,07	140±12
У середньому	14	3764±68	3,68±0,03	137±3	17	3814±112	3,69±0,02	141±4	6	3656±207	3,69±0,06	135±8
УЧРМ												
Перша лактація												
Швидкий	15	4719±115	3,92±0,03	185±5	4	5051±224	3,92±0,09	198±9	4	4530±83	3,87±0,05	175±4
Повільний	8	4701±149	3,92±0,02	185±6	8	4599±162	4,01±0,05	185±8	5	4618±193	3,93±0,08	181±5
У середньому	23	4717±89	3,92±0,02	185±4	12	4750±141	3,98±0,04	189±6	9	4579±108	3,90±0,05	178±3

Закінчення таблиці 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Друга лактація												
Швидкий	15	4899±107	3,95±0,04	193±4	4	5170±343	3,95±0,09	204±9	4	4764±191	3,93±0,04	187±8
Повільний	8	4691±275	4,02±0,06	188±8	8	4739±159	4,06±0,07	192±7	5	4955±197	3,93±0,06	194±8
У середньому	23	4833±111	3,97±0,03	191±4	12	4955±195	4,01±0,06	198±6	9	4860±130	3,93±0,03	191±6
Третя лактація												
Швидкий	15	4886±130	3,98±0,04	195±5	4	5501±404	3,87±0,03	213±17	4	4862±117	3,81±0,01	185±6
Повільний	8	4621±136	4,04±0,06	186±6	8	5034±659	3,94±0,06	198±26	5	4980±284	4,00±0,12	200±16
У середньому	23	4808±102	4,00±0,03	192±4	12	5221±400	3,91±0,04	204±16	9	4950±203	3,96±0,09	196±12
Вища лактація												
Швидкий	15	5257±127	3,93±0,03	206±5	4	5659±126	3,86±0,03	218±5	4	4824±135	3,89±0,04	188±7
Повільний	8	5039±189	3,92±0,05	197±7	8	5069±202	4,01±0,02	203±9	5	5201±344	3,91±0,09	203±14
У середньому	23	5181±105	3,93±0,03	203±4	12	5266±161	3,98±0,04	208±6	9	5034±201	3,90±0,05	196±8

Таблиця 15.2

Показники продуктивні корів (за 305 дн. лактації $X \pm S_x$) різних порід та стан поліморфізму локусу *BLG*

ТІФО	*AA*				*AB*				*BB*			
	n	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока	
			%	кг			%	кг			%	кг
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
ЧС												
Перша лактація												
Швидкий	7	3815±192	3,73±0,03	140±9	6	4358±188	3,69±0,02	161±7	10	3687±165	3,70±0,03	136±7
Повільний	5	3958±109	3,70±0,04	147±3	5	3890±232	3,71±0,01	144±9	12	3659±139	3,70±0,02	135±5
У середньому	12	3875±118	3,72±0,02	144±4	11	4145±158	3,70±0,01	153±6	22	3671±104	3,70±0,02	136±4
Друга лактація												
Швидкий	7	4327±223	3,71±0,02	161±9	6	4417±152	3,70±0,04	164±6	10	4334±203	3,73±0,03	161±7
Повільний	5	4015±311	3,75±0,04	151±13	5	4005±134	3,73±0,02	149±4	12	4189±182	3,74±0,02	156±6
У середньому	12	4185±183	3,72±0,02	156±7	11	4252±121	3,71±0,02	158±4	22	4257±133	3,74±0,02	159±5
Третя лактація												
Швидкий	7	4594±275	3,73±0,02	171±10	6	4930±314	3,69±0,03	182±11	10	4387±170	3,71±0,04	163±6
Повільний	5	3396±148	3,72±0,02	126±8	5	4733±128	3,75±0,02	177±8	12	4053±50	3,74±0,02	152±2
У середньому	12	4395±301	3,73±0,01	164±11	11	4902±267	3,69±0,02	181±9	22	4220±98	3,72±0,02	157±3
Вища лактація												
Швидкий	7	4527±300	3,74±0,02	169±11	6	5119±233	3,69±0,03	189±8	10	4418±185	3,74±0,01	165±5
Повільний	5	4347±172	3,71±0,04	162±8	5	4275±149	3,71±0,02	159±6	12	4173±145	3,71±0,02	155±5
У середньому	12	4452±184	3,73±0,02	166±9	11	4736±191	3,70±0,02	175±7	22	4285±116	3,72±0,01	159±4

Продовження таблиці 15.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
УЧМ												
Перша лактація												
Швидкий	3	3088±57	3,68±0,04	114±3	6	3139±94	3,64±0,06	114±5	14	3371±82	3,64±0,05	122±3
Повільний	1	3260	3,30	108	9	2826±138	3,61±0,07	103±6	12	3273±122	3,68±0,05	121±5
У середньому	4	3131±59	3,59±0,10	112±3	15	2951±97	3,62±0,05	107±4	26	3326±71	3,66±0,03	122±3
Друга лактація												
Швидкий	3	3386±275	3,59±0,07	122±12	6	3225±323	3,74±0,07	120±12	14	3383±98	3,67±0,04	122±4
Повільний	1	3117	3,42	107	9	3721±271	3,68±0,06	138±11	12	3433±93	3,72±0,04	128±4
У середньому	4	3251±83	3,50±0,04	114±10	15	3509±211	3,70±0,05	130±8	26	3408±66	3,69±0,03	125±3
Третя лактація												
Швидкий	3	4090±124	3,79±0,04	155±10	6	3297±402	3,78±0,06	124±15	14	3498±170	3,69±0,06	129±6
Повільний	1	3464	3,61	125	9	3420±70	3,72±0,05	127±4	12	3664±157	3,76±0,03	138±5
У середньому	4	3777±117	3,70±0,04	140±12	15	3358±190	3,75±0,05	126±7	26	3594±114	3,73±0,03	134±4
Вища лактація												
Швидкий	3	3751±256	3,65±0,10	137±13	6	3693±157	3,67±0,05	135±7	14	3652±85	3,67±0,03	132±3
Повільний	1	3464	3,61	125	9	3943±140	3,74±0,04	147±5	12	3804±132	3,73±0,03	142±5
У середньому	4	3628±219	3,56±0,11	130±12	15	3843±106	3,71±0,03	142±4	26	3722±76	3,70±0,02	136±3
УЧРМ												
Перша лактація												
Швидкий	1	5490	3,93	216	7	4736±129	3,89±0,04	184±5	15	4698±114	3,92±0,03	184±5
Повільний	1	4332	4,12	178	4	4550±366	4,05±0,07	185±16	16	4685±85	3,92±0,03	184±4
У середньому	2	4911±579	4,03±0,09	197±19	11	4669±147	3,95±0,04	185±6	31	4691±69	3,92±0,02	184±3

Закінчення таблиці 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Друга лактація												
Швидкий	1	5195	3,94	205	7	4921±240	3,93±0,06	193±7	15	4899±106	3,95±0,04	193±4
Повільний	1	4751	4,2	199	4	4676±180	4,06±0,06	189±5	16	4806±214	3,96±0,04	190±7
У середньому	2	4973±222	4,07±0,13	202±3	11	4829±161	3,98±0,05	192±5	31	4864±102	3,95±0,03	192±3
Третя лактація												
Швидкий	1	4413	4,05	179	7	4794±136	3,93±0,05	188±5	15	5124±173	3,96±0,05	203±7
Повільний	1	6037	4,00	241	4	4974±306	4,02±0,12	200±14	16	4598±184	3,98±0,05	183±7
У середньому	2	5225±812	4,03±0,02	210±31	11	4861±133	3,96±0,05	193±6	31	4894±139	3,98±0,04	194±5
Вища лактація												
Швидкий	1	5490	3,93	216	7	5153±243	3,90±0,04	201±9	15	5282±110	3,91±0,03	207±4
Повільний	1	6037	4,00	241	4	5161±252	3,99±0,11	207±14	16	5012±144	3,94±0,04	197±5
У середньому	2	5764±273	3,97±0,03	229±12	11	5155±172	3,94±0,04	203±7	31	5142±93	3,93±0,02	202±3

Так, найменшим надоєм характеризуються ЧС і УЧМ (I і II лактації), УЧРМ (I, III, і вища лактації) корови, а найбільшим – кожен із варіантів нашого досліду почергово протягом оціненого нами періоду онтогенезу. Вищими значеннями продуктивності також відзначаються гомо- і гетерозиготні тварини швидкої інтенсивності формування свого організму.

У процесі дослідження локусу контролю фактору росту, який забезпечує різноманітні молекулярні й клітинні ефекти, що сприяють росту і розвитку організму та лактогенну й інсуліногенну функції у тварин, нами встановлено певну тенденцію його зв'язку з подальшою молочною продуктивністю (табл. 15.3). Так, представниці швидкого темпу росту УЧРМ худоби гомозиготного генотипу *VV* характеризуються вищим рівнем надою впродовж оціненого дійного періоду, хоча частота їх зустрічальності дуже мала. Серед аналогів ЧС породи вищі надої мають, навпаки, корови гомозиготного генотипу – *LL*. Ровесниці УЧМ худоби переваги за продуктивністю не мають, а відзначаються почерговою ротацією, як гомо- і гетерозигот за всі вивчені як лактації, так і типи формування організму.

За локусом лептину, який відповідає за масу тіла тварини, жировідкладення та сприяє синтезу жирів молока, нами було встановлено три генотипи – *CC*, *CT*, *TT* (табл. 15.4). Зазначено, що гомозиготи УЧРМ мають вищі значення продуктивності за першу й другу лактації (LEP^{CC}), а LEP^{TT} – за третю і вищу. Аналогічна тенденція властива й аналогам ЧС худоби. Представниці УЧМ породи генотипу LEP^{TT} мають вищі значення надою, проте за вмістом жиру в молоці відзначаються всі дослідні групи тварин, які належать до цього генотипу. За локусом лептину здебільшого встановлено перевагу на користь ровесниць повільної швидкості росту.

Отже, за отриманими нами результатами однозначної залежності показників продуктивності від порід особин за розглянутими локусами не встановлено. Проте необхідно зазначити, що за геном *CSN3* генотипи *AB* більшості дослідних груп протягом онтогенезу мали вищі надої, а за *LEP* – гомозиготи *CC* і *TT*. Представниці швидкої інтенсивності формування організму

незалежно від гомо- чи гетерозиготності характеризуються вищими показниками продуктивності, крім локусу лептину, де здебільшого переважали представниці повільної швидкості росту.

Розрізняють два алельні варіанти локусу *CSN3 – A* та *B*. За даними окремих авторів, молоко корів з генотипом *AA* порівняно з молоком корів із генотипом *AB* і *BB* характеризується зниженою здатністю до зсідання, а з молока корів із генотипом *BB* при виробництві твердих сирів отримують приблизно на 10 % більший вихід кінцевого продукту [164]. Аналіз розподілу генотипів за геном *к*-казеїну (табл. 15.5) дає нам підставу стверджувати, що частота найбільш цінного алеля *B* є вищою в представниць УЧМ худоби повільної інтенсивності формування організму (0,455) і найменшою в аналогів швидкої інтенсивності росту тієї самої дослідної групи (0,196). Тварини більш бажаного генотипу *BB* є в межах кожної вибірки, хоча їх частка становить у ровесниць швидкого темпу росту від 8,7 до 17,4 %, а в аналогів повільного типу 4,5–22,7 %. Зіставлення показників фактичної й очікуваної гетерозиготності дає можливість стверджувати, що найменша відмінність має місце в представниць УЧМ худоби з уповільненим ростом, дещо вища – в УЧРМ корів, також повільного типу, найвища – у протилежного типу УЧРМ породи, що пояснюється кількістю гомозиготних генотипів за алелем *B* у дослідних групах. Аналіз величин продуктивних ознак і генотипів дав такі результати: ровесниці всіх дослідних груп, крім ЧС повільного типу та УЧМ швидкого типу, генотипів *AB* та *BB* мали значно вищі показники продуктивності порівняно з аналогами *AA*.

За локусом *β*-лактоглобуліну (табл. 15.6) частота зустрічальності алеля *B* серед аналогів повільного типу росту є дещо вищою – 0,659; 0,750; 0,841 (ЧС, УЧМ, УЧРМ відповідно), ніж у ровесниць протилежного типу – 0,565; 0,739; 0,804 відповідно, причому група повільного типу УЧРМ корів вирізняється найбільшою частотою гомозигот за алелем *B* і найменшою за алелем *A*.

Тварини швидкої інтенсивності формування організму всіх дослідних груп мають очікувану гетерозиготність вище, ніж у тварин з уповільненим ростом – 0,491; 0,386; 0,315 відповідно.

Таблиця 15.3

Показники продуктивності корів (за 305 дн. лактації $X \pm S_x$) різних порід та стан поліморфізму локусу *GH*

ТІФО	*LL*				*LV*				*VV*			
	n	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока	
			%	кг			%	кг			%	кг
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
ЧС												
Перша лактація												
Швидкий	9	4024±148	3,71±0,02	150±5	14	3822±166	3,70±0,02	141±6	0			
Повільний	9	3785±201	3,67±0,01	142±7	9	3821±133	3,73±0,03	142±5	4	3681±55	3,70±0,01	136±2
У середньому	18	3903±125	3,69±0,03	146±4	23	3821±111	3,71±0,02	141±4	4	3681±55	3,70±0,01	136±2
Друга лактація												
Швидкий	9	4594±198	3,69±0,03	170±7	14	4230±121	3,72±0,02	158±5	0			
Повільний	9	4158±276	3,75±0,03	156±10	9	4158±196	3,74±0,03	156±8	4	3895±43	3,73±0,02	145±1
У середньому	18	4393±171	3,72±0,02	163±6	23	4202±103	3,73±0,01	157±4	4	3895±43	3,73±0,02	145±1
Третя лактація												
Швидкий	9	4693±241	3,73±0,02	175±9	14	4603±204	3,69±0,02	170±7	0			
Повільний	9	4317±208	3,74±0,03	162±8	9	3807±220	3,72±0,03	141±8	4	4038±118	3,78±0,05	153±5
У середньому	18	4580±183	3,73±0,02	171±7	23	4419±188	3,70±0,02	163±6	4	4038±118	3,78±0,05	153±5
Вища лактація												
Швидкий	9	4737±251	3,72±0,02	176±9	14	4568±178	3,73±0,02	170±6	0			
Повільний	9	4289±164	3,70±0,02	159±6	9	4290±152	3,71±0,03	159±6	4	3993±56	3,74±0,02	150±3
У середньому	18	4513±155	3,71±0,01	168±6	23	4513±155	3,71±0,01	168±6	4	3993±56	3,74±0,02	150±3

Продовження таблиці 15.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
УЧМ												
Перша лактація												
Швидкий	9	3088±57	3,68±0,04	114±3	12	3267±87	3,63±0,05	119±4	2	3221±59	3,49±0,08	112±1
Повільний	10	2973±164	3,49±0,08	104±7	10	3066±106	3,65±0,05	112±4	2	2543±263	3,51±0,17	90±14
У середньому	19	3131±59	3,59±0,10	112±3	22	3176±969	3,64±0,03	115±3	4	2882±224	3,50±0,08	101±8
Друга лактація												
Швидкий	9	3386±275	3,59±0,07	122±12	12	3216±167	3,70±0,03	119±6	2	3510±23	3,69±0,08	129±2
Повільний	10	3075±161	3,59±0,10	111±8	10	3690±178	3,73±0,03	138±7	2	3883±316	3,80±0,10	148±16
У середньому	19	3251±83	3,50±0,04	114±10	22	3442±130	3,72±0,02	128±5	4	3692±168	3,74±0,06	139±9
Третя лактація												
Швидкий	9	4090±124	3,79±0,04	155±10	12	3344±242	3,76±0,04	125±9	2	3415±604	3,75±0,08	128±19
Повільний	10	3588±147	3,67±0,06	132±6	10	3481±113	3,80±0,02	132±4	2	3826±125	3,74±0,03	143±4
У середньому	19	3777±117	3,70±0,04	140±12	22	3413±130	3,78±0,02	129±5	4	3620±318	3,74±0,03	135±7
Вища лактація												
Швидкий	9	3751±256	3,65±0,10	137±13	12	3587±95	3,68±0,04	132±4	2	3875±195	3,60±0,01	140±6
Повільний	10	3610±83	3,62±0,06	131±4	10	3805±142	3,74±0,04	142±5	2	3893±212	3,79±0,03	147±8
У середньому	19	3628±219	3,56±0,11	130±12	22	3686±84	3,71±0,03	137±3	4	3879±151	3,70±0,07	144±7
УЧРМ												
Перша лактація												
Швидкий	9	4656±125	3,87±0,04	180±5	10	4671±134	3,94±0,04	184±5	4	5125±220	3,91±0,02	200±9
Повільний	11	4673±113	3,92±0,04	183±5	8	4516±126	3,97±0,04	179±5	2	4984±652	4,13±0,01	206±28
У середньому	20	4665±81	3,90±0,03	182±3	18	4602±92	3,96±0,03	182±4	6	5078±220	3,98±0,05	202±9

Закінчення таблиці 15.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Друга лактація												
Швидкий	9	4731±59	3,94±0,04	186±3	10	5061±171	3,94±0,06	199±5	4	4940±256	3,96±0,02	196±8
Повільний	11	5036±237	3,93±0,04	198±8	8	4449±85	4,06±0,05	180±2	2	4751±118	4,2±0,03	199±6
У середньому	20	4873±117	3,93±0,03	192±4	18	4842±138	3,98±0,04	192±4	6	4893±166	4,02±0,06	197±6
Третя лактація												
Швидкий	9	4812±173	3,89±0,06	187±7	10	5149±184	3,98±0,05	205±7	4	4623±210	4,04±0,01	187±7
Повільний	11	4730±281	3,89±0,03	184±10	8	4693±185	4,11±0,05	193±9	2	6037±214	4,00±0,04	241±12
У середньому	20	4771±156	3,89±0,03	186±6	18	4973±144	4,03±0,04	200±6	6	5094±487	4,02±0,01	205±19
Вища лактація												
Швидкий	9	5037±139	3,89±0,02	196±6	10	5457±172	3,90±0,05	213±6	4	5220±150	3,94±0,03	206±5
Повільний	11	5155±189	3,92±0,04	202±7	8	4811±130	3,98±0,06	191±6	2	5836±201	4,07±0,06	237±4
У середньому	20	5102±119	3,90±0,03	199±4	18	5170±134	3,94±0,04	204±5	6	5425±169	3,98±0,04	216±7

Таблиця 15.4

Показники продуктивності корів (за 305 дн. лактації $X \pm S_x$) різних порід і стан поліморфізму локусу *LEP*

Тип	*CC*				*CT*				*TT*			
	n	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока		*n*	надій, кг	жирність молока	
			%	кг			%	кг			%	кг
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
ЧС												
Перша лактація												
Швидкий	8	3996±187	3,71±0,03	148±6	11	3862±186	3,70±0,03	143±7	4	3818±284	3,71±0,02	142±11
Повільний	7	3582±212	3,69±0,03	136±8	14	3875±104	3,70±0,02	143±4	1	3825	3,71	142
У середньому	15	3803±146	3,70±0,02	143±5	25	3869±98	3,70±0,02	143±4	5	3819±220	3,71±0,02	142±8
Друга лактація												
Швидкий	8	4436±234	3,68±0,03	163±9	11	4362±150	3,72±0,02	162±5	4	4179±112	3,75±0,04	157±6
Повільний	7	4155±267	3,72±0,03	154±10	14	4086±151	3,76±0,02	154±6	1	3917	3,70	145
У середньому	15	4301±173	3,70±0,02	159±6	25	4217±108	3,74±0,01	158±4	5	4114±103	3,74±0,03	154±5
Третя лактація												
Швидкий	8	4665±164	3,71±0,02	173±6	11	4397±230	3,70±0,03	162±7	4	5524±148	3,73±0,01	206±6
Повільний	7	4110±18	3,74±0,05	154±3	14	4038±179	3,74±0,02	151±4	1	3873	3,72	144
У середньому	15	4541±152	3,72±0,02	169±6	25	4243±155	3,72±0,02	157±5	5	4698±123	3,72±0,04	175±7
Вища лактація												
Швидкий	8	4736±232	3,72±0,02	176±8	11	4487±211	3,72±0,02	167±7	4	4835±415	3,74±0,03	181±15
Повільний	7	4190±205	3,71±0,03	155±7	14	4282±105	3,71±0,02	159±4	1	3917	3,70	145
У середньому	15	4481±167	3,72±0,02	167±6	25	4372±109	3,72±0,01	162±4	5	4651±370	3,73±0,02	174±14

Продовження таблиці 15.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
УЧМ												
Перша лактація												
Швидкий	7	3268±125	3,58±0,02	117±6	15	3284±75	3,68±0,04	121±2	1	3161	3,57	113
Повільний	8	3102±156	3,61±0,07	112±6	12	3061±141	3,65±0,06	112±6	2	3214±99	3,69±0,01	119±16
У середньому	15	3179±101	3,59±0,05	114±4	27	3185±77	3,66±0,03	117±3	3	3196±236	3,65±0,04	117±9
Друга лактація												
Швидкий	7	3462±165	3,74±0,01	125±4	15	3257±163	3,65±0,05	119±6	1	3533	3,60	127
Повільний	8	3656±117	3,72±0,06	136±5	12	3411±194	3,67±0,04	125±8	2	4198±117	3,9±0,04	164±7
У середньому	15	3565±83	3,73±0,03	131±3	27	3328±124	3,66±0,03	122±5	3	3866±332	3,75±0,15	146±18
Третя лактація												
Швидкий	7	3245±278	3,74±0,07	121±8	15	3500±209	3,73±0,06	130±8	1	4019	3,67	147
Повільний	8	4003±303	3,73±0,04	149±10	12	3452±93	3,76±0,03	130±4	2	3706±115	3,73±0,03	138±4
У середньому	15	3678±246	3,73±0,03	137±8	27	3474±104	3,75±0,03	130±4	3	3862±98	3,70±0,03	142±6
Вища лактація												
Швидкий	7	3622±96	3,68±0,05	129±3	15	3674±95	3,67±0,03	135±4	1	4070	3,58	146
Повільний	8	3924±168	3,74±0,04	146±5	12	3765±132	3,68±0,05	139±5	2	4198±117	3,9±0,04	164±7
У середньому	15	3783±105	3,71±0,03	138±4	27	3715±78	3,67±0,03	137±3	3	3963±175	3,73±0,09	148±9
УЧРМ												
Перша лактація												
Швидкий	7	5060±177	3,88±0,02	196±7	13	4581±72	3,93±0,04	180±3	3	4715±377	3,91±0,05	184±15
Повільний	7	4678±116	3,94±0,05	185±5	13	4647±135	3,95±0,04	184±6	1	4332	4,12	178
У середньому	14	4869±115	3,91±0,03	191±5	26	4614±75	3,94±0,03	182±3	4	4617±283	3,97±0,06	183±11

Закінчення таблиці 15.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Друга лактація												
Швидкий	7	5181±200	3,89±0,06	201±7	13	4880±115	3,96±0,04	193±4	3	4636±150	3,97±0,09	184±4
Повільний	7	5087±943	3,99±0,18	201±28	13	4701±103	3,99±0,03	187±4	1	4751	4,20	199
У середньому	14	5154±248	3,92±0,06	201±8	26	4799±79	3,97±0,03	191±3	4	4665±110	4,03±0,09	188±5
Третя лактація												
Швидкий	7	4860±168	3,99±0,04	194±5	13	4997±151	3,95±0,06	197±6	3	5044±763	3,93±0,01	199±29
Повільний	7	4693±237	4,07±0,18	190±1	13	4716±196	3,99±0,05	188±8	1	6037	4,00	241
У середньому	14	4804±127	4,02±0,05	193±3	26	4865±123	3,97±0,04	193±5	4	5375±551	3,95±0,02	213±22
Вища лактація												
Швидкий	7	5433±197	3,87±0,02	210±8	13	5130±128	3,94±0,04	202±5	3	5356±295	3,88±0,04	208±14
Повільний	7	4848±226	3,99±0,07	193±8	13	5146±144	3,93±0,04	202±6	1	6037	4,00	241
У середньому	14	5141±165	3,93±0,04	202±6	26	5138±95	3,94±0,03	202±4	4	5526±269	3,91±0,04	216±13

Таблиця 15.5

Генетична структура груп корів різних типів формування організму за геном *CSN3* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

ТІФО	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг ($X \pm Sx$)	Жирність молока	
							% ($X \pm Sx$)	кг ($X \pm Sx$)
Червона степова порода								
Швидкий	*AA*	6	0,261	*A*–0,565 *B*–0,435	0,491	4417±302	3,76±0,02	166±11
	AB	14	0,609			4708±194	3,71±0,02	175±7
	BB	3	0,130			4724±284	3,72±0,01	176±11
Повільний	*AA*	11	0,500	*A*–0,727 *B*–0,273	0,397	4269±128	3,69±0,02	158±5
	AB	10	0,454			4232±149	3,74±0,02	158±6
	BB	1	0,045			3918	3,68	144
У середньому	*AA*	17	0,378	*A*–0,644 *B*–0,356	0,458	4321±130	3,72±0,02	161±5
	AB	24	0,533			4510±136	3,72±0,01	168±5
	BB	4	0,089			4523±285	3,71±0,01	168±11
Українська червона молочна порода								
Швидкий	*AA*	16	0,696	*A*–0,804 *B*–0,196	0,315	3733±76	3,69±0,03	136±3
	AB	5	0,217			3585±183	3,60±0,03	129±8
	BB	2	0,087			3439±324	3,65±0,15	125±7
Повільний	*AA*	6	0,273	*A*–0,545 *B*–0,455	0,496	3082±163	3,67±0,08	113±7
	AB	12	0,545			3909±134	3,72±0,03	145±5
	BB	4	0,182			3764±279	3,71±0,07	140±12
У середньому	*AA*	22	0,489	*A*–0,678 *B*–0,322	0,437	3764±68	3,68±0,03	137±3
	AB	17	0,378			3814±112	3,69±0,02	141±4
	BB	6	0,133			3656±207	3,69±0,06	135±8
Українська чорно-ряба молочна порода								
Швидкий	*AA*	15	0,652	*A*–0,739 *B*–0,261	0,386	5257±127	3,93±0,03	206±5
	AB	4	0,174			5659±126	3,86±0,03	218±5
	BB	4	0,174			4824±135	3,89±0,04	188±7
Повільний	*AA*	8	0,409	*A*–0,591 *B*–0,409	0,483	5039±189	3,92±0,05	197±7
	AB	8	0,364			5069±202	4,01±0,02	203±9
	BB	5	0,227			5201±344	3,91±0,09	203±14
У середньому	*AA*	23	0,533	*A*–0,667 *B*–0,333	0,444	5181±105	3,93±0,03	203±4
	AB	12	0,267			5266±161	3,98±0,04	208±6
	BB	9	0,200			5034±201	3,90±0,05	196±8

Таблиця 15.6

Генетична структура груп корів різних типів формування організму за геном *BLG* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

ТІФО	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг (*X*±*Sx*)	Жирність молока	
							% (*X*±*Sx*)	кг (*X*±*Sx*)
Червона степова порода								
Швидкий	*AA*	7	0,304	*A*–0,435 *B*–0,565	0,491	4527±300	3,74±0,02	169±11
	AB	6	0,261			5119±233	3,69±0,03	189±8
	BB	10	0,435			4418±185	3,74±0,01	165±5
Повільний	*AA*	5	0,227	*A*–0,341 *B*–0,659	0,449	4347±172	3,71±0,04	162±8
	AB	5	0,227			4275±149	3,71±0,02	159±6
	BB	12	0,545			4173±145	3,71±0,02	155±5
У середньому	*AA*	12	0,267	*A*–0,389 *B*–0,611	0,475	4452±184	3,73±0,02	166±9
	AB	11	0,244			4736±191	3,70±0,02	175±7
	BB	22	0,489			4285±116	3,72±0,01	159±4
Українська червона молочна порода								
Швидкий	*AA*	3	0,130	*A*–0,261 *B*–0,739	0,386	3751±256	3,65±0,10	137±13
	AB	6	0,261			3693±157	3,67±0,05	135±7
	BB	14	0,609			3652±85	3,67±0,03	132±3
Повільний	*AA*	1	0,045	*A*–0,250 *B*–0,750	0,375	3464	3,61	125
	AB	9	0,409			3943±140	3,74±0,04	147±5
	BB	12	0,545			3804±132	3,73±0,03	142±5
У середньому	*AA*	4	0,089	*A*–0,256 *B*–0,744	0,380	3628±219	3,56±0,11	130±12
	AB	15	0,333			3843±106	3,71±0,03	142±4
	BB	26	0,578			3722±76	3,70±0,02	136±3
Українська чорно-ряба молочна порода								
Швидкий	*AA*	1	0,043	*A*–0,196 *B*–0,804	0,315	5490	3,93	216
	AB	7	0,304			5153±243	3,90±0,04	201±9
	BB	15	0,652			5282±110	3,91±0,03	207±4
Повільний	*AA*	1	0,045	*A*–0,159 *B*–0,841	0,268	4332	4,12	178
	AB	4	0,227			5161±252	3,99±0,11	207±14
	BB	16	0,727			5012±144	3,94±0,04	197±5
У середньому	*AA*	2	0,044	*A*–0,178 *B*–0,822	0,292	5764±273	3,97±0,03	229±12
	AB	11	0,267			5155±172	3,94±0,04	203±7
	BB	31	0,689			5142±93	3,93±0,02	202±3

Зіставлення ознак продуктивності з частотою алелів за локусом *BLG* дає підставу стверджувати, що корови всіх дослідних порід незалежно від швидкісних змін під час їх розвитку характеризуються вищим проявом господарськи корисних ознак, які є носіями алеля *A*. Як наслідок, таке молоко буде багате на сироваткові білки й сумарний вміст білків.

Дослідженнями поліморфізму гену *LEP* у дослідних групах (табл. 15.7) встановлено, що худоба всіх дослідних груп характеризувалася явною перевагою за частотою алеля *C*.

Таблиця 15.7

Генетична структура груп корів різних типів формування організму за геном *LEP* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

ТІФО	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг ($X \pm Sx$)	Жирність молока	
							% ($X \pm Sx$)	кг ($X \pm Sx$)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Червона степова порода								
Швидкий	*CC*	8	0,348	*C*–0,587 *T*–0,413	0,485	4736±232	3,72±0,02	176±8
	CT	11	0,478			4487±211	3,72±0,02	167±7
	TT	4	0,174			4835±415	3,74±0,03	181±15
Повільний	*CC*	7	0,318	*C*–0,636 *T*–0,364	0,463	4190±205	3,71±0,03	155±7
	CT	14	0,636			4282±105	3,71±0,02	159±4
	TT	1	0,045			3917	3,70	145
У середньому	*CC*	15	0,356	*C*–0,622 *T*–0,378	0,470	4481±167	3,72±0,02	167±6
	CT	25	0,533			4372±109	3,72±0,01	162±4
	TT	5	0,111			4651±370	3,73±0,02	174±14
Українська чорвона молочна порода								
Швидкий	*CC*	7	0,304	*C*–0,630 *T*–0,370	0,466	3622±96	3,68±0,05	129±3
	CT	15	0,652			3674±95	3,67±0,03	135±4
	TT	1	0,043			4070	3,58	146
Повільний	*CC*	8	0,364	*C*–0,636 *T*–0,364	0,463	3924±168	3,74±0,04	146±5
	CT	12	0,545			3765±132	3,68±0,05	139±5
	TT	2	0,091			4198±117	3,9±0,04	164±7

Закінчення таблиці 15.7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
У середньому	*CC*	15	0,333	*C*–0,633 *T*–0,367	0,464	3783±105	3,71±0,03	138±4
	CT	27	0,600			3715±78	3,67±0,03	137±3
	TT	3	0,067			3963±175	3,73±0,09	148±9
Українська чорно-ряба молочна порода								
Швидкий	*CC*	7	0,304	*C*–0,587 *T*–0,413	0,485	5433±197	3,87±0,02	210±8
	CT	13	0,565			5130±128	3,94±0,04	202±5
	TT	3	0,130			5356±295	3,88±0,04	208±14
Повільний	*CC*	7	0,364	*C*– 0,659 *T*–0,341	0,449	4848±226	3,99±0,07	193±8
	CT	13	0,591			5146±144	3,93±0,04	202±6
	TT	1	0,045			6037	4,00	241
У середньому	*CC*	14	0,333	*C*–0,622 *T*–0,378	0,470	5141±165	3,93±0,04	202±6
	CT	26	0,578			5138±95	3,94±0,03	202±4
	TT	4	0,089			5526±269	3,91±0,04	216±13

Найбільшу частоту бажаного алеля *T* виявлено в межах ЧС худоби повільної інтенсивності формування організму та УЧРМ протилежного типу – 0,413, в інших дослідних групах частота зустрічальності не настільки висока і найменша в УЧРМ генотипах повільної швидкості росту – 0,341. Високою очікуваною гетерозиготністю характеризуються тварини з прискореним темпом росту ЧС та УЧРМ порід, які мають тотожні значення 0,485, причому в першому випадку фактична гетерозиготність майже відповідає очікуваній – 0,478, а в другому – остання поступається значенням фактичної. Рівень продуктивності серед тварин дослідного поголів'я здебільшого збільшується у гомозиготних генотипів *CC* та *TT*.

Характеризуючи розподіл частот алелів гена соматотропіну можна констатувати, що серед дослідних груп частка бажаного алеля *L* є значно вищою й становить близько 69,6 % серед представниць швидкої інтенсивності розвитку і близько 70,5 % в аналогів протилежного типу, частота алеля *V* у цих тварин удвічі менша (табл. 15.8). У представниць ЧС худоби швидкого типу росту організму особини-гомозиготи *VV* зовсім відсутні, а в інших групах їх частка становить від 8,7 до 18,2 %. Висока фактична гетерозиготність притаманна худобі з підвищеним

процесом росту: УЧРМ та УЧМ – 0,435 і 0,522 відповідно, а найвища – у першої групи ЧС генотипу.

У перших двох порід вона значно вища, ніж очікувана гетерозиготність, у той час як в останній групі швидкого темпу росту очікувана вища за фактичну. Зіставлення надоїв і частоти алелів дає підставу стверджувати, що здебільшого генотипи *LL* та *LV* мають вищі надої порівняно з *VV*, хоча в УЧМ худобі переважають саме тварини з генотипом *VV*.

Отже, отримані дані дозволяють вважати, що на одні й ті самі якісні та кількісні ознаки молочної продуктивності поліморфізм різних структурних генів справляє різний вплив та забезпечує специфічну концентрацію алелів і генотипів у породах молочної худоби. Поліморфні системи локусів гормонів корів молочних порід мають різну активність щодо росту організму тварин цієї худоби та кількість створюваного ними молока і його насиченість молочним жиром, у чому й виявляється диференціація порід залежно від індивідуальних особливостей їх організму.

Таблиця 15.8

Генетична структура груп корів різних типів формування організму за геном *GH* та їхня молочна продуктивність за вищу лактацію

ТІФО	Генотип	*n*	*f*	Частота алеля	*He*	Надій, кг ($X \pm Sx$)	Жирність молока	
							% ($X \pm Sx$)	кг ($X \pm Sx$)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Червона степова порода								
Швидкий	*LL*	9	0,391	*L*–0,696 *V*–0,304	0,423	4737±251	3,72±0,02	176±9
	LV	14	0,609			4568±178	3,73±0,02	170±6
	VV	0						
Повільний	*LL*	9	0,409	*L*–0,614 *V*–0,386	0,474	4289±164	3,70±0,02	159±6
	LV	9	0,409			4290±152	3,71±0,03	159±6
	VV	4	0,182			3993±56	3,74±0,02	150±3
У середньому	*LL*	18	0,400	*L*–0,667 *V*–0,333	0,444	4513±155	3,71±0,01	168±6
	LV	23	0,533			4513±155	3,71±0,01	168±6
Повільний	*VV*	4	0,067			3993±56	3,74±0,02	150±3

Закінчення таблиці 15.8

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Українська червона молочна порода								
Швидкий	*LL*	9	0,391	*L*–0,652 *V*–0,348	0,454	3751±256	3,65±0,10	137±13
	LV	12	0,522			3587±95	3,68±0,04	132±4
	VV	2	0,087			3875±195	3,60±0,01	140±6
Повільний	*LL*	10	0,455	*L*–0,682 *V*–0,318	0,434	3610±83	3,62±0,06	131±4
	LV	10	0,455			3805±142	3,74±0,04	142±5
	VV	2	0,091			3893±212	3,79±0,03	147±8
У середньому	*LL*	19	0,422	*L*–0,667 *V*–0,333	0,444	3628±219	3,56±0,11	130±12
	LV	22	0,489			3843±106	3,71±0,03	142±4
	VV	4	0,089			3722±76	3,70±0,02	136±3
Українська чорно-ряба молочна порода								
Швидкий	*LL*	9	0,391	*L*–0,609 *V*–0,391	0,476	5037±139	3,89±0,02	196±6
	LV	10	0,435			5457±172	3,90±0,05	213±6
	VV	4	0,174			5220±150	3,94±0,03	206±5
Повільний	*LL*	11	0,500	*L*–0,705 *V*–0,295	0,268	5155±189	3,92±0,04	202±7
	LV	8	0,409			4811±130	3,98±0,06	191±6
	VV	2	0,091			5836±201	4,07±0,06	237±4
У середньому	*LL*	20	0,444	*L*–0,644 *V*–0,356	0,458	5102±119	3,90±0,03	199±4
	LV	18	0,400			5170±134	3,94±0,04	204±5
	VV	6	0,156			5425±169	3,98±0,04	216±7

ГЛАВА 16
ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ТА МОНІТОРИНГ ПОШИРЕНОСТІ МУТАЦІЇ *BLAD* У СТАДАХ РІЗНИХ ПОРІД МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ

Велике значення у тваринництві має виявлення моногенних спадкових захворювань, контроль і вивчення механізмів їх поширення. Найбільшу кількість таких мутацій, що завдають істотного економічного збитку в молочному бізнесі, до цього часу виявлено в голштинської породи великої рогатої худоби. Цій породі належать усі світові рекорди за молочною продуктивністю; голштинами представлені 90 % усього поголів'я молочної худоби США й 95 % Канади; вона розводиться в 70 різних країнах Світу. Отже, голштинська порода є однією з найпоширеніших заводських порід на планеті, а перші асоціації з розведення чистопорідних голштинів були створені в США у 1885 р. [77]. Батьківщина породи – Голландія, але всі свої продуктивні якості порода одержала на американському континенті. Значна заслуга у створенні породи в період її становлення належить фірмі "Smit and Payel" [318]. В Україні голштинська порода широко використовується як поліпшуюча при створенні нових порід, у тому числі й низки українських молочних порід – таких, як українська чорно-ряба молочна та українська червона молочна. Передбачалося, що використання як материнської породи таких, як симентальська, червона степова, дозволить одержати тварин із підвищеною молочною продуктивністю, що відповідає поліпшуючій породі при збереженні високого адаптивного потенціалу, типового для материнських порід. Однак останніми десятиліттями було виявлено, що в генофонді голштинської породи виявляються носії напівлетальних рецесивних мутацій,

що виникають спонтанно. Очевидно, це пов'язано із значним поширенням голштинів в усьому світі, їх унікально великою чисельністю, обмеженою кількістю племінних плідників, які широко використовувалися. Ситуація ускладнюється тим, що такі генетично детерміновані захворювання фенотипово виявляються тільки в гомозиготних за мутантним геном тварин і не піддаються лікуванню. Одна з перших виявлених таких мутацій у голштинської породи була мутація *BLAD* [1102, 199]; гомозиготні за цією мутацією телята гинуть у перші місяці постнатального розвитку. Молекулярні механізми цього генетично детермінованого захворювання було описано в 1990 р. [1103].

Відомо, що ключову роль у захисній системі господаря проти різного роду збудників інфекційної природи відіграють нейтрофіли. В їхній захисній функції критичною подією є адгезія нейтрофілів до васкулярного епітелію за допомогою взаємодії *СД18/СД11* гетеродимерного комплексу нейтрофілів з адгезивними молекулами ендотелію [304].

Мутація гена *СД18* порушує здатність нейтрофілів до адгезії, вони втрачають можливість мігрувати через епітелій капілярів і субепітеліальні мембрани, і, як наслідок, у тварин розвивається імунодепресивний стан, відомий як дефіцит адгезивності лейкоцитів. Для гомозиготних за цією мутацією телят типовою є загибель від пневмонії, що пов'язана з нездатністю нейтрофілів мігрувати в бронхіолярні порожнечі [311]. Встановлено, що 15 % племінних бугаїв голштинської породи в Америці – носії мутації *BLAD* [243, 311]; носійство цієї мутації серед корів значно нижче й становить 6 % дослідженого поголів'я. Родоначальник цієї мутації – Осбондейл Айвенго 1189870, який народився в Голландії у 1952 р. З'ясовано також, що всі носії мутації – нащадки одного з видатних плідників світу – К. М. Іванхоє Белл 1667366, сперма якого широко використовувалася для запліднення корів.

У зв'язку з фактами швидкого поширення *BLAD* і завданого ними істотного економічного збитку створено спеціальні національні програми щодо вилучення носіїв мутації *BLAD* (включаючи вибракування нащадків К. М. Іванхоє Белл) із систем

штучного відтворення. У програмах з видалення носіїв *BLAD* із селекційного процесу ідентифікація носіїв цієї мутації й правильно заплановані схрещування мають визначальне значення для оздоровлення стад голштинів від цієї мутації [243, 311].

Особливого значення діагностика носіїв мутації *BLAD* набуває при створенні нових порід, під час чого видатні плідники голштинської породи використовуються як поліпшувачі. Безперечно, відсутність контролю за поширенням цієї мутації в молочних породах, що створюються, може істотно знизити всі позитивні ефекти селекційної роботи й, по суті, призвести до втрати породи при її розмноженні "у собі".

На підставі зазначеного вище в нашому дослідженні була виконана діагностика носіїв мутації *BLAD* у новій українській червоній молочній породі, що створена шляхом поліпшення червоної степової племінними плідниками і голштинської породи зокрема, а також порівняльний аналіз частот зустрічальності таких носіїв в українській червоній молочній, українській чорно-рябій молочної та в різних стадах голштинської породи України. ДНК-діагностика дає можливість виявлення ранніх спадкових дефектів і дозволяє діагностувати не тільки носіїв ознаки, а й гетерозиготно прихованих носіїв, що за фенотипом не уявляється можливим розпізнати. Без використання генної діагностики виявити прихованих носіїв можна тільки за допомогою аналізуючого схрещування, або в низці випадків, за допомогою біохімічних тестів, результати яких не завжди однозначні. Як приклади таких мутацій, що виникли в поодиноких племінних тваринах і далі поширилися в породі, можна навести низку спадкоємних дефектів у тварин голштинської породи (наприклад, мутація *DUMPS*; цитрулінемія, мутація в гені, що кодує фермент аргініносукцинатсинтетазу), генна діагностика яких уже розроблена й використовується у тваринництві багатьох країн, зокрема в Україні [29, 51, 330]. Експериментальний матеріал для виявлення мутації *BLAD* був отриманий від трьох порід великої рогатої худоби – українська червона молочна, голштинська, українська чорно-ряба молочна. Кров для дослідження брали з яремної вени тварин у пробірки з гепарином, плазму відокремлювали

центрифугуванням. ДНК виділяли з лімфоцитів периферійної крові великої рогатої худоби за стандартною методикою [48]. До 200 мкл крові додавали 1 мл H_2O, витримували за температури –20 ºС. Пробу центрифугували при 7000 об./хв. 5 хв. Супернатант зливали, осад суспензували в 1 мл H_2O. Далі знову центрифугували при 7000 об./хв. 5 хв. Супернатант зливали, до осаду додавали 500 мкл буфера СТАБ (цетилтриетиламонія бромід), 20 мМ EDTA; 100 мМ Tris, pH-8,0; 1,4М NaCl; 2 % СТАБ. Витримували 2 год за температури 60 °С, додавали рівний обсяг хлороформу й ретельно перемішували пробу на вортексі. Центрифугували на максимальній швидкості протягом 5 хв. Відбирали супернатант. Процедуру повторювали двічі. До супернатанту додавали рівний обсяг ізопропанолу. Витримували протягом 15–20 хв за температури –20 °С. Проби центрифугували за кімнатної температури протягом 15 хв при 14000 об./хв. Зливали супернатант, додавали 200 мкл 70 % етанолу. Знову центрифугували протягом 1 хв при 14000 об./хв. Супернатант зливали. Осад підсушували й розчиняли в Т-буфері (pH 8,0). Діагностику носійства мутації *BLAD* у тварин виконано з використанням методу оцінки поліморфізму довжин рестрикційних фрагментів (ПДРФ) після ампліфікації ділянки гена *CD18* у ПЛР. Для ампліфікації фрагмента гена, що містить мутантну ділянку, використано такі праймери:

5'-TGAGACCAGGTCAGGCATTGCGTTCA-3' (сенс-праймер);

5'-CCCCCAGCTTCTTGACGTTGACGAGGTC-3' (антисенс-праймер), що дають змогу одержувати ПЛР-продукт довжиною 132 п.н.

Ампліфікацію здійснювали в таких умовах: 93 °С (60 с), 62 °С (60 с), 72 °С (50 с) – 35 циклів. ПЛР-продукт поділяли на дві частині, одну – аліквоту обробляли ендонуклеазою *Hae III*, іншу – залишали нерестрикованою. Електрофорез виконували в 5 % агарозному гелі, що містить 0,2 мкг/мл етидіум броміду [246]. Проведення полімеразної ланцюгової реакції відбувалося циклами. Останні виконано за різних температур і складалися з таких стадій: денатурації, відпалу, розкручування ланцюгу. ПЛР здійснено в програмувальному термостаті-термоциклері (ампліфікаторі) з автоматичною зміною температурного режиму

фірми “Eppendorf” (Німеччина) і “ДНК-технологія” (Росія). За допомогою електрофорезу в агарозному гелі розподіляли продукти рестрикції, фарбували бромистим етидієм та візуалізовали результати на трансілюмінаторі при ультрафіолетовому світлі (довжина хвилі 380 нм). Визначали розміри рестриктів за допомогою маркера молекулярної ваги 0,1-kb DNA Ladder (Gibco BRL). Розрахунок алельних частот поліморфних локусів, генетичних відстаней і побудову дендрограми міжпородних генетичних взаємовідношень здійснювали на основі індексу ідентичності з використанням стандартної комп’ютерної програми BIOSYS-I [300].

Для виявлення носіїв мутації *BLAD* у молочних українських породах, створених з використанням племінних тварин голштинської породи, у наших дослідженнях виявляли мутацію гена *CD18* за допомогою методу ПЛР-ПДРФ. Одержували продукт ампліфікації розміром 132 п.н., який далі обробляли рестриктазою *Hae III*. У таблиці 16.1 наведено розрахункову величину в п.н. одержуваних фрагментів після гідролізу ПЛР продукту рестриктазою *Hae III* у тварин, що несуть мутацію гена *CD18* і вільних від неї.

Таблиця 16.1

Довжини (п.н.) продуктів рестрикції рестриктазою *Hae III* ампліфікованої ділянки гена *CD18* у корів, які несуть різні алелі (*N*-нормальний алель, *B-BLAD* алель)

Алель	Продукт ПЛР	Фермент
		Hae III
N/N	132 п.н.	87, 45
N/B	132 п.н	87, 68, 45, 19

Фрагмент гена *CD18* в 132 п.н., вільний від мутації, має тільки один сайт рестрикції для рестриктази *Hae III* і після обробки цією рестриктазою утворює два фрагменти довжиною 87 і 45 п.н. Мутація в ньому, що спричинює ушкодження гена *CD18* і втрату нейтрофілами здатності до адгезії (*BLAD*), зумовлює формування іншого сайту рестрикції для рестриктазы *Hae III*. Це врешті-решт забезпечує те, що рестрикційний фрагмент довжиною в 87 п.н.

розрідиться цією рестриктазою на два додаткові фрагменти довжиною 68 і 19 п.н.

Звичайно, такий легкий фрагмент ДНК довжиною 19 п.н. важко виявити при електрофоретичному поділі фрагментів рестрикції в агарозному гелі, а тому діагностика наявності другого сайту рестрикції за фрагментом гена *CD18* (*BLAD*-мутація) здійснюється за наявності фрагмента ДНК довжиною 68 п.н. (рис. 16.1).

У наших дослідженнях не виявлено тварин, гомозиготних за цією мутацією, оскільки експерименти виконувалися в різних молочних порід України, які були старше одного року, а носії цієї мутації в гомозиготі, як зазначалося вище, гинуть, як правило, від пневмоній

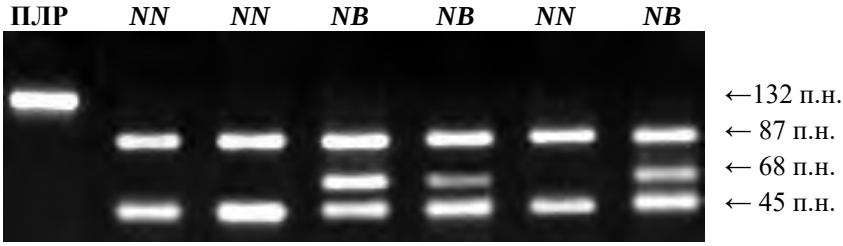


Рисунок 16.1. Електрофоретичний розподіл фрагментів гена *CD-18*, тварин дикого типу і носіїв мутації *BLAD* (фрагмент довжиною 132 п.н. – нерестрифікований продукт ампліфікації гена *CD-18*; фрагменти довжиною 87 і 45 п.н., що отримані після обробки ампліфікованої ділянки ДНК гена *CD-18* у тварин, вільних від мутації, рестриктазою *Hae III* (генотип «здорових» тварин, *NN*); фрагменти довжиною 87, 68 і 45 п.н. отримані в носіїв мутації *BLAD* у гетерозиготі (*NB*) після обробки продукту ампліфікації гена *CD-18* рестриктазою *Hae III*. На фореграмі не представлено фрагмент довжиною 19 п.н., що виникає за наявності мутації *BLAD* унаслідок появи у фрагменті довжиною 87 п.н., додаткового сайту рестрикції для рестриктази *Hae III*, що призводить до появи додаткових продуктів рестрикції довжиною 68 і 19 п.н.)

до однорічного віку. Тому в усіх виявлених нами носіїв мутації *BLAD* вона має місце в гетерозиготному стані. Останні за названою мутацією після ампліфікації фрагмента гена *CD18* і подальшої рестрикції рестриктазою *Hae III* формували фрагменти рестрикції довжиною 87 і 45 п.н., що відповідають алелю дикого типу з одним сайтом рестрикції, а також фрагменти довжиною 68, 19 і 45 п.н. у зв'язку з появою завдяки мутації іншого сайту рестрикції (див. табл. 16.1).

Додатковий фрагмент довжиною 68 п.н. легко виявлявся при електрофоретичному поділі продуктів рестрикції (див. рис. 16.1), що дозволяло однозначно виявляти носіїв цієї мутації в гетерозиготному стані.

У результаті виконаного аналізу носійства мутації *BLAD* у групах корів молочної худоби України, що належать до різних порід, отримані дані, наведені в таблиці 16.2. Видно, що найбільш висока частота зустрічальності носіїв мутації виявляється в голштинів господарства "Княжичі" Київської області. Менша частота, але все ж таки виявляються носії цієї мутації й у голштинів племзаводу Дніпропетровської області – АТЗТ "Агро-Союз". Повністю були відсутні тварини – носії мутації *BLAD* в української чорно-рябої молочної породи, і лише два носії виявлені в представників української червоної молочної породи.

Як бачимо, у результаті досліджень груп корів голштинської породи, а отже, і їхнього племінного матеріалу, в Україні є носії мутації *BLAD* у гетерозиготному стані. Небезпечним є те, що таке носійство супроводжується занесенням цієї мутації в нові створювані молочні породи України, у формуванні яких беруть участь племінні тварини голштинської породи. Очевидно, що така "спадковість" становить певну небезпеку нагромадження "генетичного вантажу" у створюваних перспективних молочних порід України, що об'єднують у собі бажані ознаки молочної продуктивності голштинської породи й відносно підвищену адаптаційну здатність материнських порід. Це вимагає детального масового аналізу на носійство мутації *BLAD* у племінних тварин, створюваних за участі голштинів нових порід України з метою упередження їхньої генетичної деградації при нагромадженні носіїв цієї мутації й наступної появи

гомозиготних нащадків, що гинуть від імунодефіциту на ранніх стадіях розвитку.

Таблиця 16.2

Частота зустрічальності носіїв мутації *BLAD* у гетерозиготному стані серед молочних порід окремих племзаводів України

Назва господарства, досліджена група корів, рік досліджень	*n*	Кількість носіїв	
		***BLAD*-мутації, гол.**	***BLAD*-алелі, %**
Українська червона молочна порода, Херсонська обл., ПОК "Зоря", 2006 р.	36	2	5,6
Голштинська порода, Дніпропетровська обл., АТЗТ "Агро-Союз", 2006 р.	29	1	3,5
Голштинська порода, Київська обл., племзавод "Княжичі", 2003 р.	30	5	16,7
Українська чорно-ряба молочна порода, Дніпропетровська обл., ДП ДГ "Червоний шахтар", 2006 р.	29	0	0,0

Отже, у результаті виконаних досліджень виявлено носіїв мутації *BLAD* серед двох груп голштинської породи, а також у тварин української червоної молочної породи, створеної за участі як поліпшувачів племінних плідників голштинської породи. Отримані дані свідчать про внесення цієї мутації до генофондів нових створюваних перспективних українських молочних порід, що формуються з участю тварин голштинської породи. Для упередження нагромадження цієї мутації в таких породах необхідно генотипування тварин на носійство мутації *BLAD* для того, щоб уникнути нагромадження цієї мутації в наступних поколіннях та її гомозиготації, що призведе до ранньої загибелі телят. Разом із тим простий метод тестування носійства мутації *BLAD* у тварин, заснований на полімеразній ланцюговій реакції з подальшим рестриктним аналізом, дозволяє однозначно встановити її наявність і виключити виявлених носіїв мутації *BLAD* із селекційної роботи, упереджаючи в такий спосіб негативні ефекти її нагромадження в молочних породах худоби.

ГЛАВА 17
ПОШИРЕНІСТЬ НАПІВЛЕТАЛЬНОЇ МУТАЦІЇ *BLAD* У ЛІНІЯХ УКРАЇНСЬКОЇ ЧОРНО-РЯБОЇ МОЛОЧНОЇ ПОРОДИ

Із розвитком селекції спадкові моногенні захворювання дедалі частіше мають місце у тваринництві, а виявлення і контроль механізмів, що їх характеризує, залишаються не до кінця вивченими фахівцями. Потребує вивчення процес поширення цих мутацій, особливо під час породотворчого процесу й початкового періоду використання новітніх створених порід. Як уже зазначалося, найбільшу кількість мутацій, що завдають істотного економічного збитку в молочному бізнесі, виявлено в голштинської породи великої рогатої худоби, яка широко використовується у племінній справі країн Світу, зокрема України.

У нашій країні голштинська порода широко використовується як поліпшуюча при створенні нових порід, у тому числі й низки українських молочних порід – таких, як українська чорно-ряба молочна та українська червона молочна. Для збереження високого адаптивного потенціалу, типового для материнських порід, передбачалося використання як материнської породи таких, як симентальська, червона степова. Очікували одержати тварин з підвищеною молочною продуктивністю, що відповідає поліпшуючій породі. Під час породотворчого процесу і продуктивного використання останніми десятиліттями було виявлено, що в генофонді голштинської породи є носії напівлетальних рецесивних мутацій, які виникають спонтанно. Це пов'язано зі значним поширенням голштинів по всіх континентах Світу, їх чисельність є унікально великою, а в технологіях розмноження традиційно вже використовується обмежена кількість племінних плідників.

Встановленим фактом є те, що такі генетично детерміновані захворювання фенотипово виявляються тільки в гомозиготних за мутантним геном тварин і вони не лікуються традиційними терапевтичними процедурами, що ускладнює ситуацію для виробництва. Відомо, що однією з перших виявлених таких мутацій у голштинської породи була мутація *BLAD* (*Bovine Leukocyte Adhesion Deficiency*) – дефіцит адгезивності лейкоцитів [199, 264]; гомозиготні по цій мутації телята гинуть у перші місяці постнатального розвитку. У 1990 р. було описано молекулярні механізми цього генетично детермінованого захворювання [448].

Як відомо, ключову роль у захисній системі господаря проти різних збудників інфекційної природи відіграють нейтрофіли. В їхній захисній функції критичною подією є адгезія нейтрофілів до васкулярного епітелію за допомогою взаємодії *СД18/СД11* гетеродимерного комплексу нейтрофілів з адгезивними молекулами ендотелію [304].

Мутація гена *СД18* порушує здатність нейтрофілів до адгезії, вони втрачають можливість мігрувати через епітелій капілярів і субепітеліальні мембрани. Як наслідок, у тварин розвивається імунодепресивний стан, відомий як *дефіцит адгезивності лейкоцитів*. Для гомозиготних за цією мутацією телят типова загибель від пневмонії, що викликається через нездатність нейтрофілів мігрувати в бронхіолярні порожнечі [311]. В Америці встановлено 15 % генетичну забрудненість племінних бугаїв голштинської породи – вони є носіями мутації *BLAD* [244, 311], проте серед корів це явище істотно нижче й становить 6 % дослідженого поголів'я.

Родоначальник цієї мутації – Осбондейл Айвенго 1189870, який народився в Голландії у 1952 р. З'ясовано також, що всі носії мутації – нащадки одного з видатних плідників світу – К. М. Іванхоє Белл 1667366, сперма якого широко використовувалася для запліднення корів.

У зв'язку з фактами швидкого поширення *BLAD* і завданого ними значного економічного збитку створено спеціальні національні програми з вилучення носіїв мутації *BLAD* (включаючи

вибракування нащадків К. М. Іванхоє Белл) із систем штучного відтворення. У програмах з видалення носіїв *BLAD* із селекційного процесу ідентифікація носіїв цієї мутації та правильно заплановані схрещування мають визначальне значення для оздоровлення стад голштинів від цієї мутації [244, 311].

Особливого значення діагностика носіїв мутації *BLAD* набуває при створенні нових порід, при якому видатні плідники голштинської породи використовуються як поліпшувачі. Безперечно, відсутність обов'язкового контролю за поширенням цієї мутації в молочних породах, що створюються, може істотно знизити всі позитивні ефекти селекційної роботи й, по суті, призвести навіть до втрати породи при її розмноженні "у собі", не говорячи вже про економічні збитки для тваринницьких підприємств.

На підставі зазначеного виконано діагностику носіїв мутації *BLAD* у новій українській чорно-рябій молочній породі, що створена складним відтворювальним схрещуванням шляхом поліпшення місцевої чорно-рябої худоби з племінними плідниками голштинської породи зокрема, а також здійснено порівняльний аналіз частот зустрічальності таких носіїв в окремих поширених лініях української чорно-рябої молочної породи України.

У результаті проведених досліджень за відібраними зразками крові тварин тестовано на носійство *BLAD*-мутації 77 особин. Кров для дослідження брали з яремної вени тварин у пробірки з гепарином, плазму відокремлювали центрифугуванням.

ДНК виділяли з лімфоцитів периферійної крові великої рогатої худоби за стандартною методикою [48]. ПЛР здійснено в програмувальному термостаті-термоциклері (ампліфікаторі) з автоматичною зміною температурного режиму фірми "Eppendorf" (Німеччина) і «ДНК-технологія» (Росія).

Діагностику носійства мутації *BLAD* у тварин виконано з використанням методу оцінки поліморфізму довжин рестрикційних фрагментів після ампліфікації ділянки гена *CD18* у ПЛР. Для ампліфікації фрагмента гена, що містить мутантну ділянку, використано специфічну пару праймерів, що дозволяє одержувати ПЛР-продукт довжиною 132 п.н.

Ампліфікацію проводили в таких умовах: 93 °С (60 с), 62 °С (60 с), 72 °С (50 с) – 35 циклів. ПЛР-продукт поділяли на дві частини, одну – аліквоту обробляли ендонуклеазою *Hae III,* другу залишали нерестрифікованою. Електрофорез виконано у 5 % агарозному гелі, що містить 0,2 мкг/мл етидіум броміду [246].

ДНК-діагностика дає унікально точну можливість раннього виявлення спадкових дефектів і дозволяє діагностувати не тільки носіїв ознаки, а й гетерозиготно прихованих носіїв, що реально не уявляється можливим розпізнати лише за фенотипом. Виявити прихованих носіїв без використання генної діагностики можна тільки за допомогою аналізуючого схрещування або в низці випадків за допомогою біохімічних тестів, результати яких не завжди однозначні.

Можна навести низку спадкоємних дефектів у тварин голштинської породи як приклади таких мутацій, що виникли в поодиноких племінних тваринах і далі поширилися по всій породі (наприклад, дефіцити синтетази уридінмонофосфату – мутація *DUMPS*, аргініносукцинатсинтетази – цитрулінемія – мутація в гені, що кодує фермент аргініносукцинатсинтетазу у великої рогатої худоби), генна діагностика яких уже розроблена й використовується у тваринництві багатьох країн, у тому числі й в Україні [29, 51, 330].

Для визначення носіїв мутації *BLAD* у молочних українських породах, створених з використанням племінних тварин голштинської породи, у наших дослідженнях виявляли мутацію гена *CD18* за допомогою методу ПЛР-ПДРФ. Одержували продукт ампліфікації розміром 132 п.н., який далі обробляли рестриктазою *Hae III*. У табл. 17.1 подано розрахункову величину в п.н. одержуваних фрагментів після гідролізу ПЛР продукту рестриктазою *Hae III* у тварин, що несуть мутацію гена *CD18* і вільних від неї. Фрагмент гена *CD18* в 132 п.н., вільний від мутації, має тільки один сайт рестрикції для рестриктази *Hae III* і після обробки цією рестриктазою утворює два фрагменти довжиною 87 і 45 п.н. Мутація в ньому, що спричиняє ушкодження гена *CD18* і втрати нейтрофілами здатності до адгезії (*BLAD*),

зумовлює формування іншого сайту рестрикції для рестриктази *Hae III*. Це врешті-решт забезпечує те, що рестрикційний фрагмент довжиною 87 п.н. розріділться цією рестриктазою на два додаткові фрагменти довжиною 68 п.н. і 19 п.н.

Таблиця 17.1

Довжини (п.н.) продуктів рестрикції рестриктазою *Hae III* ампліфікованої ділянки гена *CD18* у корів, які несуть різні алелі (*N*-нормальний алель, *B-BLAD* алель)

Алель	Продукт ПЛР	Фермент
		Hae III
N/N	132 п.н.	87, 45
N/B	132 п.н	87, 68, 45, 19

В агарозному гелі такий легкий фрагмент ДНК довжиною 19 п.н., звичайно, важко виявити при електрофоретичному поділі фрагментів рестрикції, а тому діагностика наявності другого сайту рестрикції за фрагментом гена *CD18* (*BLAD*-мутація) здійснюється за наявності фрагмента ДНК довжиною 68 п.н. (рис. 36).

Виявити тварин, гомозиготних за цією мутацією, у наших дослідженнях не вдалося, оскільки експерименти виконувалися в представників великої рогатої худоби, які були старше одного року, а носії цієї мутації в гомозиготі, як зазначалося вище, гинуть, як правило, від пневмоній до однорічного віку. Саме тому в усіх виявлених нами носіїв мутації *BLAD* вона має місце в гетерозиготному стані. Останні за цією мутацією після ампліфікації фрагмента гена *CD18* і подальшої рестрикції рестриктазою *Hae III* формували фрагменти рестрикції довжиною 87 і 45 п.н., що відповідають алелю дикого типу з одним сайтом рестрикції, а також фрагменти 68, 19 і 45 п.н., у зв'язку з появою завдяки мутації іншого сайту рестрикції (див. табл. 17.1). Фрагмент довжиною 68 п.н., що є додатковим, легко виявлявся при електрофоретичному поділі продуктів рестрикції (див. рис. 17.1), і це дозволяло безпомилково виявляти носіїв цієї мутації, які мали гетерозиготний стан зумовлення цієї особливості.

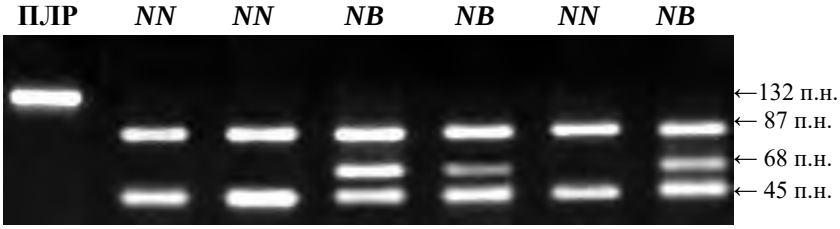


Рисунок 17.1. Електрофоретичний розподіл фрагментів гена *CD-18*, тварин дикого типу й носіїв мутації *BLAD* (фрагмент довжиною 132 п.н. – нерестрифікований продукт ампліфікації гена *CD-18*. Фрагменти довжиною 87 і 45 п.н., отримані після обробки ампліфікованої ділянки ДНК гена *CD-18* у тварин, вільних від мутації, рестриктазою *Hae III* (генотип «здорових» тварин, *NN*). Фрагменти довжиною 87, 68 і 45 п.н., отримані в носіїв мутації *BLAD* у гетерозиготі (*NB*) після обробки продукту ампліфікації гена *CD-18* рестриктазою *Hae III*. На фореграмі не представлено фрагмент довжиною 19 п.н., що виникає за наявності мутації *BLAD* завдяки появі у фрагменті довжиною 87 п.н. додаткового сайту рестрикції для рестриктази *Hae III*, що зумовлює появу додаткових продуктів рестрикції довжиною 68 і 19 п.н.)

У результаті виконаного аналізу носійства мутації *BLAD* у лініях корів української чорно-рябої молочної худоби, що належать племінному заводу, отримано дані, наведені в табл. 17.2. Видно, що найбільш високою є частота зустрічальності носіїв мутації у тварин лінії Аннас Адема (33,33 %) господарства, проте менша частота, але все ж таки зустрічаються носії цієї мутації, й у ровесниць лінії Елевейшна (18,75 %), Ханновера РЕД (7,14 %) та Валіанта (5,56 %) в умовах племзаводу – місця виконання досліджень. Повністю були відсутні тварини – носії мутації *BLAD* в української чорно-рябої молочної породі лише в представників лінії Старбака.

Як бачимо, у результаті досліджень груп корів різних ліній української чорно-рябої молочної породи, а отже, і в їхньому

племінному матеріалі в Україні, мають місце носії мутації *BLAD* у гетерозиготному стані. Таке носійство, як з'ясувалося, уже супроводжується занесенням цієї мутації в нову створену молочну породу України, у формуванні якої взяли й беруть участь племінні тварини голштинської породи; і цей факт є небезпечним.

Таблиця 17.2

Частота зустрічальності носіїв мутації *BLAD* у гетерозиготному стані серед ліній української чорно-рябої молочної породи племзаводу "Степной" Запорізької області

Лінія	*n*	Кількість носіїв	
		***BLAD*-мутації**	***BLAD*-алеля, %**
1650414.73 Валіанта	18	1	5,56
1491007.65 Елевейшна	16	3	18,75
30587 Аннас Адема	3	1	33,33
1629391.72 Ханновера РЕД	14	1	7,14
352790.79 Старбака	26	0	0
У середньому	77	6	7,79

Очевидно, що така "спадковість" становить певну небезпеку нагромадження "генетичного вантажу" у створеній перспективній молочній породі та її лініях, що об'єднують у собі бажані ознаки молочної продуктивності голштинської породи й відносно підвищену адаптаційну здатність материнських порід. Це вимагає детального масового аналізу на носійство мутації *BLAD* у племінних тварин (створюваних за участі голштинів) нових порід України з метою упередження їхньої генетичної деградації при нагромадженні носіїв цієї мутації й появи гомозиготних нащадків, що гинуть від імунодефіциту на ранніх стадіях розвитку.

ГЛАВА 18
ГЕНЕТИЧНЕ ПРОГНОЗУВАННЯ ОТРИМАННЯ ТВАРИН ІЗ ЗАДОВІЛЬНИМИ АДАПТАЦІЙНИМИ ЯКОСТЯМИ

Галузь молочного скотарства України нині потребує реформування із застосуванням методів удосконалення генетичного потенціалу порід великої рогатої худоби, що ґрунтуються на детальній оцінці генотипу за використання маркер-допоміжної селекції. Застосування MAS-селекції дає можливість отримувати прибуток завдяки скороченню часу генераційного інтервалу поголів'я шляхом організації керованого відтворення [39, 212, 298].

У голштинських корів у ПрАТ «Агро-Союз» нами досліджено два локуси генів, зокрема структурний ген гормону росту *(GH)* та регуляторний ген гіпофізарно-специфічного фактора транскрипції *(PIT-1)*.

Поліморфізм генів *GH* та *PIT-1* досліджували методом ПЛР-ПДРФ, шляхом аналізу довжин рестриктних фрагментів за використання гель-електрофорезу. Експерименти виконано під керівництвом спеціалістів лабораторії генетичного контролю Інституту свинарства і агропромислового виробництва НААН України (м. Полтава).

Для цього (ветеринарним лікарем ПрАТ «Агро-Союз») проводився забір крові з яремної вени корів одноразовим шприцем з 3,0 % розчином ЕДТА у співвідношенні 10:1. Пробірки зі зразками крові заморожували за температури – 20 °С, транспортували до лабораторії в спеціальному холодильному контейнері ТЕ-334S з акумуляторами холоду IceAkku 5×220.

Аналіз ДНК бугаїв-плідників виконали, використовуючи кріоконсервовану сперму. Очищені спермії отримували методом спливання або «флотації» (*swim-up*), з деякими модифікаціями, що розроблені в Інституті розведення і генетики тварин імені М. В. Зубця НААН. ДНК зі сперми виділяли, використовуючи стандартний набір «ДНК-сорб А» виробництва компанії «АмплиСенс» (НДІ Епідеміології, Москва, Росія). Ефективність виділення ДНК становить 50–70 % [24].

Після виділення ДНК визначали концентрацію та ступінь її очищення спектрофотометрично за допомогою спектрофотометру СФ-46 за довжини хвилі 260–280 нм.

Нативність ДНК встановлювали шляхом електрофорезу в 1 % агарозному гелі за відсутності «шлейфа» фрагментів ДНК та інтенсивності флуоресценції бромистого етидію за ультрафіолетового опромінювання електрофореграм [114]. Для ДНК-діагностики в голштинських корів використовувалися зразки периферичної крові, з яких за допомогою смоли «Chelex-100» (виробник Sigma, Швейцарія) виділили геномну ДНК.

Для ампліфікації фрагментів досліджуваних генів використовували такі праймери. Для локусу *GH,* відповідно, Forward:

5'-GCTG CTCCTGAGGGCCCTTC-3' та Revers: 5'-GCGGC GGCACTTCATGACCC-3'; для локусу *PIT-1* – Forward: 5'-CAA TGAGAAAGTTGGTGC-3' та Revers: 5'-TCTGCATTCGAGAT GCTC-3' [296].

Ампліфікацію здійснювали в термоциклі «Терцик» фірми «ДНК-технологія». Реакційна суміш для проведення ампліфікації була об'ємом 12,5 мкл та складалася з 4,95 мкл води, 1,25 мкл буферу ПЛР 10-х (25 мМ Mg-1.0 мол), 1,25 мкл dNTP суміші 10-х (20 мМ), 0,5 мкл двох праймерів (10 пкМ/мкл кожного), 0,05 мкл Taq-полімерази (5 од.акт./мкл), 4 мкл ДНК (50 пкг-1мкг).

Умови ПЛР-ампліфікації гена *GH* були такі: перший етап протягом 5 хв – початкова денатурація за температури +95 °С; другий етап – 31 послідовний цикл: протягом 30 с – денатурація за температури +95 °С, протягом 30 с – відпал праймерів за температури +64 °С, далі протягом 30 с синтез за температури +72 °С;

третій етап – термінальна елонгація протягом 5 хв за температури +72 °С.

Для аналізу поліморфізму локусу *GH* використали рестриктазу *AluI*, що в ділянці його п'ятого екзону (2141-нуклеотидна позиція) виявляє точкову мутацію і, відповідно, два алельні варіанти гена, які маркували як: *L* (лейцин у позиції 127 п.н.) і *V* (валін у цій самій позиції). Довжина ампліфікованого фрагмента гена *GH* становить 223 п.н. Фрагменти довжиною 171 і 52 п.н. були властиві представникам генотипу *LL*, а носіям генотипу *VV* – нерестрикційний фрагмент довжиною 223 п.н. (рис. 18.1) [280].

За допомогою ендонуклеази *Hinf I* виконали рестрикцію ампліфікованого фрагмента шостого інтрону гена *PIT-1*. Довжина його ампліфікованого фрагмента гена *PIT-1* становить 1335 п.н. Фрагменти довжиною 660, 425 та 270 п.н. відповідають алелю *A*; фрагменти 660, 385, 270 та 40 п.н. – алелю *B* [292–293] (рис. 18.2).

Умови ПЛР-ампліфікації гена *PIT-1* були такими: перший етап початкова денатурація – 94 °С протягом 4 хв; другий етап – 31 послідовний цикл: денатурація за температури +94 °С – 1 хв, відпал праймерів за температури +56 °С – 1 хв, синтез за температури +72 °С – 1 хв; термінальна елонгація: 1 цикл за температури +72 °С – 7 хв.

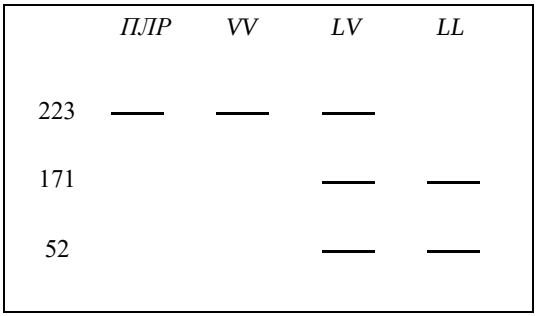


Рисунок 18.1. Схема розташування на гель-електрофореграмі рестрикційних фрагментів гена *GH* залежно від генотипу тварин при застосуванні рестриктази *Alu I*

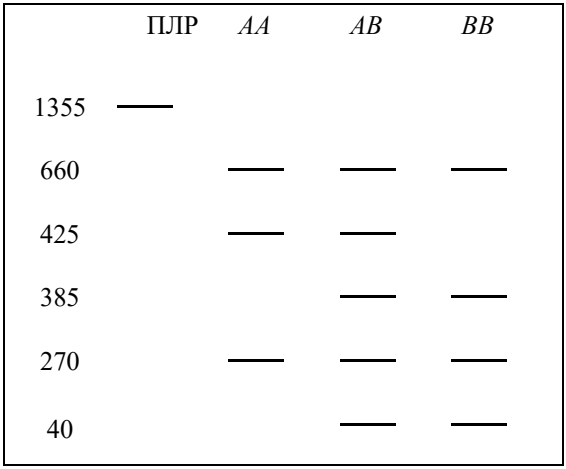


Рисунок 18.2. Схема розташування на гель-електрофореграмі рестрикційних фрагментів гена *PIT-1* залежно від генотипу тварин за використання рестриктази *Hinf 1*

Для кожного з генів проводилась рестрикція в реакційній суміші загальним об'ємом 17,8 мкл, яка вміщувала: 7 мкл води, 10х рестрикційного буферу – 2,8 мкл, ендонуклеазу рестрикції – 4 мкл (4–5 од. акт.) та 4 мкл ПЛР-продукту.

Електрофоретичне розділення рестриктних фрагментів ДНК здійснили в 2 % агарозному гелі у Тріс-боратному електрофорезному буфері (TBE: 0,0879М Тріс, 0,089М борна кислота, 0,002М ЕДТА pH 8,0), за відповідними методичними рекомендаціями [19, 114].

Візуалізацію фрагментів ДНК здійснили в трансілюмінаторі в ультрафіолетовому світлі за довжини хвилі 380 нм, після забарвлення гелю етидієм бромідом (0,5 мкг/мл). Розміри ДНК-продуктів визначали за допомогою маркерів молекулярних мас: для гена *GH* – pUC 19 ДНК / MSPI, для гена *PIT-1* – pBR322 DNA / BsuRI, 1 kb DNA Ladder (виробник НПО «СибЭнзим», Росія).

Для документування електрофореграм застосували цифрову камеру Canon.

Варто зазначити, що ген гормону росту *GH* виконує функцію регулятора соматичного росту організму, стимулює синтез білків, мітоз, регулює метаболізм, визначає екстер'єрно-конституційні особливості й справляє лактогенну та жиростимулювальну функцію [313]. Визначено [184], що ген гіпофізарно-специфічного фактора транскрипції на ранніх етапах онтогенезу забезпечує регуляцію генів пролактину, тиреотропіну і соматотропіну, а також відіграє важливу роль у проліферації та диференціації клітин гіпофізу, що секретують ці гормони. У корів молочних порід виявлено взаємозв'язок між поліморфізмом алельних варіантів *PIT-1* та їхньою молочною продуктивністю.

Для з'ясування генетичних особливостей стада за вказаними генами було охоплено 6 бугаїв-плідників та 170 корів голштинської породи. Отже, генетична структура стада виявилася такою. Серед корів вона представлена такими парними комплексними генотипами: *LL/AB* – 49 гол. (28,82 %), *LL/BB* – 95 гол. (55,88 %) та *LV/BB* – 17 гол. (10,00 %). Корів із комплексними генотипами *LL/AA* – 4 гол. (2,35 %), *LV/AB* – 3 гол. (1,77 %), *VV/AB* – 1 гол. (0,59 %), *VV/BB* – 1 гол. (0,59 %) була незначна кількість, а з генотипами *LV/AA* та *VV/AA* тварини не зустрічались взагалі.

Для прогнозування в ранньому постнатальному онтогенезі отримання тварин бажаного типу конституції, з високою молочною продуктивністю та задовільною адаптаційною здатністю до експлуатаційних навантажень нами проведено дослідження вибірки тварин на поєднання типу конституції, стресостійкості і генотипу за геном гормону росту соматотропіну та гіпофізарно-специфічного фактора транскрипції *PIT-1* (табл. 18.1).

У стаді ПрАТ «Агро-Союз» останніми роками здійснюється спрямована селекція за геном соматотропіну на насичення спадковості його представниць саме алелем *L*. Цього висновку ми дійшли, виходячи з результатів наших досліджень безпосередньо генотипів інших бугаїв-плідників, які використовувались у стаді останніми роками, зокрема Тойсторі Ет Тв Т л 60372887 (лінія Чіф а 1427381), Хефті Ет Тв Т л 138550394, а також Легенд Ет Тв Тл135404667 (лінія Елевейшна 1491007.65) та Марселіус 136057831 Хосе Тл Т

в 128560550 (лінія Старбака 352790.79). Усі вони за геном гормону росту є гомозиготними (*LL*).

Серед їх нащадків саме гомозиготні особини виявляють найбільшу лактотропну функцію, більшість тварин серед маточного поголів'я мають гомозиготний генотип *LL* та, відповідно, у гомогенному підборі разом з плідниками забезпечують подальше формування цих генотипів у нащадків. З цієї причини, на наш погляд, до генотипу *VV* тварини дослідної групи не розподілились взагалі, оскільки таке поєднання алелів виявляє найменшу лактотропну функцію.

Таблиця 18.1

Поєднання типологічних і генотипових ознак у корів-напівсибсів голштинської породи

Тип конституції корів	Тварин у групі	Генотип за геном *GH*		Генотип за геном *PIT-1*			Тип стресостійкості корів		
		LL	*LV*	*AB*	*BB*	*AA*	високостресостійкі	середньостресостійкі	низькостресостійкі
Великоб'ємний	гол.	13	1	10	3	1	9	3	2
	%	92,9	7,1	71,4	21,5	7,1	64,3	21,5	14,2
Середньоб'ємний	гол.	18	4	8	13	1	16	1	5
	%	81,8	18,2	36,4	59,1	4,5	72,7	4,5	22,8
Малоб'ємний	гол.	10	4	4	10	0	6	4	4
	%	71,4	28,6	28,6	71,4	0	42,8	28,6	28,6
Усього	гол.	41	9	22	26	2	31	8	11
	%	82,0	18,0	44,0	52,0	4,0	62,0	16,0	22,0

Очевидно, з цієї причини серед 50 корів-напівсибсів, дочок бугая-плідника Кашеміра 13167177 з лінії Рефлекшн Соверинга 198998, що має за геном соматотропіну гетерозиготний генотип (*LV*), до генотипу *LL* розподілилась більшість його нащадків, тобто 41 гол. (82,0 %), а до генотипу *LV* розподілилось лише 9 гол. (18,0 %).

Нами встановлено, що за геном *PIT-1* бугай Кашемір 13167177 є гетерозиготним і має генотип *AB*. Його дочки розподілились

до трьох генотипів: *AB* – 22 гол. (44,0 %), *BB* – 26 гол. (52,0 %) та *AA* – 2 гол. (4,0 %). Генотипи *AB* та *BB* виявляють найбільшу лактотропну функцію. Їх кількість становить загалом 96,0 %.

За стресостійкістю група напівсибсів характеризується таким співвідношенням типів: високостресостійкі – 31 гол. (62,0 %), середньостресостійкі – 8 гол. (16,0 %) та низькостресостійкі – 11 гол. (22,0 %), що в цілому характеризує високі спадкові якості їх батька та відображає загальну закономірність розподілу тварин голштинської породи за цією ознакою.

Наукову новизну становить з'ясування поєднання з генотипами тварин їхніх конституційних та експлуатаційних якостей. Нами вперше встановлено, що серед тварин великооб'ємного типу конституції з генотипом *LL* поєднується 92,9 %, з них з високою та середньою стресостійкістю загалом 85,8 % представниць. Також з'ясовано, що з цим генотипом поєднується 81,8 % тварин у групі середньооб'ємного типу конституції, й таких, що виявляють високу і середню стресостійкість, 77,2 %. Серед корів малооб'ємного типу конституції 71,4 % належать до генотипу *LL*, та виявляють високу і середню стресостійкістю 71,4 % тварин.

Із генотипом *LV* поєднується лише 7,1 % тварин великооб'ємного типу конституції, а виявляють низьку стресостійкість 14,2 % представниць у цій групі. Встановлено, що з цим генотипом поєднується 18,2 % тварин середньооб'ємного типу конституції, і таких, що мають низьку стресостійкість, 22,8 %. Серед представниць малооб'ємного типу конституції виявлено 28,6 % корів генотипу *LV*, які всі є з низькою адаптаційною здатністю.

Нами також уперше виявлено специфіку поєднання типу конституції та стресостійкості. Зокрема, серед напівсибсів мало- і середньооб'ємного типу конституції виявилося вдвічі більше представниць з низьким типом стресостійкості – 28,6 та 22,8 % відповідно проти 14,2 % серед їх однолітків у групі великооб'ємного типу конституції.

Також нами встановлено, що серед тварин великооб'ємного типу конституції з генотипом *AB* (71,4 % корів) поєднується 85,8 % представниць, які виявляють високу та середню

стресостійкість. Виявлено, що серед тварин середньооб'ємного типу конституції з генотипом *AB* поєднується 77,2 % тварин, які мають високу й середню стресостійкість. Серед тварин малооб'ємного типу конституції виявлено лише 28,6 % корів генотипу *AB*, але більшість їх (71,4 %) також характеризуються високою і середньою стресостійкістю.

Серед худоби великооб'ємного типу конституції з генотипом *BB* поєднується лише 21,5 % тварин, однак 85,8 % представниць цього генотипу виявляють високу і середню стресостійкість. Встановлено, що серед ровесниць середньооб'ємного типу конституції з цим генотипом поєднується 59,1 % тварин, і таких, що мають високу і середню стресостійкість, 77,2 %. Серед представниць малооб'ємного типу конституції до генотипу *BB* належить 71,4 % корів, і стільки ж з високою і середньою стресостійкістю.

З генотипом *AA* поєднується нечисленна кількість піддослідних тварин (4,0 %), що не становить інтересу для більш докладного аналізу.

Узагальнюючи особливості поєднання генетичних, конституційних і адаптаційних факторів, зазначимо, що для відбору тварин у ранньому постнатальному онтогенезі ген гормону росту соматотропін *(GH)* в цілому і його генотип *LL* зокрема, а також ген гіпофізарно-специфічного фактора транскрипції *(PIT-1)* і, зокрема, його генотип *AB* є високоінформативними маркерними критеріями. Ці генотипи не лише виявляють найбільшу лактотропну функцію, але з ними добре поєднується переважно великооб'ємний тип конституції та висока стресостійкість тварин. Крім того, відбір тварин генотипу *LL* (82,0 %) може призвести до зменшення удвічі в стаді представниць з низькою стресостійкістю.

Тварини генотипу *BB* (52,0 %) цінні тим, що з цією гомозиготною формою також поєднується значний відсоток тварин з високою і середньою стресостійкістю (78,0 %), тобто, за нашими даними, цей генетичний маркер додатково можна ефективно використовувати для створення стад з високими експлуатаційними якостями.

Демонстраційним проєктом для ведення селекції в цьому напрямі може бути ПрАТ «Агро-Союз», оскільки нами досліджено, що на маточному поголів'ї цього підприємства тривалий час використовують бугаїв-плідників переважно цих генотипів та засвідчується подальша тенденція до формування спадковості тварин стада в цьому напрямі.

ГЛАВА 19
ПОЛІМОРФІЗМ ГЕНІВ БІЛКОВОГО ТА ЛІПІДНОГО ОБМІНІВ СУЧАСНИХ УКРАЇНСЬКИХ ПОРІД ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ МОЛОЧНОГО НАПРЯМКУ ПРОДУКТИВНОСТІ

Розроблення та впровадження генної діагностики в практиці тваринництва є актуальним завданням фундаментальної і прикладної генетики. Необхідною передумовою проведення ДНК-діагностики є генетичний поліморфізм, який становить підґрунтя, базис спадкової мінливості ознак організму.

ДНК-маркери – це найбільш точний інструмент оцінювання генетичної різноманітності. Використання поліморфних ділянок ДНК як маркерних систем дозволяє тестувати генетичну мінливість на молекулярному рівні організації живої матерії – на рівні генів, тобто генотипу.

Застосування ДНК-маркерів у селекції племінних тварин дає можливість визначення їх реального генетичного потенціалу. А генотипування організмів дозволяє вести селекцію на виявлення в популяції господарськи цінних алелів за різними генами. Такі ДНК-маркери дозволяють вирішити проблему насичення геному маркерами і мітити будь-який фрагмент ДНК, що необхідно для вирішення завдань селекції за допомогою маркерів (MAS) [177]. Ця діагностика є корисною для з'ясування перспектив подальшого удосконалення порід тварин і стала вже невідємною процедурою у країнах ЄС та поширюється в молочному скотарстві нашого регіону. Підвищення вимог ринку до якості молочної продукції, зокрема до кількості білка та його

якісного складу, а також до сироробних характеристик молока, зумовлює необхідність виявлення й використання генетичних маркерів, асоційованих з якісними та кількісними ознаками молочної продуктивності. Тому алельні варіанти генів з функцією формування білків і жирів молока є важливими маркерами молочної продуктивності великої рогатої худоби [179]. Пошук і виявлення молекулярно-генетичних маркерів генів, асоційованих з господарськи корисними ознаками, та їх картування у хромосомах у сільськогосподарських видів тварин забезпечує визначення генетичного потенціалу тварин незалежно від віку, статі, фізіологічного стану й дозволяє проводити селекційну роботу на рівні ДНК [181]. У результаті численних досліджень у країнах Світу і на різних породах великої рогатої худоби щодо визначення основних локусів кількісних ознак, що асоційовані з молочною продуктивністю, були визначені основні гени, які впливають на якісні та технологічні параметри отримуваної продукції [179].

Метою роботи було дослідити поліморфізм генів білкового та ліпідного обмінів – *CSN3* (капа-казеїну), *BLG* (бета-лактоглобуліну), *LEP* (лептину), *Pit-1* (гіпофізарного фактора транскрипції), *TG-5* (тиреоглобуліну) корів трьох порід вітчизняної селекції та встановити їх генетичну структуру за асоційованими з молочною продуктивністю локусами.

Об'єкт дослідження – особливості генетичної структури корів трьох сучасних, певною мірою споріднених за своїм походженням порід вітчизняної селекції. Предмет дослідження – стан поліморфізму генів: *CSN3*, *BLG*, *LEP*, *Pit-1* та *TG-5*.

Досліджували репрезентативні вибірки з порід великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності – українська червона молочна (УЧМ, $n = 32$ гол.), українська чорно-ряба молочна (УЧорРМ, $n = 32$ гол.), українська червоно-ряба молочна (УЧерРМ, $n = 28$ гол.) молочного стада племінної молочно-товарної ферми ПСП «Колос-2011» Очаківського району Миколаївської області.

Кров для досліджень брали з яремної вени з подальшою консервацією гепарином (гепарин з розрахунку 25 МО на 1 мл

крові). Із відібраних зразків виділяли ДНК та оцінювали поліморфізм структурних генів за методом ПЛР-ПДРФ за принципом електрофоретичного розподілу білків у крохмальному горизонтальному гелі й у вертикальному поліакриламідному гелі з їх подальшим гістохімічним фарбуванням; аналіз поліморфізму структурних генів із використанням полімеразної ланцюгової реакції з подальшою рестрикцією амплікованих фрагментів ДНК структурних генів і розділення за допомогою електрофорезу в агарозному гелі продуктів рестрикції [184].

Характеристику поліморфізму досліджуваних генів визначали методом ПЛР-ПДРФ (Grodziker T., 1974; Alexander G., 1988; Сулимова Г., 1991, 2004).

Геномну ДНК виділяли з периферійної крові тварин за методикою Маніатіс Т. та ін. (1984); Зинов'євої Н. А. (2011) та з використанням стандартного комерційного набору «ДНК-сорб В» виробництва «АмплиСенс» згідно з рекомендаціями виробника. Концентрацію ДНК перевіряли шляхом електрофорезу в 2% агарозному гелі. Для проведення полімеразної ланцюгової реакції в роботі використовували реакційну суміш об'ємом 10 мкл: дH_2O – 4,3 мкл, Буфер-ПЛР 5-х (15 м Mg-1,0 мол) – 2,0 мкл; dNTP суміш 10-х (2мМ кожного) – 0,8 мкл; два праймери (70 нг кожного) – 0,8 мкл; Taq-полімеразу (1мол/1000 U) – 0,1 мкл; ДНК 50-100 нг – 2,0 мкл. Продукти рестрикції розділяли методом електрофорезу у 2% агарозному гелі з подальшим їх фарбуванням у розчині бромистого етидію. Візуалізацію здійснювали на трансілюмінаторі в УФ світлі з подальшим фотографуванням електрофореграм цифровою камерою. Диференціацію ампліконів за розмірами здійснювали за допомогою маркера молекулярної ваги GeneRulerTM 50 bpDNALadder, SM0378 («Fermentas», Литва).

Температурний режим і кількість циклів ПЛР-ампліфікації для кожного гена були визначені окремо. Для аналізу поліморфізму структурних локусів *к-Cn*, *βLG*, *TG-5*, *Pit-1* та *LEP* використовували рестриктази, підібрані до кожного локусу, типували одразу після проведення ПЛР-аналізу (Grobet L., 1997) (табл. 19.1). Склад суміші для рестрикцій був наступним: H_2O – 3,0 мкл, буфер (10mMMgCl_2,100 mMKCl, 0,1 mg/mlBSA) – 1,5 мкл,

рестриктаза – 0,5 мкл, ПЛР-продукт – 10 мкл (Копилова, К. В. (2011)). Поліморфізм генів асоційованих з гОсподарсько корисними ознакАми (QTL) у різних порід великої рогатої худоби. Ампліфікацію фрагментів досліджуваних генів проводили з використанням специфічних праймерів, наведених у таблиці 19.1.

Таблиця 19.1

Нуклеотидні послідовності праймерів та рестриктази

Ген	Послідовність праймера 5'-3'	Рестриктази	Посилання
к-Cn	5'-GAAATCCCTACCATCAATACC-3' та 5'-CCATCTAC CTAGTTTAGATG-3'	Hinf 1 / HindIII	Eggen A., 1998, Pider D., 1991
βLG	5'-GTG CTGGACACCGACTACAAAAAG-3' та 5'-GCTCCCGGTATATGACCACCCTCT-3'	Hae III	Medrano D., 1990
TG-5	5'-GGGGATGACTACGAGTATGACTG-3' Та 5'-GTGAAAATCTTGTGGAGGCTGT-3'	PsuI	Alison V., 2007
LEP	5'-GTCACCAGGATCAATGACAT-3' та 5'-AGCCCAGGAATGAAGTCCAA-3'	Sau3AI	Pomp D., 1997
Pit-1	5'-CAAT GAGAAAGTTGGTGC-3' та 5'-TCTGCATTCGAGATGCTC-3'	HinfI	Moody J., 1996

Під час аналізу генетичної структури груп тварин за дослідженими генами використовували такі показники: частота алелів та генотипів, рівень фактичної (H_o) та очікуваної гетерозиготності (H_e), індекс поліморфізму (*PIC*). Оцінку відповідності частот генотипів рівновазі Кастла-Гарді-Вайнберга здійснювали за критерієм Пірсона (χ^2). Для оцінки генетичної диференціації дослідних популяцій використовували індивідуальний індекс фіксації Райта (F_{is}), який кількісно відображає відхилення від панміксії і визначається відношенням середньої фактичної гетерозиготності до середньої очікуваної.

Генетико-популяційний та біометричний аналіз отриманих результатів проводили за використанням методів математичної статистики (χ^2, критерій Стьюдента, Фішера).

Статистичний обробіток даних здійснено в стандартному пакеті «Microsoft Excel 2013» з використанням власних програм

та інтегрованої надбудови GenAlEx 6.5 (http://biology-assets.anu.edu.au/GenAlEx/Download. html) для розрахунків статистики Райта. Аналіз за іншими показниками виконано в стандартному пакеті IBM SPSS Statîstîcs V24.0 (https://wwwibmcom/support/knowledgecenter/ru/SSLVMB_24.0.0/spss/product_landmg.html).

Використання системи електрофоретичного розподілу дає можливість виявити алельні варіанти генів завдяки фізико-хімічним властивостям білків для розділення їх сумішей на основі електричного заряду. Якщо за локусом, що кодує білок, засвідчуються алельні відмінності, то сумарний заряд поліпептиду або білка, що детермінований ними, також відрізняється. Це явище зумовлено тим, що різні білки мають специфічний сумарний заряд унаслідок того що представлені певними наборами амінокислот у пептидній молекулі. Типи поліморфних білкових систем є продуктами алельних генів окремих локусів, що в процесі селекції підтримуються відбором (природним або штучним). Тому кожен алель має селекційну цінність, що може бути виражено в показниках продуктивності.

Результати аналізу розподілу алельних варіантів досліджуваних структурних генів білкового та ліпідного обміну у зазначених вище породах наведено в таблиці 19.2.

Одним з основних генів кількісних ознак, поліморфізм яких впливає на якісні і кількісні показники молочної продуктивності, є ген *к*-казеїну. Продукт ампліфікації гена *CNS3* із праймерами містить ділянку четвертого екзону й четвертого інтрону гена. Після рестрикції цього фрагмента рестриктазою *Hind III* виявляються два алельні варіанти – *А* та *В*.

Варіант *В* гена *CSN3* характеризується наявністю двох точкових мутацій у положеннях 136 і 148, що спричиняють амінокислотні заміни *Тир* на *Ізо* та *Ала* на *Асп* [12].

У результаті досліджень було виявлено два алеля гена *к*-казеїну – *А* і *В* і три генотипи: *АА* – з довжиною фрагмента 273 п.н., *АВ* – з фрагментами рестрикції довжиною 224, 133, 91 та 49 п.н. і генотип *ВВ*, який має фрагменти рестрикції довжиною 133, 91 та 49 п.н. (рис. 19.1).

Таблиця 19.2

Розподіл алельних варіантів за локусами *CSN3*, *BLG*, *LEP*, *Pit-1* та *TG-5*

Локус, алель	Порода		
	українська червона молочна	українська чорно-ряба молочна	українська червоно-ряба молочна
1	2	3	4
CSN3 (n)	*16*	*15*	*15*
A	0,81	0,80	0,73
B	0,19	0,20	0,27
BLG (n)	*16*	*15*	*15*
A	0,59	0,27	0,27
B	0,41	0,73	0,73
1	2	3	4
Pit-1 (n)	*16*	*15*	*15*
A	0,31	0,37	0,50
B	0,69	0,63	0,50
TG-5 (n)	*16*	*15*	*15*
C	0,91	0,97	0,93
T	0,09	0,03	0,07
LEP (n)	*16*	*15*	*15*
C	0,56	0,37	0,80
T	0,44	0,63	0,20

Відомо, що наявність алельного варіанта *B* локусу *CSN3* значно поліпшує якість твердих сирів. *BB*-генотип збільшує на 5–10 % вихід сиру порівняно з *AA*-генотипом [6], алель *B* характеризується здатністю підвищувати вміст казеїнових білків, також більш високою біологічною цінністю, молоко містить значущу кількість усіх амінокислот (валін – 7 %, лейцин – 12 %, лізин – 7 %); він асоційований з підвищеним рівнем надою (Eggena F. R., 1992).

Незамінні амінокислоти казеїну синтезуються із вільних амінокислот крові. Синтез білків молока залежить від азотовмісних речовин крові –амінокислот і поліпептидів. Чим більше в плазмі крові амінокислот, тим більший процент білків у молоці. Унаслідок підвищення вмісту білка в молоці кількість загального

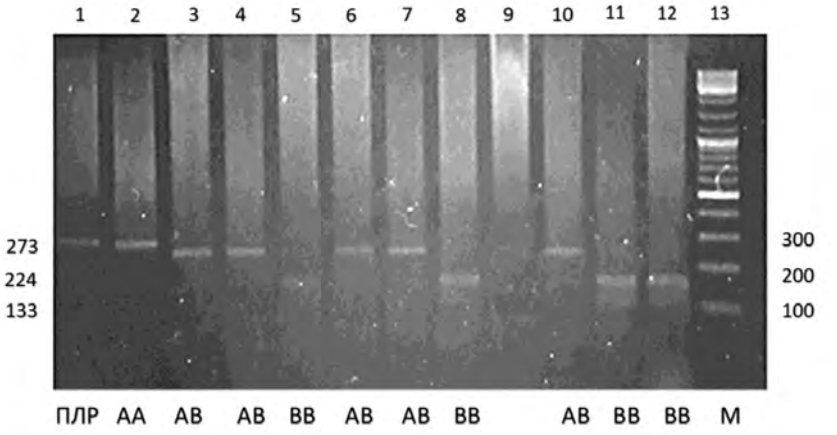


Рисунок 19.1. Електрофореграма продуктів рестрикції ампліфікованих фрагментів гена *к*-казеїну локусу *CSN3:*
1 – продукт ампліфікації гена; 2 – генотип *AA*;
3, 4, 6, 7, 10 – генотип *AB*; 5, 8, 11, 12 – генотип *BB*;
13 – маркер молекулярних мас

білка і аміноазоту в сироватці крові нижче; це пояснюється інтенсивним білковим обміном для синтезу молочного білка.

Наявність алеля *B* у локусі *к*-казеїну є ознакою селекції у великої рогатої худоби молочного напряму продуктивності та економічно важлива для сировиробництва, оскільки відбувається поліпшення якості твердих сирів та прискорюється швидкість зсідання молока. Відома асоціація алеля з підвищеним вмістом казеїнових білків та молочного жиру, сухої речовини молока, а також встановлено вплив на кількість іонів Са, якого в 13 разів більше, ніж у крові [221]. Спрямоване формування стад корів, які є носіями цього алеля з метою забезпечення сировиробництва, могло б сприяти повнішому використанню генетичного потенціалу тварин. Це особливо важливо у зв´язку з тим, що в молочних порід великої рогатої худоби частота частота зустрічальності алельного варіанта *CNS3 B* низька. Як і інші білки молока, *CSN3* зафіксовано в кількох варіантах що виявляються за допомогою електрофоретичного розділення казеїнової фракції [220].

Тварини, які є гомозиготними за алелем *A*, продукують молоко, що має низький показник білковомолочності, а ведення селекції за цим алелем забезпечує виробництво так званого «питного» молока, яке характеризується поганими технологічними властивостями з низьким вмістом сухої речовини [65].

У популяціях великої рогатої худоби всіх трьох порід (табл. 19.3) частота зустрічальності алеля *A* – 0,813 засвідчується в групі корів української червоної молочної породи. За результатами дослідження розподілу генотипів встановлено, що більше половини корів цієї породи є гомозиготними за алелем *AA*, а 37,5–40,0 % досліджених тварин усіх порід є носіями гетерозиготного генотипу *AB CSN3*, і лише представницям української червоно-рябої молочної породи властива наявність самиць із гомозиготним генотипом *BB* (7,7 %), що може бути пояснено їх походженням.

Таблиця 19.3

Поліморфізм за геном *CSN3* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *A*/*B*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{is}
		AA		*AB*		*BB*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	16	10	62,5	6	37,5	0	–	0,813/ 0,187	0,375	0,315	0,852	0,305	–0,192
УЧерРМ	15	8	53,3	6	40,0	1	6,7	0,733/ 0,267	0,400	0,405	0,008	0,391	0,011
УЧорРМ	15	9	60,0	6	40,0	0	–	0,800/ 0,200	0,400	0,331	0,938	0,320	–0,208

Співвідношення худоби усіх оцінених порід за локусом *CSN3* не є рівноважним, з більшою частотою гетерозигот (62,5 %) серед корів української червоної молочної породи. Частота зустрічальності бажаного алеля *CSN3 B* є низькою (0,188–0,267) через широке використання голштинської породи в селекційному процесі, спрямованому на збільшення надоїв

корів. Необхідно зазначити, що в групі корів української червоної молочної та української чорно-рябої молочної гомозигот *BB* не виявлено.

Порівняння частот алелів показує, що в досліджуваної худоби молочно-товарної ферми ПСП «Колос-2011» у 2,7–4,3 рази переважає алель *CSN3 B*, причому з найменшим значенням у корів з визначеною для породи червоно-рябою мастю. Встановлено й зміщення генетичної рівноваги за локусом *CSN3* на користь гомозигот у корів порід українська червона молочна та українська чорно-ряба молочна, чого не скажеш про ровесниць української червоно-рябої молочної, судячи із значень H_o та H_e. Це підтверджується й одержаними значеннями величини індивідуального індексу фіксації (1,1 %) для українських червоно-рябих молочних тварин, проте в інших – помітна (19,2 та 20,8 %) елімінація гомозигот.

Наступним з основних генів контролю кількісних ознак, поліморфізм яких впливає на якісні та кількісні показники молочної продуктивності, є ген *β*-лактоглобуліну, розмір якого 4662 п.н.; він складається із семи екзонів і шести інтронів. Алель *BLG A* несе один сайт рестрикції для рестриктази *HaeIII*, який зумовлює формування двох фрагментів рестрикції – 148 і 99 п.н., а *BLG B* у ділянці довжиною 148 п.н. має додатковий другий сайт рестрикції *HaeIII,* а після рестрикції відбувається формування трьох фрагментів: одного довжиною 99 і двох фрагментів довжиною 74 п.н. Ген *β*-лактоглобуліну поліморфний: на сьогодні відомо 11 генетично зумовлених його алельних варіантів. Найбільш поширеними з них є *A* і *B* варіанти [239].

На рисунку 19.2 наведено результат рестрикційного аналізу продуктів ампліфікації гена *β*-лактоглобуліну.

Три рестрикційні фрагменти довжиною 148, 99 і 74 п.н. відповідають генотипу *AB*, два фрагменти 99 і 74 п.н. – генотипу *BB*. Це сірковмісний білок (7–12 % загалої кількості білків). Продукує *β*-глобулін, що міститься в сироватці крові, який безпосередньо переходить у молоко – глобулін молока. Глобулін також представлений у молоці у вигляді мембран жирових кульок, а, відповідно, зі збільшенням кількості жиру збільшується % глобуліну [163].

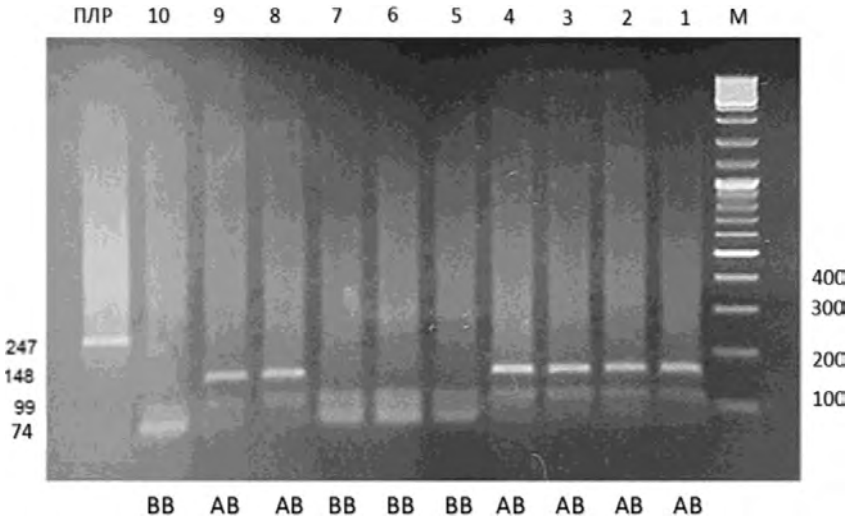


Рисунок 19.2. Електрофореграма продуктів рестрикції ампліфікованих фрагментів гена *β*-лактоглобуліну локусу *BLG:*
1, 2, 3, 4, 8, 9 – генотип *AB*; 5, 6, 7, 10 – генотип *BB*;
ПЛР – продукт ампліфікації; *M* – маркер молекулярних мас

β-лактоглобулін є алергеном. Лактоглобулін молока синтезується у вимені з вільних амінокислот крові, проте в крові він відсутній. Гама-глобуліни є носіями антитіл, відображають захисні властивості організму, а також позитивно корелюють з показником жиру. *β*-глобуліни є попередниками жиру молока. Підвищений рівень глобулінових білків сприяє збільшенню кількості альбуміну, який, своєю чергою, сприяє підвищенню жирності молока.

Алель *BLG A* контролює високий вміст сироваткових білків (сироваткові білки містять більшу кількість сірковмісних амінокислот: метіоніну та цистеїну, а також незамінних амінокислот: лізин, триптофан, метіонін, треонін, цистеїн) і сумарний вміст білків молока (компенсаторна функція). Синтезує глобулін на 12 % більше за варіант *B* [262]. Сироваткові білки потрапляють у молоко безпосередньо з крові, але в значно меншій кількості. У даному випадку глобулін крові переходить у глобулін молока. Експресію варіанта *B* пов'язують із високим вмістом у молоці

казеїнових білків, більшим відсотком жиру та кращими параметрами казеїнового коагуляту. Варіант *A* контролює високий вміст сивороваткових білків і сумарний вміст білків молока. У молоці корів з генотипом *AB* засвідчується наявність обох алельних форм *BLG* з перевагою форми *A* [181, 263]. Варіант *B* *β*-лактоглобуліну пов'язаний із високим вмістом у молоці казеїнових білків, високим процентом жиру й параметрами казеїнового коагуляту. Експресію цього варіанта пов'язують з підвищеним вмістом у молоці казеїнових білків, Са та Р, підвищеним % жиру – забезпечується наявністю нейтральних жирів у крові та кращими параметрами казеїнового коагуляту; характеризується більш високою біологічною цінністю, містить найбільшу кількість усіх амінокислот. Варіант *A* має високий вміст сироваткових білків і сумарний вміст білків молока [262].

Українська червона молочна порода, оцінена в наших дослідженнях (табл. 19.4), характеризується майже рівномірним розподілом алельних варіантів: частота *BLG A* – 0,59 до такої *BLG B* – 0,41.

Таблиця 19.4

Поліморфізм за геном *BLG* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *A*/*B*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{is}
		AA		*AB*		*BB*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	16	7	43,8	5	31,2	4	25,0	0,59/ 0,41	0,312	0,498	1,985	0,482	0,372
УЧерРМ	15	3	20,0	2	13,3	10	66,7	0,27/ 0,73	0,133	0,405	6,516	0,391	0,670
УЧорРМ	15	1	6,7	6	40,0	8	53,3	0,27/ 0,73	0,400	0,405	0,008	0,391	0,011

Проте частота зустрічальності гомозигот за генотипом *AA* становить 0,438, *BB* – 0,250. Ровесницям української червоно-рябої молочної породи властива більша кількість гомозигот

BB, частота яких становить 0,667, а частота зустрічальності алеля *B* – 0,73, тобто 66,7 % тварин є гомозиготами за алелем *B*. Українська чорно-ряба молочна порода також характеризується більшою частотою зустрічальності алеля *B* – 0,73, кількість тварин, які є гомозиготами за алелем *B,* становить 53 %.

За результатами дослідження розподілу генотипів визначено, що найбільшу кількість гомозигот – 43,8 % за алелем *AA* – встановлено для корів української червоної молочної породи, проте за алелем *BB* – 66,7 % у ровесниць української червоно-рябої породи та дещо меншу (53,3 %) – у тварин української чорно-рябої молочної. Відхилення фактичної гетерозиготності від очікуваної за локусом *BLG* чітко виражене в худоби української червоно-рябої молочної породи (0,133↔0,405), що вказує на зміщення генетичної рівноваги. Використання значень величини індивідуального індексу фіксації чітко свідчить про вагоме переважання гомозигот над гетерозиготами у корів української червоної молочної (37,2 %) та української червоно-рябої молочної (67,0 %) порід, чого не можна відзначити за цим локусом для тварин української чорно-рябої молочної породи, тобто очікувано генетично вільних від генних комплексів контролю червоної масті.

Наступний досліджуваний ген – лептин. Він впливає на засвоєння поживних речовин, їх метаболізм та регулює синтез жирних кислот і їх розподіл в організмі, на відсоток тригліцеридів, що є основним компонентом молочного жиру. Вміст тригліцеридів знижується за підвищення рівня надоїв. Існують дослідження, які свідчать, що алель *T* гена лептину бажаніший, ніж алель *C*, оскільки алель *T* асоційований з підвищеним вмістом жиру і білка в молоці, проте за деякими даними алель *C* асоціюється з підвищеним надоєм [263, 266]. Гліцериди молока мають у своєму складі більшу кількість низькомолекулярних жирних кислот: насичених – пальмітинова, стеаринова, міристинова; ненасичених – масляна, капронова, каприлова, капронова, лаурінова.

На рисунку 19.3 наведено результат рестрикційного аналізу продуктів ампліфікації гена лептину.

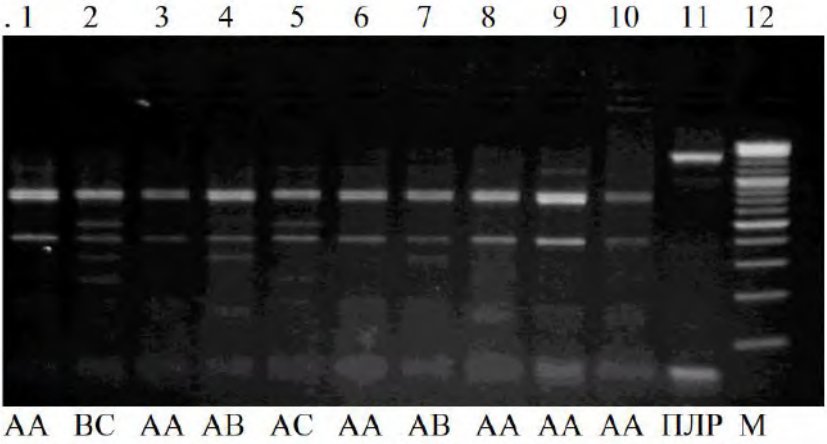


Рисунок 19.3. Електрофореграма продуктів рестрикції ампліфікованих фрагментів гена лептину локусу *LEP:*
1, 3, 6, 8, 9, 10 – тварини з генотипом *AA* (730, 690 400 п.н.);
4, 7 – тварини з генотипом *AB* (730, 690, 400, 310 і 90 п.н.,);
5 – тварини з генотипом *AC* (730, 690., 470, 400 і 220 п.н.);
2 – тварини з генотипом *BC* (730, 690, 470, 310, 90, 220 п.н.);
11 – ПЛР продукт (182 п.н.); 12 – маркер молекулярних мас DNA Ladder

Нашими дослідженнями встановлено (табл. 19.5), що українська червоно-ряба молочна порода характеризується більшою частотою зустрічальності алеля *C* – 0,80 та гомозигот *CC* – 0,667, а частота гетерозигот *CT* становить 0,267. У той самий час українській чорно-рябій молочній худобі властива перевага зустрічальності алеля *T* – 0,63, а кількість гетерозигот *CT* та гомозигот *TT* майже тотожна – 46,7 та 40,0 % відповідно.

Ровесниці червоної молочної породи за невеликої переваги (в 1,27 разу) частоти алеля *C* над *T* мали суттєву кількість корів (62,5 %) із гетерозиготним станом локусу *LEP*.

Аналіз фактичної та очікуваної гетерозиготності не виявив у худоби усіх трьох оцінюваних порід суттєвої розбіжності, проте перевага першої над другою встановлена в корів лише української червної молочної, у той час як у ровесниць інших

порід – навпаки. А вагоме переважання гомозиготних тварин над гетерозиготними, оцінене з використання значень величини індивідуального індексу фіксації за локусом *LEP* (F_{IS} = 2,9…19,4 %), властиве породам з наявною червоно-рябою мастю, коли в червоних відбувається їх елімінація (23,0 %).

Таблиця 19.5

Поліморфізм за геном *LEP* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *C/T*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{IS}
		CC		*CT*		*TT*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	16	4	25,0	10	62,5	2	12,5	0,56/ 0,44	0,625	0,508	1,165	0,492	–0,230
УЧерРМ	15	10	66,7	4	26,7	1	6,6	0,80/ 0,20	0,266	0,311	0,417	0,320	0,194
УЧорРМ	15	2	13,3	7	46,7	6	40,0	0,37/ 0,63	0,466	0,480	0,000	0,464	0,029

Досліджений нами гіпофизарний фактор транскрипції (*Pit-1*), як відомо, посідає особливе місце в детерміації молочної продуктивності і може розглядатися як третій, найвищий ступінь в регуляції цього процесу. При проведенні ПЛР у зазначених вище умовах амплифіковано фрагмент ДНК довжиною розчеплення у 1355 п.н., що відповідає літературним джерелам [267].

При цьому для генотипу *AA* характерні фрагменти – 660, 425, 270 н.п.; для *BB* – 660, 385 та 270 н.п.; для *AB* – 660, 425, 385 та 270 н.п. (рис. 19.4).

На ранніх етапах ембріогенезу цей локус, як відомо, спрямовує диференціацію клітин гіпофізу, визначає розвиток зон, відповідальних за синтез соматотропіну, пролактину, тиреотропного гормону, а також регулює активність цих гормонів, що, відповідно, впливає на рівень надою і на фільтрацію та синтез компонентів молока у вимені.

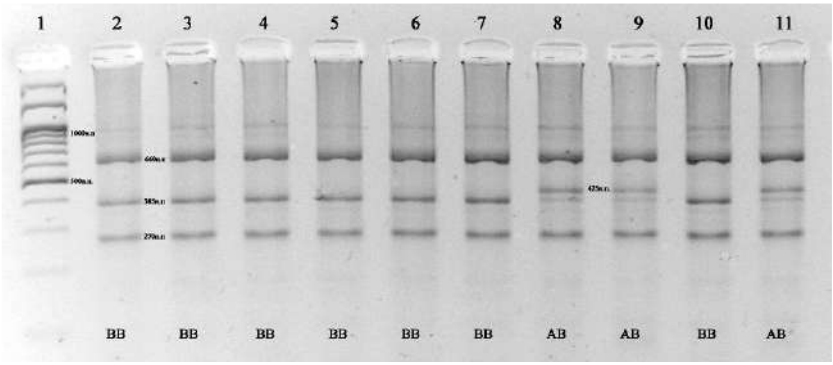


Рисунок 19.4. Електрофореграма продуктів рестрикції ампліфікованих фрагментів гена *Pit-1:*
8, 9, 11 – генотип *AB*; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10 – генотип *BB*;
ПЛР – продукт ампліфікації; *M* – маркер молекулярних мас

Варіант алеля *A* асоціюється з підвищеним надоєм, а експресію алеля *B* цього варіанта пов'язують з підвищеним вмістом жиру в молоці [269].

Було встановлено (табл. 19.6), що українська червона молочна порода в наших дослідженнях виявляє себе у 2,22 рази вищою за частотою алеля *B* над *A*, у той час як кількість гомозигот за цим алелем становить 0,31, хоча фактично гентипів *AA* не було виявлено.

Таблиця 19.6

Поліморфізм за геном *PIT-1* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *A/B*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{IS}
		AA		*AB*		*BB*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	16	0	–	10	62,5	6	37,5	0,31/ 0,69	0,625	0,444	3,306	0,430	–0,409
УЧерРМ	15	3	20,0	9	60,0	3	20,0	0,50/ 0,50	0,600	0,517	0,600	0,500	–0,160
УЧорРМ	15	1	6,7	9	60,0	5	33,3	0,37/ 0,63	0,600	0,480	1,278	0,464	–0,249

Українська червоно-ряба молочна худоба, моючи тотожну частоту алелів *A* та *B*, на 60 % складалася з корів, гетерозиготних за локусом *Pit-1*, а кількість тварин, що є гомозиготами – *BB* чи *AA,* становила по 20 %. Для групи українських чорно-рябих корів характерною є частота алеля *A* – 0,37, що менша за таку *B* (0,63) в 1,7 разу, і при цьому кількість гетерозигот *AB* у породі переважало 60 %. В усіх оцінених порід молочної худоби за локусом *Pit-1* очікувана гетерозиготість поступалася фактично встановленій, у середньому в 1,1–1,4 разу. Виявлено й зміщення генетичної рівноваги за локусом гіпофизарного фактору транскрипції на користь гетерозигот у корів порід УЧМ, УЧерРМ та УЧорРМ, судячи із значень величин індивідуального індексу фіксації, де, відповідно, на 40,9; 16,0 та 24,9 % спостережуваною є елімінація гомозигот.

Інший досліджений ген – *TG-5* формує, як відомо, підшкірний шар та загальний процент жиру в тканинах, включаючи утворення молока, оскільки йодотироніни впливають на диференціацію адипоцитів [91]. Ампліфікований нами фрагмент гена тиреоглобуліну має 548 п.н. Генотипам відповідають такі довжини рестриктних фрагментів: *CC* – три фрагменти 295, 178 та 75 п.н; *CT* – чотири фрагменти 473, 295, 178 та 75 п.н.; *TT* – два фрагменти 473 і 75 п.н. (рис. 19.5).

Тиреоглобулін – глікопротеїновий гормон, який синтезується в фолікулярних клітинах щитовидної залози, є попередником трийодтераніну та тетрайодтераніну – впливає на загальний процент жиру в тканинах, включаючи утворення молока (від йодотиронінів залежить диференціація адипоцитів), справляє вплив на процес утворення тригліцеридів [92].

Оскільки джерелом жиру молока є жир тіла тварин, попередниками жиру є жирні кислоти, що надходять у кров, синтезуються із проміжних продуктів розпаду білків і вуглеводів корму. Джерелом летких жирних кислот молочного жиру є оцтова, пропіонова та масляна кислоти, а гліцеринова частина молочного жиру синтезується з вуглеводів. Тому жирномолочні корови мають низький вміст цукру в крові [103].

Також відомо, що алель *T* асоційований з підвищеним вмістом жиру в молоці [101].

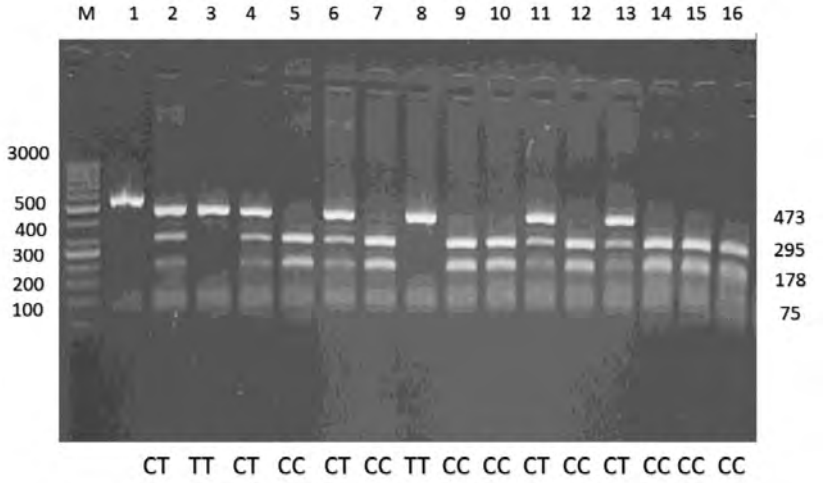


Рисунок 19.5. Електрофореграма продуктів рестрикції ампліфікованих фрагментів гена тиреоглобуліну локусу *TG-5*:
1 – ампліфікат; 2, 4, 6, 7, 8, 11, 13 – генотип *CT*; 3, 8 – генотип *TT*; 5, 7, 9, 10, 12, 14, 15, 16 – генотип *CC*; *M* – маркер молекулярних мас

Нашими дослідженнями встановлено (табл. 19.7), що для усіх українських сучасних порід молочної худоби характерною є висока частота алеля *C* – 0,91–0,97, при цьому частота гомозигот за даним генотипом становить 0,812–0,933. Також усім оціненим популяціям за локусом *TG-5* властиве наближення очікуваної та фактичної гетерозиготності, а зміщення генетичної рівноваги за локусом тиреоглобуліну відбулося на користь гетерезогит у корів порід УЧМ та УЧерРМ, виходячи із значень величин індивідуального індексу фіксації – 6,9 та 3,6 % відповідно.

Отже, дослідження поліморфізму структурних генів у таких вітчизняних порід, як українська червона молочна, українська чорно-ряба молочна та українська червоно-ряба молочна, дало змогу проаналізувати сучасну специфіку розподілу алельних варіантів за генами *CSN3*, *BLG*, *LEP*, *Pit-1* та *TG-5* і засвідчує їхню значущу генетичну різноманітність за генотипами та певну унікальність.

Таблиця 19.7

Поліморфізм за геном *TG-5* корів різних порід української селекції

Порода	*n*	Частота генотипу						Частота алеля *C/T*	Гетерозиготність		χ^2	*PIC*	F_{IS}
		CC		*CT*		*TT*			H_o	H_e			
		n	%	*n*	%	*n*	%						
УЧМ	16	13	81,2	3	18,8	0	–	0,91/ 0,09	0,187	0,175	0,171	0,170	–0,069
УЧерРМ	15	13	86,7	2	13,3	0	–	0,93/ 0,07	0,133	0,129	0,077	0,124	–0,036
УЧорРМ	15	14	93,3	1	6,7	0	–	0,97/ 0,03	0,066	0,067	0,018	0,064	0,000

Оскільки популяціям молочної худоби властива насиченість відповідними генотипами (як ДНК-маркерами), справедливо очікувати такі можливі характеристики формування ознак селекції корів:

– підвищені надої молока – у породах українська червона молочна (*CSN3*^{AA}; *TG-5*^{CC}), українська чорно-ряба молочна (*CSN3*^{AA}; *TG-5*^{CC}) та українська червоно-ряба молочна (*TG-5*^{CC}; *LEP*^{CC});

– збільшений вміст жиру в молоці – у породах українська червона молочна (*Pit-1*^{BB}), українська чорно-ряба молочна (*BLG*^{BB};*LEP*^{TT}) та українська червоно-ряба молочна (*BLG*^{BB});

– кращі технологічні якості переробки молока на тверді сири – у породі українська червоно-ряба молочна (*CSN3*^{BB});

– підвищений вміст загального білка в молоці – у породах українська червона молочна (*BLG*^{AA}), українська чорно-ряба молочна (*LEP*^{TT}) та українська червоно-ряба молочна (*CSN3*^{BB});

– відносно більший вміст сироваткових білків молока – у породі українська червона молочна (*BLG*^{AA}). Це може бути використано під час формування виробничих груп чи ферм певного призначення за одержуваною молочною сировиною.

А зміщення генетичної рівноваги за оціненими локусами структурних генів на користь гомозигот (*BLG* та *BLG*) за

їх одночасній елімінації за *CSN3*, *Pit-1* та *LEP* властиве українській червоній молочній породі, проте українській червоно-рябій молочній – відповідно, лише за *BLG*, *LEP*, *TG-5* та *Pit-1*, а українській чорно-рябій молочній – відповідно, за *TG-5* та *CSN3*, *Pit-1*, що, певно, є наслідком селекційного процесу.

ГЛАВА 20
ЗВ'ЯЗОК ГЕННИХ МАРКЕРІВ ІЗ ОЗНАКАМИ МОЛОЧНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ КОРІВ УКРАЇНСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ

Останніми десятиліттями досягнення технології маркерів на основі ДНК дозволяють ідентифікувати ділянки геному (а саме локуси кількісних ознак, QTL), що лежать в основі складних ознак – таких, як надій молока. Замість традиційних програм розведення тварин, що базуються виключно на інформації про фенотип та родовід, застосування виявленого QTL до генетичної оцінки дає великий потенціал для підвищення точності відбору, тим самим може прискорити генетичне покращення продуктивності тварин (Jiang et al., 2010; Kumar, 2017; Kramarenko et al., 2019).

Впровадження молекулярно-генетичних методів у тваринництво пов'язане з розвитком технології ПЛР, що дозволило проводити швидкий аналіз зв'язку алельних варіантів генів з продуктивністю (Глазко и др., 2001; Копилова, 2009).

З розвитком технології маркерів на основі ДНК стало доступним визначення ділянок геному (тобто локусів кількісних ознак, QTL), що пов'язані зі складно зумовленими ознаками. Включення виявлених QTL до генетичної оцінки дозволяє явно підвищити точність відбору, тим самим прискорити генетичне поліпшення продуктивних якостей тварин. Останніми десятиліттями було опубліковано численні дослідження щодо ідентифікації QTL для ознак молочної продуктивності молочної худоби. Досягнення виявлення причинних генів для складних таких повільні, оскільки відображення асоціації призводить до великих довірчих інтервалів. Зокрема, ділянка, в якій картується

QTL, може містити велику кількість можливих генів-кандидатів (Wang et al., 2014; Kusza et al., 2015).

Повногеномні дослідження асоціації (GWAS), засновані на високопродуктивних технологіях генотипування SNP, відкривають широкі можливості для вивчення генів, пов'язаних з ознаками молочної продуктивності худоби, що підтверджено низкою вітчизняних та зарубіжних наукових досліджень (Arora and Bhatia, 2004; Soltani-Ghombavani et al., 2013; Zhou et al., 2019).

Селекція сільськогосподарських тварин є складовою складної системи племінної роботи. Для оцінки тварин молочних порід велике значення має не лише високий рівень молочної продуктивності, а й якісні показники молока. Підвищення надою, вміст жиру в молоці, живої маси корів вважається класичним напрямом роботи вчених-генетиків. Водночас досить мало робіт, особливо вітчизняних, присвячено вивченню генів-маркерів, пов'язаних із вмістом білка в молоці. Хоча вміст та кількість білка в молоці, його структура має велике економічне значення для переробної промисловості. Оскільки від вмісту жиру в молоці залежать витрати сировини, часу та енергоносіїв на виробництво молочних продуктів, крім того, показник вмісту білка значною мірою визначає якість готової продукції [130, 283, 350].

Асоціацію поліморфізму в 3'-ділянці гена *OLR1* з молочним жиром і білком у корів голштинської породи ірландської селекції, що використовуються, вивчали M. Soltani-Ghombavani et al., 2013. Так, вченими встановлено, що рецептор 1 окисненого ліпопротеїду низької щільності *OLR1* є основним рецептором на поверхні клітини для окисненого ліпопротеїду низької щільності, бере активну участь у метаболізмі ліпопротеїдів і впливає на вміст білка в молоці. На думку авторів, ген *OLR1* може бути геном-маркером, який пов'язаний із продукування вмісту білка в молоці. Оскільки фаза генетичного зчеплення може бути різною для різних порід та популяцій, використання раніше ідентифікованих маркерів для ведення селекції за допомогою маркерів є проблематичним, особливо коли щільність маркерів була низькою під час відкриттів. Отже, GWAS із високою щільністю SNP необхідні розуміння генетичної архітектури важливих і складних

ознак у порід великої рогатої худоби. Повногеномне асоціювання досліджень молока провели китайські вчені у худоби Xinjiang Brown комбінованого напряму продуктивності. У своїх дослідженнях вчені оцінили п'ять показників молочної продуктивності: надій (*MY*), вихід жиру (*FY*), вихід білка (*PY*), відсоток жиру (*FP*) та відсоток білка (*PP*) у китайської породи великої рогатої худоби Xinjiang Brown. Автори виявили два дуже значні SNP, пов'язані з характеристиками складу молока. Один SNP пов'язаний з відсотком жиру і розташований в гені *Cadherin-2* (*CDH2*) на 29,1 Mbp BTA 24. *CDH2* є геном, що кодує білок, і бере участь в адипогенезі. Пригнічення *CDH2* для блокування епітеліально-мезенхімальної реакції може послабити вироблення вмісту жиру в молоці. Інший пов'язаний з молоком SNP, який автори ідентифікували, був значною мірою пов'язаний із вмістом білка в молоці та картований на рівні 75,8 Mbp на BTA 7, який знаходиться в гені, названому субодиницею гамма-аміномасляної кислоти типу *A* рецептора *Gamma2* (*GABRG2*). *GABRG2* передусім сприяє активності каналу хлорид-іону, керованому гамма-аміномасляною кислотою (*GABA*), та бере участь в активності рецептора *GABA-A* і сприяє утворенню кількості білка в молоці [352, 354]. Наукові дослідження щодо оцінки щорічного генетичного прогресу та економічної ефективності стають основою розробок методик оптимізації довгострокових програм селекції молочної худоби, удосконалюючи при цьому методичні підходи до вирішення цієї проблеми. Wang et al. (2014) встановили значний зв'язок між SNP у гені *HAL* та ознаками молочної продуктивності корів голштинської породи в Китаї, що вказує на потенційну роль варіантів *HAL* у цих ознаках. Ці ідентифіковані SNP можуть бути генетичними маркерами, що використовуються в схемах геномної селекції для прискорення генетичного приросту ознак молочної продуктивності молочної худоби.

Отже, вітчизняний та зарубіжний досвід показує, що ефективність селекції залежить від багатьох генетичних, паратипічних та економічних факторів [276, 283, 285, 301, 315]. Можливість цілеспрямованого створення високопродуктивного поголів'я тварин значною мірою корелює від наявності інформації про гени, що контролюють ознаки продуктивності. Звідси стає

актуальним завдання виявлення й використання маркерних генів, відповідальних за вияв господарськи цінних ознак.

Характеристика складу молока є важливою племінною характеристикою молочних порід великої рогатої худоби, особливо в умовах сучасного тваринництва, тому постає завдання проаналізувати вплив поліморфізму генів білкового та ліпідного обміну на формування показників молочної продуктивності в корів молочного напряму продуктивності вітчизняної селекції.

Для проведення дослідження було сформовано дослідні групи з племінних корів великої рогатої худоби молочного напряму продуктивності – українська червона молочна (УЧМ, $n = 32$ гол.), українська чорно-ряба молочна (УЧорРМ, $n = 32$ гол.), українська червоно-ряба молочна (УЧерРМ, n=28 гол.) породи провідного підприємства півдня України ПСП «Колос-2011» Очаківського району Миколаївської області.

Характеристику поліморфізму генів, що вивчаються, визначали методом ПЛР-ПДРФ (Grodzicker et al., 1974; Alexander et al., 1988; Pedrosa et al., 2021).

Геномну ДНК виділяли з периферійної крові тварин за методикою Маніатису Т. та Зінов'євої Н. А. й з використанням стандартного комерційного набору «ДНК-сорб В» виробництва «АмплиСенс» згідно з рекомендаціями виробника [119, 315]. Концентрацію ДНК перевіряли електрофорезом у 2 % агарозному гелі. Для проведення полімеразної ланцюгової реакції в роботі використовували реакційну суміш об'ємом 10 мкл: дН2О – 4,3 мкл, Буфер-ПЛР 5-х (15 мMg-1,0 мл) – 2,0 мкл; dNTP суміш 10-х (2 мМ кожного) – 0,8 мкл; два праймери (70 нг кожного) – 0,8 мкл; Taq-полімераза (1мл/1000 U) – 0,1 мкл; ДНК 50–100 нг – 2,0 мкл. Продукти рестрикції розділяли методом електрофорезу в 2 % агарозному гелі з подальшим їх забарвленням у розчині бромистого етидію. Візуалізацію здійснювали у трансілюмінаторі в УФ світлі з подальшою фотографією електрофореграм цифровою камерою. Диференціацію ампліконів за розмірами здійснювали за допомогою маркера молекулярної ваги GeneRulerTM 50 bpDNALadder, SM0378 (Fermentas, Литва) (Oztabak et al., 2008). Температурний режим та кількість циклів ПЛР-ампліфікації

для кожного гена визначено окремо. Для аналізу поліморфізму структурних локусів *k-Cn*, *βLG*, *TG*, *Pit-1* та *LEP* використовували рестриктази, підібрані для кожного локусу; типували одразу після проведення ПЛР-аналізу (Grobet et al., 1998).

Статистичну обробку даних виконано в стандартному пакеті «Microsoft Excel 2013».

Ідентифікація селекційних сигнатур дозволяє краще зрозуміти еволюційні процеси, функції та організацію генів у геномі. На особливу увагу заслуговують гени, певні алельні варіанти яких асоційовані з якістю сировини. У великої рогатої худоби відомі гени, поліморфізм яких пов'язаний із молочною продуктивністю та досліджено нами (рис. 20.1).

Досліджувані нами гени можна поділити на кілька груп: гени білків молока, що впливають на вміст білка в молоці, його технологічні властивості, якість і вихід білковмісних продуктів; гени ліпідного обміну, що синтезуються в адипоцитах, відповідають за регуляцію маси тіла тварини, споживання нею корму та її жирові відкладення, а також беруть участь у синтезі жирів молока та гени регуляторних систем, що загалом впливають на продуктивні показники організму й виконують функції соматичного регулятора росту тварини (Khatib et al., 2007; Miluchová et al., 2018). Так, *κ*-казеїн (*CSN3*) пов'язаний з білком молока та його коагуляційними характеристиками, у тому числі виконує роль стабілізуючого фактора в утворенні міцелу, блокуючи їх агрегацію. А при його розчиненні відбувається зсідання молока, утворення осаду казеїну та формування згустку, що впливає на масову частку жиру в молоці, обсяг надоїв молока. *β*-лактоглобулін (*BLG*) асоційований з більш високою концентрацією жиру і білка в молоці та істотно впливає на створення активного імунітету в телят. Тим часом як гіпофіз-специфічний фактор транскрипції (*Pit-1*) відомий функцією збільшення надоїв та виходу жиру. Лептин забезпечує формування жирових відкладень та підвищує продуктивність за вмістом жиру в молоці в перший період лактації худоби. Тиреоглобулін (*TG-5*) впливає на загальний відсоток жиру в тканинах, включаючи утворення молока [147, 253].

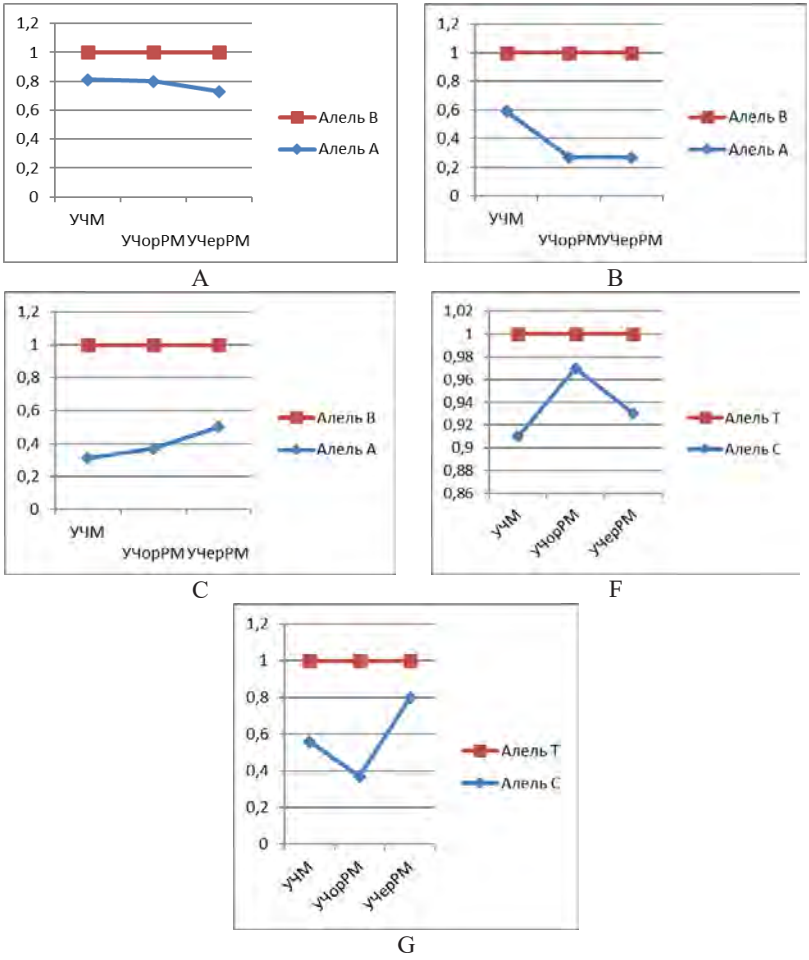


Рисунок 20.1. Розподіл частот алельних варіантів за локусами в корів різних порід
(*CSN3* (*A*), *BLG* (*B*), *LEP* (*C*), *Pit-1* (*F*), *TG-5* (*G*), *УЧМ* (*n = 16*), *УЧорРМ* (*n* = 15), *УЧерРМ (n* = 15))

Результати аналізу розподілу алельних варіантів досліджуваних структурних генів білкового та ліпідного обміну у згаданих вище породах наведено в табл. 20.1–20.4. Дослідження

асоціацій між показниками продуктивності та різними генотипами локусів дозволили встановити відмінність залежності окремих генотипів та ознак селекції худоби – надій, вміст жиру та білка в молоці залежно від породної належності корів та їх індивідуальних особливостей. Аналізуючи показники продуктивності за локусом гена лептину, ми встановили, що в корів трьох порід, які були включені в дослідження, з генотипом *CC* засвідчується достовірно більш високий ($P < 0,05$) вміст жиру в молоці, ніж у корів з генотипом *CT* та *TT* (за показником вищої лактації, табл. 20.1). Водночас у досліджених тварин згаданих вище генотипів за вмістом жиру та їх віком суттєвої різниці між показниками контрольної та дослідними групами не виявлено.

Результати оцінювання досліджених тварин за локусом гена лептину за показниками надою залежно від генотипу свідчили, що найкращими були представниці з наявними алелями *CT* УЧерРМ породи та перевищували УЧМ, взяту як контрольну групу: за першу лактацію – на 1425 кг молока, за другу – на 3006 кг, за вищу лактацію – 825 кг ($P < 0,05$).

За вмістом білка в молоці всі тварини поступаються контрольній групі в межах від –0,01 до –0,28 % ($P < 0,001$), проте за білковомолочністю така тенденція не простежується, що зумовлено рівнем їх надоїв.

Отже, показники всіх груп корів за локусом гена лептину, що були включені в дослідження, за першу, другу, третю та вищу лактації мають тенденцію до підвищення їх продуктивності, що пояснюється їхньою фізіологічною зрілістю та розвитком продуктивних якостей з віком. А за екмпериментальними групами кращими виявилися гетерозиготні генотипи *CT*.

Дослідження асоціації гена лептину з продуктивністю та відтворювальною здатністю здійснювалися і Liefers et al. (2005).

Так, авторами було встановлено, що поліморфізм, розташований на інтроні 2-го гена лептину, пояснює значну частину мінливості надоїв. На промоторній ділянці гена лептину виявлено SNP, асоційований з першою післяпологовою активністю лютеїновою (*FPLA*).

Таблиця 20.1

Асоціація SNPs гену *LEP* з ознаками молочної продуктивності корів

Ознака, показник	Генотип локусу ($X \pm S_x$) за породами								
	CC			*CT*			*TT*		
	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (1 лактація)	2	10	4	6	4	10	7	1	2
Надій, кг	6646±908	5444±1055	6356±1706	6514±489	7220±1425	5348±960	6166±429	5299±0,0	5856±660
Вміст жиру, %	3,81±0,110	3,77±0,106	3,78±0,165	3,87±0,027	3,48±0,321	3,81±0,117	3,84±0,071	3,60±0,000	3,79±0,040
Кількість молочного жиру, кг	252,2±27,30	205,5±42,38	243,0±74,85	256,0±17,02	270,5±56,00	204,3±38,78	237,2±19,23	191,0±0,000	222,0±27,62
Вміст білка, %	3,20±0,008	3,10±0,070	3,21±0,038	3,13±0,100	3,14±0,019	3,25±0,100	3,19±0,088	3,05±0,000	3,33±0,025/
Кількість молочного білка, кг	212,7±29,07	168,7±33,15	204,5±55,69	203,7±9,92	226,3±43,74	174,1±30,49	196,2±11,42	161,6±0,00	194,6±20,48
n (2 лактація)	2	8	4	5	2	10	6	1	2
Надій, кг	5123±400	6179±1697	6897±1629	6988±895	8965±581	5959±903	7232±1193	6933±0,0	7759±1231
Вміст жиру, %	3,77±0,020	3,74±0,098	3,69±0,080	3,77±0,137	3,63±0,030	3,77±0,112	3,81±0,132	3,80±0,000	3,62±0,015
Кількість молочного жиру, кг	193,2±16,12	236,1±62,84	253,9±55,19	262,2±24,00	325,5±23,50	223,2±28,78	275,9±46,87	264,0±0,00	280,3±43,35
Вміст білка, %	3,20±0,000	3,10±0,075	3,20±0,025	3,14±0,128	3,10±0,050	3,23±0,105	3,18±0,083	3,00±0,000	3,30±0,035
Кількість молочного білка, кг	163,9±12,82	191,3±52,74	220,6±52,27	218,5±23,08	277,6±13,53	192,6±31,42	228,5±32,38	208,0±0,00	255,2±21,00

Закінчення таблиці 20.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (3 лактація)	2	6	2	3	–	8	5	1	2
Надій, кг	9327±1719	6475±617	5173±427	5920±1408	–	7768±1090	8049±1413	5438±0,0	8728±772
Вміст жиру, %	3,84±0,075	3,79±0,153	3,86±0,085	3,61±0,029	–	3,78±0,203	3,73±0,122	3,87±0,000	3,69±0,190
Кількість молочного жиру, кг	359,0±72,94	245,4±25,80	199,8±20,88	213,9±52,85	–	296,4±50,26	299,5±53,85	210,5±0,00	320,6±11,92
Вміст білка, %	3,10±0,000	3,08±0,056	3,21±0,055	3,17±0,111	–	3,23±0,081	3,16±0,088	3,00±0,000	3,18±0,075
Кількість молочного білка, кг	289,1±53,30	199,8±22,02	165,5±10,86	188,4±51,10	–	250,8±35,87	253,0±39,22	163,1±0,00	276,5±17,98
n (вища лактація)	2	10	4	6	4	10	7	1	2
Надій, кг	9327±1719	7856±1186	8036±978	7847±787	8046±1539	7221±942	7860±1474	5438±0,0	9245±254,5
Вміст жиру, %	3,84±0,075	3,69±0,066	3,84±0,103	3,71±0,087	3,62±0,073	3,69±0,102	3,64±0,069	3,87±0,000	3,62±0,020
Кількість молочного жиру, кг	359,0±72,94	289,8±46,05	307,4±31,86	290,7±22,54	292,9±59,49	265,6±33,96	285,8±51,78	210,5±0,00	334,7±11,06
Вміст білка, %	3,10±0,000	3,08±0,074	3,24±0,062	3,09±0,092	3,11±0,038	3,23±0,070	3,16±0,069	3,00±0,000	3,21±0,055
Кількість молочного білка, кг	289,1±53,30	244,4±36,79	260,2±22,00	242,2±21,67	249,9±46,70	233,2±30,31	247,8±43,12	163,1±0,00	296,2±3,07

Цей SNP може бути потенційним маркером фертильності молочних корів. Інший SNP на промоторі лептину був пов'язаний з енергетичним балансом і споживанням сухої речовини (*DMI*), де високе споживання сухої речовини відбувалося разом із вищим енергетичним балансом. Вченими визначено дві комбінації генотипів згаданих вище трьох асоційованих SNP лептину, що мали високі надої разом із гарним енергетичним балансом та плідністю.

Kononoff, et al. (2005) спостерігали зв'язок між генотипом лептину та характеристиками туші в м'ясної худоби. Маса туші тварин із генотипом *CC* мала тенденцію до збільшення, ніж у тварин із генотипом *TT* (365,5 проти 362,3 кг). Достовірної різниці між генотипами *TT* та *CT* за масою туші не зафіксовано.

Під час аналізу продуктивності корів усіх трьох дослідних порід української селекції за локусом капа-казеїну (табл. 20.2) було встановлено, що в особин, які мають генотип *AA*, показники надою були вищими порівняно з ровесницями, яким був властивий генотип *AB* – від 250 до 784 кг, ураховуючи що рівень надою контрольної групи УЧМ породи за вищу лактацію становив 7943+793,1 кг ($P < 0,05$).

Найвищим рівнем надою за досліджуваними породами характеризувалися корови української чорно-рябої молочної породи, які мали у своєму генотипі алель *A*, на порівняно з однолітками, які мали в геномі алель *B*. Варто зазначити, що тільки представницям української червоно-рябої молочної породи властива наявність самиць із гомозиготним генотипом *BB*, що може бути пояснено їх походженням.

Виявлені тенденції міжпородної диференціації щодо вмісту жиру та білка в молоці корів з різними генотипами за локусом *к*-казеїну є різноспрямованими та статистично недостовірними. Це, на нашу думку, пов'язано з невеликою чисельністю груп досліджених тварин, які є носіями певного генотипу, частота якого є низькою в популяціях порід, що досліджувалися.

Отже, нами встановлено взаємозв'язок між господарськи корисними ознаками корів та їх генотипом за геном *к*-казеїну. Саме тваринам з гомозиготним генотипом *AA* були притаманні найвищі прояви молочної продуктивності за ознаками надою,

Таблиця 20.2

Асоціація SNPs гена *CSN3* з ознаками молочної продуктивності корів

Ознака, показник	Генотип локусу ($\bar{X} \pm S_x$) за породами								
	AA			*AB*			*BB*		
	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (1 лактація)	8	8	10	6	6	6	0	1	0
Надій, кг	6598±561	5999±1612	6103±1152	6027±358	5894±949	4932±528	–	5259±0,0	–
Вміст жиру, %	3,81±0,068	3,64±0,233	3,81±0,111	3,91±0,028	3,70±0,128	3,79±0,143	–	3,93±0,000	–
Кількість молочного жиру, кг	251,4±22,54	225,8±63,88	233,8±50,61	239,7±19,53	218,9±41,47	186,8±20,90	–	207,0±0,00	–
Вміст білка, %	3,12±0,086	3,15±0,025	3,23±0,093	3,23±0,056	3,07±0,056	3,29±0,068	–	3,00±0,000	–
Кількість молочного білка, кг	205,7±13,86	188,7±49,90	197,5±39,46	194,8±12,34	181,1±32,63	162,2±19,88	–	157,8±0,00	–
n (2 лактація)	6	5	10	6	5	6	–	1	–
Надій, кг	7166±1317	7038±1627	6699±1187	6402±656	6136±1680	5950±1013	–	8381±0,0	–
Вміст жиру, %	3,81±0,142	3,69±0,098	3,67±0,102	3,78±0,104	3,73±0,087	3,83±0,080	–	3,83±0,000	–
Кількість молочного жиру, кг	272,1±48,67	258,4±53,95	245,1±40,25	241,4±24,37	238,2±64,60	226,2±32,49	–	321,0±0,00	–
Вміст білка, %	3,11±0,102	3,15±0,060	3,21±0,094	3,23±0,058	3,05±0,060	3,26±0,060	–	3,00±0,000	–
Кількість молочного білка, кг	222,1±38,32	220,2±49,16	215,6±40,89	206,0±19,68	188,1±52,91	193,8±33,09	–	251,4±0,00	–
n (3 лактація)	4	2	6	5	4	5	–	1	–
Надій, кг	8638±1537	7165±258	7854±1353	6693±1335	5932±777	6663±975	–	6228±0,0	–
Вміст жиру, %	3,73±0,182	3,95±0,005	3,89±0,147	3,70±0,062	3,77±0,145	3,70±0,166	–	3,68±0,000	–
Кількість молочного жиру, кг	323,3	282,7±9,84	308,4±60,98	248,2±51,88	222,1±20,72	245,9±34,86	–	229,2±0,00	–
Вміст білка, %	3,10±0,080	3,15±0,050	3,22±0,073	3,20±0,040	3,05±0,050	3,24±0,072	–	3,00±0,000	–

Закінчення таблиці 20.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кількість молочного білка, кг	267,9±43,57	225,8±11,73	252,8±46,15	213,8±39,95	180,9±23,84	215,8±30,66	–	186,8±0,00	–
n (вища лактація)	8	8	10	6	6	6	–	1	–
Надій, кг	8420±1358	8193±1456	7943±793	7495±817	7650±825	7234±1017	–	6228±0,00	–
Вміст жиру, %	3,68±0,099	3,68±0,094	3,75±0,116	3,71±0,068	3,68±0,058	3,66±0,122	–	3,68±0,000	–
Кількість молочного жиру, кг	310,5±48,57	302,0±55,48	296,6±27,15	278,0±30,59	281,3±30,89	264,8±36,11	–	229,2±0,00	–
Вміст білка, %	3,09±0,079	3,09±0,058	3,23±0,075	3,20±0,067	3,09±0,072	3,24±0,052	–	3,00±0,000	–
Кількість молочного білка, кг	260,1±43,13	252,7±41,78	256,1±26,94	239,4±24,84	239,8±30,49	234,1±34,35	–	186,8±0,00	–

вмісту жиру та білка, а також їх кількості в молоці порівняно з іншими генотипами – як у розрізі дослідних порід, так і у віковій динаміці. Проте найкращою сиропридатністю характеризуватиметься молоко, отримане від корів з генотипом *BB*, що також підтверджено Morkūnienė et al. (2016), які досліджували поліморфізм гена *к*-казеїну литовської молочної худоби. Так, вченими було встановлено, що найпоширенішим є генотип *AA*, який мали 49,2 % тварин, що досліджувалися. Найбільшим впливом на бажані властивості для переробки молока мав генотип *BB*, виявлений лише в 2,1 % корів.

Аналогічні дані були отримані і М. І. Гиль та О. І. Каратєєвою (2012) на стадах червоної степової, української чорно-рябої молочної та української червоної молочної порід різної інтенсивності формування організму. Представницям гомозиготних генотипів *AA* були характерні вищі показники молочної продуктивності, і кількість корів з цим генотипом значно вища у стаді, ніж частка більш цінного в технологічному плані алеля *B* гена *к*-казеїну, але при цьому молоко УЧМ та УЧорРМ худоби повільної інтенсивності формування,

а УЧМ швидкого типу інтенсивності формування забезпечить вищий вихід кінцевого продукту в межах 10 %, хоча молочна продуктивність таких тварин не завжди була високою.

При оцінці корів дослідних груп за локусом гена тиреоглобуліну засвідчується тенденція до підвищення рівня надою з генотипом *CC*, при цьому тварини УЧорРМ породи, імовірно, перевищували за рівнем надою контрольну групу (за першу лактацію) на 760 кг ($P < 0,05$). За вмістом білка в молоці не зафіксовано достовірної різниці в корів із різними генотипами за геном тиреоглобуліну. Необхідно зазначити, що в усіх трьох групах корів були відсутні особини з генотипом *TT* (табл. 20.3). Це свідчить про низьку частоту цього генотипу в досліджених популяціях тварин і, напевно, викликано їх походженням.

У жодній із досліджених популяцій корів української селекції не виявлено достовірної різниці між вмістом жиру в молоці серед носіїв різних генотипів за геном тиреоглобуліну. Проте в корів УЧРМ породи засвідчувалася тенденція до збільшення вмісту жиру в молоці у носіїв з гомозиготним генотипом *CC* геном *TG-5* за недостовірної різниці з контрольними даними. Але водночас дослідження та аналіз генетичної структури з поліморфізму гена *TG-5* для провідних молочних порід України підтвердив позитивний вплив алеля *C* на збільшення вмісту жиру в молоці. Тому збільшення його частоти в популяціях українських молочних порід, імовірно, пов'язане з дією різних факторів штучного відбору за ознаками продуктивності, прояв яких асоційований з поліморфізмом цього гена.

Отже, встановлено вплив гомо- чи гетерозиготності гена тиреоглобуліну на більшість продуктивних ознак корів як у розрізі порід, так і у віковій динаміці. Для коровів, які були носіями гомозиготного генотипу *CC*, характерні більш високі значення показників молочної продуктивності в розрізі першої, другої, третьої та вищої лактацій незалежно від породної належності корів. При цьому інший гомозиготний генотип *TT* не був виявлений в жодній із досліджуваних порід УЧорРМ, УЧерРМ та УЧМ, що, на нашу думку, пов'язано з індивідуальними особливостями цих порід та їх походженням й високою гомозиготністю за алелем *C*.

Таблиця 20.3

Асоціація SNPs гену *TG-5* з ознаками молочної продуктивності корів

Ознака, показник	Генотип локусу ($\bar{X} \pm S_x$) за породами								
	CC			*CT*			*TT*		
	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (1 лактація)	14	13	13	1	2	12	0	0	0
Надій, кг	6436±540	5985±1410	5676±1132,4	5433±0,0	5399±100,5	5607±1204	–	–	–
Вміст жиру, %	3,85±0,063	3,70±0,176	3,81±0,109	3,87±0,000	3,55±0,050	3,76±0,149	–	–	–
Кількість молочного жиру, кг	249,3±21,59	226,5±54,60	216,9±46,08	210,3±0,0	191,7±0,75	212,7±0,15	–	–	–
Вміст білка, %	3,16±0,086	3,12±0,056	3,25±0,092	3,30±0,000	3,03±0,025	3,25±0,033	–	–	–
Кількість молочного білка, кг	202,9±13,88	186,7±45,26	184,8±36,71	179,3±0,00	163,3±1,69	181,8±36,96	–	–	–
n (2 лактація)	12	9	13	1	2	3	–	–	–
Надій, кг	6851±1205	6824±1996	6502±1344	6358±0,0	6416±516	6051±764	–	–	–
Вміст жиру, %	3,79±0,126	3,73±0,097	3,73±0,126	3,86±0,000	3,70±0,100	3,73±0,093	–	–	–
Кількість молочного жиру, кг	259,0±43,00	252,9±69,94	241,0±44,13	245,4±0,00	264,0±0,00	224,9±22,32	–	–	–
Вміст білка, %	3,16±0,102	3,10±0,078	3,23±0,093	3,20±0,000	3,05±0,050	3,23±0,044	–	–	–
Кількість молочного білка, кг	215,7±33,32	211,4±61,93	210,2±46,06	203,5±0,0	195,5±12,55	195,3±23,34	–	–	–
n (3 лактація)	9	5	9	1	2	9	–	–	–
Надій, кг	7783±1742	6390±672	7239±1479	6601±0,0	6169±731	7648±137	–	–	–
Вміст жиру, %	3,72±0,123	3,83±0,138	3,78±0,183	3,64±0,000	3,74±0,135	3,90±0,030	–	–	–
Кількість молочного жиру, кг	290,8±67,65	244,9±30,25	275,9±60,92	240,3±0,0	229,4±18,97	298,2±3,05	–	–	–
Вміст білка, %	3,14±0,094	3,08±0,064	3,21±0,075	3,20±0,000	3,05±0,050	3,30±0,000	–	–	–
Кількість молочного білка, кг	244,2±54,19	197,0±23,05	232,3±48,63	211,2±0,0	188,5±25,38	252,4±4,52	–	–	–

Закінчення таблиці 20.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (вища лактація)	14	13	13	1	2	9	–	–	–
Надій, кг	8153±1210	7942 ±1380	7687± 1092	6601±0,0	7211±2278	7637±148	–	–	–
Вміст жиру, %	3,70±0,094	3,67±0,069	3,68±0,102	3,64±0,000	3,70±0,100	3,85±0,100	–	–	–
Кількість молочного жиру, кг	301,6±43,07	292,3±52,45	282,6±38,79	240,3±0,0	266,5±3,09	293,9±5,72	–	–	–
Вміст білка, %	3,13±0,086	3,08±0,061	3,21±0,061	3,20±0,000	3,10±0,100	3,30±0,000	–	–	–
Кількість молочного білка, кг	254,7±36,84	246,6±43,31	246,9±36,45	211,2±0,0	223,8± 15,85	252,0±4,90	–	–	–

Отримано й протилежні дані Khatib et al. (2007), які не виявили взаємозв'язку між надоєм та складом молока в голштинської молочної худоби та геном *TG-5*. Разом з тим Putra et al. (2019) на індонезійській худобі встановили, що ген *TG-5* відіграє важливу роль у регуляції метаболізму та впливає на диференціювання адипоцитів, зростання та гомеостаз жирових депо і, як наслідок, сприяє підвищенню молочної продуктивності корів за такою ознакою, як вміст жиру в молоці. Аналогічні дані одержано й Dubey et al. (2015) на молочних породах худоби Mehsana and Nili Ravi.

Дослідженнями тварин з різними генотипами за геном *β*-лактоглобуліну чітко вираженої динаміки щодо збільшення або зменшення рівня надою та вмісту жиру в молоці залежно від генотипу в розрізі досліджених порід корів не засвідчено (табл. 20.4). Проте була виявлена тенденція до збільшення показника вмісту білка в молоці у корів УЧорРМ породи з генотипом *AB* за локусом *β*-лактоглобуліну, яка статистично недостовірна.

Отже, вплив гомо- або гетерозиготного стану *BL*-глобуліну на ознаки молочної продуктивності менш помітний. Так, дещо зниженим надоєм характеризувалися корови УЧорРМ (II лактації), УЧерРМ (III лактації) з генотипом *AA*, а найбільшим – представниці першої групи з генотипом *AA*

почергово протягом онтогенезу, крім II лактації. Загалом вищі значення продуктивності мали гомо- та гетерозиготні генотипи УЧорРМ та УЧМ порід різних поєднань.

Неоднозначні результати отримані й індійськими вченими Bangar et al. (2021). Результати їхніх досліджень також показали, що варіанти гена *BLG* мали недостовірний зв'язок із надоєм в усіх генетичних моделях. Хоча позитивні ефекти *BLG* на деяких моделях мали місце, проте вони не відповідали статистичній значущості через високу гетерогенність між дослідженнями, що свідчать про невизначений вплив генотипів *BLG* на надої. Було зроблено висновок про те, що маркери *BLG* можуть бути марними для підвищення надоїв індійських молочних корів.

Протилежні результати досліджень були отримані Ozdemir et al. (2018), які встановили достовірний зв'язок між *BLG*-генотипами та добовим надоєм, вмістом жиру й білка в молоці та кількістю білка. Це вказує на те, що гени *BL*-глобуліну корисні для покращення ознак селекції, що вивчаються, та можуть бути використані як молекулярні маркери при прогнозуванні продуктивності.

Calvo Cardona et al. (2016) також виявили адитивні ефекти в локусі *BLG* для всіх ознак молочної продуктивності протягом більшої частини лактації, але мав місце ефект домінування лише на ранніх стадіях виходу жиру. Для цього гена алель *A* справляв сприятливий генетичний вплив протягом усієї лактації на надої та якісні показники молока в тропічних молочних кіз [5].

Оцінка продуктивності корів різних генотипів за геном гіпофізспецифічного фактора *Pit-1* встановила, що корови з генотипом *BB,* імовірно, переважали однолітків з генотипом *AA* за рівнем надою (табл. 20.5), ця тенденція мала місце в корів УЧорРМ породи між трьома показниками – від 1000 до 1388 кг ($P < 0,05$).

Наявність алеля *B* у гетерозигот *AB* зумовлювала високу молочність корів дослідних груп, усіх без винятку порід, доданих у дослідження. І такі тварини перевищували показники гомозиготних аналогів із генотипом *AA*. За масовою часткою жиру в молоці було виявлено ймовірну перевагу корів з алелем *A* в генотипі над ровесницями, для яких властивим був генотип *BB* ($P < 0,05$).

Таблиця 20.4

Асоціація SNPs гену *BLG* з ознаками молочної продуктивності корів

Ознака, показник	Генотип локусу ($X \pm S_x$) за породами								
	AA			*AB*			*BB*		
	УЧорРМ	**УЧерРМ**	**УЧМ**	**УЧорРМ**	**УЧерРМ**	**УЧМ**	**УЧорРМ**	**УЧерРМ**	УЧМ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (1 лактація)	1	3	7	6	2	5	8	11	4
Надій, кг	7554±0,0	6681±1736	5884±1290	6663±413	4380±331	6014±842	6000±289	5805±123	4839±838
Вміст жиру, %	3,70±0,000	3,72±0,147	3,81±0,118	3,88±0,040	3,80±0,045	3,82±0,102	3,84±0,062	3,67±0,200	3,76±0,150
Кількість молочного жиру, кг	279,5±0,00	248,5±65,00	225,1±52,97	262,7±11,21	166,0±11,00	230,7±37,67	230,6±12,71	218,7±51,33	182,4±33,9
Вміст білка, %	3,20±0,000	3,03±0,044	3,24±0,089	3,16±0,108	3,20±0,000	3,30±0,058	3,17±0,081	3,12±0,053	3,21±0,106
Кількість молочного білка, кг	241,7±0,00	203,6±56,21	190,2±40,03	210,1±8,13	140,2±10,61	198,5±27,69	189,8±6,66	181,1±40,17	156,2±29,40
n (2 лактація)	1	2	7	5	2	5	7	8	4
Надій, кг	4722±0,0	7140±1240	6123±1373	6614±609	5475±1778	6727±880	7255±1277	7034±380	6549±1220
Вміст жиру, %	3,75±0,00	3,72±0,115	3,77±0,109	3,77±0,097	3,70±0,130	3,63±0,135	3,82±0,145	3,71±0,092	3,77±0,082
Кількість молочного жиру, кг	177,1±0,0	292,5±28,50	229,8±45,32	248,9±22,42	200,5±58,47	243,8±30,89	275,9±45,34	259,6±59,19	245,2±39,23
Вміст білка, %	3,20±0,000	3,05±0,050	3,21±0,088	3,17±0,136	3,23±0,075	3,29±0,050	3,16±0,078	3,08±0,063	3,19±0,095
Кількість молочного білка, кг	151,1±0,0	217,2±34,27	196,5±43,60	208,8±15,56	175,2±53,23	221,2±28,57	228,0±35,77	217,1±53,92	209,3±41,90

Закінчення таблиці 20.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (3 лактація)	1	2	5	4	1	3	5	4	3
Надій, кг	11046±0,0	6564±336	7304±1744	6201±1457	7424±0,0	6970±1483	8161±896	5934±779	7671±282,4
Вміст жиру, %	3,91±0,0	3,64±0,040	3,87±0,218	3,67±0,080	3,94±0,000	3,76±0,087	3,71±0,134	3,85±0,106	3,73±0,167
Кількість молочного жиру, кг	431,9±0,0	238,8±9,60	287,4±84,58	228,2±55,94	292,5±0,0	261,9±55,33	302,5±35,24	228,3±26,82	285,8±10,35
Вміст білка, %	3,10±0,0	3,05±0,050	3,25±0,055	3,18±0,088	3,20±0,00	3,26±0,011	3,14±0,088	3,05±0,050	3,15±0,100
Кількість молочного білка, кг	342,4±0,0	200,4±13,53	237,5±56,71	197,2±47,29	237,6±0,0	227,5±48,56	255,5±25,58	180,9±23,89	241,9±16,32
n (вища лактація)	1	3	7	6	2	5	8	11	4
Надій, кг	11046±0,0	7668±1078	6947±1182	7376±820	8338±1085	8303±478	8181±1119	7750±1292	8174±407
Вміст жиру, %	3,91±0,0	3,67±0,047	3,76±0,135	3,75±0,048	3,65±0,075	3,71±0,086	3,63±0,059	3,68±0,083	3,65±0,111
Кількість молочного жиру, кг	431,9±0,0	281,7±43,09	260,4±45,36	276,6±28,39	304,7±45,82	308,0±19,41	296,4±38,36	285,2±48,01	297,9±14,52
Вміст білка, %	3,10±0,0	3,10±0,067	3,24±0,055	3,16±0,108	3,08±0,075	3,25±0,060	3,11±0,058	3,09±0,062	3,19±0,095
Кількість молочного білка, кг	342,4±0,0	238,1±34,19	224,8±40,02	232,8±26,63	255,6±27,13	269,6±12,46	253,4±32,16	241,0±42,13	260,9±16,08

Таблиця 20.5

Асоціація SNPs гена *Pit-1* з ознаками молочної продуктивності корів

Ознака, показник	Генотип локусу ($X \pm S_x$) за породами								
	AA			*AB*			*BB*		
	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ	УЧорРМ	УЧерРМ	УЧМ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
n (1 лактація)	1	3	0	10	9	10	4	3	6
Надій, кг	6117±0,0	5690±652	–	6293±543	6202±1630	5431±1013	6622±633	5238±947	6050±1297
Вміст жиру, %	3,83±0,000	3,84±0,058	–	3,86±0,057	3,63±0,211	3,77±0,134	3,83±0,065	3,69±0,127	3,85±0,085
Кількість молочного жиру, кг	234,3±0,0	218,7±27,78	–	243,0±22,56	232,3±3,11	206,0±43,10	259,1±17,10	193,6±35,14	233,2±52,46
Вміст білка, %	3,20±0,000	3,12±0,078	–	3,15±0,110	3,11±0,051	3,22±0,098	3,20±0,025	3,10±0,067	3,30±0,077
Кількість молочного білка, кг	195,7±0,00	177,1±19,15	–	197,7±12,59	192,7±51,79	175,4±32,42	211,8±18,61	162,7±29,56	199,1±41,16
n (2 лактація)	1	2	–	9	6	10	3	3	6
Надій, кг	7732±0,0	4804±1107	–	7116±1176	7149±1656	6394±1002	5602±638,9	7251±1526	6458±1663
Вміст жиру, %	4,00±0,000	3,81±0,025	–	3,76±0,131	3,72±0,107	3,69±0,130	3,82±0,071	3,68±0,078	3,79±0,102
Кількість молочного жиру, кг	309,3±0,0	182,5±40,50	–	266,6±39,35	264,5±59,51	234,7±28,00	214,7±28,72	284,0±42,82	243,5±59,34
Вміст білка, %	3,20±0,00	3,15±0,150	–	3,14±0,110	3,06±0,061	3,20±0,094	3,23±0,044	3,12±0,022	3,28±0,069
Кількість молочного білка, кг	247,4±0,00	149,7±27,66	–	222,2±31,38	219,2±52,82	205,3±35,87	181,4±23,36	226,4±49,45	211,0±52,53
n (3 лактація)	1	2	–	6	3	7	3	2	4
Надій, кг	8489±0,0	6972±452	–	7556±1518	5512±477	7934±1026	7610±2290	6903±350	6227±992
Вміст жиру, %	4,00±0,000	3,79±0,150	–	3,64±0,070	3,83±0,102	3,89±0,135	3,76±0,10	3,78±0,175	3,65±0,060
Кількість молочного жиру, кг	339,6±0,000	264,9±27,59	–	274,9±54,05	210,7±12,34	310,4±51,60	289,4±94,97	260,6±12,21	226,7±35,68

Закінчення таблиці 20.5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Вміст білка, %	3,10±0,000	3,10±0,100	–	3,17±0,111	3,03±0,044	3,20±0,095	3,13±0,044	3,10±0,000	3,29±0,015
Кількість молочного білка, кг	263,2±0,00	216,6±20,98	–	238,9±47,43	167,0±13,23	253,9±35,04	237,3±70,08	214,0±0,11	204,6±32,82
n (вища лактація)	1	3	–	10	9	10	4	3	6
Надій, кг	8489±0,0	7493±1287	–	7918±1300	7557±1160	7689±790	8270±1388	9061±1047	7659±1122
Вміст жиру, %	4,00±0,000	3,74±0,076	–	3,65±0,067	3,66±0,069	3,73±0,136	3,82±0,044	3,68±0,069	3,69±0,089
Кількість молочного жиру, кг	339,6±0,00	279,8±47,16	–	288,3±44,48	276,9±43,80	285,8±25,45	316,9±57,52	333,8±42,77	282,8±45,20
Вміст білка, %	3,10±0,000	3,05±0,067	–	3,11±0,086	3,09±0,053	3,22±0,076	3,19±0,063	3,12±0,078	3,25±0,050
Кількість молочного білка, кг	263,2±0,00	228,1±36,44	–	245,1±38,07	234,8±39,83	247,3±27,02	263,7±44,87	281,6±27,94	248,8±36,60

За рівнем білка в молоці корів, які належали до трьох українських молочних порід з різними генотипами за геном *Pit-1*, достовірної різниці на користь тієї чи іншої групи нами не було встановлено. При цьому в представниць червоної молочної породи за геном *Pit-1* гомозиготних генотипів варіанта *AA* нами не було виявлено, що, на нашу думку, пов'язано з індивідуальними особливостями порід цієї худоби та мутацією генів під час селекційного процесу на етапі її створення.

Отже, ген гіпофізспецифічного фактора *Pit-1* асоціювався з вищими надоями у тварин з гомозиготними генотипами *AA* і *BB* за всі лактації серед УЧорРМ і УЧерРМ худоби, у той час як коровам УЧМ породи вищі надої були характерні генотипам *BB*, що також обумовлює вміст жиру в молоці цих тварин. А ось кількість жиру суттєво не відрізнялася між гомо- та гетерозиготними генотипами.

Mattos et al. (2004) також встановили в популяції бугаїв-плідників породи Gyr зв'язок *Pit-1* з відсотковим вмістом жиру і виходом жиру, відповідно, у їхніх дочок.

Edriss et al. (2009) на дослідженнях асоціації поліморфізму гена *Pit-1* з масою тіла при народженні, молоком та репродуктивними якостями в корів ісфаханської голштинської породи ген *Pit-1* розглядали як маркер-кандидат для виробництва молока через регуляцію експресії гена *bGH* та пролактину, необхідні для розвитку молочної залози та надою. Разом з тим отримано й негативні дані. Так, Aytekin and Boztepe (2013) зазначали, що поліморфізм гена *Pit-1* не може бути використаний як ген-кандидат для відбору молочних ознак у великої рогатої худоби бурої шведської породи, оскільки авторами не були виявлені асоціації між геном *Pit-1* та ознаками продуктивності.

Отримані результати можуть бути використані в практичній селекційній роботі племінних і тваринницьких господарств з традиційними методами селекції, моніторингу та збереження генетичного різноманіття конкретних стад на оптимальному рівні, що, зрештою, забезпечить підвищення продуктивності великої рогатої худоби та введення у відтворення тварин за *κ*-казеїном, тиреоглобуліном, лептином, гіпофізарним фактором транскрипції та *β*-лактоглобуліном.

Показники всіх груп корів за локусом гена лептину, що були включені в дослідження, за першу, другу третю та вищу лактації мали тенденцію до підвищення їхньої продуктивності, що пояснюється їхньою фізіологічною зрілістю та розвитком продуктивних якостей з віком. А за експериментальними групами найкращими виявились гетерозиготні генотипи *CT*.

Доведено взаємозв'язок між господарськи корисними ознаками корів та їх генотипом за геном *κ*-казеїну. Саме тваринам з гомозиготним генотипом *AA* були притаманні найвищі прояви молочної продуктивності за показниками надою, вмісту жиру та білка, а також їх кількості в молоці порівняно з іншими генотипами як у розрізі дослідних порід, так і у віковій динаміці. Проте найкращою сиропридатністю характеризуватиметься молоко, отримане від корів з генотипом *BB*.

Встановлено вплив гомо- чи гетерозиготності гена тиреоглобуліну на більшість продуктивних ознак корів як у розрізі порід, так і у віковій динаміці. Корови – носії гомозиготного генотипу

CC характеризувалися більш високими значеннями показників молочної продуктивності в розрізі першої, другої, третьої та вищої лактацій незалежно від породної належності корів. При цьому другий гомозиготний генотип *TT* не був виявлений у жодної з досліджуваних порід УЧорРМ, УЧерРМ та УЧМ, що, на нашу думку, пов'язано з індивідуальними особливостями цих порід та їх походженням.

Встановлено, що вплив гомо- чи гетерозиготного стану *β*-лактоглобуліну на ознаки молочної продуктивності менш помітний. Так, дещо зниженим надоєм характеризувалися корови УЧорРМ (II лактації), УЧерРМ (III лактації) з генотипом *AA*, а дещо більшим – представниці першої групи з генотипом *AA* почергово протягом онтогенезу, крім II лактації. Загалом вищими значеннями продуктивності відзначалися гомо- та гетерозиготні генотипи УЧорРМ та УЧМ порід різних поєднань.

Підтверджено, що ген гіпофізспецифічного фактора *Pit-1* асоціювався з вищими надоями у тварин з гомозиготними генотипами *AA* і *BB* за всі лактації серед УЧорРМ та УЧерРМ худоби, у той час як коровам УЧМ породи вищі надої були характерні для генотипів *BB*, що також зумовлює й найбільшу кількість молочного жиру цих тварин. А ось кількість жиру суттєво не відрізняється між гомо-і гетерозиготними генотипами.

ГЛАВА 21
ГЕНЕТИЧНІ МАРКЕРИ І СТАН ВІДТВОРЕННЯ КОРІВ УКРАЇНСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ МОЛОЧНОГО НАПРЯМКУ ПРОДУКТИВНОСТІ

Геномна селекція довела свою ефективність у покращенні генетичної структури для ключових ознак селекції в системах розведення молочної худоби. При виробництві молока репродуктивна здатність організмів *Bos primigenius taurus* відіграє ключову роль в ефективності того виробництва та визначає прибутковість і рентабельність розведення корів молочного напрямку продуктивності. Програми геномної селекції довели свою доцільність для покращення генетичного приросту характеристик, пов'язаних із продуктивністю великої рогатої худоби; проте прогрес щодо репродуктивних ознак був набагато повільнішим, насамперед через низьку успадкованість (Keogh et al., 2021). Крім того, ознаки, пов'язані з відтворювальною здатністю, зазвичай виявляються в третій половині продуктивного життя тварини, а тому традиційні методи розведення потребують більше часу для оцінки репродуктивного потенціалу окремих тварин (De Melo et al., 2017).

Однак навіть з урахуванням цих обмежень рівень генетичної мінливості молочної худоби є досить великим, щоб дозволити селекційним програмам підвищити репродуктивну ефективність (Berry et al., 2014).

В епоху геномної селекції численними є методики для дослідження корів, що поєднують фенотипи з високопродуктивними даними геномних SNP-маркерів, дозволяючи реалізовувати

стратегії селекції за новими функціональними ознаками. Іншою важливою перевагою геномної селекції є суттєве скорочення інтервалів між поколіннями (Mahmoud, et al., 2017).

Berry D. P. , E. Wall & J. E. Pryce вказують, що в молочної та м'ясної худоби існує безліч репродуктивних фенотипів, але при цьому більшість репродуктивних ознак корів молочної та м'ясної худоби мають низьку успадковуваність (від 0,02 до 0,04). Репродуктивно пов'язані фенотипи в самців тварин (наприклад, якість сперми), як правило, більш чітко успадковані, ніж репродуктивні фенотипи самок. Однак низька успадковуваність репродуктивних ознак, особливо у самок, не означає, що генетичний відбір не може змінити фенотипові показники, про що свідчить зниження донедавна репродуктивних показників молочних корів, яке частково пов'язане з агресивним відбором на збільшення виробництва молока. Більше того, антагоністичні генетичні кореляції між репродуктивними ознаками та молочною і м'ясною продуктивністю не є єдністю, що означає, що одночасний генетичний відбір як для збільшення продуктивності (молочної та м'ясної), так і для репродуктивної здатності дійсно можливий (Berry et al., 2014).

У той самий час L. Raven, B. G. Cocks & B.J Hayes стверджують, що повногеномні дослідження асоціацій (GWAS) у більшості порід великої рогатої худоби зумовлюють великі геномні інтервали значних асоціацій, що ускладнює виявлення причинних мутацій. Це відбувається через екстенсивну нерівновагу зі зчеплення низького рівня всередині породи великої рогатої худоби. Оскільки між породами менша нерівновага зі зчеплення, мультипородна GWAS може підвищити точність картування причинних варіантів (Raven *et al*., 2014).

Внутрішньопородний аналіз насправді має перевагу можливостей для виявлення більш високої частки варіацій, але багатопородний GWAS забезпечує реально точне картування QTL, що справді розрізняються між породами (Olson et al., 2012). Тому метою наших досліджень було використання зв'язку SNPs генів *LEP, CSN3, TG5, BLG* та *Pit-1* з ознаками відтворення корів різних порід української селекції, оскільки застосування

мультипородної стратегії в молочної худоби може бути корисним для уточнення розташування QTL та виявити ймовірність використання цих генів як маркерів відтворення для *Bos primigenius taurus*.

Застосування ідентифікованих QTL для генетичної оцінки ознак продуктивності тварин замість традиційних програм розведення тварин, що засновані виключно на інформації про фенотип і родовід, забезпечує великий потенціал для підвищення точності відбору, і це може прискорити генетичне покращення продуктивності тварин (Jiang et al., 2010; Kumar, 2017). Розвиток ПЛР-технологій та впровадження молекулярно-генетичних методів у тваринництві дозволило здійснити швидкий аналіз зв'язку між алельними варіантами генів та проявами продуктивності. Технології ДНК-маркерів дають можливість ідентифікувати ділянки геному (тобто локуси кількісних ознак, QTL), що можуть бути пов'язані/асоційовані зі складними за їх генетичним обумовленням ознаками. Застосування такої молекулярно-генетичної процедури оцінки дозволяє чітко підвищити точність відбору і тим самим прискорити генетичне вдосконалення продуктивних якостей тварин (Kusza et al., 2015; Gritsienko et al., 2022.

Останніми десятиліттями були опубліковані численні дослідження для визначення QTL для ознак молочної продуктивності худоби. Однак вивчення зв'язку SNPs генів з ознаками відтворення корів показало протиріччя поміж вчених (Oikonomou et al., 2009; Trakovická et al., 2013; Cañizares-Martínez et al., 2021).

Відомо, що гени лептину і рецептори лептину вважаються маркерами ознак продуктивності у молочної або м'ясної худоби. Тому A. Trakovická, N. Moravčíková & R. Kasarda (2013) поставили за мету дослідити асоціації поліморфізму генів LEP і LEPR великої рогатої худоби з виробничими та репродуктивними ознаками в корів порід словацька і пінцгау. Результати дослідження показали, що лептин є геном-кандидатом, який впливає переважно на ознаки молочної продуктивності і може бути реалізований у стратегіях розведення для підвищення продуктивності порід великої рогатої худоби.

У той самий час G. Oikonomou, K. Angelopoulou, G. Arsenos, D. Zygoyiannis & G. Banos (2009) вказують на протилежні дані. Так, авторами встановлено, що алелі DGAT1 і рецептори гормону росту, відповідальні за значне збільшення виробництва молока, справляють негативний вплив на репродуктивну функцію. А алель лептину, відповідальний за значне збільшення виробництва молока, був пов'язаний з незначним збільшенням частоти ендометритів у корів.

Cañizares-Martínez et al. (2021) оцінювали алельні та генотипові частоти маркерів у генах лептину (*LEP*), гіпофізарного транскрипційного фактора (*PIT-1*) і рецептора лютеїнізуючого гормону (*LHR*) та їх вплив на репродуктивні ознаки й молочну продуктивність голштинської худоби. Результати досліджень показали, що поліморфізми *LEP*, *PIT-1* і *LHR*, імовірно, можуть бути кандидатами для використання у відборі з маркерами для визнання AFC і CCI, будучи алелями *A* і *G*, позитивно асоційованими. Поліморфізми LEP і LHR позитивно впливають на інтервальні ознаки та вік першого отелення відповідно. Ці дані свідчать про те, що цей поліморфізм є кандидатом для відбору за допомогою маркерів ознак відтворення. Науковцями також підтверджено значну асоціацію тренду з геном SNP *PIT-1*. Цей поліморфізм значною мірою пов'язаний з аспектами росту і розвитку, особливо з алелем *A*. Генотип *AA* демонструє тенденцію до збільшення кількості осіменінь на одне запліднення (NCS), інтервалу від отелення до отелення (CC) та інтервалу від отелення до запліднення (CCI) порівняно з іншими генотипами.

Al-Sharif M., H. Radwan, B. Hendam & A. Ateya (2022) досліджували поліморфізм ДНК генів *FGFBP1*, лептину, *κ*-казеїну і *αs1*-казеїну та їх зв'язок з репродуктивною функцією у верблюдиць-дромедарів. Так, автори дійшли висновку, що множинний лінійний регресійний аналіз (MLR) виявив SNP FGFBP1; *κ*-казеїни та *αs1*-казеїни справляють значний вплив на вік першого отелення (AFC), кількість днів до плідного осіменіння (CCI), інтервал між отеленнями (CC), кількість осіменінь на одне запліднення (NSC). Величина коефіцієнтів детермінації (R^2) вказувала також на те, що мінливість фенотипових вимірювань

досліджуваних ознак може бути корельована з виявленими SNP у генах, пов'язаних з репродукцією, крім гена лептину, який викликав мономорфний патерн і не підтвердив його вплив на відтворні якості. Ateya et al. (2023) також зазначають, що ідентифіковані SNP у генах *β*-лактоглобуліну, *k*-казеїну та *DGAT1* можуть бути використані як кандидати для розроблення селекції за допомогою маркерів (MAS) для складу молока, продуктивних і відтворювальних ознак у голштинської молочної худоби.

Отже, використання методів молекулярної генетики в поєднанні з традиційними методами розведення тварин є важливим елементом для збалансованого процесу селекції та для оптимізації програми розведення тварин. А використання маркерів, пов'язаних із молочною продуктивністю, її якісними показниками, здоров'ям тварин, їх продуктивним довголіттям та відтворювальною здатністю полегшить і прискорить селекційний прогрес стада та вказуватиме на його потенціал.

Для проведення дослідження було сформовано дослідні групи із племінних корів великої рогатої худоби молочного напряму продуктивності – українська червона молочна (УЧМ, *n* = 32 гол.), українська чорно-ряба молочна (УЧРМ, *n* = 32 гол.), українська червоно-ряба молочна (УЧерРМ, *n* =28 гол.) породи провідного підприємства півдня України ТОВ «Колос-2011» Очаківського району Миколаївської області.

Методом ПЛР-ПДРФ визначали характеристику поліморфізму генів *CSN*3, *βLG*, *TG*, *PIT-1* та *LEP* (Grodzicker et al., 1974; Alexander et al., 1988; Pedrosa et al., 2021).

Згідно з рекомендаціями виробника за методикою Т. Маніатису та Н. А. Зінов'євої з периферійної крові тварин виділяли геномну ДНК, використовуючи при цьому стандартний комерційний набір «ДНК-сорб В» виробництва «АмплиСенс» (Pedrosa et al., 2021). В агарозному гелі (2%) за допомогою електрофорезу перевіряли концентрацію ДНК. З метою проведення полімеразної ланцюгової реакції в роботі використовували реакційну суміш об'ємом 10 мкл: дH_2O – 4,3 мкл, Буфер-ПЛР 5-х (15 мMg-1,0 мл) – 2,0 мкл; dNTP суміш 10-х (2 мМ кожного) – 0,8 мкл; два праймери (70 нг кожного) – 0,8 мкл; Taq-полімераза (1 мл/1000 U) – 0,1 мкл;

ДНК 50-100 нг – 2,0 мкл. Продукти рестрикції розділяли методом електрофорезу в 2% агарозному гелі з подальшим їх фарбуванням у розчині бромистого етидія. Цифровим фотоапаратом на трансілюмінаторі в УФ-світлі з подальшим фотографуванням здійснювали візуалізацію електрофореграм. За допомогою маркера молекулярної ваги GeneRulerTM 50 bpDNALadder, SM0378 за розмірами ампліконів проводили їх диференціацію (Fermentas, Литва) (Oztabak et al., 2008). Для кожного гена визначали температурний режим та кількість циклів ПЛР-ампліфікації. Для аналізу поліморфізму структурних локусів *CSN3*, *βLG*, *TG5*, *PIT-1* та *LEP* використовували рестриктази, підібрані для кожного локусу; типували одразу після проведення ПЛР-аналізу (Grobet et al., 1998). Статистичну обробку даних виконано в стандартному пакеті "Microsoft Excel 2013".

Останні кілька десятиліть засвідчується значне зниження репродуктивної здатності в молочних корів, яке частково зумовлене несприятливими генетичними кореляціями з основними ознаками селекції молочної продуктивності. Незадовільна репродуктивна здатність та зростання примусового вибракування збільшують витрати на утримання стада й ветеринарно-санітарні заходи, створюючи значні додаткові витрати. Тому геномний відбір за фертильністю самок потребує ретельного вивчення. Однією з проблем геномної селекції за репродуктивними ознаками є складність і висока полігенність відтворення великої рогатої худоби, а гени-кандидати, що ідентифіковані для таких ознак, можуть також надавати плейотропний вплив на інші економічно важливі ознаки (Zhang et al., 2023). Тому результати цього дослідження можуть сприяти генетичному поліпшенню відтворювальної функції молочної худоби та покращити розуміння генів з плейотропними ефектами для складних у їх зумовленні ознак репродукції.

Лептин – це білок, який бере активну участь у рості та метаболізмі тварин і відіграє важливу роль у регуляції споживання корму, енергетичного обміну, росту й відтворення великої рогатої худоби. Ген лептину складається з трьох екзонів, що розділені двома інтронами та має локалізацію на 4-й хромосомі у великої рогатої худоби (Gritsienko et al., 2022).

У процесі аналізу показники відтворювальної здатності трьох груп корів (табл. 21.1) різної породної належності в розрізі I–III та вищої лактацій виявлено певну тенденцію зв'язку відповідних ознак з поліморфізмом за геном *LEP*.

В української червоної молочної породи має місце позитивна достовірна динаміка на користь корів генотипу *CT* за тривалістю сервіс-періоду (88,43 ± 33,18 днів) та, відповідно, індексом осіменіння (4,42 ± 1,66 днів), проте за тривалістю міжотельного періоду різниця була на користь гомозиготного генотипу *CC*.

Хоча ця різниця була й статистично недостовірною, але в корів з генотипами *CC* мало місце зменшення інтервалу між отеленнями до 369 днів.

Корови української червоно-рябої молочної породи з генотипом *CC* за показниками I лактації перевищували корів генотипу *CT* та *TT* за тривалістю сервіс-періоду (137,0 ± 106,0 днів) та індексом осіменіння (6,85 ± 5,30 днів). При цьому у другу лактацію гомозиготні тварини з генотипом *CC* мали гірший прояв цієї ознаки порівняно з іншими генотипами, у той час як кращу відтворювальну здатність мали корови гомозиготні за генотипом *TT*. Аналізуючи показники III лактації зафіксовано подібну тенденцію, коли гомозиготні корови *TT* за показниками відтворення мали перевагу над іншими генотипами, інтервал від отелення до плідного осіменіння становив 44,0 днів, період відновлення вимені – 54 дні, а тривалість міжотельного періоду сягала 319 днів. Відповідно, значення індексу осіменіння становило 2,2. Характеристика вищої лактації виявила подібні тенденції, але в гетерозиготних корів з генотипом *CT*.

Корови української чорно-рябої молочної породи з генотипом *LEP* ^{CT} за показниками I лактації переважали гомозиготних корів генотипів *CC* та *TT* за тривалістю сервіс-періоду (102,0 ± 49,9 днів), індексом осіменіння (5,10 ± 2,46) та інтервалом між отеленнями (381 ± 50,6 днів). Далі з віком (II–III лактації) за ознаками відтворення мали перевагу гомозиготні корови з генотипом *CC*: тривалість сервіс-періоду – 79 ± 19,00 та 166 ± 60,0; сухостійного періоду – 40 ± 22,0 та 75 ± 15,0 днів відповідно; інтервал між отеленнями становив

Таблиця 21.1

Зв'язок SNPs гена *LEP* з ознаками відтворення корів

Ознака, показник	Генотип g.0000 C>T ($X \pm S_x$)								
	CC			*CT*			*TT*		
	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 лактація	*n* = 4	*n* = 10	*n* = 2	*n* = 7	*n* = 4	*n* = 7	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 6
Тривалість сервіс-періоду, дн.	124±45,3	137±106,0	108±10,0	124±47,9	261±104,6	102±49,9	115±33,0	193±0,0	161±76,9
Індекс осіменіння, разів	6,23±2,26	6,85±5,3	5,40±0,50	6,21±2,39	13,09±5,23	5,10±2,46	5,75±1,65	9,65±0,0	8,08±3,84
Тривалість міжотельного періоду, дн.	408±48,1	414 ±104,4	369±9,5	406±48,1	441±57,5	381±50,6	399±34,5	485±0,0	433±69,8
2 лактація	*n* = 4	*n* = 10	*n* = 2	*n* = 7	*n* = 4	*n* = 7	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 6
Тривалість сервіс-періоду, дн.	254±157,9	204±114,7	79±19,00	134±57,1	125±55,8	89±20,5	178±28,5	86±0,0	179±53,2
Тривалість сухостійного періоду, дн.	62±6,1	45±8,2	40±22,0	74±28,0	57±7,9	51±20,1	46±6,5	77±0,0	53±10,3
Індекс осіменіння, разів	12,71±7,89	10,24±5,73	3,95±0,95	6,74±2,86	6,28±2,79	4,48±1,03	8,93±1,43	4,3±0,0	8,99±2,66
Тривалість міжотельного періоду, дн.	445±54,6	418±51,7	362±27,5	398±55,6	378±18,7	377±28,2	466±30,0	362±0,0	475±56,7
3 лактація	*n* = 4	*n* = 10	*n* = 2	*n* = 7	*n* = 4	*n* = 7	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 6
Тривалість сервіс-періоду, дн.	100±42,2	113±21,8	166±60,0	111±40,0	88±15,8	188±130,7	111±53,0	44±0,0	181±67,6
Тривалість сухостійного періоду, дн.	77±52,1	70±30,0	75±15,0	66±18,9	45±4,0	51±8,5	73±7,0	54±0,0	69±10,4
Індекс осіменіння, разів	5,03±2,11	5,70±1,28	8,30±3,00	5,55±2,00	4,42±0,79	9,43±6,53	5,55±2,65	2,20±0,0	9,05±3,38
Тривалість міжотельного періоду, дн.	345±10,2	394±26,6	438±68,5	454±70,2	342±10,5	498±105,4	396±50,5	319±0,0	415±76,7
Вища лактація	*n* = 4	*n* = 10	*n* = 2	*n* = 7	*n* = 4	*n* = 7	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 6
Тривалість сервіс-періоду, дн.	96±59,3	127±49,4	138±88,0	88±33,2	121±58,0	219±111,7	129±18,0	183±0,0	192±55,0
Тривалість сухостійного періоду, дн.	45±9,6	69±21,9	73±17,0	57±15,5	54±9,23	51±5,7	61±3,0	219±0,0	61±12,4
Індекс осіменіння, разів	4,83±2,96	6,36±2,47	6,90±4,40	4,42±1,66	6,05±2,90	10,99±5,58	6,45±0,90	9,15±0,0	9,61±2,75
Тривалість міжотельного періоду, дн.	336±113,5	394±43,5	507±20,0	430±73,8	353±3,4	498±165,9	415±12,0	–	431±83,3

Significant: *= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$ (*= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$ (compared to the animals of the first control group); a = $P < 0.05$; b = $P < 0.01$. (compared to the animals of the third experiment group with analogues of the second experimental group) Mean values with different superscripts in the column differ significantly ($p < 0.05$). Leptin (LEP); Ukrainian Red Dairy (URD); Ukrainian Black-speckled Dairy (UBSD); Ukrainian Red-speckled Dairy (URSD)

362 ± 27,5 та 438 ± 68,5 днів відповідно. Варто зазначити, що тварини, які мали у своєму генотипі алель *C* (*CC*/*CT*), мали перевагу над гомозиготними коровами з генотипом *TT* за показниками відтворення, а корови УЧРМ гомозиготного генотипу *CC* виявилися найкращими за поліморфізмом гена *LEP* та відтворювальною здатністю. Певна тенденція засвідчувалася й за тривалістю сухостійного періоду. Так, тварини всіх трьох порід із генотипом *CT* мали менший показник інтервалу відновлення вимені, ніж корови-гомозиготи *CC*/*TT*: української червоної молочної породи з генотипом *CT* – на 11 днів та *TT* – на 6 днів; української червоно-рябої молочної породи з генотипом *CT* – на 25 днів та TT – на 9 днів; української чорно-рябої молочної породи – на 19 та 18 днів відповідно. Необхідно зауважити, що протягом усього періоду дослідження не було виявлено статистично значущих відмінностей щодо поліморфізму гена *LEP* з ознаками репродуктивних якостей.

Нині доведено факт, що лептин може бути сильним ген-кандидатом для економічно ефективного виробництва, оскільки він контролює такі ознаки, як товщина підшкірного жиру, споживання корму та функція вітворення.

Так, A. Javanmard, M. R. Mohammadabadi, G. E. Zarrigabayi, A. A. Gharahedaghi, M. R. Nassiry, A. Javadmansh & N. Asadzadeh встановили, що ген *LEP* розташований на 4-й хромосомі у *Bos primigenius taurus*, синтезується жировою тканиною та бере участь у регуляції споживання корму, енергетичному балансі, відповідає за фертильність та імунні функції худоби. За даними авторів, цей поліморфізм може бути додатково оцінений для відбору за допомогою маркерів, а розроблена методологія ПЛР прискорить скринінг великої кількості тварин і покращить селекцію тварин за репродуктивними якостями (Javanmard et al., 2008). Подібні дані отримані R. N. Rambachan, V. Pandey, P. Singh, S. P. Singh, & D. Sharma, які вказують, що SNP *LEP/BsaAI* суттєво вплинув на період вагітності й сухостійний період оціненої популяції корів породи харіана. Тому автори дійшли висновку, що лептин є геном-кандидатом, який впливає на ознаки розмноження, і може бути застосований у селекції, стратегії покращення відтворювальної функції великої рогатої худоби породи харіана (Rambachan et al., 2017). Одним з основних

молочних білків є казеїн, а особливий інтерес серед чотирьох казеїнових молочних білків становить *β*-казеїн, який містить 209 амінокислотних залишки у білковому ланцюгу, а його ген (*CSN3*) належить до кластеру з чотирьох генів казеїну, розташованих на хромосомі 6, та має вирішальну роль у якості молока та його сиропридатності (Zhang et al., 2023).

Під час аналізу ознак відтворювальної здатності корів української селекції за локусом капа-казеїну (табл. 21.2) було встановлено, що представниці української червоної молочної породи, які мали гомозиготний генотип *AA*, відрізнялися кращою відтворювальною здатністю у розрізі лактацій. Крім першої лактації, де значну перевагу мали гетерозиготні особини *AB*, яким був притаманний найкоротший сервіс-період (96 ± 33,5 дні) та інтервал між отеленнями (381 ± 36,7 дні), що, своєю чергою, покращило й індекс осіменіння – 4,84 ± 1,68. За II–III та вищу лактації засвідчувалася протилежна тенденція: носії гомозиготного генотипу *AA* за всіма селекційними ознаками відтворення виявилися кращими, оскільки мала місце їх чітка перевага. У цієї групі корів під час дослідження носіїв іншого гомозиготного генотипу *BB* не виявлено.

Особини української червоно-рябої молочної породи, які мали генотип *BB,* відрізнялися кращою відтворювальною здатністю у віці першої та вищої лактацій, їх показник тривалості сервіс-періоду становив 46, ± 0,0 та 64,00 ± 0,0 дні відповідно. Це вплинуло на значення індексу осіменіння – 2,30 ± 0,0 та 3,20 ± 0,0 відповідно й сприяло відмінному інтервалу між отеленнями – 329 ± 0,0 та 342,0 ± 0,0 дні відповідно.

Протягом II–III лактацій за відтворювальною здатністю перевагу мали носії гетерозиготного генотипу *AB.* Так, інтервал від отелення до плідного осіменіння становив 94 ± 20,5 та 95 ± 50,2 дні відповідно, сухостійний період – 54 ± 10,7 та 77 ± 36,0 дні відповідно, та інтервал між отеленнями знаходився на рівні 389 ± 34,7 й 385 ± 45,8 дні відповідно. Це проявилося і в середніх значеннях індексу осіменіння – 4,72 ± 1,02 та 4,79 ± 2,51 відповідно. У цілому необхідно зазначити, що краща відтворювальна здатність серед корів УЧерРМ притаманна носіям алеля *B* (*AB*/*BB*) порівняно з ровесницями гомозиготного генотипу *AA.*

Таблиця 21.2

Зв'язок SNPs гена *CSN3* з ознаками відтворення корів

Ознака, показник	Генотип g.0000 C > T ($X \pm S_x$)								
	AA			*AB*			*BB*		
	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ
1 лактація	*n* = 10	*n* = 8	*n* = 9	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 0	*n* = 1	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	136±42,5	226±147,6	104 ±32,8	96±33,5	133±37,8	160±89,7	–	46,±0,0	–
Індекс осіменіння, разів	6,82±2,13	11,31±7,38	5,21±1,64	4,84±1,68	6,68±1,89	8,03±4,48	–	2,30±0,0	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	419±43,6	453±117,2	377 ±34,5	381±36,7	415±41,5	435±82,17	–	329±0,0	–
2 лактація	*n* = 10	*n* = 8	*n* = 9	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 0	*n* = 1	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	142±49,6	198±113,5	138±71,2	217±123,2	94±20,5	111±22,5	–	167±0,0	–
Тривалість сухостійного періоду, дн.	66±21,6	51±7,4	48±8,9	65±11,8	54±10,7	54±10,3	–	51±0,0	–
Індекс осіменіння, разів	7,11±2,48	9,90±5,68	6,91±3,56	10,86±6,16	4,72±1,02	5,58±1,13	–	8,35±0,0	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	418±56,8	409±49,8	435±70,5	427±76,2	389±34,7	387±25,0	–	443±0,0	–
3 лактація	*n* = 10	*n* = 8	*n* = 9	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 0	*n* = 1	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	117±41,9	111±23,5	235±85,4	134±61,2	95±50,2	120±60,7**	–	109±0,0	–
Тривалість сухостійного періоду, дн.	73±28,3	51±12,5	62±11,5	134±61,2	77±36,0	61±12,7	–	46±0,0	–
Індекс осіменіння, разів	5,86±2,09	5,57±1,40	11,77±1,27	6,71±3,06	4,79±2,51	6,00±1,03***	–	5,45±0,0	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	406±57,8	385±42,7	473±116,2	450±50,5	385±45,8	443±69,9	–	385±0,0	–
Вища лактація	*n* = 10	*n* = 8	*n* = 9	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 6	*n* = 0	*n* = 1	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	112±56,1	145±57,7	220±87,6	149±80,8	119±53,7	157±81,7	–	64,00±0,0	–
Тривалість сухостійного періоду, дн.	54±10,1	55±7,9	58±11,1	56±15,4	107,±44,8	60±11,3	–	109,0±0,0	–
Індекс осіменіння, разів	5,63±2,81	7,26±2,88	11,04±4,38	7,49±4,04	5,95±2,68	7,88±4,08	–	3,20±0,0	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	400±81,3	411±49,2	471±117,6	402±88,0	367±23,0	481±149,5	–	342,0±0,0	–

Significant: *= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$ (compared to the animals of the first control group); a = $P < 0.05$; b = $P < 0.01$. (compared to the animals of the third experiment group with analogues of the second experimental group) Mean values with different superscripts in the column differ significantly ($p < 0.05$). Capa-casein gene (CSN3); Ukrainian Red Dairy (URD); Ukrainian Black-speckled Dairy (UBSD); Ukrainian Red-speckled Dairy (URSD).

Серед корів української чорно-рябої молочної породи дослідженнями не виявлено носіїв гомозиготного генотипу *BB*. При цьому худоба української чорно-рябої молочної породи з генотипом *AB*, крім першої лактації, мала кращі показники відтворювальної здатності. Тривалість сервіс-періоду в них за II та III лактацію була нижчою порівняно з гомозиготними коровами $CSN3^{AA}$ на 27 та 115 днів відповідно й становила 111 ± 22,5 та 120 ± 60,7 днів, причому в останньому випадку за другим рівнем вірогідності. Показник індексу осіменіння дорівнював 5,58 ± 1,13 та 6,00 ± 3,03 відповідно, що становило різницю на 1,3, та 4,7***. За даними вищої лактації тварини з генотипом *AB* знову достовірно відрізнялися кращими показники за ознаками відтворення порівняно з тваринами з генотипом *AA*. Оскільки серед представниць УЧРМ носіїв гомозиготного генотипу *BB* не виявлено, то варто зазначити, що алель *B* справляє більший вплив на показники відтворювальної здатності за геном *CSN3*, оскільки корови з генотипом *AB* мали кращі значення відтворювальної функції, ніж їхні гомозиготні аналоги за алелем *A*.

Подібні дослідження були проведені й S. Ardicli, H. Samli, B. Soyudal, D. Dincel & F. Balci (2019). Результати їх експериментів показали, що *CSN3* впливає на тривалість індепенданс-періоду та на інтервал між отеленнями. Автори також вказують, що SNP гена *CSN3* був значною мірою пов'язаний із тривалістю вагітності, крім того, засвідчувався вплив *CSN3* на вік першого отелення. У той самий час були отримані неоднозначні результати досліджень A. M. Tsiaras, G. G. Bargouli, G. Banos & C. M. Boscos (2005). Так, автори не виявили жодних асоціацій між поліморфізмами в локусі *CSN3* та репродуктивною здатністю. Однак мала місце тенденція збільшення віку корів при першому та другому отеленнях з генотипом *AB*.

Ген *TG5* є одним із найдовших генів ссавців. У великої рогатої худоби він розташований у центромірній ділянці 14-й хромосоми і складається з 37 екзонів. Ген *TG5* має два алельні варіанти – $TG5^{T}$ і $TG5^{C}$ та три генотипи – $TG5^{CC}$, $TG5^{CT}$ і $TG5^{TT}$. Глікопротеїн тиреоглобуліну є попередником йодтиронінових гормонів щитовидної залози, що регулюють багато фізіологічних і біохімічних

процесів практично в усіх тканинах організму шляхом регуляції експресії генів та впливають на показники продуктивності корів (Safina et al., 2018).

Аналізуючи взаємозв'язок поліморфізму гена *TG5* з показниками відтворювальної здатності корів різної породної належності за даними I–III та вищої лактації встановлено, що в усіх трьох дослідних породних групах відсутні особини з гомозиготним генотипом *TT*, що, напевно, пов'язано з індивідуальними особливостями тварин та невеликою частотою зустрічальності даного генотипу (табл. 21.3). Однак при цьому, порівнюючи вплив гена *TG5* на ознаки відтворення корів у червоної молочної породи, необхідно зазначити, що має місце чіткий вплив алеля *T* на ознаки відтворювальної здатності, носії гетерозиготного генотипу *CT* мали кращі показники репродуктивної функції, крім першої лактації, де перевага була на боці гомозиготних особин *CC*, причому перевага гетерозиготних організмів за III лактацію за основними ознаками відтворення мала вірогідний характер ($P < 0,05$; $P < 0,01$).

За результатами аналізу впливу поліморфізму гена *TG5* на ознаки відтворення української червоно-рябої молочної худоби у розрізі I–III та вищої лактацій не встановлено залежності між згаданими вище параметрами, оскільки ознаки відтворення мали коливальний характер їх прояву як у розрізі лактації, так і в розрізі досліджуваних генотипів – *CC* або *CT*. Інакше кажучи, не встановлено впливу гомо- чи гетерозиготного стану гена *TG5* на прояв показників ознак відтворювальної функції корів УЧерРМ. Оцінка показників відтворення та впливу на них поліморфізму гена *TG5* у представниць української чорно-рябої молочної худоби показала протилежну тенденцію, – засвідчувався чіткий вплив гетерозиготності особин за геном *TG5* на відтворювальні характеристики. Так, за I–III лактації за тривалістю сервіс-періоду (101, 101 та 50 днів відповідно), сухостійного періоду (52 та 38 днів відповідно) інтервалом між отеленнями (377, 331 та 384 днів відповідно), а також індексом осіменіння (5,05; 5,05 та 2,50 відповідно) мали чітку перевагу гетерозиготні особини з генотипом *CT*, щоправда, в цю групу потрапила лише одна тварина.

Таблиця 21.3

Зв'язок SNPs гена *TG5* з ознаками відтворення корів

Ознака, показник	Генотип g.0000 C > T ($X \pm S_x$)								
	CC			*CT*			*TT*		
	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ
1 лактація	*n* = 13	*n* = 13	*n* = 14	*n* = 3	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 0	*n* = 0	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	121 ± 38,0	178 ± 117,53	128 ± 61,6	123 ± 60,9	167 ± 25,5	101 ± 0,0	–	–	–
Індекс осіменіння, разів	6,05 ± 1,90	8,93 ± 5,88	6,43 ± 3,08	6,18 ± 3,04	8,38 ± 1,28	5,05 ± 0,0	–	–	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	404 ± 38,6	426,23 ± 90,2	402 ± 59,5	408 ± 64,4	454 ± 30,5	377 ± 0,0	–	–	–
2 лактація	*n* = 13	*n* = 13	*n* = 14	*n* = 3	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 0	*n* = 0	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	181 ± 82,5	166 ± 95,6	128 ± 50,7	123 ± 60,4	114 ± 28,0	101 ± 0,0	–	–	–
Тривалість сухостійного періоду, дн.	67 ± 19,4	50 ± 6,8	50 ± 10,1	58 ± 16,2	68 ± 8,5	52 ± 0,0	–	–	–
Індекс осіменіння, разів	9,06 ± 1,12	8,31 ± 4,78	6,43 ± 2,53	6,17 ± 1,02*	5,70 ± 1,40	5,05 ± 0,0	–		–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	428 ± 60,0	401 ± 42,1	419 ± 50,9	394 ± 70,0	419 ± 57,0	331 ± 0,0	–	–	–
3 лактація	*n* = 13	*n* = 13	*n* = 14	*n* = 3	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 0	*n* = 0	*n* = 0
Тривалість сервіс-періоду, дн.	134 ± 27,5	100 ± 26,1	193 ± 92,5	64 ± 11,0*	125 ± 81,5	50 ± 0,0	–	–	–
Тривалість сухостійного періоду, дн.	63 ± 14,4	62 ± 23,3	63 ± 11,4	99 ± 15,3*	50 ± 3,5	38 ± 0,0	–	–	–
Індекс осіменіння, разів	6,73 ± 1,38	4,97 ± 1,40	9,66 ± 4,63	3,20 ± 0,55**	6,28 ± 4,08	2,50 ± 0,0	–	–	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	430 ± 27,3	392 ± 40,8	458 ± 100,8	391 ± 17,5*	356 ± 37,5	384 ± 0,0	–	–	–
Вища лактація	*n* = 13	*n* = 13	*n* = 14	*n* = 3	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 0	*n* = 0	*n* =
Тривалість сервіс-періоду, дн.	130 ± 67,7	120 ± 52,8	197 ± 93,0	109 ± 70,2	192 ± 9,0	202 ± 0,0	–	–	–
Тривалість сухостійного періоду, дн.	57 ± 11,2	63 ± 16,3	59 ± 11,6	38 ± 8,0	160 ± 59,0	55 ± 0,0	–	–	–
Індекс осіменіння, разів	6,52 ± 3,39	6,0 ± 2,64	9,90 ± 4,65	5,48 ± 3,51	9,60 ± 0,45	10,1 ± 0,0	–	–	–
Тривалість міжотельного періоду, дн.	395 ± 92,9	386 ± 39,7	454 ± 115,4	427 ± 51,6	-	680 ± 0,0	–	–	–

Significant: *= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$ (compared to the animals of the first control group); a = $P < 0.05$; b= $P < 0.01$ (compared to the animals of the third experiment group with analogues of the second experimental group) Mean values with different superscripts in the column differ significantly ($p < 0.05$). TG5 thyroglobulin gene (TG-5); Ukrainian Red Dairy (URD); Ukrainian Black-speckled Dairy (UBSD); Ukrainian Red-speckled Dairy (URSD).

У науковій літературі дуже мало даних, що підтверджують чи спростовують вплив SNPs гена *TG5* на ознаки відтворення тварин. За даними Deb et al. (2021), отримано порівняно подібні результати досліджень. Так, аналіз динаміки приросту корів-первісток з різними генотипами за *TG5* показав, що перевагу живої маси мали особини з генотипом *TT* і, як наслідок, були запліднені в більш ранньому віці. Однак за відтворювальними якостями корови-первістки з генотипом $TG5^{TT}$ поступалися коровам з іншими генотипами. Після першого отелення більш короткий сервіс-період і високий індекс Дохи мали гетерозиготні особи $TG5^{TC}$. У цьому прослідковується тенденція, подібна до наших досліджень.

Бета-лактоглобулін (*BLG*) є основним білком коров'ячого молока і впливає на рівень надою, вміст жиру і білка, а також сиропридатні властивості. До цього моменту виявлено кілька варіантів *BLG*, але найбільш поширені *A* і *B*. Гени сироваткового білка розташовані у двох різних хромосомах: ген *BLG*, що кодує β-LG, – на хромосомі 11, і ген *BLG*, що кодує α-LA, – на хромосомі 5 (Pedrosa et al., 2021).

Нашими дослідженнями показників відтворювальної здатності корів трьох дослідних порід української селекції за локусом *BLG* (табл. 21.4) було встановлено, що в особин української червоної молочної породи, які мають генотип *BB*, показники тривалості сервіс-періоду за І лактацію були достовірно кращими порівняно з ровесницями – носіями генотипів *AA* та *AB* на 51 день та 73 дні, а отже, показник індексу осіменіння був нижчим на 2,55 та 3,67, а різниця між показником міжотельного періоду була меншою на 58 та 75 днів відповідно. Результати досліджень виявляють вірогідний вплив лише за І лактацію. За ІІ лактацію різниця в тривалості сервіс-періоду зазначених вище генотипів становила 108 та 37 днів, проте була невірогідною. У цілому зафіксовано кращий вияв ознак відтворення в носіїв алеля *B* порівняно з гомозиготними організмами *AA*, що може свідчити про певний вплив бета-лактоглобуліна *β-LG* на показники відтворювальної здатності корів.

Таблиця 21.4

Зв'язок SNPs гена *BLG* з ознаками відтворення корів

Ознака, показник	Генотип g.0000 C>T ($X \pm S_x$)								
	AA			*AB*			*BB*		
	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ
1 лактація	*n* = 7	*n* = 3	*n* = 1	*n* = 5	*n* = 1	*n* = 6	*n* = 4	*n* = 11	*n* = 8
Тривалість сервіс-періоду, дн.	127±38,1	258±212,5	118±0,0	149±32,9	94±0,0	120±68,8	76±22,3**	173±93,4	132±53,3
Індекс осіменіння, разів	6,36±1,91	12,93±10,63	5,9±0,0	7,48±1,64	4,7±0,0	6,03±0,0	3,81±1,11*	8,65±4,67	6,62±2,82
Тривалість міжотельного періоду, дн.	414±39,9	344±15,0	360±0,0	431±33,4	371±0,0	395±58,6	356±21,8	451±94,2	409±58,2
2 лактація	*n* = 7	*n* = 3	*n* = 1	*n* = 5	*n* = 1	*n* = 6	*n* = 4	*n* = 11	*n* = 8
Тривалість сервіс-періоду, дн.	219±104,2	119±48,0	60±0,0	148±54,1	81±0,0	104±26,1	111±51,8	176±106,6	149±63,0
Тривалість сухостійного періоду, дн.	65±12,7	52±1,0	18±0,0	54±13,0	26±0,0	48±10,5	81±38,4	54±8,5	56±5,2
Індекс осіменіння, разів	10,98±5,21	5,95±2,40	3,0±0,0	7,43±2,70	4,05±0,0	5,22±1,30	5,56±2,59	8,81±5,33	7,45±3,15
Тривалість міжотельного періоду, дн.	434±66,4	385±0,0	335±0,0	426±57,9	364±0,0	385±22,0	395±53,0	398±43,6	444±62,9
3 лактація	*n* = 7	*n* = 3	*n* = 1	*n* = 5	*n* = 1	*n* = 6	*n* = 4	*n* = 11	*n* = 8
Тривалість сервіс-періоду, дн.	115±41,8	138±0,0	226±0,00	108±39,6	86±28,9	161±127,2	156±51,7	110±1,5	191±69,4
Тривалість сухостійного періоду, дн.	86±27,5	77,±0,0	90±0,0	53±19,9	64±24,7	62±13,9	61±15,8	46±0,50	57±8,3
Індекс осіменіння, разів	5,76±2,09	6,90±0,0	11,30±0,0	5,40±1,98	4,14±1,41	8,05±6,36	7,83±2,59	5,53±0,07	9,55±3,47
Тривалість міжотельного періоду, дн.	414±59,4	418±0,0	507±0,0	415±64,4	379±50,5	472±139,0	450±37,3	385±0,0	447±78,0
Вища лактація	*n* = 7	*n* = 3	*n* = 1	*n* = 5	*n* = 1	*n* = 6	*n* = 4	*n* = 11	*n* = 8
Тривалість сервіс-періоду, дн.	121±75,3	88±24,0	226±0,0	132±55,1	181±0,0	165±133,4	128±71,0	126±57,3	215±55,4
Тривалість сухостійного періоду, дн.	59±11,9	78±31,00	90±0,0	54±12,1	62±0,0	60±13,8	49±11,8	76±34,6	54±4,1
Індекс осіменіння, разів	6,06±3,76	4,4±1,20	11,3±0,0	6,63±2,76	9,05±0,0	8,26±6,67	6,40±3,55	6,30±2,86	10,77±2,77
Тривалість міжотельного періоду, дн.	344±107,4	342±0,0	507±0,0	455±76,1	380±0,0	438±155,8	432±46,3	392±44,8	493±110,2

Significant: *= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$ (compared to the animals of the first control group); a = $P < 0.05$; b = $P < 0.01$. (compared to the animals of the third experiment group with analogues of the second experimental group) Mean values with different superscripts in the column differ significantly ($p < 0.05$). B: Beta-lactoglobulin (BLG); Ukrainian Red Dairy (URD); Ukrainian Black-speckled Dairy (UBSD); Ukrainian Red-speckled Dairy (URSD).

Серед корів української червоно-рябої молочної при порівнянні ознак відтворення з поліморфізмом гена *BLG* встановлено подібну тенденцію. Так, корови, які є носіями генотипу алеля *B* і особливо гетерозиготні організми – *AB*, мали кращі показники відтворювальної здатності порівняно з їх гомозиготними аналогами *AA*. Їхні інтервал до плідного осіменіння, сухостійний період та період між отеленням значно скорочувалися за I–III лактації. Крім вищої лактації, де кращу відтворювальну здатність мали корови – носії генотипу *AA*. Відповідно у гетерозиготних самиць був значно вищий індекс осіменіння порівняно з іншими дослідними групами.

Однак у корів української чорно-рябої молочної породи, які мають гомозиготний генотип *AA*, показник тривалості сервіс-періоду та інтервалу між отеленнями за II лактацію був нижчим порівняно з іншими гомозиготними організмами *BB* – на 89 та 109 днів відповідно, показник індексу осіменіння – на 4,45. Аналогічну тенденцію зафіксовано й для першої лактації, хоча з порівняно невеликою перевагою. У той час як за III та вищу лактації кращу відтворювальну здатність мали корови з гетерозиготним генотипом *AB*, що може свідчити про вплив стану гетерозиготності організму за геном *BLG* на показники відтворювальної здатності корів, що мало місце в корів незалежно від їхньої породної належності.

Асоціацію генів молочних білків з плодючістю голштинської худоби вивчали й F. Peñagaricano & H. Khatib (2011), які після корекції поліморфізмів у *LALBA* і *BLG* генів встановили значний зв'язок з успішним заплідненням та кількістю бластоцистів, що може свідчити про зв'язок між генами сироваткового білка та фертильністю корів.

У той самий час R. M. Demeter, K. Markiewicz, J. A. M. van Arendonk & H. Bovenhuis (2010) підтверджують, що вибір корів на основі поліморфізму варіантів молочного білка з поліпшеними виробничими властивостями не чинить негативного впливу на репродуктивні показники корів, а, навпаки, є перспективним напрямом селекційних програм, оскільки це дозволить визначити найбільш оптимальні комбінації генів для покращення репродуктивних ознак.

Ген *Pit-1,* або *POU1F1,* є ключовим фактором транскрипції, який знаходиться на першій хромосомі у великої рогатої худоби, важить близько 33 кДа, має 5 інтронів та 6 екзонів і складається із 291 амінокислоти. *Pit-1* відіграє роль у розвитку гіпофіза та проліферації соматичних клітин, а також у секреції гормонів гормону росту (*GH*) та пролактину (*PRL*) у ссавців. Оскільки він пов'язаний із гормонами гіпофіза, то впливає на швидкість овуляції у великої рогатої худоби (Fındık et al., 2022).

Аналіз функції відтворення корів виявив зв'язок її ознак з поліморфізмом у гені гіпофізарно-специфічного фактора транскрипції *PIT-1* (табл. 21.5): мала місце позитивна динаміка на користь корів генотипу *BB* за індексом осіменіння за I та II лактацію серед трьох дослідних порід, також за тривалістю сервіс- та міжотельного періодів нами була встановлена різниця на користь генотипу *BB*, хоча й статистично недостовірна.

У корів генотипу *PIT-1*^{BB} трьох порід був коротший сервіс-період за I–III та вищу лактації порівняно з ровесницями генотипу *AA* та *AB*. Відповідно, це вплинуло і на тривалість інтервалу між отеленнями. І, як наслідок, індекс осіменіння серед корів української чорно-рябої молочної породи був найнижчий, саме серед особин гомозиготного генотипу *PIT-1*^{BB}.

Подібний вплив алеля *B* на показники відтворювальної здатності встановлено і серед корів української червоно-рябої молочної породи: носії генотипів алеля *B*, як і геторозиготи *AB*, так і гомозиготи *BB,* відрізнялися кращими відтворювальними якостями за I–III та вищою лактаціями порівняно з гомозиготними аналогами *AA*.

Серед особин української червоної молочної породи чіткого впливу гена *PIT-1* на репродуктивні якості не встановлено, хоча корови з генотипом *BB* мали менший показник індексу осіменіння за I–II лактації, ніж тварини з генотипом *AA*, і, відповідно, менший інтервал до плідного осіменіння та міжотельний період.

Таблиця 21.5

Зв'язок SNPs гена *Pit-1* з ознаками відтворення корів

Ознака, показник	Генотип g.0000 C>T ($X \pm S_x$)								
	AA			*AB*			*BB*		
	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ	УЧМ	УЧерРМ	УЧРМ
1 лактація	$n = 10$	$n = 4$	$n = 1$	$n = 0$	$n = 8$	$n = 9$	$n = 6$	$n = 3$	$n = 5$
Тривалість сервіс-періоду, дн.	112 ± 42,2	206 ± 177,5	101 ± 0,0	–	186 ± 91,1	151 ± 80,4	136 ± 39,0	114 ± 62,0	86 ± 22,6
Індекс осіменіння, разів	5,64 ± 2,11	10,30 ± 8,88	5,05 ± 0,0	–	9,32 ± 4,56	7,58 ± 4,02	6,80 ± 1,95	5,70 ± 3,10	4,34 ± 1,13
Тривалість міжотельного періоду, дн.	396 ± 52,3	481 ± 175,1	379 ± 0,0	–	417 ± 57,6	426 ± 76,1	420 ± 37,8	394 ± 64,2	357 ± 17,3
2 лактація	$n = 10$	$n = 4$	$n = 1$	$n = 0$	$n = 8$	$n = 9$	$n = 6$	$n = 3$	$n = 5$
Тривалість сервіс-періоду, дн.	180 ± 102,5	247 ± 158,0	286 ± 0,0	–	120 ± 46,7	129 ± 38,0	153 ± 48,3	130 ± 47,6	81 ± 17,8
Тривалість сухостійного періоду, дн.	67 ± 21,2	43 ± 8,6	67 ± 0,0	–	55 ± 0,0	52 ± 6,7	64 ± 12,8	58 ± 2,0	44 ± 13,3
Індекс осіменіння, разів	9,02 ± 5,12	12,38 ± 7,90	14,30 ± 0,0	–	6,01 ± 2,33	6,45 ± 1,90	7,68 ± 2,42	6,52 ± 2,38	4,09 ± 0,89
Тривалість міжотельного періоду, дн.	423 ± 66,1	410 ± 55,5	570 ± 0,0	–	385,7 ± 23,3	421 ± 36,6	420 ± 60,7	434 ± 53,1	356 ± 23,0
3 лактація	$n = 10$	$n = 4$	$n = 1$	$n = 0$	$n = 8$	$n = 9$	$n = 6$	$n = 3$	$n = 5$
Тривалість сервіс-періоду, дн.	118 ± 54,5	102 ± 28,9	285 ± 0,0	–	88 ± 22,3	202 ± 100,6	132 ± 40,5	140 ± 54,0	115 ± 55,1
Тривалість сухостійного періоду, дн.	78 ± 23,8	52,0 ± 12,5	67 ± 0,0	–	67 ± 33,9	60 ± 10,9	56 ± 18,8	60 ± 8,9	63 ± 14,5
Індекс осіменіння, разів	5,92 ± 2,72	4,93 ± 1,98	14,25 ± 0,0	–	4,40 ± 1,12	10,13 ± 5,03	6,63 ± 2,03	7,00 ± 2,70	5,79 ± 2,76
Тривалість міжотельного періоду, дн.	410 ± 44,2	378 ± 40,0	569 ± 0,0	–	356 ± 26,6	448 ± 118,7	444 ± 82,2	438 ± 29,8	454 ± 42,4
Вища лактація	$n = 10$	$n = 4$	$n = 1$	$n = 0$	$n = 8$	$n = 9$	$n = 6$	$n = 3$	$n = 5$
Тривалість сервіс-періоду, дн.	114 ± 54,1	150 ± 65,5	285 ± 0,0	–	117 ± 50,1	222 ± 97,0	147 ± 84,3	133 ± 49,8	142 ± 74,3
Тривалість сухостійного періоду, дн.	53 ± 12,5	52 ± 4,8	67 ± 0,0	–	93 ± 44,3	56 ± 9,9	57 ± 12,8	74 ± 18,0	61 ± 13,9
Індекс осіменіння, разів	5,71 ± 2,70	7,50 ± 3,28	14,25 ± 0,0	–	5,89 ± 2,50	11,11 ± 4,85	7,35 ± 12,83	6,68 ± 2,49	7,12 ± 3,72
Тривалість міжотельного періоду, дн.	410 ± 45,3	404 ± 58,5	569 ± 0,0	–	367 ± 22,8	467 ± 125,9	386 ± 153,5	389 ± 34,5	462 ± 131,3

Significant: *= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$ (compared to the animals of the first control group); a = $P < 0.05$; b = $P < 0.01$ (compared to the animals of the third experiment group with analogues of the second experimental group) Mean values with different superscripts in the column differ significantly ($p < 0.05$). Pituitary-specific transcription factor (Pit-1); Ukrainian Red Dairy (URD); Ukrainian Black-speckled Dairy (UBSD); Ukrainian Red-speckled Dairy (URSD).

Про взаємозв'язок гена *PIT-1* з ознаками відтворення вказують і результати досліджень J. Pytlewski, I. Antkowiak & E. Czerniawska-Piątkowska (2018), які довели існування залежностей між геном *PIT-1* та репродуктивним потенціалом і масою тіла корів і телят. Однак, за даними авторів, більш сприятливі результати засвідчувалися в гомозиготних телят. Проте, за даними авторів, більш сприятливі результати мали місце в гомозиготних генотипах *AA*.

Al-Khuzai H. M. & Al-Anbari N. N. (2018) радять використовувати ген *PIT-1* як генетичний маркер для покращення репродуктивних ознак високоплідних овець, оскільки було встановлено поліморфізм між цим геном та плодючістю овець.

Виявлені тенденції міжпородної диференціації поліморфізму генів *CSN3*, *BLG*, *TG5*, *PIT-1* та *LEP* за показниками відтворювальної здатності корів різних порід голштинського походження є дещо різноспрямованими й подекуди статистично недостовірними через невелику чисельність груп досліджених тварин, що є носіями певного генотипу, частота якого є низькою в популяціях досліджуваного господарства. Однак при цьому встановлено, що одні й ті самі варіанти генного зумовлення відтворювальної функції мають різний ефект у певних порід унаслідок специфіки впливу їхнього геномного фону.

Засвідчувався вплив гена лептину на ознаки відтворення корів у носіїв алеля *C*, які здебільшого мали кращу відтворювальну функцію порівняно з носіями іншого алеля – *A*. Встановлено вплив гомо- чи гетерозиготного стану алеля *B* за геном *CSN3* на показники відтворення, оскільки визначено кращу відтворювальну здатність серед корів досліджуваних порід, які є носіями алеля *B* (*AB*/*BB*) порівняно із гомозиготним генотипом *AA*.

Аналіз взаємозв'язку поліморфізму гена *TG5* з показниками відтворювальної здатності корів різної породної належності показав відсутність серед оцінених представників порід особин із гомозиготним генотипом *TT*, що напевно пов'язано з індивідуальними особливостями тварин та невеликою частотою зустрічальності цього генотипу. Проте при цьому зафіксовано чіткий вплив гетерозиготності особин за геном *TG5*

на відтворювальні характеристики більшості досліджуваних порід молочної худоби.

Дослідження показників відтворювальної здатності корів трьох дослідних порід української селекції за локусом *BLG* вказують на вплив алельної комбінації локусу *BLG* на показники відтворювальної здатності корів, причому незалежно від їхньої породної належності.

Аналіз функції відтворення корів виявив зв'язок її ознак із поліморфізмом у гені гіпофізарно-специфічного фактора транскрипції *PIT-1*. Виявлено позитивну динаміку в репродуктивній діяльності на користь корів генотипу $PIT\text{-}1^{BB}$ за індексом осіменіння у I та II лактацію серед трьох дослідних порід. Також за тривалістю сервіс- та міжотельного періодів встановлена різниця була на користь тварин генотипу $PIT\text{-}1^{BB}$, хоча й статистично недостовірна.

Отже, поліморфізм генів *CSN3*, *BLG*, *TG5*, *PIT-1* та *LEP* може бути використаний як молекулярний маркер під час селекційної роботи для забезпечення очікуваного прогресу в поліпшенні не тільки ознак молочної продуктивності великої рогатої худоби, а й її відтворювальної функції.

ГЛАВА 22
ГЕНОТИПОВА ТА АЛЕЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ ПІВДЕННОЇ М'ЯСНОЇ ПОРОДИ ЗА ЛОКУСАМИ МІКРОСАТЕЛІТІВ

Південна м'ясна порода була створена за використання генетичного матеріалу таких порід, як червона степова, шортгорн, санта-гертруда, герефорд, шароле та кубинський зебу (Вдовиченко та ін., 2013). На цей час у межах таврійського типу цієї породи розрізняють два підтипи – низькокровний (із «часткою» спадковості за зебу менше ніж 37,5 %) та висококровний (із часткою спадковості за зебу вище ніж 37,5 %). При цьому аналіз генетичного різноманіття південної м'ясної породи було проведено лише з використанням імуногенетичних маркерів (Вороненко та ін., 2009; Вдовиченко та ін., 2013) та кількох структурних генів – гормону росту, *к*-казеїну, тиреоглобуліну та калпаїну (Копилова та ін., 2009; Добрянська, 2014). Крім того, М. Добрянською із співавторами (2014) для аналізу рівня поліморфізму за молекулярно-генетичними маркерами тварин цієї породи було використано підхід ISSR-PCR, однак визначення ступеня генетичної мінливості тварин цієї породи (як у цілому, так і за окремими підтипами) з використанням надваріабельних ділянок ДНК (мікросателітів) проведено ще не було.

Виділення ДНК здійснювали на колонках Nexttec (Nexttec Biotechnologie Gmbh, Germany) згідно з рекомендаціями виробника та перхлоратним методом за методиками Всеросійського науково-дослідного інституту тваринництва імені академіка Л. К. Ернста [176].

Усі лабораторні дослідження було проведено в умовах лабораторії молекулярної генетики тварин Центру біотехнології та молекулярної діагностики тварин Всеросійського науково-дослідного інституту тваринництва ім. Л. Е. Ернста (РФ).

Аналіз поліморфізму *bGH*_ex5_C1241G здійснено методом ПЛР-ПДРФ аналізу. Для ампліфікації фрагмента гена, що містить мутацію *bGH*_ex5_C1241G, використовували такі праймери:

5'-GCT GCT CCT GAG GGC CCT TCG-3'(forward);

5'-GCG GCG GCA CTT CAT GAC CCT-3' (reverse).

Аналіз ДНК та постановку ПЛР здійснювали відповідно до методичних рекомендацій з використання методу полімеразної ланцюгової реакції у тваринництві (Зиновьева и др., 2009).

Реакції ампліфікації виконували на термоциклері «Eppendorf» у такому режимі: перший цикл – 94 °С 4 хв; наступні 35 циклів – 94 °С 45 с; 65 °С 45 с; 72 °С 45 с; заключний цикл – 72 °С 7 хв.

Продукти ампліфікації гідролізували рестриктазою *AluI* протягом 10 год і розділяли методом електрофорезу в 3 % агарозному гелі в буфері ТАЕ за напруги 120 В.

Після рестрикції залежно від генотипу тварини утворювалися фрагменти довжиною 240, 173 та 67 п.н. При цьому фрагмент довжиною 240 п.н. відповідає алелю *V*, а фрагменти довжиною 173 та 67 п.н. – алелю *L* (рис. 22.1).

Результати електрофоретичного розділення фрагментів ампліфікації і рестрикції реєстрували в ультрафіолеті з використанням системи документації зображень «UVT-1» (Biometra, Німеччина).

Крім тварин південної м'ясної породи, в аналізі також було використано матеріали чистокровного зебу ($n = 12$), а також помісей Зебу × Швіцька порода ($n = 29$) із банку генетичного матеріалу Всеросійського науково-дослідного інституту тваринництва імені академіка Л. К. Ернста. Як референтну групу було використано тварин червоної степової породи ($n = 40$) племзаводу ДП «Степове» Миколаївського району Миколаївської області України.

Екстракцію ДГЕ проводили за методиками, що описано вище.

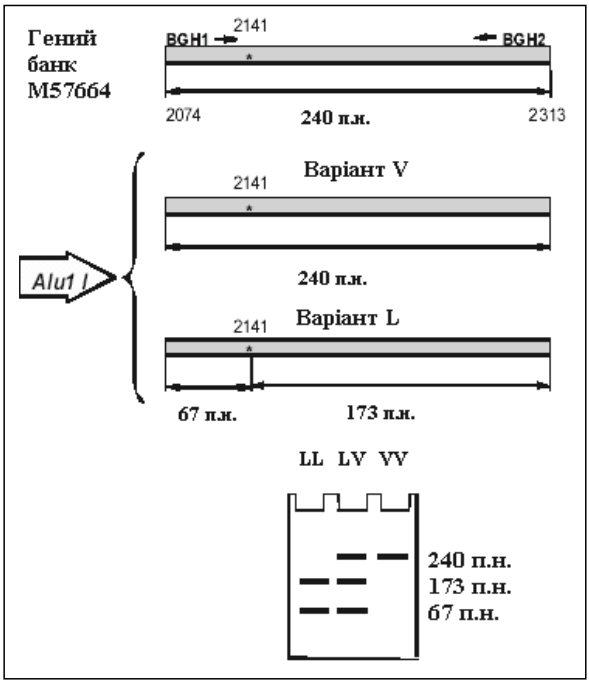


Рисунок 22.1. Схема аналізу поліморфізму *bGH*_ex5_C1241G

Аналіз ДНК і постановку ПЛР здійснювали згідно з методичними розробками Центру біотехнології і молекулярної діагностики Всеросійського науково-дослідного інституту тваринництва імені академіка Л. К. Ернста (Зиновьева и др., 2009).

У дослідженнях використовували 12 мікросателітних локусів, рекомендованих ISAG: *TGLA227*, *BM2113*, *TGLA53*, *ETH10*, *SPS115*, *TGLA122*, *INRA23*, *TGLA126*, *BM1818*, *ETH3*, *ETH225* та *BM1824* (табл. 22.1). Для аналізу всіх 12 мікросателітів виконували одну мультиплексну ПЛР, що дозволяла діагностувати поліморфізм за всіма локусами одночасно.

Аналіз ампліфікованих фрагментів здійснювали за допомогою приладу для капілярного електрофорезу ABI 3130xl (Applied Biosystems, США). Для ідентифікації алелів мікросателітних локусів використовували програму GeneMapper ID v. 3.2.

Обробку даних капілярного електрофорезу проводили шляхом переведення довжин фрагментів у числове вираженя шляхом порівняння їх рухливості зі стандартом молекулярної маси ДНК.

Аналіз було проведено у два етапи. На першому етапі на основі ретроспективних даних племінного обліку ДПДГ «Асканійське» було проведено оцінку показників племінної цінності (*EBV*) з використанням процедури BLUP. За ростовими показниками було оцінено більш ніж 245 телиць південної м'ясної породи, що належали до дев'яти ліній низько- та висококровного підтипів.

Таблиця 22.1

Загальна характеристика мікросателітних локусів експерименту

Локус / хромосома	Тандемний повтор	Праймер
BM1818 (BTA23)	$(TG)_n$	F: AGCTGGGAATATAACCAAAGG
		R: AGTGCTTTCAAGGTCCATGC
BM1824 (BTA1)	$(GT)_n$	F: GAGCAAGGTGTTTTTCCAATC
		R: CATTCTCCAACTGCTTCCTTG
BM2113 (BTA2)	$(CA)_n$	F: GCTGCCTTCTACCAAATACCC
		R: CTTCCTGAGAGAAGCAACACC
ETH3 (BTA19)	$(GT)_nAC(GT)_6$	F: GAACCTGCCTCTCCTGCATTGG
		R: ACTCTGCCTGTGGCCAAGTAGG
ETH10 (BTA5)	$(AC)_n$	F: GTTCAGGACTGGCCCTGCTAACA
		R: CCTCCAGCCCACTTTCTCTTCTC
ETH225 (BTA9)	$(TG)_4CG(TG)(CA)_n$	F: GATCACCTTGCCACTATTTCCT
		R: ACATGACAGCCAGCTGCTACT
INRA23 (BTA3)	$(AC)_n$	F: GAGTAGAGCTACAAGATAAACTTC
		R: TAACTACAGGGTGTTAGATGAACTC
SPS115 (BTA15)	$(CA)_nTA(CA)_6$	F: AAAGTGACACAACAGCTTCACCAG
		R: AACCGAGTGTCCTAGTTTGGCTGTG
TGLA53 (BTA16)	$(TG)_6CG(TG)_4(TA)_n$	F: GCTTTCAGAAATAGTTTGCATTCA
		R: ATCTTCACATGATATTACAGCAGA
TGLA122 (BTA21)	$(AC)_n(AT)_n$	F: AATCACATGGCAAATAAGTACATAC
		R: CCCTCCTCCAGGTAAATCAGC
TGLA126 (BTA20)	$(TG)_n$	F: CTAATTTAGAATGAGAGAGGCTTCT
		R: TTGGTCCTCTATTCTCTGAATATTCC
TGLA227 (BTA18)	$(TG)_n$	F: GGAATTCCAAATCTGTTAATTTGCT
		R: ACAGACAGAAACTCAATGAAAGCA

Як фіксований фактор у модель був включений рік народження тварини, випадкового фактора – підтип, до якого вона належала. Оцінку племінної цінності було проведено для таких показників росту молодняку: жива маса при народженні (M0), при відлученні (M210d), у 8 (M8), 12 (M12), 15 (M15) та 18 (M18) місяців.

Модель (BLUP Sire Model), яка була нами використана для розрахунку оцінок племінної цінності, мала такий вигляд:

$$y = X \cdot \beta + Z \cdot \alpha + \varepsilon, \tag{22.1}$$

де y – вектор спостережуваних значень залежної змінної; β – вектор фіксованих ефектів (рік народження); α – вектор рандомізованих ефектів (генотип бугая-плідника); ε – вектор випадкових залишкових (неврахованих) ефектів; X і Z – відомі матриці, що належать до оцінюваних ефектів.

Модель рівняння змішаної моделі (22.1) має такий вигляд:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + \lambda \cdot I \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \bar{\beta} \\ \bar{\alpha} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \tag{22.2}$$

де

$$\lambda = \frac{4 - h^2}{h^2}, \tag{22.3}$$

де h^2 – коефіцієнт успадковуваності ознаки.

Рішення рівняння (22.2) було отримано за допомогою функцій матричної алгебри, вбудованої до табличного редактора MS Excel.

Отримані дані надалі було оброблено за допомогою аналізу головних компонент для визначення груп показників, що мають дуже високий рівень кореляції між собою.

На другому етапі було проведено аналіз даних, отриманих від тварин із встановленим генотипом. Як показники динаміки живої маси молодняку були використані такі: жива маса при народженні (M0), у 210 діб (при відлученні; M210d), у віці 8 міс. (M8), 12 міс. (M12), 15 міс. (M15) та 18 міс. (M18). Крім того, застосовано три показники інтенсивності росту: середньодобовий приріст від народження до віку 18 міс. (*ADG*), середньодобовий приріст від народження до відлучення (*ADG1*) та середньодобовий приріст від відлучення до віку 18 міс. (*ADG2*).

Основу експерименту складала перевірка нуль-гіпотези щодо відсутності відмінностей за показниками росту живої маси між тваринами, що мали різний генотип (за геном гормону росту *LL*, *LV* або *VV*), або мали певні алелі за локусами мікросателітів. Її перевірку здійснено шляхом проведення однофакторного дисперсійного аналізу.

Більш докладний аналіз було проведено при поділі тварин на дві групи за наявністю/відсутністю в їх генотипі певного алеля. У цьому випадку для порівняння таких груп було використано критерій Стьюдента.

Усі статистичні розрахунки було проведено з використанням пакета статистичних програм STATISTICA (Халафян, 2007).

Для всіх тварин, що було включено до аналізу, розраховано частоти генотипів та алелів (як за геном гормону росту, так і за кожним локусом мікросателітів). Крім того, для кожного локусу було розраховано (Животовский, 1991; Вейр, 1995):

- фактичну (*Ho*) та очікувану (*He*) гетерозиготність;
- кількість алелів на локус (*Na*);
- ефективну кількість алелів (*Ae*);
- індекс фіксації (*Fis*).

Також було визначено частоту унікальних алелів (*private alleles*), тобто алелів, що були виявлені тільки серед тварин певного підтипу чи певної породи.

Для оцінки рівня генетичної мінливості тварин різних порід у цілому для всіх мікросателітних локусів було застосовано такі показники:

- середню кількість алелів на локус (*Na*);
- середню кількість алелів із частотою не менше ніж 0,05 на локус (*Na* (95 %));
- середню ефективну кількість алелів (*Ae*) на локус;
- середню фактичну (*Ho*) та очікувану (*He*) гетерозиготність на локус;
- середню частоту локусів з унікальними алелями (*Ppa*).

Теоретичну кількість алелів для різних мікросателітних локусів було розраховано за моделлю SMM (Kimura, Ohta, 1975) та IAM (Ewens, 1972) з використанням програми MICRO-SATELLITE ANALYSER (Dekkers, 2004).

Оцінку стану генетичної рівноваги за кожним локусом було розраховано за методом MCMC (Guo, Thompson, 1992).

Розрахунки було проведено за допомогою комп'ютерних програм GENAIEX (Peakall, Smouse, 2012) та GENEPOP (Raymond, Rousset, 1995).

Оскільки як для різних локусів мікросателітів, так і для різних підтипів було проаналізовано різну кількість особин, оцінку кількості алелів (та унікальних алелів) було проведено за *rarefaction*-методом (для вибірки, що складається зі 100 випадково обраних особин) із застосуванням програми HP-Rare (Kalinowski, 2005)

Ступінь відмінностей між тваринами різних підтипів за частотами алелів 12 мікросателітних локусів було розраховано з використанням критерію Хі-квадрат К. Пірсона із визначенням рівня значущості за методом Монте-Карло. Усі розрахунки було проведено з використанням програми PAST (Hammer et al., 2001).

Індекси фіксації (або F-статистики С. Райта), що дозволяють визначити ступінь генетичної диференціації, було розраховано на підставі методу, запропонованого в роботі (Weir, Cockerham, 1984) як для кожного локусу мікросателітів окремо, так і для всіх локусів у цілому з використанням програми FSTAT (Goudet, 1995).

Аналіз молекулярної мінливості (*amova*) на основі емпіричного розподілу генотипів 12 локусів мікросателітів із визначенням рівня значущості оцінки *фst* на підставі *permutation*-методу (використано 999 перестановок) було проведено з використанням програми *GenAIEx* (Peakall, Smouse, 2012).

Для аналізу «тонкої» генетичної структури тварин низько- та висококровного підтипів південної м'ясної породи нами було використано метод, реалізований у програмі STRUCTURE (Pritchard et al., 2000).

Цей метод ґрунтується на байєсівському алгоритмі розрахунку на основі розподілу частот мультилокусних генотипів за мікросателітами для кожної тварини оцінки «пропорції суміші» (*admixture proportions*, *Q*), що фактично є вірогідністю віднесення її до однієї з *K* «батьківських» груп. Під час аналізу нами було використані значення *K*, що коливалися в межах від 1 до 7.

Для аналізу наслідків популяційно-генетичних процесів у популяціях корів південної м'ясної породи різних підтипів було використано чотири різних методики.

По-перше, для кожного локусу мікросателітів (як у межах обох підтипів, так і для породи в цілому) нами було розраховано *M-ratio*, тобто відношення загальної кількості зареєстрованих алелів до ліміту довжин алелів (Garza, Williamson, 2001).

По-друге, проведено порівняння між оцінками фактичної гетерозиготності (*Ho*) та рівноважної (*Heq*), що мала б місце, якщо популяція знаходиться в стані рівноваги між мутаційним процесом та дрейфом генів. Оцінку останньої здійснювали за методами SMM, IAM, TPM, що реалізовані в програмі Bottleneck (Piry et al., 1999). Гіпотезу відсутності прояву ефекту пляшкового горлечка було перевірено з використанням непараметричного критерію знаків (Шебаніна та ін., 2008).

По-третє, наявність нерівноваги за зчепленням (*LD*) між усіма парами використаних мікросателітних локусів було проаналізовано за допомогою програми PopGene (Yeh et al., 1999).

Нарешті, оцінки ефективної чисельності алелів (*Ne*) були розраховані за мультилокусними генотипами 12 мікросателітних локусів із використанням програми NeEstimator (Peel et al., 2004). Для оцінки ступеня генетичної подібності було використано два підходи – Assignment-тест за результатами аналізу мікросателітних мультилокусних генотипів (Pareek, Kaminski, 1996) з використанням програми GenAIEx (Peakall, Smouse, 2012) та розрахована матриця попарних генетичних відстаней (Nei, 1972). У подальшому за останнім алгоритмом було побудовано дендрограму подібності (метод UPGMA), а також графік розподілу центроїдів груп у просторі перших двох головних координат.

Локус *TGLA227*. Серед 146 особин, проаналізованих за цим локусом, було виявлено 34 різні генотипові варіанти. Деякі з них були широко представлені серед досліджуваних тварин – генотипи $TGLA277^{77/77}$ (було визначено у 29 особин), $TGLA277^{77/83}$ (у 16 особин) та $TGLA277^{77/89}$ (у 15 особин). Проте частина тварин мала рідкісні генотипи – 15 різноманітних генотипових

варіантів засвідчувалися в популяції лише по одному разу, а ще п'ять – лише у двох випадках. Серед тварин низькокровного підтипу рідкісні генотипи зафіксовано десять разів (50,0 % кількості визначених генотипів), а серед тварин висококровного – 13 (48,1 %). У цілому засвідчуються вірогідні відмінності між частотами окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 50{,}64$; $df = 33$; $p_{MC} = 0{,}002$). Тварини проаналізованої популяції також відрізнялися за кількістю унікальних генотипів: серед особин низькокровного підтипу нами було визначено тільки сім таких генотипів (20,6 %), тоді як серед особин висококровного – 14 (41,2 %). Проте ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}114$).

У процесі аналізу алельного різноманіття встановлено, що частота окремих варіантів алелів локусу *TGLA277* вірогідно відрізнялась у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 40{,}14$; $df = 14$; $p_{MC} < 0{,}001$). При цьому має місце істотна нерівномірність розподілу різних алелів (рис. 22.2). Так, із 15 визначених алелів порівняно високу частоту (0,10–0,45) мали лише п'ять, а решту зафіксовано з частотою менше ніж 0,05.

Серед тварин висококровного підтипу вірогідно частіше визначався алель $TGLA277^{81}$, у той час як за частотою алелів $TGLA277^{89}$ та $TGLA277^{97}$, навпаки, тварини низькокровного підтипу переважали особин висококровного (табл. 22.2).

Крім того, частина досліджуваних тварин різних підтипів мала низку унікальних алелів, які не були представлені у тварин іншого підтипу. Так, лише в особин низькокровного підтипу було виявлено алель $TGLA277^{103}$, а у тварин висококровного підтипу зафіксовано чотири унікальні алелі цього локусу – $TGLA277^{79}$, $TGLA277^{85}$, $TGLA277^{99}$ та $TGLA277^{101}$ (табл. 22.2).

Локус *BM2113*. Серед 191 особини, що було проаналізовано за цим локусом, було виявлено 28 різних генотипових варіантів. Із них широко представленими серед досліджуваних тварин були генотипи $BM2123^{125/135}$ (визначений у 27 особин), $BM2123^{125/125}$ (24 особини) та $BM2123^{125/137}$ (16 особин).

Таблиця 22.2

Частоти алелів мікросателітних локусів ДНК у тварин низько- та висококровного підтипів корів південної м'ясної породи

Локус	Алель (п.н.)	Підтип		*Локус*	Алель (п.н.)	Підтип	
		низько-кровний	високо-кровний			низько-кровний	високо-кровний
1	2	3	4	5	6	7	8
TGLA227	75	0,006	0,014	*ETH10*	209	0,195	0,304
	77	0,351	0,428		211	0,205	0,266
	79	0,000	0,007		213	0,015	0,065
	81	0,026	0,130		215	0,040	0,016
	83	0,130	0,065		217	0,300	0,130
	85	0,000	0,022		219	0,145	0,179
	87	0,019	0,036		221	0,095	0,033
	89	0,247	0,109		223	0,000	0,005
	91	0,006	0,007		225	0,005	0,000
	93	0,013	0,036	*SPS115*	244	0,010	0,000
	95	0,013	0,014		248	0,365	0,435
	97	0,182	0,094		250	0,245	0,245
	99	0,000	0,007		252	0,095	0,174
	101	0,000	0,029		254	0,025	0,016
	103	0,006	0,000		256	0,175	0,098
BM2113	125	0,515	0,158	*SPS115*	258	0,080	0,027
	127	0,000	0,011		260	0,005	0,005
	129	0,086	0,147	*TGLA122*	135	0,095	0,103
	131	0,030	0,000		141	0,000	0,005
	133	0,005	0,011		143	0,450	0,179
	135	0,141	0,337		145	0,025	0,125
	137	0,111	0,103		149	0,040	0,288
	139	0,101	0,114		151	0,235	0,152
	141	0,005	0,043		153	0,045	0,049
	143	0,005	0,076		161	0,025	0,054
TGLA53	154	0,000	0,038	*INRA23*	169	0,085	0,043
	156	0,491	0,212		194	0,030	0,114
	158	0,035	0,077		196	0,000	0,092
	160	0,105	0,106		198	0,020	0,076
	162	0,018	0,221		202	0,360	0,103
	164	0,237	0,183		206	0,050	0,060
	166	0,018	0,087		208	0,130	0,065

Закінчення таблиці 22.2

1	2	3	4	5	6	7	8
TGLA53	168	0,018	0,000	*INRA23*	210	0,040	0,016
	170	0,026	0,029		212	0,010	0,033
	172	0,018	0,019		214	0,350	0,402
	174	0,018	0,010		216	0,010	0,038
	178	0,009	0,019				
	184	0,009	0,000				
TGLA126	109	0,091	0,000	*ETH225*	136	0,042	0,000
	115	0,273	0,333		138	0,125	0,000
	119	0,000	0,083		140	0,000	0,125
	121	0,091	0,000		142	0,104	0,167
	123	0,500	0,417		144	0,000	0,083
	125	0,000	0,167		146	0,021	0,021
	127	0,045	0,000		148	0,188	0,271
BM1818	258	0,177	0,022		150	0,125	0,042
	260	0,035	0,142		152	0,042	0,042
	262	0,116	0,355		154	0,000	0,104
	264	0,268	0,082		156	0,167	0,021
	266	0,086	0,219		158	0,104	0,104
	268	0,227	0,158		160	0,083	0,021
	270	0,076	0,016	*BM1824*	178	0,170	0,038
	272	0,015	0,000		180	0,530	0,293
	274	0,000	0,005		182	0,160	0,522
ETH3	101	0,006	0,000		184	0,010	0,000
	103	0,006	0,006		186	0,010	0,005
ETH3	109	0,000	0,006	*BM1824*	188	0,040	0,120
	113	0,000	0,006		190	0,000	0,005
	115	0,065	0,289		192	0,080	0,016
	117	0,441	0,313				
	119	0,118	0,066				
	121	0,224	0,187				
	123	0,006	0,012				
	125	0,082	0,084				
	127	0,012	0,018				
	129	0,018	0,012				
	131	0,024	0,000				

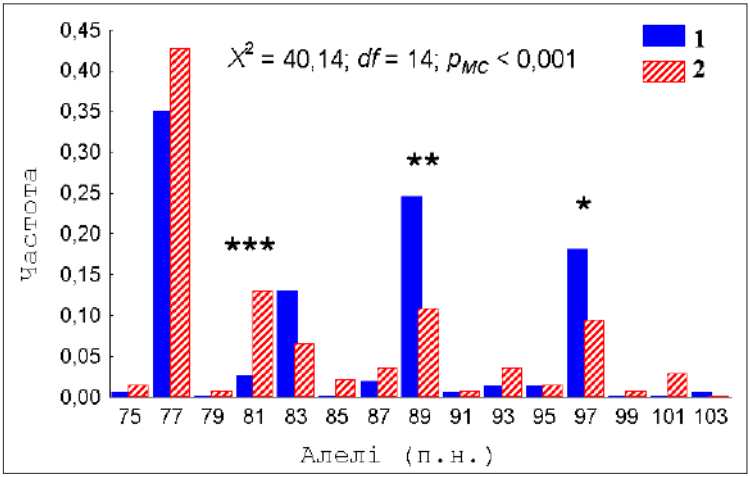


Рисунок 22.2. Розподіл за частотою алелів локусу *TGLA227* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Рідкісні генотипи (які засвідчуються тільки по одному разу) представлені п'ятьма варіантами. Ще шість генотипів зафіксовано двічі. Серед тварин низькокровного підтипу рідкісні генотипи було визначено у семи випадках (38,9 % кількості зареєстрованих генотипів), а серед тварин висококровного – у дев'яти (37,5 %). У цілому засвідчуються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 86{,}65$; $df = 27$; $p_{MC} < 0{,}001$). За частотою унікальних генотипів тварини проаналізованої популяції також відрізнялися: серед особин низькокровного підтипу було визначено лише чотири такі генотипи (14,3 %), тоді як серед особин висококровного – 10 (35,7 %). Проте ці відмінності були невірогідними (точний критерій Фішера: $p_F = 0{,}129$).

Встановлено, що частота окремих алельних варіантів вірогідно відрізнялась у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 80{,}68$; $df = 9$; $p_{MC} < 0{,}001$).

При цьому засвідчується суттєва нерівномірність за частотою розподілу окремих алелів (рис. 22.3). Так, з 10 визначених алелів значну частоту (вище 0,10) мали лише п'ять. Мінорними були алелі *BM2123*^{127} та *BM2123*^{133} (з частотами 0,005 та 0,008 відповідно).

Серед тварин низькокровного підтипу вірогідно частіше мали місце алелі *BM2123*^{125} та *BM2123*^{131}, у той час як за частотою алелів *BM2123*^{135}, *BM2123*^{141} та *BM2123*^{143}, навпаки, тварини висококровного підтипу переважали особин низькокровного (див. табл. 22.2).

Частина досліджуваних тварин різних підтипів мала низку унікальних алелів, що не були представлені у тварин іншого підтипу. Так, лише серед особин низькокровного підтипу зафіксовано алель *BM2123*^{131}, а серед тварин висококровного – алель *BM2123*^{127} (див. табл. 22.2).

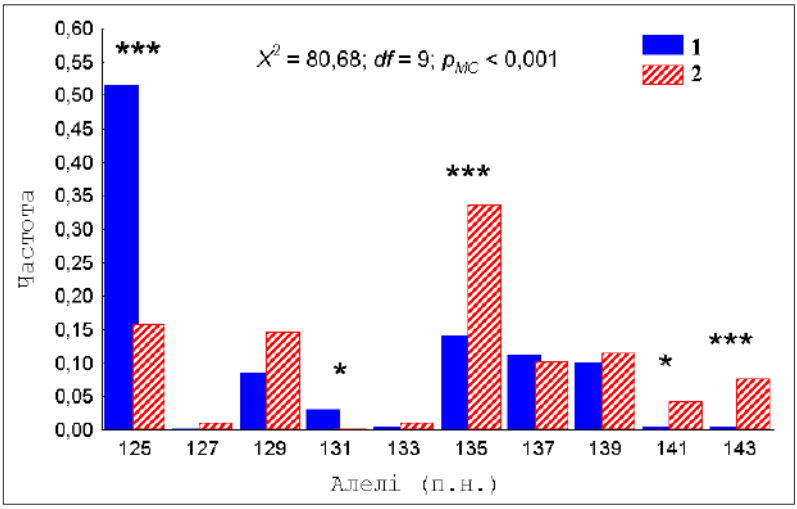


Рисунок 22.3. Розподіл за частотою алелів локусу *BM2113* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Локус *TGLA53*. Усього було виявлено 25 генотипових варіантів цього локусу у 107 досліджених особин. Із них широко представленими були генотипи $TGLA53^{156/156}$ (визначений у 26 особин), $TGLA53^{156/164}$ та $TGLA53^{164/164}$ (по 13 разів). Натомість деякі генотипи зафіксовано дуже рідко: дев'ять генотипів лише один раз та ще сім – по два рази. Отже, майже 2/3 усіх виявлених генотипів можна віднести до рідкісних. Серед тварин низько- та висококровного підтипів рідкісні генотипи засвідчувалися по дев'ять разів (60,0 та 45,0 % загальної кількості виявлених генотипів відповідно). У цілому мають місце вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 46{,}99$; $df = 12$; $p_{MC} < 0{,}001$).

За частотою унікальних генотипів тварини висококровного підтипу удвічі переважали тварин низькокровного (10 та 5 відповідно), проте ці відмінності були невірогідними (точний критерій Фішера: $p_F = 0{,}216$).

Загалом для цього локусу було зареєстровано 13 алелів, з яких найбільш поширеними були $TGLA53^{156}$ та $TGLA53^{164}$. Характер розподілу за частотою алелів свідчить про суттєві відмінності між тваринами різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 46{,}99$; $df = 12$; $p_{MC} < 0{,}001$). Тварини низькокровного підтипу характеризувалися підвищеною частотою алеля $TGLA53^{156}$ (0,358), у той час як тварини висококровного вірогідно переважали їх за частотою алелів $TGLA53^{162}$ та $TGLA53^{166}$ (рис. 22.4).

Частина досліджуваних тварин різних підтипів мала низку унікальних алелів, що не були представлені серед тварин іншого підтипу. Так, лише в особин низькокровного підтипу зафіксовано алелі $TGLA53^{168}$ та $TGLA53^{184}$ (із частотою 0,018 та 0,009 відповідно), а у тварин висококровного – алель $TGLA53^{154}$ (частота якого становила 0,038).

Локус *ETH10*. У 192 особин, проаналізованих за цим локусом, було виявлено 25 різних генотипових варіантів. Із них широко представленими в досліджуваних тварин були генотипи $ETH10^{209/211}$ (у 31 особини), $ETH10^{217/219}$ (у 19 особин), $ETH10^{209/219}$ та $ETH10^{211/217}$ (у 17 особин).

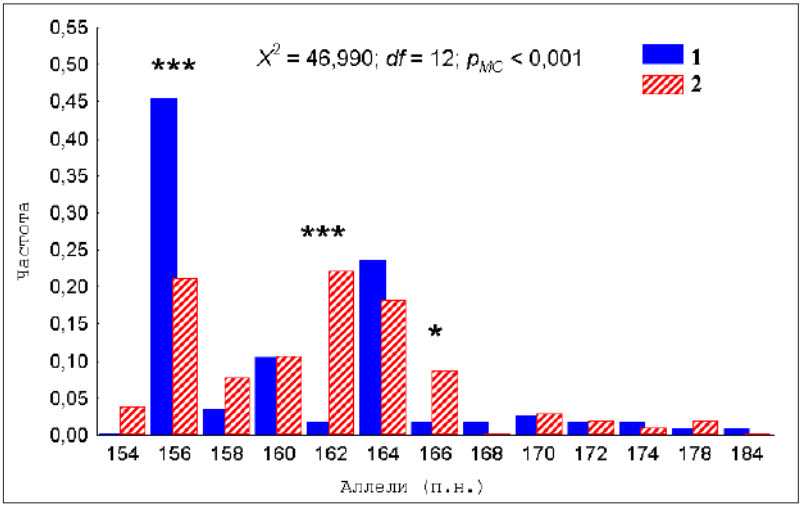


Рисунок 22.4. Розподіл за частотою алелів локусу *TGLA53* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

Крім того, визначено лише шість рідкісних генотипів (чотири генотипи зареєстровано по одному разу та два генотипи – двічі). Проте за окремими підтипами кількість унікальних генотипів була суттєво більшою (вісім та дев'ять відповідно).

У цілому зафіксовано вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 47{,}83$; $df = 24$; $p_{MC} < 0{,}001$).

Тварини проаналізованої популяції майже не відрізнялися за частотою унікальних генотипів: серед особин низькокровного підтипу було визначено лише два такі варіанти (8,0 %), тоді як серед особин висококровного – три (12,0 %).

Низьким було й алельне різноманіття: у досліджених тварин виявлено загалом лише дев'ять алелів. При цьому частота окремих із них вірогідно відрізнялась у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 35{,}27$; $df = 8$;

$p_{MC} < 0{,}001$). Так, тварини низькокровного підтипу переважали за частотою алелів $ETH10^{217}$ та $ETH10^{221}$, а тварини висококровного – за частотою алелів $ETH10^{209}$ та $ETH10^{213}$ (рис. 22.5).

Два алелі були унікальними – $ETH10^{225}$ (визначений лише серед тварин низькокровного підтипу) та $ETH10^{223}$ (визначений лише серед тварин висококровного підтипу) (див. табл. 22.2).

Локус *SPS115.* Серед тварин, тестованих за цим локусом (192 особини), було виявлено 19 різних генотипових варіантів. Із них широко представленими в досліджуваних тварин були генотипи $SPS115^{248/250}$ (визначений у 36 особин), $SPS115^{248/248}$ (у 31 особини), $SPS115^{248/252}$ (у 25 особин) та $SPS115^{248/256}$ (у 23 особин). При цьому рідкісні генотипи (що визначалися тільки один раз) представлені лише трьома варіантами. Ще один генотип зафіксовано двічі.

Серед тварин низькокровного підтипу рідкісні генотипи засвідчувалися чотири рази (23,5 %), а серед тварин висококровного – три (20,0 %).

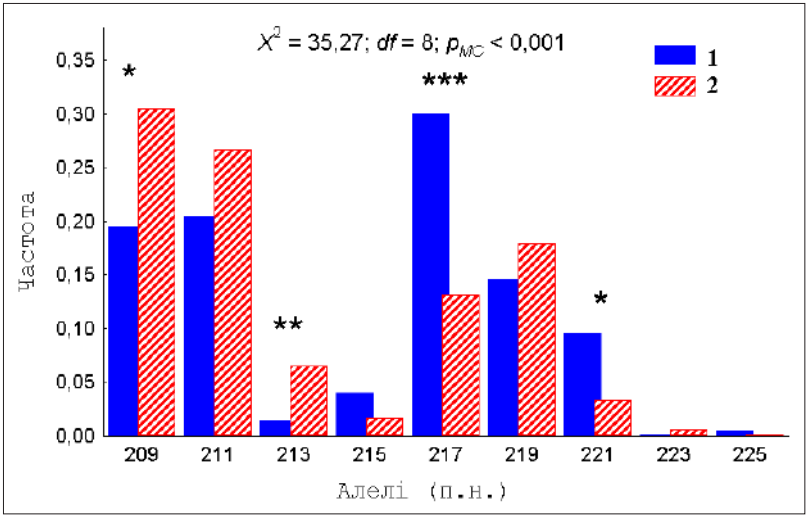


Рисунок 22.5. Розподіл за частотою алелів локусу *ETH10* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

У цілому, зафіксовано вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 28{,}89$; $df = 18$; $p_{MC} < 0{,}05$).

Щодо унікальних генотипів тварини проаналізованої популяції також мали певні відмінності: серед особин низькокровного підтипу було визначено тільки чотири такі варіанти (21,1 %), тоді як серед особин висококровного підтипу – лише два (10,5 %). Проте ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}660$).

Усього було зареєстровано вісім алельних варіантів, при цьому алель SPS115^{244} було зафіксовано лише серед тварин низькокровного підтипу (рис. 22.6).

Стосовно алельного різноманіття, то й тут частота окремих варіантів алелів вірогідно відрізнялась у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 16{,}88$; $df = 7$; $p_{MC} < 0{,}05$).

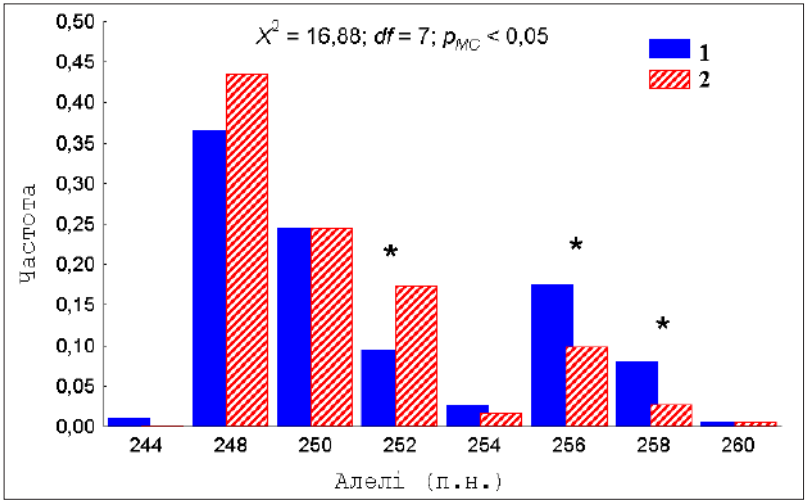


Рисунок 22.6. Розподіл за частотою алелів локусу *SPS115* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

При цьому серед тварин низькокровного підтипу вірогідно вищою була частота алелів *SPS115*^{256} та S*PS115*^{258} (див рис. 22.6). З іншого боку, тварини висококровного підтипу вірогідно переважали за частотою алеля *SPS115*^{252} (див. табл. 22.2).

Локус *TGLA122*. За цим локусом було зареєстровано один із найвищих рівнів генетичного різноманіття: серед 192 особин, прогенотипованих за локусом *TGLA122*, було виявлено 31 генотиповий варіант. Найбільш поширеними з них було два – *TGLA122*$^{143/151}$ (зафіксовано у 28 особин) та *TGLA122*$^{143/143}$ (22 особини). З іншого боку, сім генотипових варіантів засвідчувалися в досліджуваних тварин рідко (три – лише один раз та чотири – двічі).

Однак якщо розглядати рідкісні варіанти за окремими підтипами, їх кількість буде значною – 11 серед тварин низькокровного підтипу (45,8 %) та сім серед тварин висококровного (25,9 %).

Нами було визначено вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 91{,}42$; $df = 30$; $p_{MC} < 0{,}001$).

Щодо унікальних генотипів, то тварини проаналізованої популяції також відрізнялися: серед особин низькокровного підтипу було відмічено лише чотири такі варіанти (12,9 %), у той час як серед особин висококровного підтипу – сім (22,5 %). Проте ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}508$).

Для цього локусу було зареєстровано лише дев'ять варіантів (рис. 22.7).

Характерною особливістю локусу *TGLA122* є те, що мають місце значні «провали» у розподілі алелів за їх довжиною. Так, наприклад, на інтервалі між алелем *TGLA122*^{153} та алелем *TGLA122*^{169} можна було очікувати наявність дев'яти алелів, тоді як фактично серед тварин південної м'ясної породи визначено лише три з них (див. рис. 22.7).

У цілому, за частотою окремих варіантів алелів встановлено вірогідні відмінності у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 81{,}38$; $df = 8$; $p_{MC} < 0{,}001$).

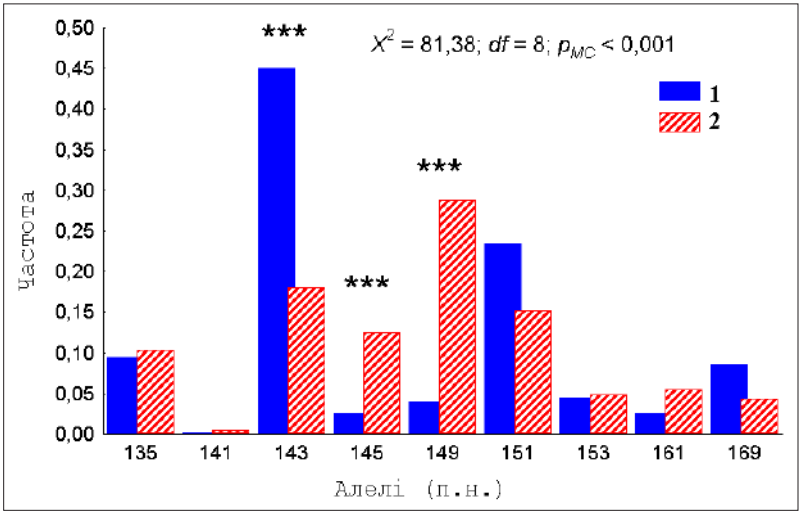


Рисунок 22.7. Розподіл за частотою алелів локусу *TGLA122* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

Серед тварин низькокровного підтипу вірогідно частіше засвідчувався алель $TGLA122^{143}$, проте як частота алелів $TGLA122^{145}$ та $TGLA122^{149}$, навпаки, була вищою у тварин висококровного підтипу (див. табл. 22.2).

Алель $TGLA122^{141}$ було визначено лише один раз і лише серед тварин висококровного підтипу (див. табл. 22.2).

Локус *INRA23*. Серед 192 особин, досліджених за цим локусом, було виявлено 37 різних генотипових варіантів. Із них широко представленими у піддослідних тварин були генотипи $INRA23^{202/214}$ (визначений у 32 особин) та $INRA23^{214/214}$ (25 особин). При цьому загальна кількість генотипів, що було зафіксовано у тварин висококровного підтипу майже у півтора рази перевищувало аналогічний показник у тварин низькокровного підтипу (32 та 20 відповідно).

З іншого боку, кількість рідкісних генотипів, що визначалися тільки по одному разу (10 генотипів) чи двічі (11 генотипів),

є значною і для породи в цілому становить близько 57 % загальної кількості зареєстрованих генотипів за цим локусом.

Серед тварин низькокровного підтипу унікальні генотипи засвідчувалися сім разів (35,0 % кількості зареєстрованих генотипів), у той час як серед тварин висококровного – 16 (50,0 %).

Мають місце високо вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 88{,}83$; $df = 36$; $p_{MC} < 0{,}001$).

Крім того, тварини південної м'ясної породи різних підтипів вірогідно відрізнялися й за кількістю унікальних генотипів: серед тварин низькокровного підтипу їх було визначено лише п'ять, а серед тварин висококровного – 16 (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}009$).

Загальна кількість алелів, що було визначено за цим локусом серед тварин південної м'ясної породи, становить 10 (рис. 22.8).

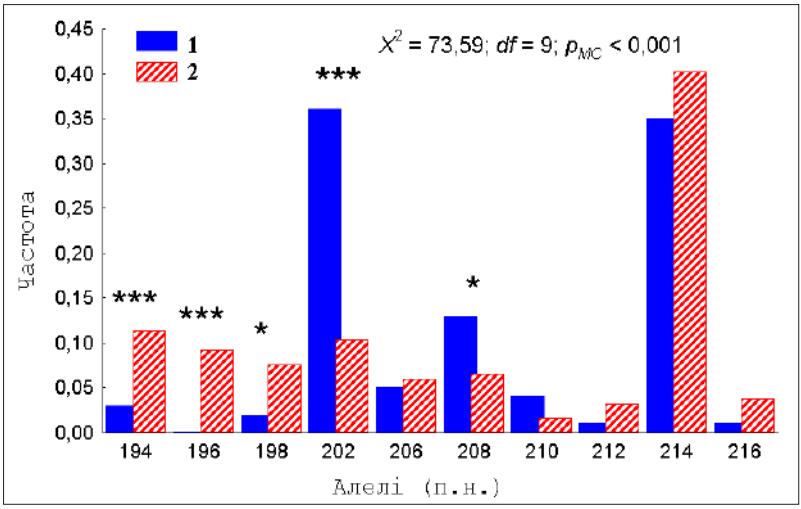


Рисунок 22.8. Розподіл за частотою алелів локусу *INRA23* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

Щодо алельного різноманіття за окремими підтипами, то й тут частота окремих варіантів алелів вірогідно відрізнялася (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 73{,}59$; $df = 9$; $p_{MC} < 0{,}001$). Серед тварин низькокровного підтипу вірогідно вищою була частота алелів $INRA23^{202}$ та $INRA23^{208}$ (див. табл. 22.2), у той час як серед тварин висококровного вірогідно вищою була частота алелів $INRA23^{194}$, $INRA23^{196}$ та $INRA23^{198}$. При цьому алель $INRA23^{196}$ був визначений лише серед тварин висококровного підтипу (див. табл. 22.2).

Локус *TGLA126*. На жаль, для цього локусу було отримано генотипові дані лише для 19 особин, у яких було виявлено 9 різних генотипових варіантів. Найчастіше мали місце генотипи $TGLA126^{115/123}$ (у п'ятьох тварин) та $TGLA126^{123/123}$ (у чотирьох).

Частота окремих алелів (із сімох зареєстрованих для породи в цілому) вірогідно не відрізнялася серед тварин різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 8{,}44$; $df = 6$; $p_{MC} = 0{,}155$). Більш того, за частотою жодного з алелів тварини різних підтипів вірогідно не відрізнялися між собою (рис. 22.9).

При цьому найбільш поширеними у тварин південної м'ясної породи були алелі $TGLA126^{115}$ та $TGLA126^{123}$.

Локус *BM1818*. Усього за цим локусом було досліджено 189 особин, у яких було виявлено 32 різні генотипові варіанти. Із них широко представленими були генотипи $BM1818^{264/268}$ (визначений у 24 особин), $BM1818^{262/268}$ (у 20 особин) та $BM1818^{262/266}$ (у 17 особин). Рідкісні генотипи (що зафіксовано лише по одному разу) представлені шістьма варіантами. Ще п'ять генотипів визначалися двічі. Серед тварин низькокровного підтипу унікальні генотипи мали місце сім разів (26,9 % кількості зареєстрованих генотипів), а серед тварин висококровного – чотири (20,0 %).

Нами було зафіксовано вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 94{,}12$; $df = 31$; $p_{MC} < 0{,}001$).

Стосовно унікальних генотипів, то тварини проаналізованої популяції також відрізнялися: серед особин низькокровного підтипу було визначено удвічі більше таких варіантів (37,5 %), ніж серед особин висококровного (18,8 %). Проте ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}164$).

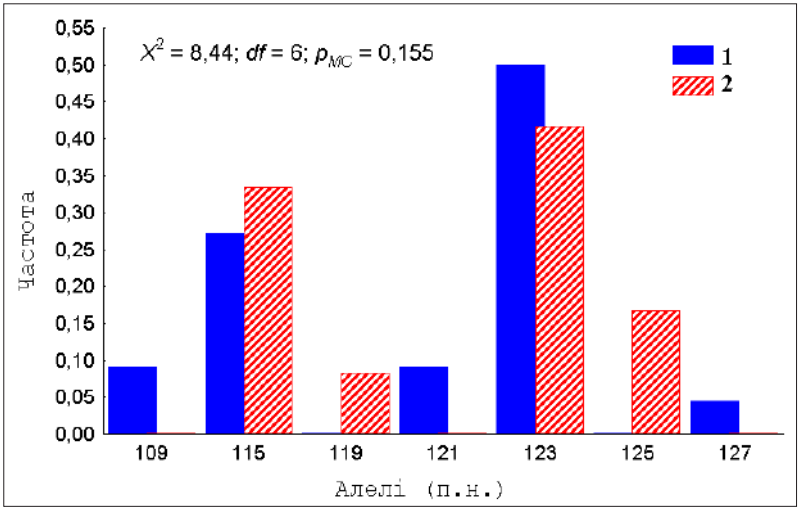


Рисунок 22.9. Розподіл за частотою алелів локусу *TGLA126* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів

Усього у тварин південної м'ясної породи було визначено дев'ять алелів за локусом *BM1818* (рис. 22.10). Частота окремих алелів вірогідно відрізнялась у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: X^2 = 101,17; *df* = 8; $p_{MC} < 0{,}001$).

У тварин низькокровного підтипу вірогідно вищою була частота алелів $BM1818^{258}$, $BM1818^{264}$ та $BM1818^{270}$, у той час як за частотою алелів $BM1818^{260}$, $BM1818^{262}$ та $BM1818^{266}$, навпаки, тварини висококровного підтипу вірогідно переважали особин низькокровного.

Крім того, частина досліджуваних тварин різних підтипів мала низку унікальних алелів, які не були представлені серед тварин іншого підтипу. Так, лише в особин низькокровного підтипу засвідчувався алель $BM1818^{272}$, а лише у тварин висококровного – алель $BM1818^{274}$ (див. табл. 22.2).

Локус *ETH3*. Серед 168 особин, проаналізованих за цим локусом, було виявлено 30 різних генотипових варіантів. Із них

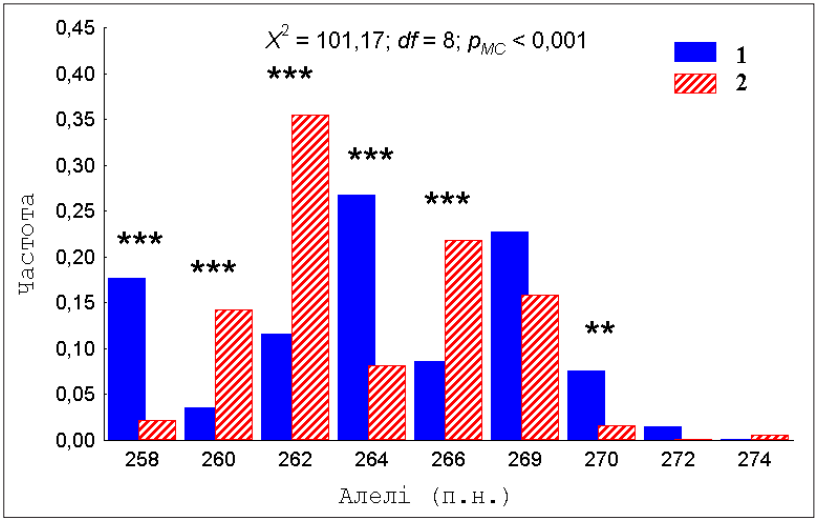


Рисунок 22.10. Розподіл за частотою алелів локусу *BM1818* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

широко представленими у тварин південної м'ясної породи були генотипи $ETH3^{117/117}$ (визначений у 39 особин), $ETH3^{115/115}$ (у 19 особин) та $ETH3^{117/121}$ (у 18 особин).

З іншого боку, майже 2/3 всіх виявлених генотипів були рідкісними, тобто зафіксовані лише один раз (15 генотипів) або двічі (п'ять генотипів). У тварин низькокровного підтипу рідкісні генотипи засвідчувались 13 разів (59,1 % кількості зареєстрованих генотипів), а серед тварин висококровного – 10 (50,0 %).

Мають місце вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 55{,}39$; $df = 29$; $p_{MC} < 0{,}001$).

Щодо унікальних генотипів, то тварини проаналізованої популяції відрізнялися незначною мірою: в особин низькокровного підтипу було визначено 10 таких варіантів (33,3 %), тоді як в особин висококровного – вісім (26,7 %). Природно, ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}779$).

Стосовно алельного різноманіття, то частота окремих варіантів із 13 визначених за цим локусом алелів вірогідно відрізнялась у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 38{,}38$; $df = 12$; $p_{MC} < 0{,}001$). Характерно, що алелі з дуже низькою масою (101–113 п.н.) мали дуже низьку частоту (рис. 22.11).

Серед тварин низькокровного підтипу вірогідно вищою була частота алеля $ETH3^{117}$, у той час як серед тварин висококровного – алеля $ETH3^{117/115}$ (див. табл. 22.2).

З іншого боку, частина досліджуваних тварин різних підтипів мала кілька унікальних алелів, які не були представлені у тварин іншого підтипу. Так, лише в особин низькокровного підтипу зафіксовано алелі $ETH3^{101}$ та $ETH3^{131}$, а серед тварин висококровного – алелі $ETH3^{109}$ та $ETH3^{113}$ (див. табл. 22.2).

Локус *ETH225*. Усього за цим локусом було генотиповано 48 особин, у яких було виявлено 19 різних генотипових

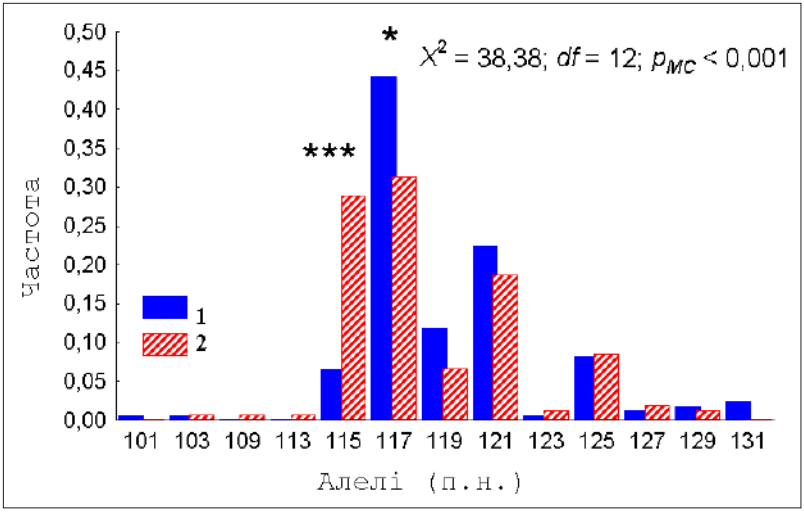


Рисунок 22.11. Розподіл за частотою алелів локусу *ETH3* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

варіантів. Із них широко представленими в досліджуваних тварин були генотипи *ETH225*$^{148/148}$ (визначений у восьми особин) та *ETH225*$^{142/142}$ (п'ять особин). При цьому близько 2/3 генотипів були рідкісними: сім із них мали місце лише по одному разу й ще п'ять – двічі.

У тварин низькокровного підтипу унікальні генотипи зафіксовано п'ять разів (41,7 % кількості зареєстрованих), а у тварин висококровного – сім (53,8 %).

У цілому, за тваринами південної м'ясної породи різних підтипів не визначено вірогідних відмінностей щодо характеру розподілу окремих генотипових варіантів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 24{,}7$; $df = 18$; $p_{MC} = 0{,}065$).

Також не було зафіксовано вірогідних відмінностей за кількістю унікальних генотипів у тварин різних підтипів: серед тварин низькокровного підтипу було зареєстровано шість таких варіантів (31,6 %), а серед тварин висококровного – сім (36,8 %).

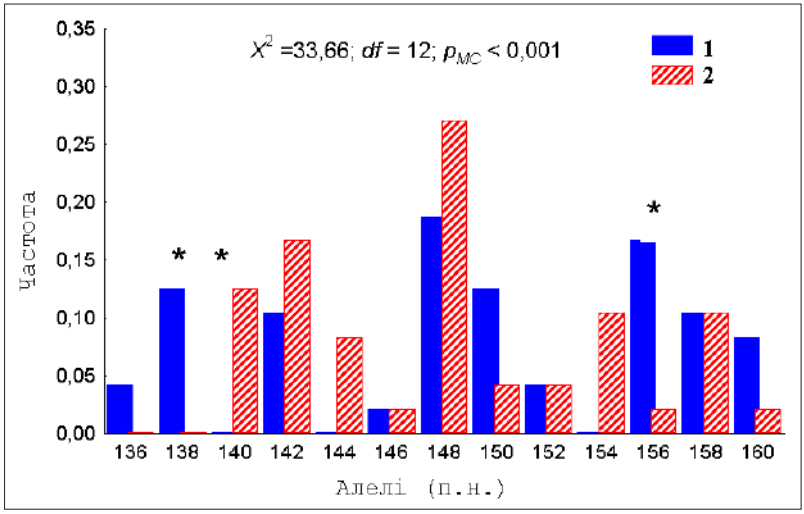


Рисунок 22.12. Розподіл за частотою алелів локусу *ETH225* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

Розподіл за частотою 13 виявлених за цим локусом алелів у тварин різних підтипів наведено на рис. 22.12.

Характерно, що частина цих алелів представлена лише у тварин одного з підтипів. Так, алелі *ETH225*^{136} та *ETH225*^{138} було визначено лише у тварин низькокровного підтипу, тоді як алелі *ETH225*^{140}, *ETH225*^{144} та *ETH225*^{154} – лише серед тварин висококровного підтипу.

У цілому, тварини різних підтипів вірогідно відрізняються за частотою окремих алелів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 33{,}66$; $df = 12$; $p_{MC} < 0{,}001$) (див. рис. 22.12). Це зумовлено тим, що за частотою алелів *ETH225*^{138} та *ETH225*^{156} тварини низькокровного підтипу вірогідно переважали тварин висококровного, а за частотою алеля *ETH225*^{140}, навпаки, тварини висококровного підтипу вірогідно переважали тварин низькокровного (див. табл. 22.2).

Локус *BM1824*. Серед 192 особин, генотипованих за цим локусом, було виявлено 18 різних генотипових варіантів. Із них широко представленими в досліджуваних тварин були генотипи *BM1824*$^{180/180}$ (визначений у 41 особини), *BM1824*$^{180/182}$ (у 38 особин) та *BM1824*$^{182/182}$ (у 32 особин).

Рідкісні генотипи (що зафіксовано тільки по одному разу) представлені лише п'ятьма варіантами. І ще один генотиповий варіант засвідчувався двічі.

Серед тварин низькокровного підтипу унікальні генотипи мали місце чотири рази (26,7 % кількості зареєстрованих генотипів), а серед тварин висококровного – три (25,0 %).

У цілому, засвідчуються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у тварин південної м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 72{,}33$; $df = 17$; $p_{MC} < 0{,}001$).

Щодо унікальних генотипів, то тварини проаналізованої популяції також відрізнялися: в особин низькокровного підтипу було визначено тільки шість таких варіантів (33,3 %), проте в особин висококровного – лише три (16,7 %), хоча ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0{,}443$).

Стосовно алельного різноманіття встановлено, що частота окремих алелів вірогідно відрізнялась у тварин південної

м'ясної породи різних підтипів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 86{,}65$; $df = 27$; $p_{MC} < 0{,}001$) (рис. 22.13). При цьому частина алелів була мінорною, тобто мала місце з частотою менше ніж 0,05. Це алелі *BM1824*^{184}, *BM1824*^{186} та *BM1824*^{190} (див. табл. 22.2). Для решти алелів засвідчується суттєве переважання їх у тварин одного підтипу над тваринами іншого. Так, за частотою алелів *BM1824*^{178}, *BM1824*^{180} та *BM1824*^{192} вірогідно переважали тварини низькокровного підтипу, а за частотою алелів *BM1824*^{182} та *BM1824*^{188}, навпаки, – тварини висококровного підтипу (рис. 22.13).

Наведені вище оцінки, на жаль, ґрунтуються на різній кількості проаналізованих тварин, що унеможливлює їх коректне порівняння (як між підтипами, так і між окремими використаними локусами). Тому нами було використано спеціальні методи, що дозволяють оцінити потенційне різноманіття (за умови, що обсяг вибірки, яка аналізується, прагне до нескінченності), насамперед використавши непараметричний метод

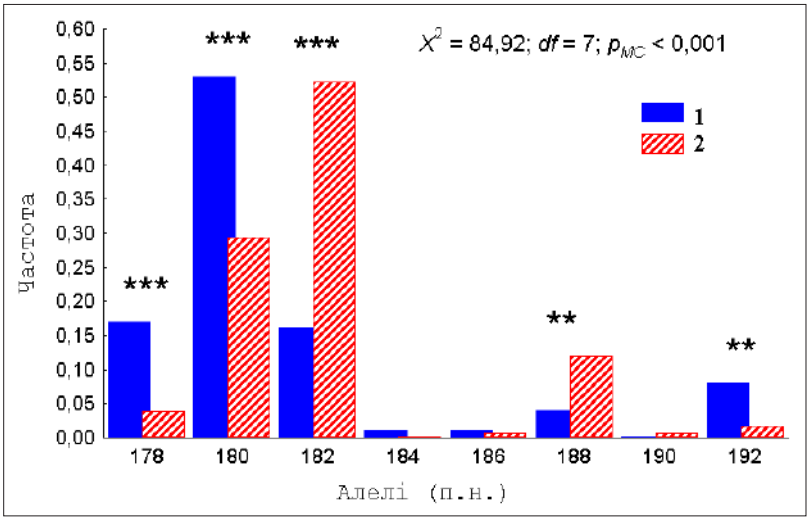


Рисунок 22.13. Розподіл за частотою алелів локусу *BM1824* у тварин південної м'ясної породи низько- (1) та висококровного (2) підтипів (позначено алелі, частота яких вірогідно відрізнялася)

А. Чао (Chao, 2005). На рисунку 22.14 наведено отримані за цим методом оцінки кількості генотипів для використаних нами локусів мікросателітної ДНК за двома підтипами.

Найвищим рівнем генотипового різноманіття характеризуються локуси *ETH3* (у тварин обох підтипів) та *INRA23* (у тварин висококровного підтипу): для них кількість зареєстрованих генотипів може сягати 60 та навіть більше. Одночасно найнижчим рівнем генотипової мінливості характеризувалися локуси *BM1824*, *ETH225* та *SPS115*.

У цілому, вірогідні відмінності за кількістю генотипових варіантів серед тварин різних підтипів південної м'ясної породи нами не встановлені. Виняток становить лише локус *INRA23*, за яким цей показник був вірогідно вищим у тварин висококровного підтипу порівняно з низькокровним (57,6 та 26,1 відповідно).

Як відомо, процес, що забезпечує появу та існування таких гіперваріабельних молекулярно-генетичних маркерів,

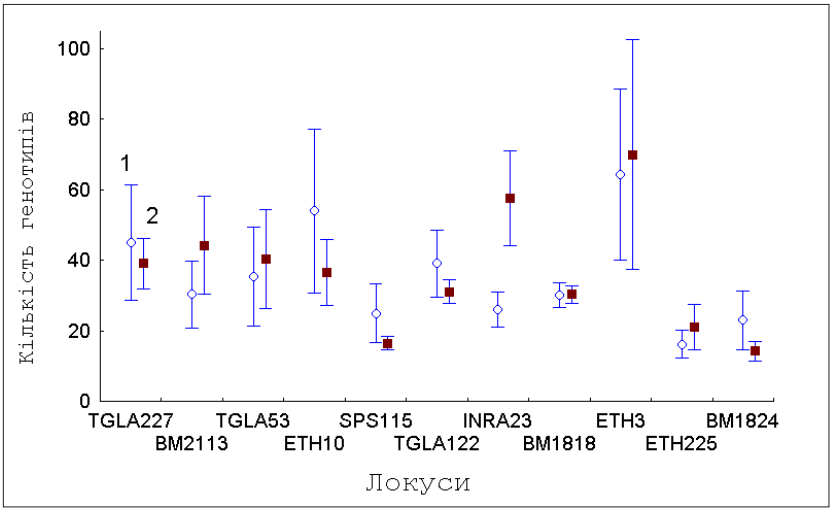


Рисунок 22.14. Оцінки потенційної кількості генотипів (±1 SD), отримані за непараметричним методом А. Чао на основі мікросателітних локусів корів низько- (1) та висококровного (2) підтипів південної м'ясної породи

як мікросателіти ДНК, дотепер остаточно не визначений. Натомість існують дві основні моделі, що пояснюють як алельну різноманітність, так і характер розподілу алелів мікросателітної ДНК за певним локусом. Це – модель нескінченної кількості алелів (IAM – Infinite Alleles Model; Kimura, Crow, 1964; Ewens, 1972) та покрокова мутаційна модель (SMM – Stepwise Mutation Model; Kimura, Ohta, 1975; Ohta, Kimura, 1973).

На рисунку 22.15 наведено отримані в ході аналізу оцінки алельного різноманіття для кожного з використаних в аналізі локусів (за окремими підтипами), а також аналогічні оцінки, за припущення, що справедливою є модель IAM або модель SMM. У цілому, модельні оцінки кількості алелів або занижують (для моделі SMM), або завищують (для моделі IAM) фактичні величини. Виняток становлять лише локуси *TGLA227* (у тварин висококровного підтипу) та *TGLA53* (у тварин низькокровного підтипу), для яких кількість зареєстрованих алелів навіть більше, ніж очікувалось при моделі IAM (рис. 22.15).

Для тварин низькокровного підтипу модель SMM була більш адекватною для апроксимації рівня алельного різноманіття за локусами мікросателітів, ніж модель IAM (критерій Хі-квадрат: 13,5 та 34,9 відповідно; за $\chi^2_{11}(0,05)=19,68$). При цьому для моделі SMM вірогідна різниця була отримана лише для локусу *TGLA53*, у той час як для моделі IAM – для локусів *ETH10*, *SPS115*, *BM1818* та *ETH225*. Для тварин висококровного підтипу також модель SMM була більш адекватною для апроксимації рівня алельного різноманіття за локусами мікросателітів, ніж модель IAN (критерій Хі-квадрат: 10,0 та 40,5 відповідно; за $\chi^2_{11}(0,05)=19,68$).

Вірогідні відхилення для цих тварин було зареєстровано: при моделі SMM – для локусу *TGLA227*; при моделі IAM – для локусів *BM2113*, *TGLA53*, *ETH10*, *TGLA122* та *BM1818*. При цьому для більшості локусів характер розподілу за частотою окремих алелів наближений до одномодального із перевагою алеля найчастіше середньої довжини та з поступовим зниженням частот алелів, що мають або більшу, або меншу довжину (наприклад, для локусів *SPS115*, *TGLA122*, *BM1818*, *ETH3*, *ETH225*, *BM1824*).

Для решти локусів такий тип розподілу може порушуватися за рахунок «викидів» для найменших/найбільших за довжиною алелів, частота яких може бути дуже високою (наприклад, для локусів *TGLA227*, *BM2113*, *TGLA53*, *ETH10*, *INRA23*, *TGLA126*). Проте і в цих випадках характер розподілу за частотою алелів наближається до типового для моделі SMM.

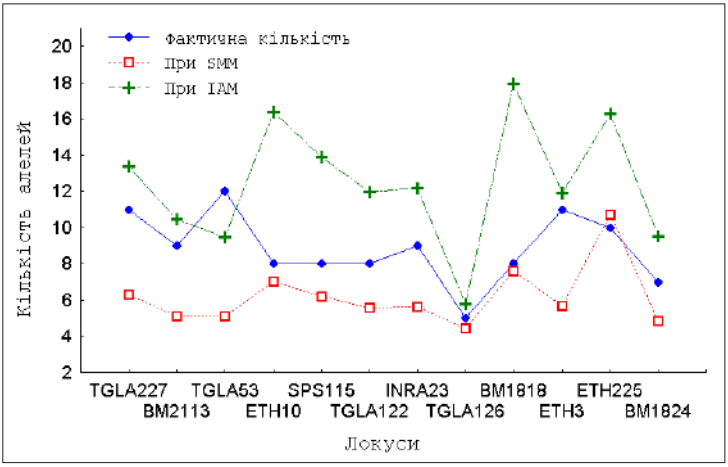
Отже, для тварин південної м'ясної породи вперше проаналізовано рівень генетичного поліморфізму з використанням гіперваріабельних ділянок ДНК – локусів мікросателітів.

У цілому для породи для різних локусів мікросателітів кількість визначених генотипових варіантів варіювала від 18 (для локусу *BM1824*) до 37 (для локусу *INRA23*). При цьому для всіх досліджених локусів розподіл частот окремих генотипів вірогідно відрізнявся у тварин низько- та висококровного підтипів (крім локусу *TGLA126*, кількість проаналізованих тварин за яким була дуже низькою). Оцінки потенційного генотипового різноманіття за локусами мікросателітів ДНК (отримані на підставі методу А. Чао) не відрізнялися для тварин обох підтипів, крім локусу *INRA23*.

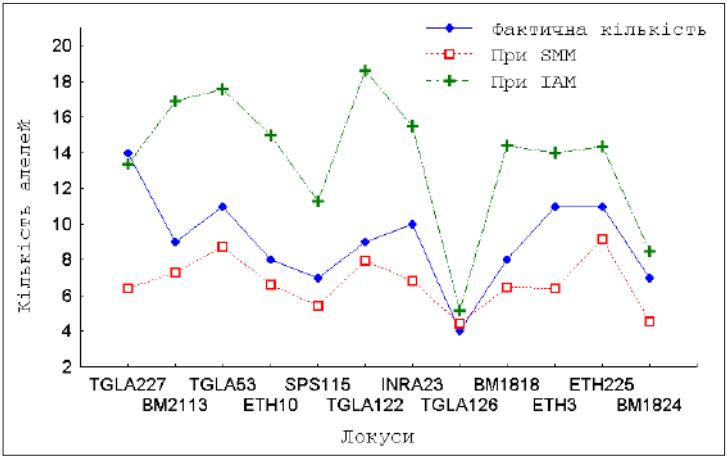
Частина генотипів були рідкісними, тобто засвідчувалися лише в окремих тварин: їх частка варіювала від 8,8 % (для локусу *TGLA122*) до 50,0 % (для локусу *ETH3*). Серед тварин окремих підтипів частка рідкісних генотипів могла сягати й більших величин. Наприклад, дев'ять із 15 генотипів (60,0 %), визначених у тварин низькокровного підтипу за локусом *TGLA53*, зафіксовано лише по одному разу у вибірці.

Аналогічно частка унікальних генотипів, тобто характерних лише для тварин певного підтипу, варіювала від 8,0 % (для локусу *ETH10* у тварин низькокровного підтипу) до 43,2 % (для локусу *INRA23* у тварин висококровного підтипу).

Встановлено, що характер мінливості стосовно досліджених локусів мікросателітів ДНК у тварин південної м'ясної породи (як щодо кількості зареєстрованих алелів, так і щодо характеру їх розподілу) більш адекватно можна описати покроковою мутаційною моделлю (SMM – stepwise mutation model).



A



B

Рисунок 22.15. Фактична кількість алелів за локусами мікросателітної ДНК корів низько- (А) та висококровного (В) підтипів південної м'ясної породи та оцінки кількості алелів, розрахованих за різними моделями (пояснення в тексті)

ГЛАВА 23
ВНУТРІШНЬОПОРОДНА ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ТА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ КОРІВ ПІВДЕННОЇ М'ЯСНОЇ ПОРОДИ ЗА МІКРОСАТЕЛІТНИМИ ЛОКУСАМИ ДНК

Одним з ефективних напрямків використання генетичних маркерів, у тому числі й ДНК-маркерів, як у теоретичному плані, так і в практичній селекційній роботі є аналіз особливостей структури порід (і внутрішньопородних груп), а також оцінка в моніторингових дослідженнях генетичних змін низки суміжних поколінь у зв'язку з селекційним процесом. Тому на особливу увагу заслуговує аналіз алелофонду новостворених селекційних формувань. У практичній племінній роботі використання генетичних маркерів різних типів (імуногенетичних, ДНК-маркерів і т. п.) дозволяє також конкретизувати уявлення про ступінь консолідації й диференціації «молодих» порід, у тому числі південної м'ясної породи (Вороненко та ін., 2009).

Таврійський внутрішньопорідний тип південної м'ясної породи великої рогатої худоби був апробований у 2008 р. та затверджений у 2009 р. (Вороненко та ін., 2009; Зубець та ін., 1996; Вороненко та ін., 2009). За час, що пройшов з моменту затвердження цього внутрішньопородного типу, було проведено детальний аналіз його генетичної структури (як у цілому, так і за підтипами) з використанням імуногенетичних підходів (Вороненко та ін., 2009).

У цей період набули розвитку й молекулярно-генетичні методи аналізу, насамперед, методи аналізу популяцій

сільськогосподарських тварин з використанням ДНК-технологій. ДНК-технології (насамперед, ПЛР) роблять можливим виявлення генетичних маркерів різних типів. Серед них мікросателіти ДНК (або STR – *short tandem repeats*) ідентифіковані в усіх еукаріотичних видів. Мікросателіти – короткі тандемні олігонуклеотидні повтори завдовжки 1–8 пар нуклеотидів. Завдяки високій варіабельності, кодомінантному характеру успадкування, високому ступеню поліморфізму, відомій локалізації в геномі вони дають змогу вирішувати широкий спектр теоретичних і практичних завдань у селекційній роботі, а також розробляти питання маркер-допоміжної селекції (Дзіцюк, Мельник, 2013).

Функціональне значення більшої частини мікросателітів є невідомим, оскільки вони ще не до кінця вивчені й у цьому напрямі необхідні подальші дослідження. Ці структури наявні в ділянках рекомбінацій, регуляції генної активності, конденсації та упаковці ДНК і хромосом і, можливо, відповідають за процеси транскрипції та трансляції. Високополіморфний характер і менделівський, кодомінантний тип успадкування мікросателітів робить їх ідеальними ДНК-маркерами при аналізі геному сільськогосподарських тварин (Зиновьева, Гладырь, 2011).

Останнім часом вони набувають дедалі більшого застосування при вивченні рівня генетичної мінливості й генетичної диференціації для різних порід свійських тварин: свиней (Луговий, 2013; 2013а), коней (Дзіцюк, Мельник, 2013), великої рогатої худоби (Мохначова, 2008; Мельник, 2011) та ін.

Використано мікросателіти ДНК і для аналізу генетичної структури та генетичної диференціації тварин таврійського підтипу південної м'ясної породи (як у цілому, так і за підтипами).

Нами було встановлено, що у тварин низькокровного підтипу середня кількість алелів для 12 використаних локусів мікросателітів становила 8,83 (табл. 23.1). При цьому найнижчу кількість алелів було зареєстровано для локусу *TGLA126* (п'ять алелів), а найвищу – для локусу *TGLA53* (12 алелів).

Найбільш ефективну кількість алелів (*Ae* = 7,89) зафіксовано для локусу *ETH225*, що свідчить про порівняно рівномірний розподіл їх частот.

Таблиця 23.1

Показники генетичної мінливості низькокровного підтипу південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	*n*	*Na*	*Ae*	*Ho*	*He*	*Fis*
TGLA227	77	11	4,25	0,649	0,765	0,151
BM2113	99	9	3,16	0,717	0,684	–0,049
TGLA53	57	12	3,20	0,351	0,688	0,490
ETH10	100	8	4,95	0,810	0,798	–0,015
SPS115	100	8	4,17	0,720	0,760	0,053
TGLA122	100	8	3,59	0,730	0,721	–0,012
INRA23	100	9	3,64	0,740	0,725	–0,020
TGLA126	11	5	2,92	0,545	0,657	0,170
BM1818	98	8	5,43	0,867	0,816	–0,063
ETH3	85	11	3,70	0,329	0,729	0,548
ETH225	24	10	7,89	0,167	0,873	0,809
BM1824	100	7	2,91	0,620	0,656	0,055
У цілому	×	8,83 ± 0,56	4,15 ± 0,41	0,604 ± 0,062	0,739 ± 0,019	×

У цілому середня фактична гетерозиготність (*Ho* = 0,604) значно поступалася середній очікуваній гетерозиготності (*He* = 0,739), що свідчить про значний дефіцит гетерозигот серед досліджених тварин цього підтипу. Найбільш високі значення індексу фіксації (*Fis*) було зафіксовано для локусів *TGLA53* (0,490), *ETH3* (0,548) та *ETH225* (0,809).

Корови висококровного підтипу мали більш високий рівень поліморфізму мікросателітних локусів (табл. 23.2).

Середня кількість алелів для тварин цього підтипу становила 9,08, із лімітом – від 4 (для локусу *TGLA126*) до 14 алелів на локус (для локусу *TGLA227*). Ефективна кількість алелів (*Ae*) була найвищою в локусах *ETH225* (6,66) та *TGLA53* (6,46). Також, як і худоба низькокровного підтипу, ці тварини характеризувалися значним дефіцитом гетерозиготності: для 12 локусів середня фактична гетерозиготність становила *Ho* = 0,684, а середня очікувана гетерозиготність – *He* = 0,769. При цьому значний дефіцит гетерозиготності (*Fis*) було визначено для локусів *TGLA227* (0,210), *TGLA53* (0,431), *ETH3* (0,266) та *ETH225* (0,706).

Таблиця 23.2

Показники генетичної мінливості висококровного підтипу південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	*n*	*Na*	*Ae*	*Ho*	*He*	*Fis*
TGLA227	69	14	4,36	0,609	0,771	0,210
BM2113	92	9	5,22	0,859	0,808	–0,062
TGLA53	52	11	6,46	0,481	0,845	0,431
ETH10	92	8	4,58	0,793	0,782	–0,015
SPS115	92	7	3,45	0,717	0,710	–0,010
TGLA122	92	9	5,82	0,859	0,828	–0,037
INRA23	92	10	4,75	0,772	0,790	0,023
TGLA126	6	4	3,13	1,000	0,681	–0,469
BM1818	91	8	4,38	0,769	0,772	0,003
ETH3	83	11	4,37	0,566	0,771	0,266
ETH225	24	11	6,66	0,250	0,850	0,706
BM1824	92	7	2,67	0,533	0,626	0,149
У цілому	×	9,08 ± 0,74	4,65 ± 0,36	0,684 ± 0,059	0,769 ± 0,019	×

У кожному із 12 використаних локусів було зареєстровано унікальні алелі (private alleles) (табл. 23.3).

Таблиця 23.3

Частота унікальних алелів підтипів південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	Низькокровний підтип		Висококровний підтип	
	алель	частота	алель	частота
1	2	3	4	5
TGLA227	103	0,006	79	0,007
TGLA227	–	–	85	0,022
TGLA227	–	–	99	0,007
TGLA227	–	–	101	0,029
BM2113	131	0,030	127	0,011
TGLA53	168	0,018	154	0,038
TGLA53	184	0,009	–	–
ETH10	225	0,005	223	0,005
SPS115	244	0,010	–	–
TGLA122	–	–	141	0,005

Закінчення таблиці 23.3

1	2	3	4	5
INRA23	–	–	196	0,092
TGLA126	109	0,091	119	0,083
TGLA126	121	0,091	125	0,167
TGLA126	127	0,045	–	–
BM1818	272	0,015	274	0,005
ETH3	101	0,006	109	0,006
ETH3	131	0,024	113	0,006
ETH225	136	0,042	140	0,125
ETH225	138	0,125	144	0,083
ETH225	–	–	154	0,104
BM1824	184	0,010	190	0,005
У цілому	15	0,035 ± 0,010	18	0,045 ± 0,051

Примітка. Розмір алелів зазначено в парах нуклеотидів.

При цьому частіше вони відмічені у тварин висококровного підтипу. Найбільшу кількість унікальних алелів (по п'ять) зареєстровано в локусах *TGLA227*, *TGLA126* та *ETH225*. Навпаки, у локусах *SPS115*, *TGLA122* та *INRA23* більшість алелів були спільними для тварин різних груп.

У деяких випадках встановлено, що розподіл генотипів різних локусів мікросателітів значно відхилявся від стану генетичної рівноваги Кастла–Гарді–Вайнберга серед тварин як низько-, так і висококровного підтипів (табл. 23.4).

Це стосується, насамперед, таких локусів, як *TGLA227*, *TGLA53*, *SPS115*, *ETH3* та *ETH225*, і при цьому вказаним локусам притаманний вірогідний дефіцит гетерозигот.

Оскільки проаналізована кількість тварин за різними локусами значно відрізнялася, нами було використано *rarefaction*-метод для отримання оцінок, що робить такі порівняння коректними. Отже, кількість алелів (у перерахунку на 100 випадково обраних особин) значно варіює як для тварин різних підтипів, так і для різних локусів (табл. 23.5). Найбільше алельне різноманіття зафіксовано у тварин низькокровного підтипу в локусі *TGLA53* (11,68), а найнижче – у тварин висококровного підтипу в локусі *TGLA126* (4,00).

Таблиця 23.4

Оцінка стану генетичної рівноваги підтипів південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	Підтип	
	низькокровний	висококровний
TGLA227	** / D	*** / D
BM2113	ns	ns
TGLA53	*** / D	*** / D
ETH10	ns	ns
SPS115	* / D	ns
TGLA122	ns	ns
INRA23	ns	ns
TGLA126	ns	ns
BM1818	ns	ns
ETH3	*** / D	*** / D
ETH225	*** / D	*** / D
BM1824	ns	ns

Примітки: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; *D* – визначена нестача гетерозигот; *ns* – розподіл генотипів вірогідно не відхиляється від стану генетичної рівноваги Кастла–Гарді–Вайнберга.

Таблиця 23.5

Кількість алелів та унікальних алелів, розрахованих за *rarefaction*-методом (для *n* = 100) для 12 локусів мікросателітів корів різних підтипів південної м'ясної породи

Локус	Підтип			
	низькокровний		висококровний	
	кількість алелів	у т. ч. унікальних	кількість алелів	у т. ч. унікальних
1	2	3	4	5
TGLA227	9,65	0,94	13,00	4,29
BM2113	7,50	1,09	8,58	2,17
TGLA53	11,68	1,90	10,96	1,18
ETH10	7,37	0,60	7,44	0,67
SPS115	7,22	1,09	6,43	0,30
TGLA122	7,94	0,00	8,54	0,61
INRA23	8,42	0,10	9,89	1,57
TGLA126	5,00	3,00	4,00	2,00

Закінчення таблиці 23.5

1	2	3	4	5
BM1818	7,87	1,01	7,41	0,55
ETH3	9,50	2,08	9,43	2,02
ETH225	10,00	2,00	11,00	3,00
BM1824	6,50	1,19	5,99	0,68
У цілому	8,22 ± 0,51	1,25 ± 0,25	8,56 ± 0,72	1,59 ± 0,34

У цілому, тварини різних підтипів вірогідно не відрізнялися за кількістю алелів на локус – 8,22 та 8,56 алелів відповідно (непараметричний парний критерій Вілкоксона: $p < 0,05$).

Кількість унікальних алелів була найвищою в корів висококровного підтипу за локусом *TGLA227* (4,29), а найнижчою – у ровесниць іншої дослідної групи за локусом *TGLA122* (0,00). У цілому, кількість унікальних алелів була дещо вищою серед тварин висококровного підтипу – 1,59 проти 1,25 у тварин іншого підтипу, але ця різниця була невірогідною (непараметричний парний критерій Вілкоксона: $p < 0,05$).

Незважаючи на однакову кількість алелів (у т.ч. унікальних), що була зафіксована в корів південної м'ясної породи різних підтипів, отримані оцінки критерію Хі-квадрат Пірсона дозволяють стверджувати про високовірогідні відмінності їх розподілу за частотами (за 11 локусами із 12 використаних в аналізі) (табл. 23.6).

Лише за локусом *TGLA126* співвідношення частот окремих алелів було однаковим у тварин низько- та висококровного підтипів. Однак це може бути зумовлено невеликою кількістю особин, що було проаналізовано за цим локусом та, відповідно, низькими оцінками їх алельного різноманіття.

Середні значення індексів С. Райта (*Fis* та *Fit*) мають позитивне значення й вірогідно відхиляються від нуля, що свідчить про значний рівень інбредності тварин. Особливо це стосується мікросателітних локусів *ETH3*, *TGLA53* та *ETH225* (табл. 23.7).

Отже, у досліджених тварин південної м'ясної породи засвідчується значна нестача гетерозигот, що проявляється у вірогідних оцінках індексу фіксації.

Таблиця 23.6

Ступінь генетичної диференціації між підтипами південної м'ясної породи на підставі частот алелів мікросателітних локусів

Локус	*df*	χ^2	*p*
TGLA227	14	40,14	< 0,001
BM2113	9	80,68	< 0,001
TGLA53	12	46,99	< 0,001
ETH10	8	35,27	< 0,001
SPS115	7	16,88	< 0,05
TGLA122	8	81,38	< 0,001
INRA23	9	73,59	< 0,001
TGLA126	6	8,44	ns
BM1818	8	101,17	< 0,001
ETH3	12	38,38	< 0,001
ETH225	12	33,66	< 0,001
BM1824	7	84,92	< 0,001

Примітка: ns – різниця не вірогідна.

Таблиця 23.7

Індекси С. Райта (за Weir, Cockerham, 1984) за даними мікросателітного аналізу корів різних підтипів південної м'ясної породи

Локус	*f* (=*Fis*)	Θ (=*Fst*)	*F* (=*Fit*)
TGLA227	0,205	0,024	0,186
BM2113	0,057	0,102	–0,051
TGLA53	0,502	0,067	0,466
ETH10	0,018	0,027	–0,010
SPS115	0,037	0,008	0,029
TGLA122	0,068	0,086	–0,020
INRA23	0,059	0,053	0,007
TGLA126	–0,018	–0,020	0,002
BM1818	0,064	0,088	–0,027
ETH3	0,432	0,037	0,410
ETH225	0,771	0,015	0,767
BM1824	0,228	0,138	0,104
$\overline{X} \pm S\overline{x}$	0,210 ± 0,075	0,053 ± 0,013	0,166 ± 0,082
95 % CI	[0,083; 0,358]	[0,030; 0,077]	[0,029; 0,326]

Примітка: 95 % CI – 95 % довірчий інтервал.

Водночас тварини низько- та висококровного підтипів характеризуються незначним, але вірогідним рівнем генетичної диференціації (для 12 локусів в середньому: *Fst* = 0,053 ± 0,013). При цьому найбільший внесок в цю генетичну диференціацію вносять локуси *BM1818*, *BM2113* та *BM1824*.

Результати аналізу молекулярної мінливості (AMOVA) свідчать про те, що на 8,9 % генотипова мінливість тварин південної м'ясної породи зумовлена їх походженням, тобто належністю до двох підтипів, а на 81,1 % – індивідуальними відмінностями між тваринами (табл. 23.8). Проте, незважаючи на відносно низьке значення, генетична диференціація між тваринами південної м'ясної породи низько- та висококровного підтипів має високий рівень значущості ($p < 0,001$).

Отже, тварини різних підтипів значно відрізняються за своєю генетичною структурою.

Таблиця 23.8

Результати аналізу молекулярної мінливості (AMOVA) між різними підтипами корів південної м'ясної породи за поліморфізмом мікросателітних локусів

Джерело мінливості	*SS*	*df*	*MS*	*E(MS)*	Фst	p
Між підтипами	110,411	1	110,411	1,041	***0,089***	0,001
Усередині підтипів	2018,952	190	10,626	10,626		
Загальна	2129,363	191	121,037	11,667		

На підставі емпіричного розподілу мультилокусних генотипів, результати *assignment*-тесту показують, що в цілому точність прогнозу щодо віднесення певної тварини до низько- чи висококровного підтипу становить близько 86 % (табл. 23.9). Це свідчить про досить високий рівень генетичної унікальності (та, відповідно, консолідованості) тварин, що належать до різних підтипів.

Таблиця 23.9

Результати *assignment*-тесту між різними підтипами корів південної м'ясної породи за поліморфізмом мікросателітних локусів

Фактично	Теоретично		Точність прогнозу, %
	низькокровний	висококровний	
Низькокровний	**88**	12	88,0
Висококровний	14	**78**	84,8

Для аналізу «тонкої» генетичної структури тварин низько- та висококровного підтипів південної м'ясної породи нами також було використано метод, що ґрунтується на байєсівському алгоритмі розрахунку на основі розподілу частот мультилокусних генотипів за мікросателітами для кожної тварини оцінки «пропорції суміші» (*admixture proportions*, *Q*), що фактично є вірогідністю віднесення її до однієї з *K* «батьківських» груп. Під час аналізу нами було використані значення *K*, що коливалися в межах від 1 до 7. Як референтна група нами була обрана популяція тварин червоної степової породи. На рис. 23.1 наведено розподіл отриманих оцінок *Q* для 232 проаналізованих тварин, а на рис. 23.2 – динаміку логарифму правдоподібності ln *P*(*K*) (А) та Δ*K* залежно від обраного значення *K* відповідно.

Встановлено, що за *K* = 2 всі тварини поділяються на групи, що відповідають їх породній належності: корови червоної степової породи досить чітко відокремлюються від тварин південної м'ясної породи. Хоча в декількох випадках має місце помилкове віднесення особин до іншої породної групи.

Якщо *K* = 3, засвідчується чітке відокремлення тварин червоної степової породи, а корови південної м'ясної породи поділяються на дві групи, що відповідають низько- та висококровному підтипам.

Помилки, які мають місце при віднесенні тварин, стосуються, насамперед, корів південної м'ясної породи, тобто деяких тварин низькокровного підтипу віднесено до групи висококровних і навпаки.

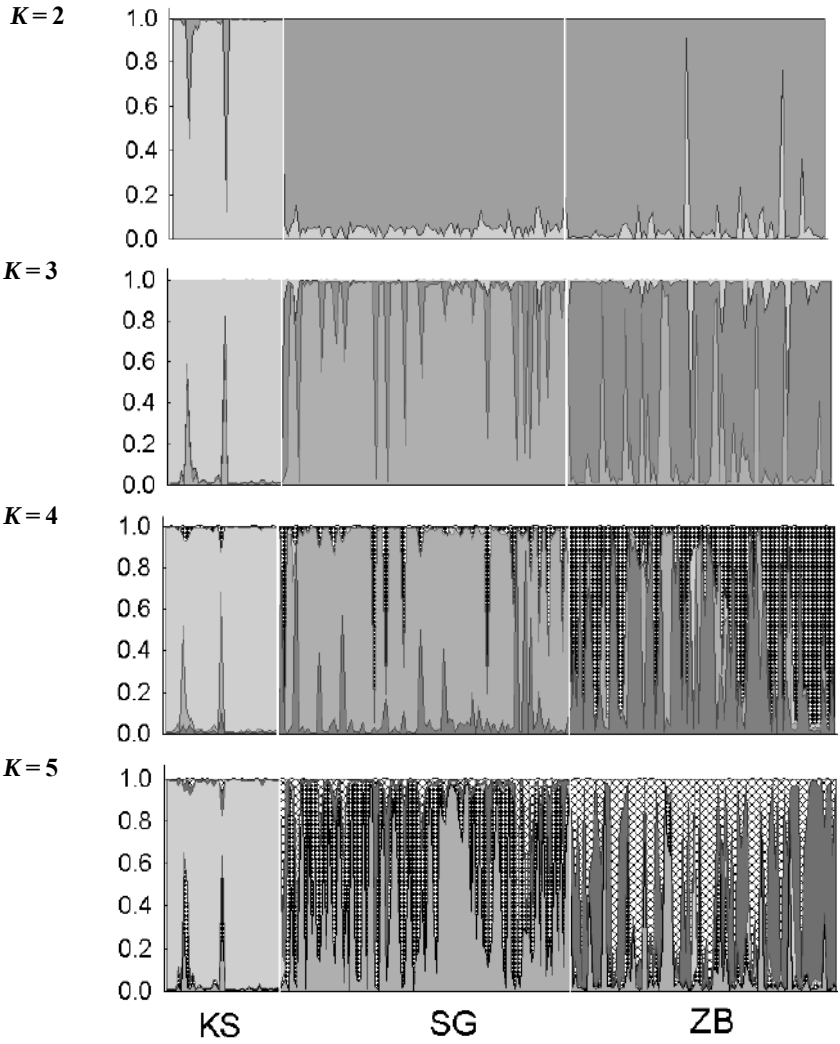
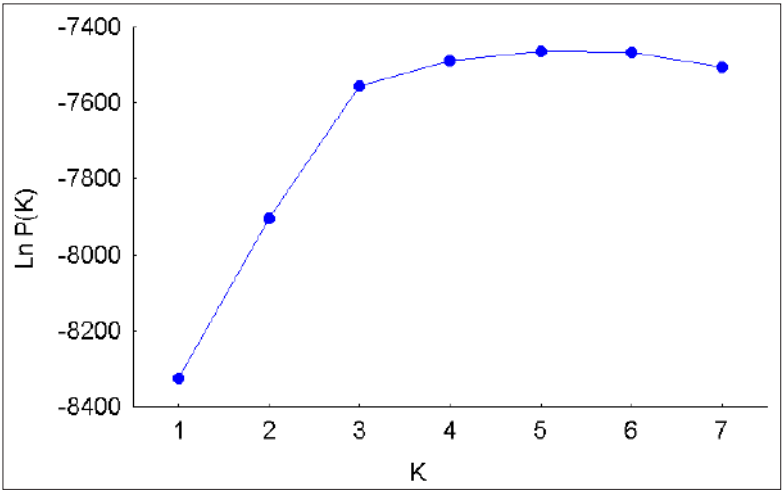
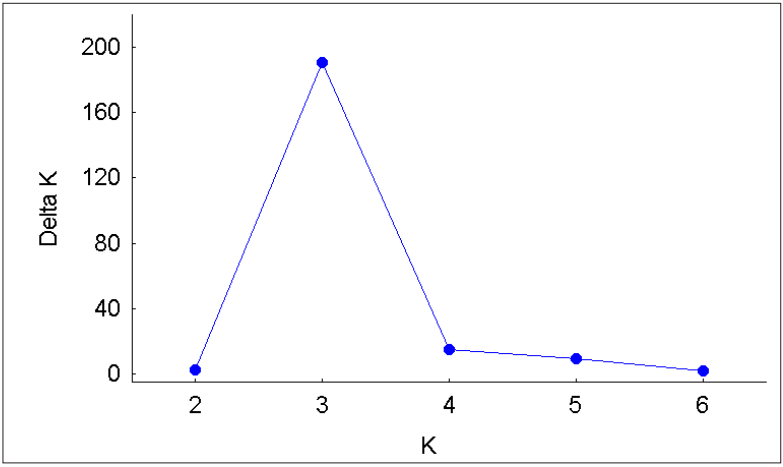


Рисунок 23.1. Оцінки «пропорції суміші» (*admixture proportions*, *Q*) для корів різних порід, розраховані за допомогою програми STRUCTURE, для *K* від 2 до 5



А



Б

Рисунок 23.2. Графіки змін отриманих оцінок логарифму правдоподібності ln *P*(*K*) (А) та Δ*K* (Б) залежно від кількості використаних генетичних груп (*K* = 1…7) для досліджуваних корів різних порід за результатами програми STRUCTURE

При збільшенні значення K до чотирьох груп засвідчується генетичне «розшарування» тварин висококровного підтипу, а при збільшенні значення K до п'яти відбувається генетичне «розшарування» й серед тварин низькокровного підтипу південної м'ясної породи.

Можливо, це пов'язано із наявністю внутрішньопородних генеалогічних груп (наприклад, ліній), що характеризуються певним генотиповим складом локусів мікросателітів. Оптимальну кількість «батьківських» груп можна визначити на підставі характеру змін оцінок логарифму правдоподібності $\ln P(K)$, що отримано для різних значень K.

Як встановлено (Evanno et al., 2005), оптимальним буде таке значення K, при якому графік логарифму правдоподібності $\ln P(K)$ виходить на плато. Отримані нами результати аналізу «тонкої» генетичної структури свідчать про те, що найбільш реальним є наявність трьох генетичних груп (див. рис. 61А). Перша – це тварини червоної степової породи, друга – тварини низькокровного підтипу південної м'ясної породи, і, нарешті, третя – тварини висококровного підтипу південної м'ясної породи.

Крім того, саме якщо $K = 3$, оцінки, отримані для ΔK мають максимальний прояв (див. рис. 23.2, Б).

Отже, на підставі аналізу 12 локусів мікросателітів ДНК, що рекомендовані ISAG, встановлено високий рівень поліморфізму цих ДНК-маркерів у тварин південної м'ясної породи різного походження. Показано, що для деяких локусів характерне значне відхилення від стану генетичної рівноваги, що зумовлено суттєвою нестачею гетерозигот. За кількістю алелів, у т.ч. унікальних, тварини низько- та висококровного підтипів практично не відрізняються між собою. Проте індекс генетичної диференціації свідчить про наявність значних генетичних відмінностей між ними за частотами алелів більшості локусів. Ступінь генетичної унікальності (консолідації) цих підтипів становить близько 86 %.

На підставі результатів, отриманих за допомогою байєсівського методу аналізу розподілу частот мультилокусних генотипів 12 мікросателітів (реалізований у програмі STRUCTURE),

встановлено, що тварини південної м'ясної породи низько- та висококровного підтипів формують два чітко відокремлені генетичні пули, що пов'язано, можливо, із використанням різних вихідних порід великої рогатої худоби та зебу при їх створенні. Їхня «тонка» генетична структура потребує подальшого вивчення з використанням різних ДНК-маркерів.

ГЛАВА 24
АНАЛІЗ ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНИХ ПРОЦЕСІВ У ПОПУЛЯЦІЇ ХУДОБИ ПІВДЕННОЇ М'ЯСНОЇ ПОРОДИ ТА ЇЇ ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ЗА ПОЛІМОРФІЗМОМ МІКРОСАТЕЛІТНИХ ЛОКУСІВ

Популяції сільськогосподарських тварин є об'єктом різноманітних еволюційних сил протягом всієї історії свого створення. Кумулятивний ефект дрейфу генів, пов'язаний з «ефектом засновника» (*founder effect*) та дуже маленькими розмірами, популяції, пов'язані з ефектом пляшкового горла (*bottleneck effect*), разом із дією як природного, так і штучного відборів зумовлюють формування генетично унікальних і відокремлених одна від одної порід (та внутрішньопородних груп). Численними дослідженнями показано, що між різними породами великої рогатої худоби існують суттєві відмінності на генетичному рівні, що можна встановити з використання молекулярно-генетичних маркерів різних типів, у тому числі й мікросателітів (El Nagar et al., 2010; Blott et al., 1998; Delgado et al., 2012). Так, одним із таких важливих завдань є оцінка наслідків (насамперед, негативних) популяційно-генетичних процесів у стадах свійських тварин, особливо тих, що мають невисоку чисельність. Важливими ефектами таких процесів є зниження генетичного різноманіття, підвищення рівня інбридингу та, як наслідок, зниження ефективної чисельності популяції (Frankham et al., 2010). Нещодавно було показано (Garza, Williamson, 2001), що досить адекватним

маркером прояву популяційно-генетичних процесів може бути співвідношення кількості визначених алелів (за певним мікросателітним локусом) до розміру дистанції між довжиною крайніх за розмірами алелів за цим локусом, що було ними названо як *M-ratio*. Незважаючи на те що за кількістю зареєстрованих алелів тварини низько- та висококровного підтипів майже не відрізнялися між собою (табл. 24.1), нами виявлено значні та вірогідні відмінності отриманих оцінок *M-ratio* (тест знаків: $p < 0{,}01$).

Таблиця 24.1

Оцінки показника *m-ratio* для мікросателітних локусів тварин різних підтипів південної м'ясної породи

Локус	Низькокровний підтип		Висококровний підтип		У цілому для породи	
	Na	***M-ratio***	***Na***	***M-ratio***	***Na***	***M-ratio***
TGLA227	11	0,379	14	0,519	15	0,517
BM2113	9	0,474	9	0,474	10	0,526
TGLA53	12	0,414	11	0,458	13	0,419
ETH10	8	0,471	8	0,533	9	0,529
SPS115	8	0,471	7	0,538	8	0,471
TGLA122	8	0,229	9	0,257	9	0,257
INRA23	9	0,391	10	0,435	10	0,435
TGLA126	5	–	4	–	7	–
BM1818	8	0,533	8	0,471	9	0,529
ETH3	11	0,355	11	0,407	13	0,419
ETH225	10	0,400	11	0,524	13	0,520
BM1824	7	0,467	7	0,467	8	0,533

Примітка. Na – кількість виявлених алелів.

Оскільки цей показник характеризує інтенсивність зменшення рівня генетичного різноманіття внаслідок дії популяційно-генетичних процесів (насамперед, коливань чисельності, інбридингу та ефекту пляшкового горла), то його більш низькі значення у тварин низькокровного генотипу свідчать про більшу вразливість субпопуляції цих тварин до дії зазначених вище процесів. Отже, можна очікувати, що в разі різкого зниження чисельності насамперед у генофонді популяції будуть зникати

рідкісні алелі, але не завжди із найменшою чи найбільшою довжиною (Garza, Williamson, 2001). Відповідно, алельне різноманіття бути зменшуватися швидше, ніж розмах довжини алелів, що викликає зменшення оцінок *M-ratio*, як це було нами отримано для тварин низькокровного підтипу.

З іншого боку, проявом дії генетико-демографічних процесів є зниження рівня гетерозиготності та, відповідно, більш високий рівень інбредності серед тварин. У такому разі фактична гетерозиготність буде значно меншою за «рівноважну» (*Heq*), оскільки дрейф генів переважатиме дію мутаційного процесу (Piry et al., 1999).

У тварин південної м'ясної породи різних підтипів оцінки фактичної та рівноважної гетерозиготності відрізняються одна від іншої. Однак суттєві відмінності зафіксовано лише у тварин низькокровного підтипу: для восьми локусів було виявлено переважання рівноважної гетерозиготності над фактичною та для чотирьох локусів – навпаки. У тварин висококровоного підтипу це співвідношення було шість до шести (табл. 24.2).

Таблиця 24.2

Оцінки гетерозиготності для мікросателітних локусів корів різних підтипів південної м'ясної породи

Локус	Низькокровний підтип		Висококровний підтип	
	Ho	***Heq***	***Ho***	***Heq***
TGLA227	0,649	0,805	0,609	0,853
BM2113	0,717	0,748	0,859	0,746
TGLA53	0,351	0,831	0,481	0,814
ETH10	0,810	0,709	0,793	0,717
SPS115	0,720	0,713	0,717	0,679
TGLA122	0,730	0,716	0,859	0,747
INRA23	0,740	0,746	0,772	0,776
TGLA126	0,545	0,699	1,000	0,692
BM1818	0,867	0,716	0,769	0,717
ETH3	0,329	0,800	0,566	0,799
ETH225	0,167	0,831	0,250	0,852
BM1824	0,620	0,671	0,533	0,682
Тест знаків	0,061		0,335	

Отже, можна говорити про наявну тенденцію прояву ефекту пляшкового горлка для корів низькокровного підтипу, оскільки нульову гіпотезу в їх випадку можна відкинути лише з рівнем значущості 0,061 (тест знаків).

У тварин висококровного підтипу різкого та вірогідного зменшення рівня гетерозиготності за багатьма локусами мікросателітів одночасно не засвідчується. При цьому мають місце випадки зчепленого успадкування алелів різних локусів у тварин як низько-, так і висококровного підтипів (табл. 24.3). Однак у цілому оцінка міри невипадкового об'єднання гамет (*HWD*) у тварин низькокровного підтипу переважає відповідну в корів іншої дослідної групи (0,221 та 0,131 відповідно).

Таблиця 24.3

Результати аналізу *ld* різних підтипів південної м'ясної породи за поліморфізмом мікросателітних локусів

Підтип	N_{LD}	*HWD*	*Df*	X^2	P
Низькокровний	34	0,221	12	64,63	< 0,001
Висококровний	33	0,131	12	36,94	< 0,001

Примітка. N_{LD} – кількість випадків зчеплення між алелями різних локусів мікросателітів; *HWD* – міра невипадкового об'єднання гамет.

Як відомо, згідно з правилом «50 : 500», якщо ефективна чисельність популяції перевищує 500 особин, популяція знаходиться в сприятливому стані, якщо в межах 50–500 особин – у загрозливому, і, нарешті, якщо знижується нижче 50 особин – на межі зникнення (Frankhan et al., 2014). Оцінки ефективної чисельності тварин як різних підтипів, так і породи в цілому знаходяться в межах 101–140 (із 95 % довірчим інтервалом 82–195) особин (табл. 24.4). Отже, отримані нами оцінки свідчать про певну загрозу генетичному різноманіттю цієї популяції.

Крім спеціалізованих м'ясних порід, «батьківськими» породами при створенні південної м'ясної породи були червона степова порода та кубинський зебу (Вдовиченко та ін., 2013). Тому було б цікаво дослідити, як під час породотворчого процесу відбувалося асимілювання генотипів цих вихідних «батьківських» порід (із використанням локусів мікросателітної ДНК)

та наскільки в наш час є подібними між собою алелофонди цих порід між собою (за окремими підтипами).

Таблиця 24.4

Оцінки ефективної чисельності корів породи різних підтипів південної м'ясної на підставі поліморфізму мікросателітних локусів, голів

Підтип	Оцінка *Ne*	95 % довірчий інтервал
Низькокровний	139,9	107,2–195,3
Висококровний	101,2	81,6–130,7
Для породи в цілому	131,4	114,2–153,3

Нами встановлено, що тварини південної м'ясної породи значно переважали решту використаних в аналізі популяцій за рівнем їх алельного різноманіття (табл. 24.5). У цілому, із138 алелів, що було виявлено за 12 мікросателітними локусами, у тварин південної м'ясної породи обох підтипів було зафіксовано більше 3/4, у той же час як для корів червоної степової породи, популяцій чистокровного зебу та помісей зебу × швіцька худоба – 56,5, 44,9 та 50,7 % відповідно.

Таблиця 24.5

Показники генетичної мінливості різних порід великої рогатої худоби та зебу

Показник	Популяція				
	SG	ZB1	KS	ZB2	ZB3
Na	8,83 ± 0,56	9,08 ± 0,74	6,50 ± 0,58	5,17 ± 0,51	5,83 ± 0,87
Na (95 %)	4,67 ± 0,31	5,17 ± 0,32	5,00 ± 0,25	4,17 ± 0,34	3,92 ± 0,51
Ae	4,15 ± 0,41	4,65 ± 0,36	3,80 ± 0,34	3,52 ± 0,29	3,15 ± 0,48
Ho	0,604 ± 0,062	0,684 ± 0,059	0,583 ± 0,081	0,664 ± 0,044	0,510 ± 0,613
He	0,739 ± 0,019	0,769 ± 0,019	0,708 ± 0,031	0,694 ± 0,025	0,613 ± 0,064
Ppa	0,583 ± 0,229	0,333 ± 0,188	0,333 ± 0,225	0,000	0,667 ± 0,284

Водночас певна частина цих алелів характеризувалася дуже низькою частотою, про що свідчать практично однакові значення щодо середньої кількості алелів із частотою не менше ніж 0,05 на локус.

Значний дефіцит гетерозиготності було визначено в усіх досліджених групах, крім чистокровних зебу (див. табл. 24.5).

У тварин цієї групи також не було зареєстровано жодного локусу з унікальними алелями, тобто алелями, що притаманні тільки певній групі. Для решти груп частота таких локусів у середньому коливалася в межах 0,333–0,667 (див. табл. 24.5).

У табл. 24.6 наведено перелік унікальних алелів у тварин різних порід великої рогатої худоби та зебу. Усього було визначено 23 такі алелі, але їх розподіл серед тварин різних популяцій нерівномірний; найбільше їх було виявлено у тварин південної м'ясної породи низькокровного підтипу (вісім алелів) та помісних особин зебу х швіцька худоба (сім алелів).

Таблиця 24.6

Унікальні алелі в різних порід великої рогатої худоби та зебу

Локус	Популяція				
	SG	**ZB1**	**KS**	**ZB2**	**ZB3**
TGLA227	–	85, 99	–	–	–
BM2113	–	–	–	–	121
TGLA53	184	154	–	–	–
ETH10	–	–	–	–	–
SPS115	244	–	–	–	–
TGLA122	–	–	133, 139	–	147, 157, 167
INRA23	–	196	–	–	200, 204
TGLA126	109	–	111, 117	–	–
BM1818	–	–	–	–	280
ETH3	101, 131	–	–	–	–
ETH225	136, 138	–	–	–	162
BM1824	–	–	–	–	–
Разом	7	4	4	0	8

Примітка. Розмір алелів зазначено в парах нуклеотидів (п.н.).

У цілому, унікальні алелі зафіксовано в 10 із 12 використаних в аналізі мікросателітних локусах. Виняток становлять лише два локуси – *ETH10* та *BM1824*.

16 алелів восьми локусів були унікальними для тварин південної м'ясної породи в цілому, тобто засвідчувалися лише серед тварин обох підтипів. При цьому найбільшу їх кількість зафіксовано в локусах *ETH225* (п'ять алелів) та *TGLA53* (три алеля).

Результати *assignment*-тесту на підставі визначених мультилокусних генотипів мікросателітів свідчать, що тварини із дослідних груп характеризуються порівняно високим рівнем генетичної унікальності (консолідації). Точність віднесення тварин до власної популяції становить у середньому 87 % (табл. 24.7). При цьому найбільшого рівня вона досягала в корів червоної степової породи (95,0 %).

Таблиця 24.7

Результати *assignment*-тесту різних порід ВРХ та зебу

Фактична група	Теоретична група					Точність, %
	SG	ZB1	KS	ZB2	ZB3	
SG	**88**	12	0	0	0	88,0
ZB1	11	**76**	2	2	1	82,6
KS	0	0	**38**	2	0	95,0
ZB2	0	1	1	**9**	1	75,0
ZB3	1	0	0	2	**26**	89,7

Як і можна було очікувати, корови червоної степової породи виявилися значно відокремленими від решти тварин (рис. 24.1). При цьому особини південної м'ясної породи обох підтипів формують кластер, відокремлений від чистокровного зебу та зебуподібної худоби.

Найменшою генетичною унікальністю характеризувалися чистокровні зебу (75,0 %), але, можливо, це пов'язано із відносно невеликою чисельністю проаналізованих тварин цієї групи.

Більш докладний аналіз розташування центроїдів різних груп у просторі перших двох головних координат наведено на рис. 24.2.

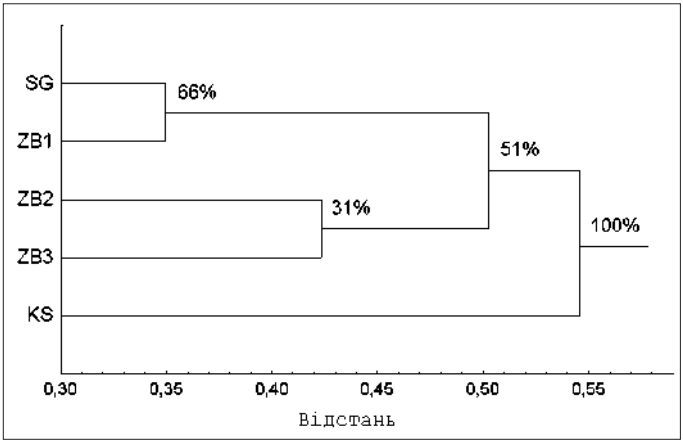


Рисунок 24.1. UPGMA-дендрограма подібності, побудована на основі матриці генетичних дистанцій М. Нея, розрахованих між тваринами різних порід ВРХ та зебу за поліморфізмом 12 мікросателітних локусів (надано *bootstrap*-оцінки ймовірності формування кожної «гілки»)

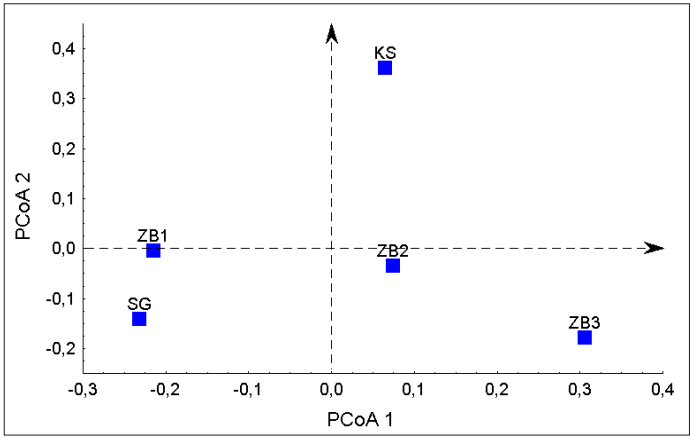


Рисунок 24.2. Положення центроїдів у просторі перших двох головних координат, розрахованих на підставі матриці генетичної дистанції М. Нея за 12 мікросателітними локусами між тваринами різних порід ВРХ та зебу

Тварини південної м'ясної породи знову сформували відокремлений генетичний пул. При цьому тварини червоної степової породи (KS) віддалені від них відносно як першої, так і другої головної осі координат, тобто на максимально можливу генетичну відстань, у той час як чистокровні (ZB2) та помісні зебу (ZB3) дуже близькі до них відносно осі другої головної координати, що описує близько 36 % матриці загальної генетичної мінливості (див. рис. 24.2). Це свідчить про те, що має місце часткова подібність генетичної структури худоби південної м'ясної породи та зебу (або їх помісей), яка є однією з «батьківських» порід.

Отже, встановлено, що досліджена популяція худоби південної м'ясної породи знаходиться під дією популяційно-генетичних процесів, і їхня негативна дія особливо позначена на масиві тварин низькокровного підтипу. У них засвідчується втрата деяких рідкісних алелів та прояв ефекту пляшкового горла (*bottleneck effect*), що зумовлює підвищення рівня інбредованості.

Варто продовжити подальші дослідження, що забезпечать моніторинг рівня генетичного поліморфізму тварин цієї породи (за мікросателітними локусами геномної ДНК) для запобігання зменшення їхньої ефективної чисельності популяції.

Встановлено, що генетичне різноманіття тварин південної м'ясної породи значно вище, ніж решти досліджених порід. За характером розподілу частот алелів різних локусів мікросателітів тварини різних підтипів південної м'ясної породи формують єдиний генетичний пул, відокремлений як від тварин червоної степової породи, так і зебу. При цьому частка генетичної мінливості у тварин південної м'ясної породи та зебу (однієї з «батьківських» порід) має спільні риси.

ГЛАВА 25
ГЕНЕТИЧНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ ДІЛЯНКИ ГЕНА ГОРМОНУ РОСТУ (*bGH*_EX5_C1241G) ТА ЙОГО ЗВ'ЯЗОК ІЗ РОСТОВИМИ ПРОЦЕСАМИ МОЛОДНЯКУ ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ

Одним з основних напрямів селекційної роботи в м'ясному скотарстві є підвищення виходу м'яса в різних порід великої рогатої худоби. Як один з інструментів для вирішення цього завдання використовують маркер-залежну селекцію (MAS), яка підвищує ефективність класичних селекційних підходів, оскільки враховує можливі асоціації між продуктивністю та маркерними генами, а саме: їх певними алелями.

Серед найбільш перспективних генів-кандидатів м'ясної продуктивності великої рогатої худоби є ген гормону росту (*bGH*) – найважливіший регулятор соматичного росту та метаболізму в організмі тварин. У великої рогатої худоби ген гормону росту локалізований на 19-й хромосомі (*BTA19*), має довжину близько 2000 п.н. і складається з п'яти екзонів та чотирьох інтронів (Ge et al., 2003). Раніше було зазначено наявність поліморфізму гена *bGH* (номер в GenBank – *M57764*) у позиції 2141, який виявляється за допомогою ендонуклеази рестрикції *AluI* (*bGH*_ex5_ C2141G). Одинична нуклеотидна заміна в п'ятому екзоні в цій позиції C→G зумовлює заміну амінокислоти лейцин на валін в 127-й позицій білка (Lucy et al., 1993).

Після рестрикції, залежно від генотипу тварини, утворюються фрагменти довжиною 240, 173 і 67 п.н., при цьому фрагмент

довжиною 240 п.н. відповідає алелю *V*, а фрагменти довжиною 173 та 67 п.н. – алелю *L*.

У низці робіт було показано, що алель *L* забезпечує більш високі прирости живої маси серед різних м'ясних порід худоби та зебу (Pal et al., 2004; Curi et al., 2006;), хоча в інших дослідженнях такого зв'язку виявлено не було (Biswas et al., 2003; Silveira et al., 2008; Akcay et al., 2015).

Нами встановлено наявність поліморфізму *bGH*_ex5_C1241G у тварин південної м'ясної породи, при цьому було зафіксовано наявність усіх можливих генотипічних варіантів за цим локусом (табл. 25.1).

Таблиця 25.1

Частота генотипів та алелів гена *bGH* у корів різних підтипів південної м'ясної породи

Підтип	*n*	Частоти генотипів			Частоти алелів	
		LL	*LV*	*VV*	*L*	*V*
Низькокровний	99	0,566	0,364	0,070	0,747	0,253
Висококровний	91	0,681	0,231	0,088	0,797	0,203
У цілому	190	0,621	0,300	0,079	0,771	0,229

Виявлено, що серед корів низькокровного підтипу має місце значне переважання тварин із генотипом *LL* (56,6 %), у той час як генотип *VV* був виявлений усього в семи особин (7,0 %). Серед тварин висококровного підтипу також засвідчувалося переважання тварин із генотипом *LL* (68,1 %), а генотип *VV* був зафіксований лише у восьми тварин (8,8 %).

У цілому, не було виявлено вірогідних відмінностей у розподілі різних генотипів гена *bGH* між тваринами досліджуваних підтипів південної м'ясної породи (критерій Хі-квадрат Пірсона: $\chi^2 = 3{,}99$; $df = 2$; $p = 0{,}136$), хоча частота алеля *L* була дещо вищою у тварин висококровного підтипу (0,797).

У табл. 25.2 наведено показники генетичного різноманіття за геном *bGH* у корів південної м'ясної породи різних підтипів.

Нами встановлено, що розподіл генотипів у тварин висококровного підтипу достовірно відхиляється від стану генетичної

рівноваги за Кастлом-Гарді-Вайнбергом (критерій Хі-квадрат Пірсона: $\chi^2 = 6{,}33$; $df = 1$; $p = 0{,}012$). Це виявляється в значному зменшенні частки гетерозигот ($Ho = 0{,}231$), що викликає суттєве підвищення оцінки індексу фіксації ($Fis = 0{,}288$).

Таблиця 25.2

Показники генетичної різноманітності гена *bGH* у корів південної м'ясної породи різних підтипів

Підтип	*n*	*Ho*	*He*	*Fis*	χ^2	*p*
Низькокровний	99	0,364	0,378	0,037	0,12	0,732
Висококровний	91	0,231	0,324	0,288	6,33	0,012
У цілому	190	0,300	0,353	0,150	3,68	0,056

У корів низькокровного підтипу розподіл генотипів практично не відхилявся від рівноважного стану. Для всієї проаналізованої вибірки в цілому дефіцит гетерозигот також не був виявлений.

Отже, наші дані повністю узгоджуються з результатами, отриманими раніше при дослідженні тварин цієї породи в ТОВ «Зеленогірське» Одеської області К. В. Копиловою із співавторами (2009). У той самий час результати, отримані Ю. В. Вдовиченко із співавторами (2013), на тому самому поголів'ї худоби дають більш занижені оцінки частоти алеля *L* (0,450). Перш ніж проводити дослідження з асоціації між показниками продуктивності та генетичним профілем досліджених тварин південної м'ясної породи, нами були проаналізовані можливі чинники, що визначають сам характер цієї продуктивності. Передусім, за допомогою методу BLUP нами були розраховані оцінки племінної цінності (*EBV*) для тварин таврійського підтипу південної м'ясної породи (як у цілому, так і за підтипами), використовуючи дані з 1988 по 2005 рік (Крамаренко, 2013).

Аналіз ретроспективних даних дозволив стверджувати, що між тваринами різних підтипів є істотні відмінності відносно живої маси за різні етапи постнатального онтогенезу, причому молодняк низькокровного підтипу перевищує своїх ровесниць висококровного відносно оцінок племінної цінності за всі досліджувані періоди, крім живої маси при народженні (табл. 25.3).

Таблиця 25.3

Оцінки племінної цінності (*EBV*) тварин різних підтипів південної м'ясної породи, отримані на основі методу BLUP, кг

Підтип	M0	M210d	M12	M15	M18
Низькокровний	–0,045	0,775	0,703	6,183	3,318
Висококровний	0,045	–0,775	–0,703	–6,183	–3,318

Примітка. M0, M210d, M12, M15 та M18 – жива маса при народженні, при відлученні, у віці 12, 15 і 18 місяців відповідно.

Більше того, встановлено, що значення живої маси молодняку за різні вікові етапи істотно корелюють між собою, що дозволяє використати методи багатовимірного аналізу (Крамаренко, Крамаренко, 2013).

На підставі аналізу головних компонент (PCA) нами було встановлено, що більша частина мінливості оцінок племінної цінності (більш ніж 70 %) визначається першими двома компонентами. Перша головна компонента (PC1) тісно пов'язана з оцінками племінної цінності для показників M12 (+0,826), M15 (+0,892) та M18 (+0,908). З іншого боку, друга головна компонента корелюється з показниками живої маси при народженні та при відлученні – M0 (+0,811) та M7 (+0,750).

Отже, перша головна компонента може бути інтерпретована як швидкість росту живої маси, тобто приріст, після відлучення, а друга – до відлучення. Тому в подальшому аналізі нами були використані, крім показників живої маси, також і три показники приростів – від народження до відлучення (ADG1), на відгодівлі (ADG2) і приріст від народження до 18-місячного віку (ADG).

Нами також було встановлено, що серед прогенотипованих тварин різного походження є значні відмінності як за живою масою в різні вікові періоди, так і за величиною приростів. При цьому тварини низькокровного підтипу, як і очікувалося, вірогідно перевершували своїх ровесниць висококровного (табл. 25.4).

Виняток становить тільки показник середньодобового приросту на відгодівлі, оцінки якого вірогідно не відрізнялись у тварин різних підтипів (тест Стьюдента: $p = 0,40$).

Таблиця 25.4

Показники мінливості живої маси та її приростів молодняку південної м'ясної породи в різні періоди постнатального онтогенезу

Показник[1] / одиниця виміру	Підтип				t_{st}[2]
	низькокровний		висококровний		
	n	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	*n*	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	
M0, кг	36	23,8 ± 0,5	38	21,8 ± 0,5	2,97**
M210d, кг	36	193,4 ± 5,3	38	168,6 ± 5,0	3,39**
M8, кг	31	205,1 ± 5,6	38	187,4 ± 5,7	2,18*
M12, кг	31	247,7 ± 6,9	36	216,6 ± 6,5	3,29**
M15, кг	23	295,9 ± 9,8	36	263,8 ± 6,9	2,74**
M18, кг	21	351,5 ± 12,3	32	315,7 ± 7,6	2,62*
ADG, г/добу	20	597,9 ± 22,1	32	544,1 ± 13,6	2,19*
ADG1, г/добу	36	807,5 ± 24,6	38	699,2 ± 23,5	3,19**
ADG2, г/добу	20	477,6 ± 29,5	32	451,2 ± 16,4	0,85

Примітка. [1]M0, M210d, M8, M12, M15 та M18 – жива маса при народженні, при відлученні, у віці 8, 12, 15 і 18 міс. відповідно. ADG – середньодобовий приріст від народження до віку 18 міс., ADG1 – середньодобовий приріст від народження до відлучення, ADG2 – середньодобовий приріст на відгодівлі.

[2]* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

Нами не було виявлено зв'язку між живою масою при народженні з генотипом за геном гормону росту (рис. 25.1), хоча при цьому у тварин обох підтипів засвідчується певна тенденція до підвищення величини цієї ознаки в низці генотипів $VV \rightarrow LV \rightarrow LL$.

Для того щоб з'ясувати, чи змінюється характер (наявність і напрям) зв'язку між генотипом за геном гормону росту і динамікою живої маси молодняку залежно від належності до різних підтипів, нами був використаний трьохфакторний дисперсійний аналіз, де як повторні вимірювання представлена жива маса тварин у різні вікові періоди.

Встановлено, що вірогідний вплив на живу масу молодняку мав тільки фактор «вік», а також його поєднання з фактором «генотип за геном гормону росту» (табл. 25.5).

Проте при цьому було також виявлено, що характер прояву асоціації між генотипом за геном гормону росту та живою масою молодняку істотно змінювався в різні вікові періоди.

Таблиця 25.5

Результати трифакторного дисперсійного аналізу з повтореннями (Repeated 3-way ANOVA) впливу походження, генотипу за геном гормону росту та віку на живу масу молодняку південної м'ясної породи

Джерело мінливості	*df* Effect	*MS* Effect	*df* Error	*MS* Error	*F*	*p*
Підтип (A)	1	7040,0	45	3872,9	1,82	0,184
Генотип за геном гормону росту (B)	2	2869,1	45	3872,9	0,74	0,482
Вік (C)	5	152050,0	225	347,2	437,95	0,000
A × B	2	1964,2	45	3872,9	0,51	0,606
A × C	5	191,9	225	347,2	0,55	0,736
B × C	10	1235,2	225	347,2	3,56	0,000
A × B × C	10	427,1	225	347,2	1,23	0,273

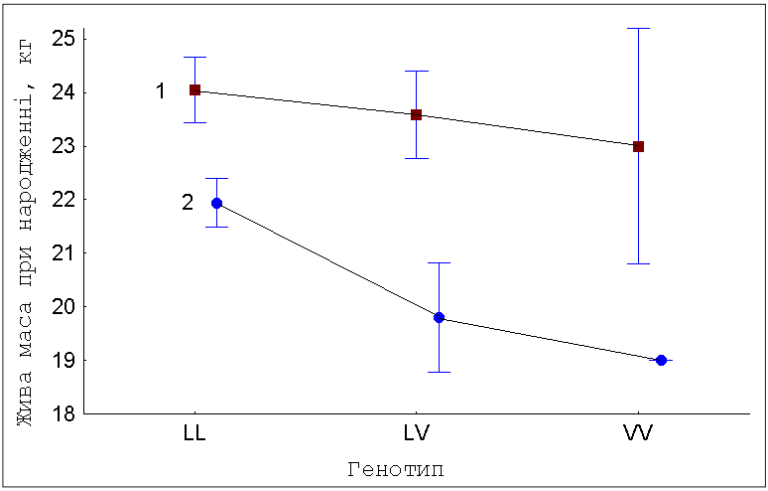


Рисунок 25.1. Показники мінливості ($\overline{X} \pm S\overline{x}$) живої маси при народженні тварин низько- (1) та висококровного підтипів (2) південної м'ясної породи різних генотипів за геном *bGH*

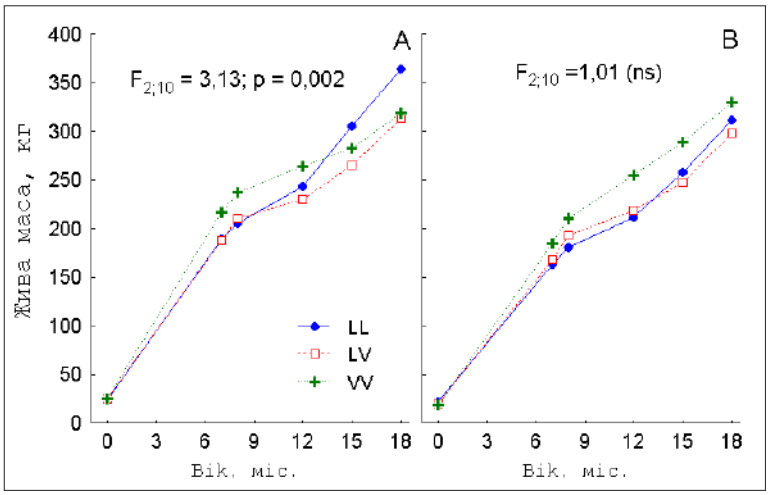


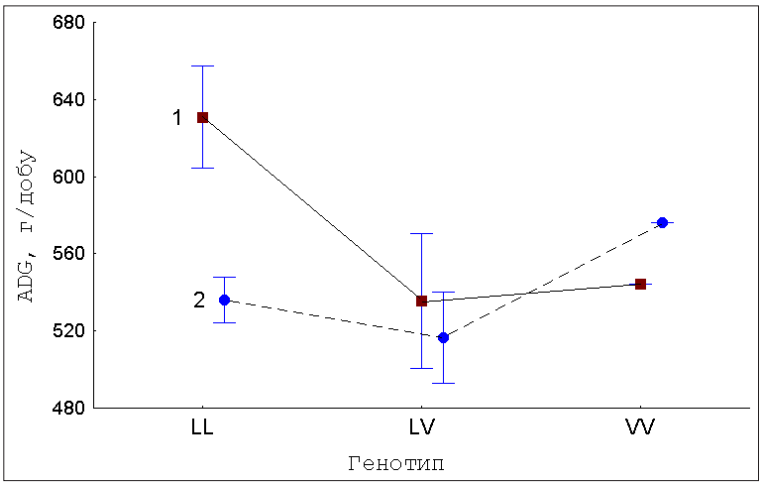
Рисунок 25.2. Динаміка живої маси тварин низько- (А) та висококровного підтипів (В) південної м'ясної породи різного генотипу за геном *bGH*

На рис. 25.2 наведено графіки динаміки росту молодняку південної м'ясної породи різних підтипів залежно від поліморфізму за геном *bGH*. Вірогідні зміни в характері ростових процесів залежно від генотипу зафіксовано тільки для представників низькокровного підтипу ($F_{2;10}$ = 3,13; p = 0,002). Якщо у віці 6–12 місяців найбільшу живу масу мали особини з генотипом *VV*, то у віці 15–18 місяців – особини з генотипом *LL* (рис. 25.2, А).

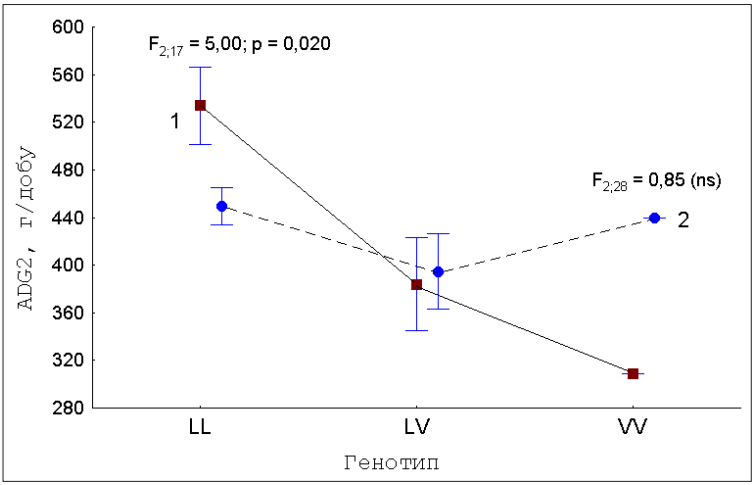
Їх однолітки висококровного підтипу з різними генотипами за геном гормону росту в цілому характеризувалися схожими патернами ростового процесу (див. рис. 25.2, В).

На показники середньодобового приросту (від народження до 18-місячного віку) живої маси молодняку різних підтипів вірогідного впливу генотипу за геном *bGH* нами зафіксовано не було (рис. 25.3, А).

Для вікового періоду від відлучення до 18 міс., навпаки, показники приросту серед тварин низькокровного підтипу істотно відрізнялися в особин з різними генотипами ($F_{2;17}$ = 5,00; p = 0,020). При цьому найвищою інтенсивністю росту характеризувалися особини з генотипом *LL* (рис. 25.3, В).



А



В

Рисунок 25.3. Показники мінливості ($\overline{X} \pm S\overline{x}$) приростів живої маси тварин низько- (1) та висококровного підтипів (2) південної м'ясної породи різного генотипу за геном *bGH*:
А – середньодобовий від народження до 18 міс.;
В – середньодобовий приріст від відлучення до 18 міс.

Отже, у цілому не було виявлено достовірних відмінностей у розподілі різних генотипів гена гормону росту (*bGH*) у тварин південної м'ясної породи різних підтипів.

Встановлено значні відмінності як за живою масою в різні вікові періоди, так і за величиною приростів у молодняку південної м'ясної породи різного походження. При цьому особини низькокровного підтипу, як правило, достовірно перевищували своїх одноліток висококровного підтипу.

Характер прояву асоціації між генотипом за геном гормону росту і живою масою істотно змінювався як у різні вікові періоди, так і залежно від належності тварин до різних підтипів.

Поліморфізм гена гормону росту певною мірою пов'язаний з інтенсивністю росту молодняку південної м'ясної породи великої рогатої худоби порівняно з абсолютними величинами живої маси в різні вікові періоди.

ГЛАВА 26
АСОЦІАЦІЯ МІЖ РОСТОВИМИ ПОКАЗНИКАМИ ТВАРИН І ГЕНЕТИЧНИМ ПОЛІМОРФІЗМОМ ОКРЕМИХ ЛОКУСІВ МІКРОСАТЕЛІТНОЇ ДНК

Попри те що a priori мікросателіти ДНК є нейтральними молекулярно-генетичними маркерами, починаючи з середини 1990-х років з'явилися повідомлення про виявлені вірогідні зв'язки між наявністю/відсутністю тих чи інших алелів досліджуваних локусів мікросателітів та різними показниками продуктивності сільськогосподарських тварин, у тому числі й великої рогатої худоби.

Так, було встановлено, що алелі *BM1500*^{136} та *BM1500*^{138} є маркерами кращого надою і найвищого вмісту жиру в молоці, відповідно, у різних порід великої рогатої худоби (Fitzsimmoms et al., 1998). У корів м'ясного напряму продуктивності (помісі Piemontese × Chiniana) алель *IIDVGA46*^{205} виявився маркером бажаних для селекції промірів тіла – таких, як висота в холці, ширина та глибина грудей і т.ін. (Napolitano et al., 1996). Ціла низка мікросателітних локусів геномної ДНК (*ILSTS005*, *ILSTS006*, *TGLA227*, *INRA035*, *BM2113*, *CSSM66*) тісно пов'язана зі стійкістю зебу до туберкульозу (Ali et al., 2013).

Отже, можна очікувати, що використані нами в аналізі мікросателітні локуси ДНК також можуть бути асоційовані з показниками інтенсивності росту корів південної м'ясної породи. Тим більше що раніше вже були встановлені подібні зв'язки – для локусу *BMS1248* (Puja et al., 2013; de Atley et al., 2011; Rogberg-Munoz et al., 2011), *CSFM50* (Bressel et al., 2003), *IGF1* (Andrade et al., 2008) та ін.

У результаті проведеного аналізу нами було встановлено вірогідні зв'язки між наявністю/відсутністю окремих алелів використаних мікросателітних локусів ДНК і мірою прояву показників інтенсивності росту молодняку південної м ясною породи (табл. 26.1).

Найбільш міцний такий зв'язок було визначено між більшістю використаних показників та локусами *TGLA227* і *BM1824*. Так, наприклад, тварини, в яких у генотипі був хоча б один алель $TGLA227^{85}$, характеризувалися найвищими оцінками середньодобового приросту на відгодівлі (675 г), тоді як у більшості інших тварин цей показник не перевищував 450–550 г (рис. 26.1).

Таблиця 26.1

Результати однофакторного дисперсійного аналізу впливу окремих алелів локусів мікросателітів ДНК на показники інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи

Локус	Показник								
	M0	**M210d**	**M8**	**M12**	**M15**	**M18**	**ADG**	**ADG1**	**ADG2**
TGLA227	*	*	ns	ns	ns	(*)	*	*	**
BM2113	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
TGLA53	ns	ns	(*)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ETH10	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
SPS115	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
TGLA122	(*)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
INRA23	ns	ns	ns	ns	ns	ns	(*)	ns	ns
TGLA126	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
BM1818	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
ETH3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ETH215	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
BM1824	(*)	*	*	(*)	(*)	*	(*)	*	ns

Примітка: ns – $p > 0,1$; (*) – $0,1 < p < 0,05$; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

Аналогічно тварини, у генотипі яких був хоча б один алель $BM1824^{178}$ (або $BM1824^{180}$), характеризувалися найвищими оцінками середньодобового приросту від народження до відлучення 780–830 г, у той час як в інших особин цей показник рідко перевищував 700 г (рис. 26.2).

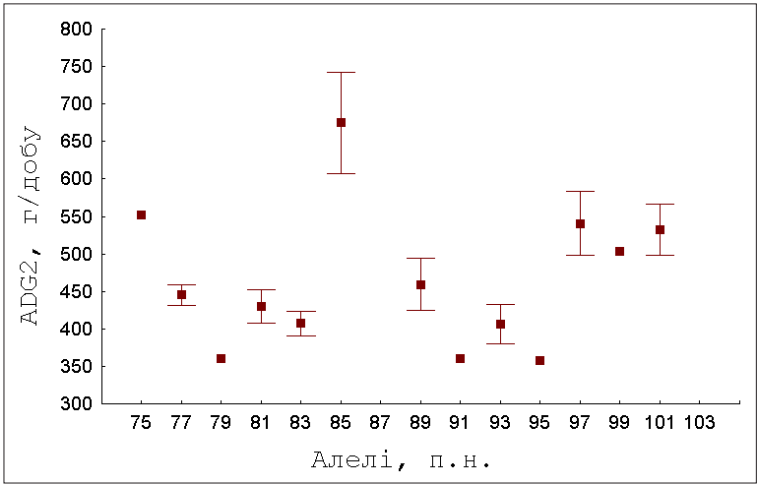


Рисунок 26.1. Вплив різних алелів локусу *TGLA227* у генотипі особин південної м'ясної породи на їх середньодобовий приріст на відгодівлі

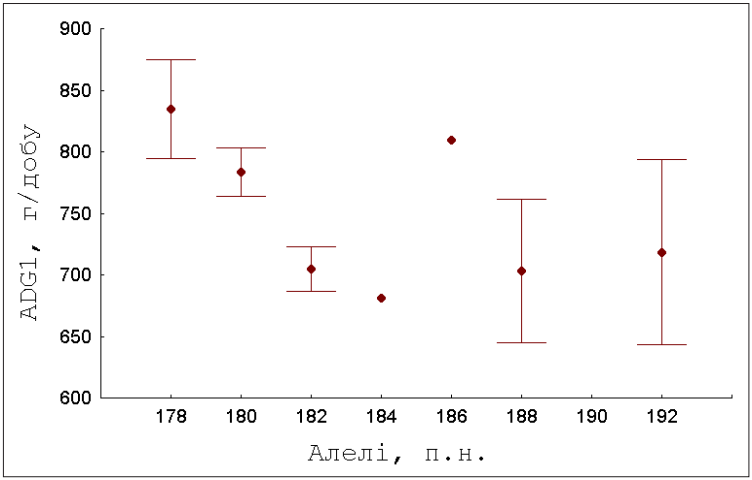


Рисунок 26.2. Вплив наявності різних алелів локусу *BM1824* у генотипі особин південної м'ясної породи на їхній середньодобовий приріст від народження до відлучення

Більш детальний пошук можливих асоціацій між окремими алелями мікросателітів ДНК, використаних при аналізі генетичної мінливості молодняку південної м'ясної породи, був зроблений нами на основі поділу усіх досліджених тварин на дві групи – тих, що мають певний алель і, відповідно, тих, що не мають його.

Оцінка рівня вірогідності відмінностей за аналізованим показником (за критерієм Стьюдента) між двома групами була використана як критерій наявності/відсутності асоціації. При цьому враховувався також і напрямок цієї асоціації – позитивний, тобто наявність певного сприяла підвищенню значення показника, або негативний, тобто, навпаки, призводила до зниження його значення.

У таблиці 26.2 наведено отримані нами результати, що відображають наявність асоціацій між показниками інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи та наявністю в їх генотипі тих чи інших алелів досліджуваних локусів мікросателітної ДНК. При використанні цього підходу виявлено більшу кількість таких можливих асоціацій.

Таблиця 26.2

Асоціації між показниками інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи і наявністю в їх генотипі алелів досліджуваних локусів мікросателітної ДНК

Показник	Алель	
	позитивно пов'язаний	**негативно пов'язаний**
M0	*TGLA227*^{85}; *TGLA227*^{95}; *ETH10*^{221}; ***SPS115***$^{\mathbf{254}}$; *BM1824*^{178}	*TGLA122*^{149}; *BM1818*^{260}
M210d	*TGLA227*^{83}; *BM1818*^{258}; *BM1824*^{178}; *BM1824*^{180}	*INRA23*^{216}
M8	*TGLA227*^{85}; *BM1824*^{178}	*INRA23*^{216}
M12	*TGLA227*^{85}; *BM1818*^{258}; *BM1824*^{178}	*INRA23*^{216}
M15	*TGLA227*^{85}; *BM1824*^{178}	*BM2113*^{141}
M18	*TGLA227*^{85}; *BM1824*^{178}	*BM2113*^{141}; ***INRA23***$^{\mathbf{208}}$
ADG	*TGLA227*^{85}; *BM1824*^{178}	*BM2113*^{141}; ***INRA23***$^{\mathbf{208}}$; *INRA23*^{214}
ADG1	*TGLA227*^{83}; *BM1818*^{258}; *BM1824*^{178}; *BM1824*^{180}	*INRA23*^{216}
ADG2	*TGLA227*^{85}; *TGLA122*^{153}; *BM1824*^{178}	*INRA23*^{214}; *BM1818*^{260}; *BM1824*^{180}

Примітка. Напівжирним шрифтом виділено алелі, для яких $0{,}05 < p < 0{,}1$.

Так, жива маса при народженні тісно пов'язана з наявністю в генотипі тварин алелів *TGLA227*^{85} або *TGLA227*^{95}. У такому разі жива маса при народженні виявляється в середньому вище на 3,7 і 4,3 кг відповідно порівняно з тваринами, у генотипі яких ці алелі відсутні (в обох випадках: $p < 0,05$). Зумовлює підвищення живої маси при народженні і наявність алеля *ETH10*^{221} – у середньому на 3,1 кг ($p < 0,05$). Менш виражений вплив на живу масу при народженні зафіксовано для алеля *BM1824*^{178} (1,8 кг; $p < 0,05$).

У той самий час особини, у генотипі яких було виявлено алелі *TGLA122*^{149} та *BM1818*^{260}, поступалися своїм ровесницям у середньому на 1,8 і 2,5 кг (в обох випадках $p < 0,05$).

Характерно, що на живу масу при відлученні й у більш старшому віці виявлено вплив вже зовсім інших алелів. Це може свідчити про відмінності процесів генетичної детермінації росту тварин на різних етапах онтогенезу.

Так, особини, які мають у генотипі алель *TGLA227*^{83}, при відлученні були в середньому на 27,5 кг важче за своїх ровесниць, у яких цей алель був відсутній ($p < 0,05$).

Приблизно така сама різниця (27,2 кг) засвідчувалася при відлученні між тваринами, які мали і в яких був відсутній алель *BM1818*^{258} ($p < 0,05$). Менш вираженими відмінності за живою масою при відлученні були для алелів *BM1824*^{178} та *BM1824*^{180} (20,9 і 12,7 кг; у обох випадках $p < 0,05$).

З іншого боку, наявність алеля *INRA23*^{216} призводила до зниження живої маси при відлученні в середньому на 59,0 кг ($p < 0,05$).

Жива маса у віці вісім і 12 місяців характеризується практично тими самими асоціаціями з алелями мікросателітних локусів ДНК, що й жива маса при відлученні (див. табл. 26.2).

Для живої маси у віці 15 та 18 місяців нами було визначено наявність негативної асоціації з алелем *BM2113*^{141}: особини, які мали цей алель, виявилися в середньому на 38,0 і 42,5 кг легше відповідно (в обох випадках $p < 0,05$).

Інтенсивність ростових процесів живої маси молодняку південної м'ясної породи (як у цілому – від народження до віку

18 міс., так і на різних етапах постнатального розвитку – від народження до відлучення і на відгодівлі) також характеризувалася значними асоціаціями з наявністю тих чи інших алелів мікросателітної ДНК (див. табл. 26.2).

Так, середньодобовий приріст живої маси від народження до віку 18 міс. був значно вищий у тварин, які мають алелі *TGLA227*^{85} (на 194 г) і *BM1824*^{178} (на 93 г), порівняно з тваринами, у яких ці алелі не були виявлені (в обох випадках $p < 0,05$).

З іншого боку, наявність у худоби алелів *BM2113*^{141} і *INRA23*^{214}, навпаки, призводило до вірогідного зниження середньодобових приростів у середньому на 72 і 43 г (в обох випадках $p < 0,05$).

На середньодобовий приріст від народження до відлучення позитивно впливала наявність алелів *TGLA227*^{83}, *BM1818*^{258}, *BM1824*^{178} та *BM1824*^{180} (в усіх випадках $p < 0,05$). Причому асоціація з першими двома алелями мала більш яскравий характер, що виражається в більш високій різниці (129 та 126 г відповідно) і, отже, більш високому рівні значущості ($p = 0,011$ та $p = 0,002$ відповідно).

Наявність алеля *INRA23*^{216}, навпаки, призводила до зниження величини середньодобового приросту на цьому етапі (на 284 г; $p < 0,01$).

Середньодобовий приріст на відгодівлі характеризується своїм власним набором асоціацій, причому для деяких локусів і/або алелів напрямок цих зв'язків може змінюватися на протилежний, що свідчить про дію компенсаторних механізмів, які детермінують ріст та розвиток тварин південної м'ясної породи.

Так, на середньодобовий приріст на відгодівлі зафіксовано позитивний вплив алеля *TGLA227*^{85}, наявність якого в генотипі підвищує приріст на 220 г ($p = 0,011$).

Аналогічним є позитивний вплив алеля *BM1824*^{178} (підвищує приріст на 67 г; $p = 0,050$). Проте при цьому наявність алеля *BM1824*^{180}, навпаки, призводить до зниження середньодобового приросту на відгодівлі на 46 г ($p < 0,05$), хоча раніше було засвідчено позитивний вплив цього алеля на живу масу при відлученні (див. табл. 26.1).

Наявність алеля *BM1818*^{260} також впливає негативно на середньодобовий приріст у цей період (на 90 г; $p = 0,023$), хоча раніше

алелі цього локусу, навпаки, характеризувалися позитивними асоціаціями з показниками живої маси молодняку південної м'ясної породи. З іншого боку, нами було визначено негативний вплив цього самого алеля на живу масу при народженні (див. табл. 26.2).

До специфічних для цього показника, мабуть, варто віднести й алель *TGLA122*^{153}, наявність якого в особин південної м'ясної породи сприяє підвищенню середньодобового приросту на відгодівлі на 142 г (p = 0,010).

Характерно, що більшість алелів, для яких було визначено вірогідну асоціацію з інтенсивністю росту, засвідчуються з відносно низькою частотою (менше 0,15). Виняток становлять лише алелі *INRA23*^{214} та *BM1824*^{180}, частота яких у популяції дорівнює близько 0,375 та 0,417 відповідно.

Крім того, переважна більшість алелів, наведених у табл. 26.2, є специфічними для тварин різних підтипів. Наприклад, алелі *TGLA227*^{83}, *ETH10*^{221}, *INRA23*^{208}, *BM1818*^{258}, *BM1824*^{178} та *BM1824*^{180} вірогідно частіше засвідчуються у тварин низькокровного підтипу, тоді як алелі *TGLA227*^{85}, *BM2113*^{141}, *TGLA122*^{149} та *BM1818*^{260}, навпаки, є специфічними для особин висококровного підтипу. При цьому, за невеликим винятком, наявність у генотипі тварини алелів, характерних для висококровного підтипу, пов'язана з нижчими оцінками показників живої маси або приростів на різних етапах, у той час як наявність алелів, специфічних для низькокровного підтипу, навпаки, з їх підвищенням.

З іншого боку, нами було встановлено, що в усі етапи росту молодняк висококровного підтипу поступався за живою масою ровесницям низькокровного підтипу. Отже, отримані нами асоціації можуть бути наслідком цих відмінностей, з одного боку, і зумовлені наявністю специфічних алелів того чи іншого підтипу тварин – з іншого.

Перевірити цю гіпотезу можна в разі аналізу характеру (міри та напряму) наведених вище асоціацій між алелями і ростовими показниками для тварин різних підтипів південної м'ясної породи. Зважаючи на низьку частоту більшості алелів, ми змогли провести такий аналіз лише для двох найбільш поширених з них – *INRA23*^{214} та *BM1824*^{180}.

Визначена нами закономірність, тобто зниження середньодобового приросту на відгодівлі за наявності в генотипі алеля *INRA23*^{214}, виявляється справедливою для молодняку південної м'ясної породи незалежно від того, до якого підтипу вони належать (рис. 26.3).

З іншого боку, підвищення живої маси при відлученні у тварин, які мають у генотипі хоча б один алель *BM1824*^{180}, було зафіксовано тільки для тварин низькокровного підтипу, у той час як у особин висококровного підтипу така асоціація була відсутня (рис. 26.4).

Отже, для отримання однозначної відповіді щодо характеру асоціацій між генотипом тварин південної м'ясної породи за локусами мікросателітів ДНК та показниками їх росту і розвитку необхідно виконати додаткові дослідження, ґрунтовані як на більшої кількості використаних локусів, так і більшій кількості прогенотипованих тварин.

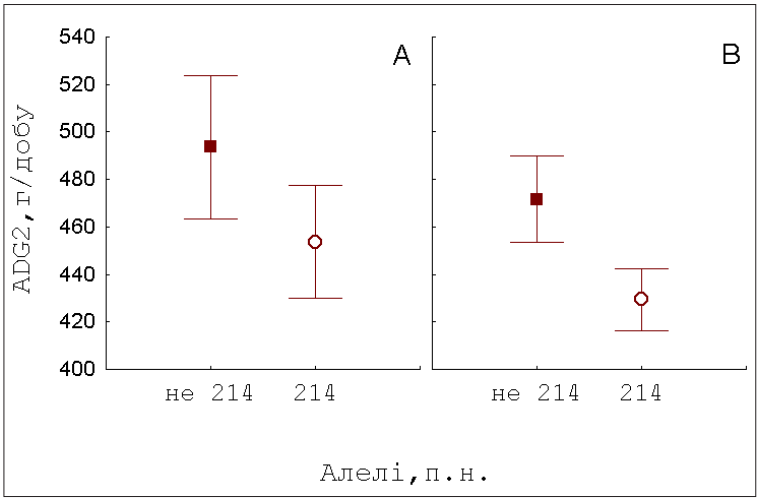


Рисунок 26.3. Показники мінливості ($\overline{X} \pm S\overline{x}$) середньодобового приросту на відгодівлі особин низько- (А) та висококровного (В) підтипів південної м'ясної породи, залежно від наявності/відсутності в їх генотипі алеля *INRA23*^{214}

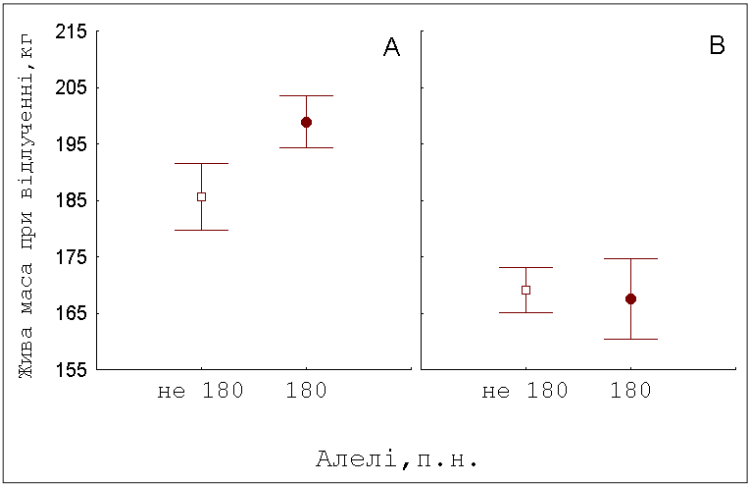


Рисунок 26.4. Показники мінливості ($\overline{X} \pm S\overline{x}$) живої маси при відлученні особин низько- (А) та висококровного (В) підтипів південної м'ясної породи, залежно від наявності/відсутності в їх генотипі алеля BM1824[180]

Як бачимо, існує вірогідний зв'язок між наявністю/відсутністю певних алелів окремих використаних нами локусів мікросателітів ДНК і мірою прояву показників росту в досліджених особин південної м'ясної породи.

На живу масу при народженні і при відлученні (а також і у більш старшому віці) справляють вплив різні групи алелів, що може свідчити про відмінності процесів генетичної детермінації росту молодняку на різних етапах онтогенезу.

Інтенсивність ростових процесів також характеризувалася значними асоціаціями з наявністю тих чи інших алелів мікросателітної ДНК. Переважна більшість алелів, для яких визначено вірогідні асоціації з показниками росту, є специфічними для тварин різних підтипів. При цьому, за невеликим винятком, наявність у генотипі тварини алелів, характерних для висококровного підтипу пов'язана з більш низькими оцінками показників живої маси або приростів, у той час як наявність алелів, специфічних для низькокровного підтипу, навпаки, з більш високими.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Алиев, А. А., Барей, В., & Бартко, П. (1986). Профилактика нарушений обмена веществ у сельскохозяйственных животных. Москва: Агропромиздат, 208–270.

2. Алтухов, Ю. П. (1989). Генетические процессы в популяциях. Москва: Наука.

3. Банникова, Л. В., & Зубарева, Л. А. (1995). Генетическая структура некоторых аборигенных и заводских пород крупного рогатого скота (BOS TAURUS) Евразии. *Генетика*, 31 (5), 697–708.

4. Басовский, Н. З. (1983). Популяционная генетика в селекции молочного скота. Москва: Колос.

5. Басовський, М. З., Буркат, В. П., Вінничук, Д. Т., Коваленко, В. П., Ківа, М. С., Рубан, Ю. Д., … & Сірацький, Й. З. (2001). Розведення сільськогосподарських тварин. Біла Церква: Білоцерківський державний аграрний університет.

6. Басовский, Н. З., Буркат, В. П., … & Власов, В. И. (1994). Крупномасштабная селекция в животноводстве. Киев: Украина.

7. Барабаш, В. І., Геккієв, А. Д., … & Тихонова, Л. В. (2002). Пристосованість та продуктивність корів різних типів конституції в новому регіоні. Дніпропетровськ: ІТЦР УААН, 18–20.

8. Баулов, М. (1992). Анализ на алелното разнообразие и оценка на генетичните дистанции между популации овце в България. *Генетика и селекция*, *3*, 268–274.

9. Баулов, М. (1994). Динамика в алелофонда, контролиращ фенотипно и генетично разнообразие на ензими и протеини в кръвната тукан на овце с направление на мляко. *Генетика и селекция*, *27*, 1–2.

10. Бащенко, М. (1999). Основні напрями селекційної роботи з молочною худобою на Черкащині. *Тваринництво України*, *5–6*, 6–10.

11. Близниченко, В. Б., Бугаев, В. А., … & Бесараб, А. П. (1979). Результаты и перспективы использования англерской породы при совершенствовании красного степного скота на юге Украины. *Труды Укр. НИИЖ им. М. Ф. Иванова «Аскания-Нова»*. Херсон: Каховская типография. (1). 21–24.

12. Богатова, О. В., & Догарева, Н. Г. (2004). Химия и физика молока. Оренбург: ГОУ ОГУ.

13. Богданов, Л. В., Поляковский, В. И., Лазовский, А. А., Петрушко, С. А., Марцинкевич, И. С., & Джумков, В. А. (1970). Некоторые итоги изучения биохимического полиморфизма сельскохозяйственных животных в БССР. *Вопросы генетики и селекции*. Минск: Наука и техника, 3–12.

14. Боднарук, В. Є., Кропивка, Ю. Г., Музика, Л. І., & Жмур, А. Й. (2014). Особливості генетичної структури поліської м'ясної породи великої рогатої худоби. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій ім. Ґжицького*, *16*, № 3 (3), 21–25.

15. Боднарук, В. Е., Щербатый, З. Е., Кропывка, Ю. Г., Боднар, П. В., & Жмур, А. И. (2016). Влияние родительских пород на формирование генетической структуры полесской мясной породы. *Ученые записки УО ВГАВМ*, *52* (3), 123–126.

16. Боднарук В., Щебатый З., Музыка Л., Жмур А., Ориховский Т. (2017). Генофонд какой-либо породы крупного рогатого скота. *Научный вестник ЛНУ ветеринарной медицины и биотехнологий. Серия: Сельскохозяйственные науки*, *19* (74), 131–134.

17. Борисенко, Е. Я. (1961). Пути повышения отбора и подбора в племенном животноводстве. *Доклады ТСХА.* Москва: ТСХА, (65), 65–68.

18. Бороевич, С. (1984). Принципы и методы селекции растений. Москва: Колос.

19. Булат, С. А., Мироненко, Н. В., & Жолкевич, Ю. Г. (1995). Генетическая структура почвенной популяции гриба Fusarium oxysporum Schlechtend.: Fr.: Молекулярная реидентификация вида и генетическая дифференциация изолятов методом

полимеразной цепной реакции с универсальными праймерами (УП-ПЦР). *Генетика*, *31* (3), 315–323.

20. Буркат, В. П. (2004). Ретроспектива публіцистики. Київ: Аграрна наука.

21. Буркат, В. П. (1999). Теорія, методологія і практика селекції. Київ: БМТ.

22. Буркат, В. П., Зубец, М. В., & Карасик, Ю. М. (1990). Новые методы селекции и биотехнологии в животноводстве. Киев: Урожай.

23. Буркат, В. П., Ковтун, С. І., Копилова, К. В., & Копилов, К. В. (2008). Деякі біотехнологічні та генетичні методи при створенні тварин майбутнього. *Розведення і генетика тварин*, *42*, 3–10.

24. Буркат, В. П., Копилов, К. В., & Копилова, К. В. (2009). ДНК-діагностика великої рогатої худоби в системі геномної селекції (методичні рекомендації). Київ, 2009. 112.

25. Василенко, О. П. (2001). Оцінка комплексу факторів при формуванні високопродуктивного молочного стада. Харків.

26. Вдовиченко, Ю. В., Омельченко, Л. О., & Яремчук, А. І. (2013). Селекційно-генетичні процеси в популяції таврійського типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби при консолідації. *Науковий вісник Асканія-Нова*, *6*, 118–125.

27. Вейр, Б. (1995). Анализ генетических данных. Москва: Мир.

28. Винничук, Д. Т. (1981). Ветвление и прогресс линий молочного скота. 4-й съезд генетиков и селекционеров Украины: *тез. докл. «Генетика животных и микроорганизмов».* Киев: Наукова думка, 16–18.

29. Винничук, Д. Т. (1999). Ген DUMPS в молочном скотоводстве. *Молекулярно-генетические маркеры животных : тез. докл. III междунар. конф. 12–14 мая 1999 г.* Киев, 48–49.

30. Винничук, Д. Т. (1997). Селекционно-генетические аспекты «голштинизации» молочного скотоводства Украины. *Цитология и генетика*, *31* (6), 63–68.

31. Винничук, Д. Т., Сирацкий, И. З., & Шаран, П. И. (1991). Оценка создаваемых типов и пород крупного рогатого скота на Украине. Киев: Укр НИИТИ.

32. Вінничук, Д. Т., & Пабат, В. О. (1996). Обґрунтування системи селекції в товарних стадах голштинізованої молочної худоби: [методичні рекомендації]. Київ: Нива.

33. Вінничук, Д. Т., Самусенко, А. І., & Майборода, М. М. (1979). Селекційна програма "Симентал-1". Київ.

34. Власов, В. И. (1989). Проблемные вопросы теории и практики селекции. *Породы и породообразовательные процессы в животноводстве.* Киев: Южное отделение ВАСХНИЛ, 59–66.

35. Вороненко, В. І., & Назаренко, В. Г. (2009). Структура популяції таврійського типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби за антигенами круп крові. *Науковий вісник Асканія-Нова*, *2*, 13–23.

36. Всяких, А. С. (1977). Теория и практика разведения животных по линиям при промышленной технологии. *Вестник сельскохозяйственной науки*, *12*, 67–75.

37. Гиль, М. І. (1997). Вплив кроснінійного розведення на селекційні ознаки корів червоної степової породи. *Таврійський науковий вісник*, *2*, 100–104.

38. Гиль, М. І. (1999). Вплив внутріпородного підбору з використанням спорідненого розведення та міжлінійних кросів на молочну продуктивність корів різних генотипів: автореф. дис. … канд. с.-г. наук. Херсон, 20.

39. Гиль, М. І. (2008). Генетичний аналіз полігенно обумовлених та поліморфних ознак худоби молочних порід: дис. д-ра с.-г. наук. Миколаїв.

40. Гиль, М. І. (2010). ДНК-діагностика – обов'язкова умова високорентабельних технологій сучасного тваринництва. *Вісник аграрної науки Причорномор'я. Вип. 3 (56)*, 18–33.

41. Гиль, М. І. (2000) Ефективність міжлінійних кросів при створенні високопродуктивних стад червоної степової породи в популяції тварин запорізького зонального типу. *Матеріали Міжнародної конференції молодих вчених – вихованців шкіл видатних академіків М. Ф. Іванова і Л. К. Гребня: зб. наук. праць*. Київ: Аграрна наука, 54–58.

42. Гиль, М. І. (2008). Системний генетичний аналіз полігенно зумовлених ознак худоби молочних порід. Миколаїв: МДАУ.

43. Гіль, М. І. (1998). Молочна продуктивність корів різних структурних одиниць червоної степової породи від внутрішньолінійного розведення. *Таврійський науковий вісник, 3*, 79–85.

44. Глазко В. И. (1985). Биохимическая генетика овец. Новосибирск: Наука.

45. Глазко, В. И. (1996). Внутрипородная дифференциация генетических структур крупного рогатого скота и овец в связи с эколого-генетическими особенностями их разведения. *Агроекологія і біотехнологія.* Київ: Аграрна наука, 171–189.

46. Глазко, В. И. (1999). Молекулярно-генетические маркеры животных. *Тезисы докладов международной конференции.* Киев: Нора-принт.

47. Глазко, В. И., & Созинов, И. А. (1993). Генетика изоферментов животных и растений. Киев: Урожай.

48. Глазко, В. И., & Созинов, А. А. (1997). ДНК-технологии животных. Киев: Нора-принт.

49. Глазко, В. И., Амбросьева, Е. Д., Подоба, Б. Е., & Созинов, А. А. (1992). Сравнительный анализ изменчивости различных генетических систем у сельскохозяйственных животных. *Цитология и генетика*, *26* (3), 40–48.

50. Глазко, В. И., Дымань, Т. Н., Тарасюк, С. И., & Дубин, А. В. (1999). Полиморфизм белков, RAPD-PCR и ISSR-PCR маркеров у зубров, бизонов и крупного рогатого скота. *Цитология и генетика*, *33* (6), 30–38.

51. Глазко, В. И., Лавровский, В. В., Филенко, А. Н., & Мариуца, А. Э. (2000). Внутрипородная генетическая дифференциация и наличие мутации BLAD у крупного рогатого скота голштинской породы. *Сельскохозяйственная биология*, *4*, 45–47.

52. Глазко, Г. В. (2001). Генетична паспортизація порід і породної належності тварин на основі лінійного дискримінантного аналізу. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть*, *4*, 138–139.

53. Глазко, Т. Т., Зубец, М. В., & Кушнир, А. В. (2006). Генетическая компонента биоразнообразия крупного рогатого скота. *Сельскохозяйственная биология*, *41* (2), 51–51.

54. Глик, Б., & Пастернак, Д. (2002). Молекулярная биотехнология. Принципы и применение : пер. с англ. Москва: Мир.

55. Горин, В. Г., Копыловская, Г., Мерсон, С. Л., & Коновалов, Б. О. (1978). О возможности использования стабилизирующего отбора в птицеводстве. *Птицеводство*, *11*, 28–31.

56. Горлов, О. І. (2001). Розробка та удосконалення методів селекційно-генетичних досліджень у молочному скотарстві : дис. … д-ра с.-г. Наук. Херсон: Херсонський державний аграрний університет.

57. Грициняк, І. І., Нагорнюк, Т. А., & Тарасюк, С. І. (2008). Генетична структура порід і породних груп коропів за окремими генетико-біохімічними системами. *Рибогосподарська наука України*, *1*, 29–33.

58. Грицієнко, Ю. В., Гиль, М. І., & Косенко, М. С. (2019). Поліморфізм генетико-біохімічних систем сучасних українських порід великої рогатої худоби молочного напрямку продуктивності. *Вісник аграрної науки Причорномор'я*, *4*, 71–79.

59. Губаренко, Н. Ю. (2020). Вплив генотипів за генами gh та pit-1 на формування господарсько-корисних ознак голштинських корів: автореф. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук. Дніпро.

60. Дзіцюк, В., & Мельник, О. (2013). Мікросателітні ДНК-маркери у збереженні генетичного різноманіття коней. *Тваринництво України*, *12*, 7–10.

61. Димань, Т. М. (2002). Генетична диференціація доместикованих та диких видів копитних: дис. … д-ра с.-г. наук. Київ.

62. Димань, Т. М., Ланін Е. В. (2000). Поліморфізм капаказеїну і сиропридатність молока корів лебединської породи. *Агроекологія і біотехнологія, 4*, 187–191.

63. Добрянська, М. Л. (2014). Генетична структура м'ясних порід великої рогатої худоби за різними типами ДНК-маркерів. *Розведення і генетика тварин*, *48*, 183–188.

64. Долматова, И. Ю., & Ильясов, А. Г. (2008). Связь полиморфизма гена соматотропина крупного рогатого скота симментальской породы с продуктивностью. *Зоотехния*, *5*, 6–8.

65. Епишко, Т. И., Танана, Л. А., Епишко, О. А., Пешко, В. В., & Трахимчик, Р. В. (2010). Генетические ресурсы молочного скота Беларуси по гену каппа-казеина и его ассоциация с молочной продуктивностью и технологическими свойствами молока. *Розведення і генетика тварин*, *44*, 73–77.

66. Єфіменко, М. Я., Антоненко, В. І., & Подоба, Б. Є. (1996). Українська чорно-ряба молочна порода – нове селекційне досягнення. *Науково-виробничий бюлетень «Селекція»*, *5*, 7–14.

67. Єфименко, М. Я., Подоба, Б. Є., Антонечко, В. І., & Дзіцюк, В. В. (1999). Генетичний моніторинг при консолідації порід молочної худоби. *Розведення і генетика тварин*, *31–32*, 75–77.

68. Животовский, Л. А. (1991). *Популяционная биометрия*. Москва: Наука.

69. Журавель, Е. В., & Глазко, В. И. (1998). Распределение аллельных и генотипических частот по локусу каппа-казеина у разных пород крупного рогатого скота. *Сельскохозяйственная биология*, *6*, 87–92.

70. Жученко, А. А. (1980). Экологическая генетика культурных растений: (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз). Кишинев: Штиинца.

71. Зиновьева, Н. А., & Гладырь, Е. А. (2011). Генетическая зкспертиза сельскохозяйственных животных: применение тест-систем на основе микросателлитов. *Достижения науки и техники АПК*, *9*, 19–20.

72. Зиновьева, Н. А., Стрекозов Н. И., Молофеева Л. А. (2009). Оценка роли ДНК-микросателлитов в генетической характеристике породы черно-пестрого скота. *Зоотехния*, *1*, 2–4.

73. Зорин, И. Г. (1960). Отбор и использование быков-производителей на станциях искуственного осеменения Украины. *Животноводство*, *11*, 34–36.

74. Зубець, М. В., Буркат, В. П., & Єфіменко, М. Я. (1999). та ін. Генетико-селекційний моніторинг у молочному скотарстві. Київ: Аграрна наука.

75. Зубець, М. В., Буркат, В. П., Єфіменко, М. Я., & Хаврук, О. Ф. (1996). Генезис порід худоби в Україні. *Матеріали доп. наук.-вироб. конф. «Нові методи селекції і відтворення*

високопродуктивних порід і типів тварин (29–30 трав. 1996 р.). Київ: Асоціація «Україна, 3–8.

76. Зубец, М. В., Карасик, Ю. М., & Буркат, В. П. (1990). Преобразование генофонда пород. Киев: Урожай.

77. Зубец, М. В., Кругляк, А. П., & Буркат, В. П. (1993). Концепция сохранения генофонда пород крупного рогатого скота. *Новое в породообразовательном процессе*, 39–40.

78. Иванов, И. А. (1991). Влияние наследственных и паратипических факторов на племенную ценность быков-производителей: автореф. дис. на соикание канд. с.-г. наук.

79. Иванов, М. Ф. (1964). Англерский скот: Полное собрание сочинений. Москва: Колос, *5*, 487.

80. Иовенко, В. Н. (1987). Особенности и возможности использования в селекции полиморфизма некоторых белков и ферментов крови овец асканийской тонкорунной и цигайской пород: автореф. дис. на соискание ученой степени канд с.-х. наук. Краснодар.

81. Иовенко, В. Н., & Туринский, В. М. (1996). Генетические взаимоотношения популяции овец асканийского многоплодного каракуля с породами, использованными при его создании. *Тез. докл. II Междунар. конф. «Молекулярно-генетическе маркеры животных»*. Киев: Аграрна наука, 28–29.

82. Иолчиев, Б. С., & Сельцов, В. И. (1999). Взаимосвязь системы каппа-казеина с молочной продуктивностью коров. *Зоотехния*, *6*, 4–5.

83. Калашникова, Л. А., Дунин, И. М., Глазко, В. И., Рыжова, Н. В., & Голубина, Е. П. (1999). ДНК-технологии оценки сельскохозяйственных животных ВНИИплем. *Научные основы повышения продуктивности сельскохозяйственных животных: сб. науч. трудов.* Ч. 1, 21–24.

84. Кильчевский, А. В. (1984). Оценка общей и специфической адаптивной способности генотипов. *Экологическая генетика растений и животных: тез. докл II Всесоюз. конф.* Кишинев: Штиинца, 44–45.

85. Кириченко, В. А. (2005). Особливості поліморфізму білків і факторів груп крові та його використання в селекції овець асканійського типу багатоплідного каракулю: дис. … канд. с.-г. наук. Херсон.

86. Кирпичников, И. С. (1979). Генетические основы селекции рыб. Ленинград: Наука.

87. Коваленко, В. П., & Лесной, В. А. (1989). Компоненты фенотипической изменчивости репродуктивных, откормочных и мясо-сальных признаков свиней при испытаниях в различных экологических условиях. *Цитология и генетика*, *23* (1), 44–50.

88. Коваленко, В. П., Морозов, В. В., … & Нежлукченко, Т. І. (2003). Оцінка генотипу сільськогосподарських тварин і птиці з використанням дисперсійного аналізу в системі MATHCAD. Херсон, 49.

89. Кононенко, Н. В., Мусиенко, Ю. С., Близниченко, В. Б., & Подпалая, Т. В. (1986). Состояние и пути совершенствования красного степного скота Украины. *Науч. техн. бюлет. УНИИЖ Аскания-Нова*. Херсон, (II), 3–9.

90. Копилова, К. В. (2007). Новітні генетико-біотехнологічні методи у тваринництві України. *Вісник аграрної науки: науково-теоретичний журнал НААН України*, *11*, 655.

91. Копилова, К. В. (2011). ДНК-діагностика генетичних ресурсів великої рогатої худоби : дис. … д-ра с.-г. наук. Чубинське Київської обл.

92. Копилова, К. В., Дубін, О. В., Подоба, Ю. В., Мостова, І. В., & Добрянська, М. Л. (2011). Аналіз локусів кількісних ознак QTLs за маркерами TG, CAPN1530, MSTN у тварин великої рогатої худоби. *Розведення і генетика тварин*, *45*, 108–118.

93. Копилова, К. В., Копилов, К. В., & Арнаут, К. О. (2009). Особливості генетичної структури різних порід великої рогатої худоби за локусами кількісних ознак (QTL). *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України*, *138*, 239–245.

94. Корочкин, Л. И., Серов, О. Л., & Пудовкин, А. И. (1977). *Генетика изоферментов*. Москва: Наука.

95. Кравченко, Н. А. (1954). Племенной подбор при разведении по линиям. Москва: Сельхозгиз.

96. Кравченко, Н. А. (1964). О подборе на станциях искусственного осеменения. *Племенное дело и искусственное осеменение с.-х. животных.* Киев: Урожай, 26–49.

97. Крамаренко, О. С., & Крамаренко, А. С. (2013). Аналіз динаміки живої маси корів південної м'ясної породи різних типів методом BLUP. *Вісник аграрної науки Причорномор'я*. Миколаїв: МНАУ, 121–128.

98. Кудрин, А. Г. (2006). Ферменты крови и прогнозирование продуктивности молочного скота. Мичуринск: Изд-во Мичуринского гос. аграр. ун-та.

99. Кушнер, Х. Ф. (1948). Среда и селекционная оценка животных. *Труды Ин-та генетики*, *5*, 119.

100. Кушнер, Х. Ф. (1957). К вопросу о так называемой «гибридизации» инбредных линий в животноводстве. *Доклады науч. конф. ТСХА, 100*, 167–187.

101. Лазебная, И. В., & Перчун, А. В. (2016). Исследование крупного рогатого скота бурятской породы с использованием генов-кандидатов. *Евразийский союз ученых*, *31-2*, 6–9.

102. Лакин, Г. Ф. (1990). Биометрия. Москва: Высшая школа.

103. Ларионова, П. В. (2006). Разработка и экспериментальная апробация систем анализа полиморфизма генов-кандидатов липидного обмена у крупного рогатого скота : дисс. на соискание научной степени канд. биол. наук. Дубровицы.

104. Ларцева, С. Х., & Муксинов, М. К. (2002). Практикум по генетике Москва: Агропромиздат. 105. Лебедев, М. М. (1959). Гетерозис и его практическое применение. *Животноводство*, *12*, 35–45.

106. Ленинджер А. (1985) Основы биохимии: в 3-х т. Т. 1, Ч. 3 / пер. с англ. Москва: Мир. 367.

107. Литун, П. П., & Проскурнин, Н. В. (1992). Генетика количественных признаков. Генетические скрещивания и генетический анализ. Харьков: ХГАУ им. В. В. Докучаева.

108. Литун, П. П., Коломацкая, В. П., Белкин, А. А., & Садовой, А. А. (2004). Генетика макропризнаков и селекционно-ориентированные генетические анализы в селекции растений. Харьков: ИР им. В. Я. Юрьева.

109. Луговий, С. І. (2013). Оцінка внутрішньопородної мінливості свиней породи дюрок за локусами мікросателітів ДНК. *Вісник Житомирського національного агроекологічного університету*, *1* (35), т. 2, 105–113.

110. Луговий, С. І. (2013). Оцінка внутрішньопородної мінливості української м'ясної породи свиней за локусами мікросателітів ДНК. *Збірник наукових праць Вінницького НАУ*, 2, 109–114.

111. Любимова, З. П., & Кузнецов, В. М. (1982). Изучение связи племенной ценности быков-производителей с биологическими полиморфными системами белков крови. *Использование интерьерных показателей в селекционно-племенной работе*, 67–74.

112. Люцканов, П. И., & Марзанов, Н. С. (1999). Группы крови овец цигайской породы густошерстного типа. *Розведення і генетика тварин*, *31–32*, 145–147.

113. Мальцев, С. В., & Мансурова, Г. Ш. (2014). Метаболизм витамина D и пути реализации его основных функций. *Практическая медицина*, *9* (85), 12–18.

114. Маниатис, Т., Фрич, Э., & Сэмбрук, Д. (1984). Молекулярное клонирование : пер. с англ. Москва: Мир, 479.

115. Марзанов, Н. С., Люцканов, П. И., Родионов, В. А., & Магомадов, Т. А. (1995). Аллелофонд овец остфризской породы. *Докл. Рос. акад. с.-х. наук*, *4*, 29–31.

116. Марзанов, Н. С., & Макарова, Е. П. (2001). Международная конференция по генетике животных. *Зоотехния*, *6*, 30–31.

117. Маринчук, Г. Е. (2007). Полиморфные системы лактопротеинов крупного рогатого скота как генные маркеры молочной продуктивности: монография. Днепропетровск: Делита.

118. Машуров, А. М. (1980). Генетические маркеры в селекции животных. Москва: Наука.

119. Мезер, К., & Джинкс, Д. (1985). Биометрическая генетика. Москва: Мир, 463.

120. Мельник, Ю. Ф. (2002). Державна книга племінних тварин великої рогатої худоби червоної степової породи. Київ: Інститут тваринництва центральних районів УААН, 555.

121. Мельник, Ю. Ф., Литовченко, А. М., … & Білоус, О. В. (2003). Програма селекції червоно-рябої молочної породи великої рогатої худоби на 2003–2012 роки.

122. Мельник, Ю. Ф., Микитюк, Д. М., & Пищолка, В. А. (2003). Програма селекції української чорно-рябої молочної породи великої рогатої худоби на 2003–2012 рр.

123. Мещеряков, В. Я. (1975). Исследования генетического полиморфизма эритроцитарных антигенов и сывороточных белков у пород крупного рогатого скота Украины: автореф. дис.. д-ра с.-х. наук. Харьков.

124. Мохначова, Н. Б. (2008). Застосування мікросателітних маркерів для генотипування великої рогатої худоби. *Розведення і генетика тварин*, *42*, 198–203.

125. Назаренко, В. Г., & Вороненко, А. В. (1999). Імуногенетичний статус нових типів червоної молочної худоби. *Розведення і генетика тварин*, *31–32*, 165–167.

126. Назаренко, В. Г., Вороненко, В. І., Вороненко, А. В., Хлюст, Г. М., & Рукавникова, Г. І. (2006). Імуногенетичні особливості порід молочної худоби південного регіону України. Нова Каховка: ПИЕЛ, 133–143.

127. Недава, В. Ю. (1975). Жирномолочність корів при інбридингу та гетерозисі. *Цитология и генетика*, *18* (1), 17–21.

128. Некрасов, Д. К., Колганов, А. Е., Калашникова, Л. А., & Семашкин, А. В. (2017). Взаимосвязь полиморфных вариантов генов пролактина, гормона роста и каппа-казеина с молочной продуктивностью коров ярославской породы. *Аграрный вестник Верхневолжья*, *1*, 40–48.

129. Новикова, Н. В., Канатпаев, С. М., Тюлебаев, С. Д., & Кононенко, С. И. (2010). Использование комбинационной изменчивости в повышении мясной продуктивности телок. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, *25*, 131–134.

130. Облап, Р. В., Новак, Н. Б., & Мельничук, М. Д. (2010). Методичні рекомендації щодо використання методу полімеразної ланцюгової реакції в скотарстві та ін. (за ред. Т. М. Димань). Біла Церква.

131. Ольховская, Л. В., Силкина, С. Ф., Марутянц, Н. Г., Шумаенко, С. Н., & Скокова, А. В. (2013). Закономерности наследования высокой продуктивности овец по генетическим параметрам крови. *Ветеринарная патология*, *1*, 68–70.

132. Петренко, И. П., Зубец, М. В., & Винничук, Д. Т. (1995). Структура генофонда породы по аддитивному генети-

ческому потенциалу продуктивности. *Вісник аграрної науки, 1*, 73–91.

133. Петренко, І. П., Зубець, М. В., Вінничук, Д. Т., & Петренко, А. П. (1997). Генетико-популяційні процеси при розведенні тварин. Київ: Аграрна наука.

134. Плохинский, Н. А. (1960). Наследуемость. Новосибирск.

135. Подоба, Б. Є. (1997). Використання поліморфізму еритроцитарних антигенів для оцінки племінних ресурсів, підвищення генетичного потенціалу і збереження генофонду великої рогатої худоби: дис. … д-ра с.-г. наук. Чубинське Київської обл.

136. Подоба, Б. Є. (2002). Генетичні аспекти добору племінних тварин бажаного типу в скотарстві. *Розведення і генетика тварин*, *36*, 142–143.

137. Подоба, Б. Є., & Стоянов, Р. О. (2000). Використання імуногенетики в селекції тварин. *Вісник аграрної науки*, *12*, 94–95.

138. Подоба, Б. Е., Винничук, Д. Т., & Ефименко, М. Я. (1992). Применение генетических маркеров при ведении селекционной работы в заводском стаде крупного рогатого скота. *Цитология и генетика*, *26* (5), 41–48.

139. Подоба, Б. Є., Качура, В. С., & Дідик, М. В. (1991). Генетична експертиза у скотарстві. Київ: Урожай.

140. Полупан, Ю. П. (1999). Внутрипородные типы и консолидация создаваемой красной молочной породы. *Розведення і генетика тварин*, *31–32*, 196–198.

141. Рубан, Ю. Д. (2002). Скотарстово и технологія виробництва молока. Харків: Еспада, 571.

142. Рубан, С. Ю. (1999). Методологія та система селекції тварин української червоно-рябої молочної породи: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук. Чубинське Київської обл.

143. Самохин, В. Т. (2003). Профилактика нарушений обмена микроэлементов у животных. Москва: Колос.

144. Сатарова, Т. Н. (2002). Генетический анализ кукурузы по способности к андрогенезу в системе диаллельных скрещиваний. *Цитология и генетика*, *36*, 49–52.

145. Сатарова, Т. Н. (1997). Некоторые генотипические и онтогенетические особенности реакции кукурузы в культуре пыльников. *Цитология и генетика*, *31* (3), 60–65.

146. Селионова, М. И., Чижова, Л. Н., & Скокова, А. В. (2015). Иммуногенетический анализ популяций овец тонкорунных пород. *Инновации и современные технологии в сельском хозяйстве,* 33–37.

147. Серебровский, А. С. (1970). Генетический анализ. Москва: Наука.

148. Ситько, П. О. (1975). Генетичні механізми гетерозису. *Цитология и генетика*, *18* (1), 15–18.

149. Сірокуров, В. М. (1975). Внутрішньопородний гетерозис при поєднанні ліній в молочному скотарстві. *Цитология и генетика*, *18* (1), 11–14.

150. Сметана, О. Ю. (2011). Селекційно-генетична оцінка продуктивних ознак корів голштинської породи за умов дії стабілізуючого відбору : дис. … канд. с.-г. наук. Чубинське Київської області.

151. Смиряев, А. В., Мартынов, С. П., & Кильчевский, А. В. (1992). *Биометрия в генетике и селекции растений*. Москва: Изд-во МСХА.

152. Созинов, А. А. (1985). Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. Москва: Наука.

153. Сороковой, П. Ф. (1974). Методические рекомендации по иследованию групп крови в селекции крупного рогатого скота. Дубровцы, 29.

154. Стакан, Г. А. (1969). Значение взаимодействия генотипа со средой в племенной работе с животными. *Генетические основы селекции животных*. Москва: Наука, 208–229.

155. Стоянов, Р. О. (1999). Використання маркерів груп крові для оцінки генетичної диференціації новостворених порід. *Розведення і генетика тварин*, *31–32*, 240–241.

156. Сулимова, Г. Е. (2004). ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения. *Успехи современной биологии*, *124* (3), 260–271.

157. Сулимова, Г. Е., Шайхаев, Г. О., & Берберов, Э. М. (1991). Генотипирование локуса каппа-казеина у крупного рогатого скота

с помощью полимеразной цепной реакции. *Генетика*, *27* (12), 2053–2062.

158. Сулковская, М. К. (2012). Инструменты изоферментного анализа, долгое время используемые в лесной науке. *Электрофорез* , 157–172.

159. Супрун, І. О. (2003). Генотипові і паратипові фактори формування високопродуктивного стада в процесі створення української червонорябої молочної породи: дис. … канд. с.-г. наук. Київ.

160. Тарасюк, С. І. (2002). Популяційно-генетичні основи екологічної адаптивності сільськогосподарських видів тварин: автореф. дис. … д-ра с.-г. наук. Київ.

161. Тарасюк, С. І., & Грициняк, І. І. (2013). Молекулярно-генетичні дослідження в рибництві: монографія. Київ: Аграрна наука.

162. Тарасюк, С. І., Глазко, В. І., Макар, І. А., & Городна, О. В. (2001). Використання генетико-біохімічних маркерів в породотворчому процесі. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть*. (І). Київ: Логос, 428–432.

163. Тельнов, Н. О. (2016). Влияние генотипа каппа-казеина на молочную продуктивность и технологические свойства молока коров красно-пестрой породы в республике Мордовия. *Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии*, *2* (34), 160–163.

164. Терлецкий, В. П., Дементьева, Н. В., & Усенбеков, Е. С. (2001). Оценка племенных животных по полиморфизму генов и ДНК. *Зоотехния*, *1*, 14–16.

165. Триблер, Г. (1976). Гибридизация животных – методы племенного разведения для использования гетерозисного эффекта. Москва: Мир. 504–506.

166. Трофименко, О. Л. (1975). До методики вивчення білкової сумісності при дослідженні гетерозису сільськогосподарських тварин. *Цитология и генетика*, *18* (1), 4–7.

167. Трофименко, О. Л. & Гиль М. І. (2003). Генетика популяцій : навч. посіб. Миколаїв, 226 с.

168. Турбин, Н. В. (1961). Гетерозис и генетический баланс. *Гетерозис. Теория и методы практического использования.* Минск: Изд-во АН БССР, 3–34.

169. Федин, М. А., Силис, Д. Я., & Смиряев, А. В. (1980). Статистические методы генетического анализа. Москва: Колос.

170. Фишер, Р. А. (1995). Статистические методы исследователей. Москва: Госстатиздат.

171. Халафян, А. А. (2007). STATISTICA 6. Статистический анализ данных. Москва: ООО Бином-Пресс.

172. Харченко, П. Н., & Глазко, В. И. (2006). ДНК-технологии в развитии агробиологии (ред. Б. Ф. Ванюшин*)*. Москва: Воскресенье.

173. Хорн, П. (1982). Взаимодействие генотипа и кормления, его значение в животноводстве. *Актуальные вопросы прикладной генетики в животноводстве.* Москва: Колос, 98–117.

174. Шахбазов, В. Г. (1975). Нове про природу інбредної депресії та гетерозису. *Цитология и генетика*, *18*(1), 16–19.

175. Шебаніна, О. В., Крамаренко, С. С., & Ганганов, В. М. (2008). Методи непараметричної статистики: практикум з біометрії. Миколаїв: МДАУ.

176. Эрнст, Л. К., & Зиновьева, Н. А. (2008). Биологические проблемы животноводства в XXI веке. Москва: РАСХН

177. Ailhaud, G., Grimaldi, P., & Negrel, R. (1992). Cellular and molecular aspects of adipose tissue development. *Annual review of nutrition*, *12*(*1*), 207–233.

178. Akcay, A., AKYÜZ, B., & Bayram, D. (2015). Determination of the AluI polymorphism effect of bovine growth hormone gene on carcass traits in Zavot cattle with analysis of covariance. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, *39*(1), 16–22.

179. Alexander, G., Juvancz, Z., & Szejtli, J. (1988). Cyclodextrins and their derivatives as stationary phases in GC capillary columns. *Journal of High Resolution Chromatography*, *11*(1), 110–113.

180. Ali, A. A., Thomson, P. C., & Kadarmideen, H. N. (2013). Association between microsatellite markers and bovine tuberculosis in Chadian Zebu cattle. *Open Journal of Animal Sciences, 3*(1), 27–35.

181. Alison, V. E. (2007). Marker-assisted selection in beef cattle. *Uc Davis*, 1–2.

182. Al-Khuzai, H. M., & Al-Anbari, N. N. (2018). Relationship of POU1F1 gene polymorphism with some of economical traits in

Iraqi awassi ewes. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, *6* (*2*), 2082–2085.

183. Al-Sharif, M., Radwan, H., Hendam, B., & Ateya, A. (2022). DNA polymorphisms of FGFBP1, leptin, κ-casein, and αs1-casein genes and their association with reproductive performance in dromedary she-camels. *Theriogenology*, *178*, 18–29.

184. Andersen, B., & Rosenfeld, M. G. (1994). Pit-1 determines cell types during development of the anterior pituitary gland. A model for transcriptional regulation of cell phenotypes in mammalian organogenesis. *Journal of biological chemistry*, *269* (47), 29335–29338.

185. Andrade, P. C., Grossi, D. A., Paz, C. C. P., Alencar, M. M., Regitano, L. D. A., & Munari, D. P. (2008). Association of an insulin-like growth factor 1 gene microsatellite with phenotypic variation and estimated breeding values of growth traits in Canchim cattle. *Animal genetics*, *39* (5), 480–485.

186. Ardicli, S. E. N. A., Samli, H., Soyudal, B., Dincel, D. E. N. İ. Z., & Balci, F. (2019). Evaluation of candidate gene effects and environmental factors on reproductive performance of Holstein cows. *South African Journal of Animal Science*, *49* (2), 379–374.

187. Arora, R., & Bhatia, S. (2004). Genetic structure of Muzzafarnagri sheep based on microsatellite analysis. *Small ruminant research*, *54* (3), 227–230.

188. Ateya, A., Nasr, S., Ghanem, H., Sadek, K., Al-Sharif, M., & Hendam, B. (2023). Jednonukleotidni polimorfizmi gena za β-laktoglobulin, k-kazein i DGAT1 kao kandidati za stroge selekcijske kriterije holštajnskih krava s obzirom na sastav i proizvodnost mlijeka. *Veterinarski arhiv*, *93* (1), 1–16.

189. Aytekin, I., & Boztepe, S. (2013). Associations of Pit-1 gene polymorphism with milk yield and composition traits in brown swiss cattle. *J Anim Plant Sci*, *23* (5), 1281–1289.

190. Babik, N. P., Fedorovych, Y. I., & Fedorovych, V. V. (2017). The influence of live weight of holstein cows on the duration and effectiveness of their economic use during the period of breeding. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *19* (74), 71–75.

191. Bangar, Y. C., Patil, C. S., Magotra, A., & Yadav, A. S. (2022). Meta-analysis of gene polymorphism of beta-lactoglobulin gene in Indian dairy cows. *Biochemical Genetics*, 1–10.

192. Beckmann, J. S., Kashi, Y., Hallerman, E. M., Nave, A., & Soller, M. (1986). Restriction fragment length polymorphism among Israeli Holstein-Friesian dairy bulls. *Animal Genetics*, *17* (1), 25–38.

193. Beja-Pereira, A., Luikart, G., England, P. R., Bradley, D. G., Jann, O. C., Bertorelle, G., … & Erhardt, G. (2003). Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature genetics*, *35* (4), 311–313.

194. Berry, D. P., Wall, E., & Pryce, J. E. (2014). Genetics and genomics of reproductive performance in dairy and beef cattle. *animal*, *8*(s1), 105–121.

195. Biswas, T. K., Bhattacharya, T. K., Narayan, A. D., Badola, S., Kumar, P., & Sharma, A. (2003). Growth hormone gene polymorphism and its effect on birth weight in cattle and buffalo. *Asian-australasian journal of animal sciences*, *16* (4), 494–497.

196. Blott, S. C., Williams, J. L., & Haley, C. S. (1998). Genetic relationships among European cattle breeds. *Animal Genetics*, *29* (4), 273–282.

197. Bodnaruk, V. Y., Bodnar, P. V., Zhmur, A. J., Muzyka, L. I., Kropyvka, Y. G., Orihivsjkyj, T. V., & Poslavska, J. V. (2018). Options for genetic-biochemical markers in connection with dairy productivity. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *20* (84), 98–103.

198. Bodnaruk, V. Y., Muzyka, L. I., Bodnar, P. V., Zhmur, A. J., & Orihivsjkyj, T. V. (2017). New possibilities of effective breeding in cattle based on the study of the genome. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *19* (79), 32–37.

199. Boichard, D., Coquereau, J. A., Amigues, Y., Denis, B., & Le Mezec, P. (1995). Effect of bovine leucocyte adhesion deficiency genetic defect in Holstein cattle under farm conditions. . *International System for Agricultural Science and Technology, 46. Annual meeting of the european association for animal production*.

200. Bressel, R., Regitano, L. D. A., ToraL, F., & Moreira, H. (2003). Association of microsatellite CSFM50 with weaning weight gain in Hereford beef cattle. In: World Conference on animal Production, 9., 2003, Porto Alegre. Proceedings… Porto Alegre: SBZ: WAAP: ALPA: UFRGS, 2003.

201. Buchanan, F. C., Van Kessel, A. G., Waldner, C., Christensen, D. A., Laarveld, B., & Schmutz, S. M. (2003). Hot topic: an association between a leptin single nucleotide polymorphism and milk and protein yield. *Journal of Dairy Science*, *86* (10), 3164–3166.

202. Caetano-Anolles, G. (1994). MAAP: a versatile and universal tool for genome analysis. *Plant Molecular Biology*, *25*, 1011–1026.

203. Cañizares-Martínez, M. A., Parra-Bracamonte, G. M., Segura-Correa, J. C., & Magaña-Monforte, J. G. (2021). Effect of leptin, pituitary transcription factor and luteinizing hormone receptor genes polymorphisms on reproductive traits and milk yield in Holstein cattle. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, *64*, e21190643.

204. Cardona, S. J. C., Cadavid, H. C., Corrales, J. D., Munilla, S., Cantet, R. J., & Rogberg-Muñoz, A. (2016). Longitudinal data analysis of polymorphisms in the κ-casein and β-lactoglobulin genes shows differential effects along the trajectory of the lactation curve in tropical dairy goats. *Journal of dairy science*, *99* (9), 7299–7307.

205. Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of statistics*, 265–270.

206. Chao, A., & Shen, T. J. (2006). User's guide for program SPADE v. 3.1.

207. Comberg, G., Meyer, H., & Growing, M. (1964). Correlations between beta-lactoglobulin types in cattle and age at first calving, milk yield and fat contents. *Zuchtungskunde*, *36*, 248.

208. Curi, R. A., Palmieri, D. A., Suguisawa, L., Oliveira, H. N. D., Silveira, A. C., & Lopes, C. R. (2006). Growth and carcass traits associated with GH1/Alu I and POU1F1/Hinf I gene polymorphisms in Zebu and crossbred beef cattle. *Genetics and Molecular Biology*, *29*, 56–61.

209. David, L., Blum, S., Feldman, M. W., Lavi, U., & Hillel, J. (2003). Recent duplication of the common carp (Cyprinus carpio

L.) genome as revealed by analyses of microsatellite loci. *Molecular biology and evolution*, *20* (9), 1425–1434.

210. DeAtley, K. L., Rincon, G., Farber, C. R., Medrano, J. F., Luna-Nevarez, P., Enns, R. M., … & Thomas, M. G. (2011). Genetic analyses involving microsatellite ETH10 genotypes on bovine chromosome 5 and performance trait measures in Angus-and Brahman-influenced cattle. *Journal of animal science*, *89* (7), 2031–2041.

211. Deb, R., Mukhopadhyay, C. S., Sengar, G. S., da Cruz, A. S., Silva, D. C., Pinto, I. P., … & da Cruz, A. D. (2020). Genetic markers for improving farm animals. *Genomics and Biotechnological Advances in Veterinary, Poultry, and Fisheries* (pp. 107–129). Academic Press.

212. Dekkers, J. C. (2004). Commercial application of marker-and gene-assisted selection in livestock: strategies and lessons. *Journal of animal science*, *82*(suppl_13), E313–E328.

213. Delgado, J. V., Martínez, A. M., Acosta, A., Alvarez, L. A., Armstrong, E., Camacho, E., … & Ginja, C. (2012). Genetic characterization of Latin-American Creole cattle using microsatellite markers. *Animal Genetics*, *43* (1), 2–10.

214. Demeter, R. M., Markiewicz, K., Van Arendonk, J. A. M., & Bovenhuis, H. (2010). Relationships between milk protein composition, milk protein variants, and cow fertility traits in Dutch Holstein-Friesian cattle. *Journal of dairy science*, *93* (11), 5495–5502.

215. Di Stasio, L., Sartore, S., & Albera, A. (2002). Lack of association of GH1 and POU1F1 gene variants with meat production traits in Piemontese cattle. *Animal Genetics*, *33* (1), 61–64.

216. Dubey, P. K., Goyal, S., Mishra, S. K., Yadav, A. K., Kathiravan, P., Arora, R., … & Kataria, R. S. (2015). Association analysis of polymorphism in thyroglobulin gene promoter with milk production traits in riverine buffalo (Bubalus bubalis). *Meta gene*, *5*, 157–161.

217. Dunlop, A. A. (1963). Interactions between heredity and environment in the Australian Merino. II. Strain x location interactions in body traits and reproductive performance. *Australian Journal of Agricultural Research*, *14* (5), 690–703.

218. Dybus, A. (2002). Associations of growth hormone (GH) and prolactin (PRL) genes polymorphisms with milk production traits in Polish Black-and-White cattle. *Animal Science Papers and Reports*, *20* (4), 203–212.

219. Edriss, M. A., Edriss, V. A. H. I. D., & Rahmani, H. R. (2009). Association of PIT-1 gene polymorphism with birth weight, milk and reproduction traits in Isfahan Holstein cows (Brief Report). *Archives Animal Breeding*, *52* (4), 445–447.

220. Eggena Fries, R. (1992). Die Untersuchung von Kaseingenenmittels DNA-Analyse. *ETH Landwirtschaft Schweb Band*, 231–235.

221. Eigel, W. N., Butler, J. E., Ernstrom, C. A., Farrell Jr, H. M., Harwalkar, V. R., Jenness, R., & Whitney, R. M. (1984). Nomenclature of proteins of cow's milk: fifth revision. *Journal of dairy science*, *67* (8), 1599–1631.

222. El Nagar, A., McHugh, M., Rapp, T., Sims, D. W., & Genner, M. J. (2010). Characterisation of polymorphic microsatellite markers for skates (Elasmobranchii: Rajidae) from expressed sequence tags. *Conservation genetics*, *11*, 1203–1206.

223. Etherton, T. D., & Bauman, D. E. (1998). Biology of somatotropin in growth and lactation of domestic animals. *Physiological reviews*, *78* (3), 745–761.

224. Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, *14* (8), 2611–2620.

225. Ewens, W. J. (1972). The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoretical population biology*, *3* (1), 87–112.

226. Falconer, D. S. (1961). Selection of mice for growth on high and low planes of nutrition. *Genet.Res., 1,* 91–113.

227. Falconer, D. S., & Latyszewski, M. (1952). The environment in relation to selection for size in mice. *Journal of Genetics*, *51*, 67–80.

228. Fedorovych, V. V. (2017). Dairy productivity of Simmental breed cows depending on their live weight during growing period. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *19* (79), 93–99.

229. Fedorovych, V. V. (2017). The impact of reproductive capacity indicators of simmental cattle on their milk productivity. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *19* (74), 52–56.

230. Fedorovych, V. V., Orihivskyy, T. V., Babik, N. P., Fedorovych, E. I., & Oseredchuk, R. S. (2016). The characteristics of simmentals by their economically useful traits in the con-ditions of Lviv region. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *18* (2), 255–260.

231. Fındık, I., & Özdemir, M. (2022). Genetic polymorphism of Pit-1 and CSN3 genes in Holstein calves and its associations with calf birth weight. *Archives Animal Breeding*, *65* (3), 285–292.

232. Fitzsimmons, C. J., Schmutz, S. M., Bergen, R. D., & McKinnon, J. J. (1998). A potential association between the BM 1500 microsatellite and fat deposition in beef cattle. *Mammalian Genome*, *9*, 432–434.

233. Fontanesi, L., Scotti, E., Tazzoli, M., Beretti, F., Dall'Olio, S., Davoli, R., & Russo, V. (2007). Investigation of allele frequencies of the growth hormone receptor (GHR) F279Y mutation in dairy and dual purpose cattle breeds. *Italian Journal of Animal Science*, *6* (4), 415–420.

234. Frankham, R., Briscoe, D. A., & Ballou, J. D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge university press.

235. Frankham, R., Bradshaw, C. J., & Brook, B. W. (2014). Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation*, *170*, 56–63.

236. Garza, J. C., & Williamson, E. G. (2001). Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular ecology*, *10* (2), 305–318.

237. Ge, W., Davis, M. E., Hines, H. C., Irvin, K. M., & Simmen, R. C. M. (2003). Association of single nucleotide polymorphisms in the growth hormone and growth hormone receptor genes with blood serum insulin-like growth factor I concentration and growth traits in Angus cattle. *Journal of animal science*, *81* (3), 641–648.

238. Geoffrey, R. P., Alastair, K. H., & Jeremy, P. H. (1999). Influence of k-casein and p-lactoglobulin phenotype on the heat stability of milk. *Anternational Dairy Journal*, *9*, 375–376.

239. Godovac-Zimmermann, J., Krause, I., Buchberger, J., Weiss, G., & Klostermeyer, H. (1990). Genetic variants of bovine β-lactoglobulin. A novel wild-type β-lactoglobulin W and its primary sequence. *Biol. Chem. Hoppe-Seyler, 371*, 255–260.

240. Gones, D. F. (1952). Plasmagenes and chromogenes in relation to heterosis. *Heteros*is. *Jowa State College Press*, 224.

241. Goudet, J. F. S. T. A. T. (1995). FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of heredity*, *86* (6), 485–486.

242. Gritsienko, Y., & Gill, M. (2022). Connection between gene markers with milk production traits of ukrainian dairy cows. *Online Journal of Animal and Feed Research*, *12* (5), 302–313.

243. Grobet, L., Royo Martin, L. J., Poncelet, D., Pirottin, D., Brouwers, B., Riquet, J., … & Georges, M. (1997). A deletion in the bovine myostatin gene causes the double-muscled phenotype in cattle. *Nature genetics*, *17* (1), 71–74.

244. Grobet, L., Poncelet, D., Royo, L. J., Brouwers, B., Pirottin, D., Michaux, C., … & Georges, M. (1998). Molecular definition of an allelic series of mutations disrupting the myostatin function and causing double-muscling in cattle. *Mammalian genome*, *9*, 210–213.

245. Grodzicker, T., Williams, J., Sharp, P., & Sambrook, J. (1974, January). Physical mapping of temperature-sensitive mutations of adenoviruses. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 39, pp. 439–446). Cold Spring Harbor Laboratory Press.

246. Grzybowski, G., Lubieniecki, K., & Lubieniecka, J. (1999). Nowy test diagnostyczny PCR-RFLP stosowany do wykrywania mutacji D128G w genomie bydla. *Medycyna Weterynaryjna*, *55* (07), 468–470.

247. Guo, S. W., & Thompson, E. A. (1992). Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics*, 361–372.

248. Gurcan, E. K. (2011). Association between milk protein polymorphism and milk production traits in Black and White dairy cattle in Turkey. *African Journal of Biotechnology*, *10* (6), 1044–1048.

249. Haldane, J. B. S. (1946). The interaction of nature and nurture. *Annals of eugenics*, *13* (1), 197–205.

250. Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, *4* (1), 1–9.

251. Hammond, J. (1947). Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. *Biological Reviews*, *22* (3), 195–213.

252. Harris, H., & Hopkinson, D. (1976). Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. Am-sterdam. 297.

253. Hartati, H., Anwar, S., & Soewandi, B. D. P. (2018). Genetic polymorphism of Pit-1| HinfI gene in Grati-Ongole Grade cattle at Indonesian Beef Cattle Research Station. *Journal of the Indonesian Tropical Animal Agriculture*, *43* (4), 315–322.

254. Hayes, H. K. (1952). Development of the heterosis concept. *Heterosis*, 49–65.

255. Hayman, B. I. (1954). The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, *10* (2), 235–244.

256. Henderson, C. R. (1952). Specific and general combining ability. Heterosis. *Jova State College Press*. *Ames*, 352–370.

257. Hill, J. F. & Nordskog, A. W. (1958). Heterosis in poultry. *Poultry Sci*. (37), 1159–1169.

258. Houseknecht, K. L., Baile, C. A., Matteri, R. L., & Spurlock, M. E. (1998). The biology of leptin: a review. *Journal of animal science*, *76* (5), 1405–1420.

259. Javanmard, A., Mohammadabadi, M. R., Zarrigabayi, G. E., Gharahedaghi, A. A., Nassiry, M. R., Javadmansh, A., & Asadzadeh, N. (2008). Polymorphism within the intron region of the bovine leptin gene in Iranian Sarabi cattle (Iranian Bos taurus). *Russian Journal of Genetics*, *44*, 495–497.

260. Jiang, L., Liu, J., Sun, D., Ma, P., Ding, X., Yu, Y., & Zhang, Q. (2010). Genome wide association studies for milk production traits in Chinese Holstein population. *PloS one*, *5* (10), e13661.

261. Kalinowski, S. T. (2005). hp-rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular ecology notes*, *5* (1), 187–189.

262. Kaminski, S., & Figiel, I. (1993). Kappa-casein genotyping of Polish Black-and-White x Holstein-Friesian bulls by polymerase chain reaction. *Genetica Polonica*, *34* (1), 65–72.

263. Karimi, K., Nasiri, M. T., Fayyazi, J., Mirzadeh, K. H., & Roushanfekr, H. (2009). Allele and genotype frequencies of-lactoglobulin gene in Iranian Najdi cattle and buffalo populations using PCR-RFLP. *African Journal of Biotechnology*, *8* (15).

264. Kehrli Jr, M. E., Schmalstieg, F. C., Anderson, D. C., Van Der Maaten, M. J., Hughes, B. J., Ackermann, M. R., … & Whetstone, C. A. (1990). Molecular definition of the bovine granulocytopathy syndrome: identification of deficiency of the Mac-1 (CD11b/CD18) glycoprotein. *American journal of veterinary research*, *51* (11), 1826–1836.

265. Keogh, K., Carthy, T. R., McClure, M. C., Waters, S. M., & Kenny, D. A. (2021). Genome-wide association study of economically important traits in Charolais and Limousin beef cows. *Animal*, *15* (1), 100011.

266. Kemenes, P. A., Regitano, L. C. A., Rosa, A. J. M., Packer, I. U., Razook, A. G., Figueiredo, L. A., … & Coutinho, L. L. (1999). K-casein, B-lactoglobulin and growth hormone allele genetic distances in Nelore, Gyr, Guzerá, Caracu, Charolais, Canchim and Santa Gertrudis cattle. *Genet. Mol. Biol*, *22*, 539–541.

267. Khaizaran, Z. (2014). Analysis of selected milk traits in Palestinian Holstein-Friesian cattle in relation to genetic polymorphism. *Scientific Published Papers*, *8(5)*, 74–85.

268. Khatib, H., Zaitoun, I., Chang, Y. M., Maltecca, C., & Boettcher, P. (2007). Evaluation of association between polymorphism within the thyroglobulin gene and milk production traits in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *124* (1), 26–28.

269. Kim, J. J., & Park, Y. I. (2001). Current status of quantitative trait locus mapping in livestock species-Review. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, *14* (4), 587–596.

270. Kimura, M., & Crow, J. F. (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, *49* (4), 725.

271. Kimura, M., & Ohta, T. (1978). Stepwise mutation model and distribution of allelic frequencies in a finite population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *75* (6), 2868–2872.

272. Klauzińska, M., Szymanowska, M., & Zwierzchowski, L. (2000). Polymorphism in 5'-flanking genes' regions resulting in a new type of genetic markers in farm animals-a review. *Prace i Materiały Zootechniczne*, (57), 47–76.

273. Klauzińska, M., Zwierzchowski, L., Siadkowska, E., Szymanowska, M., Grochowska, R., & Żurkowski, M. (2000). Comparison of selected gene polymorphisms in Polish Red and Polish Black-and-White cattle. *Animal Science Papers and Reports-Polish Academy of Sciences, Institute of Genetics and Animal Breeding Jastrzębiec*, *18* (2), 107–116.

274. Kohn, M. H., York, E. C., Kamradt, D. A., Haught, G., Sauvajot, R. M., & Wayne, R. K. (1999). Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *266* (1420), 657–663.

275. Kononoff, P. J., Deobald, H. M., Stewart, E. L., Laycock, A. D., & Marquess, F. L. S. (2005). The effect of a leptin single nucleotide polymorphism on quality grade, yield grade, and carcass weight of beef cattle. *Journal of Animal Science*, *83* (4), 927–932.

276. Kramarenko, A. S., Karatieieva, O. I., Lykhach, A. V., Lugovoy, S. I., Lykhach, V. Y., Pidpala, T. V., … & Kramarenko, S. S. (2019). Assessing genomic taurine/zebuine admixture in the southern meat cattle based on microsatellite markers. *Ukrainian Journal of Ecology*, *9* (1), 251–261.

277. Kumar, V. (2017). Genetic and breeding aspects of lactation. *Trends and Advances in Veterinary Genetics*. IntechOpen.

278. Kumar, S., Tamura, K., & Nei, M. (2004). MEGA3: integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in bioinformatics*, *5* (2), 150–163.

279. Kusza, S., Sziszkosz, N., Nagy, K., Masala, A., Kukovics, S., & András, J. (2015). Preliminary result of a genetic polymorphism of β-lactoglobulin gene and the phylogenetic study of ten balkan and central european indigenous sheep breeds. *Acta Biochimica Polonica*, *62* (1).

280. Lagziela, A., & Soller, M. (1999). DNA sequence of SSCP haplotypes at the bovine growth hormone (bGH) gene. *Animal genetics*, *30* (5), 362–365.

281. Lechniak, D., Strabel, T., Przybyla, D., Machnik, G., & Switonski, M. (2002). GH and CSN3 gene polymorphisms and their impact on milk traits in cattle. *Journal of Animal and Feed Sciences*, *11* (1), 39–46.

282. Liefers, S. C., Veerkamp, R. F., Te Pas, M. F. W., Chilliard, Y., & Van der Lende, T. (2005). Genetics and physiology of leptin in periparturient dairy cows. *Domestic Animal Endocrinology*, *29* (1), 227–238.

283. Lu, X., Abdalla, I. M., Nazar, M., Fan, Y., Zhang, Z., Wu, X., … & Yang, Z. (2021). Genome-wide association study on reproduction-related body-shape traits of chinese holstein cows. *Animals*, *11* (7), 1927.

284. Lucy, M. C., Hauser, S. D., Eppard, P. J., Krivi, G. G., Clark, J. H., Bauman, D., & Collier, R. J. (1993). Variants of somatotropin in cattle: gene frequencies in major dairy breeds and associated milk production. *Domestic animal endocrinology*, *10* (4), 325–333.

285. Lund, M. S., de Roos, A. P., de Vries, A. G., Druet, T., Ducrocq, V., Fritz, S., … & Su, G. (2011). A common reference population from four European Holstein populations increases reliability of genomic predictions. *Genetics Selection Evolution*, *43* (1), 1–8.

286. Mahmoud, M., Yin, T., Brügemann, K., & König, S. (2017). Phenotypic, genetic, and single nucleotide polymorphism marker associations between calf diseases and subsequent performance and disease occurrences of first-lactation German Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, *100* (3).

287. Mattos, K. K. D., Del Lama, S. N., Martinez, M. L., & Freitas, A. F. (2004). Association of bGH and Pit-1 gene variants with milk production traits in dairy Gyr bulls. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, *39*, 147–150.

288. Marziali, A. S., & Ng-Kwai-Hang, K. F. (1986). Effects of milk composition and genetic polymorphism on coagulation properties of milk. *Journal of Dairy Science*, *69* (7), 1793–1798.

289. Mayala, K., & Lindsrom, G. (1966). Frequecies of groups genes and factors in Finnish cattle breeds vith special regard to breed comparisons. *Am. Agric. Fennial*, *5,* 76–93.

290. McBride, G. (1958). The environment and animal breeding problems. *Animal Breeding Abstracts, 26*, 349–358.

291. Medrano, J. F., & Aguilar-Cordova, E. (1990). Polymerase chain reaction amplification of bovine β-lactoglobulin genomic sequences and identification of genetic variants by RFLP analysis. *Animal biotechnology*, *1* (1), 73–77.

292. Melo, T. P. D., De Camargo, G. M. F., De Albuquerque, L. G., & Carvalheiro, R. (2017). Genome-wide association study provides strong evidence of genes affecting the reproductive performance of Nellore beef cows. *PLoS One*, *12* (5), e0178551.

293. Miluchová, M., Gábor, M., Candrák, J., Trakovická, A., & Candráková, K. (2018). Association of HindIII-polymorphism in kappa-casein gene with milk, fat and protein yield in holstein cattle. *Acta Biochimica Polonica*, *65* (3), 403–407.

294. Minkema, D. (1974, September). An experiment on cross-breeding between Holstein-Friesian bulls and Dutch Friesian cows. *Proceedings of the Working Symposium in Breed Evaluation and Cross Experi-ments with Farm Animals,* 15–21.

295. Mohammadabadi, M. R., Torabi, A., Tahmourespoor, M., Baghizadeh, A., Koshkoie, A. E., & Mohammadi, A. (2010). Analysis of bovine growth hormone gene polymorphism of local and Holstein cattle breeds in Kerman province of Iran using polymerase chain reaction restriction fragment length polymorphism (PCR-RFLP). *African Journal of Biotechnology*, *9* (41), 6848–6852.

296. Moody, D. E., Pomp, D., & Barendse, W. (1995). Restriction fragment length polymorphism in amplification products of the bovine PIT1 gene and assignment of PIT1 to bovine chromosome 1. *Animal genetics*, *26* (1), 45–47.

297. Morkūnienė, K., Baltrėnaitė, L., Puišytė, A., Bižienė, R., Pečiulaitienė, N., Makštutienė, N., … & Kerzienė, S. (2016). Association of kappa casein polymorphism with milk yield and milk protein genomic values in cows reared in Lithuania. *Veterinarija ir Zootechnika*, *74* (96).

298. Napolitano, Catillo, Lucioli, Carretta, Giacomo, D., Rossi, & Moioli. (2001). Evidence for quantitative trait locus for conformation traits on chromosome 19 in beef cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *118* (2), 119–124.

299. Napolitano, F., Leone, P., Puppo, S., Moioli, B. M., Pilla, F., Comincini, S., … & Carretta, A. (1996). Exploitation of microsatellites as genetic markers of beef-performance traits in Piemontese× Chianina crossbred cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *113* (1–6), 157–162.

300. Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, *106* (949), 283–292.

301. Ng-Kwai-Hang, K. F., Hayes, J. F., Moxley, J. E., & Monardes, H. G. (1984). Association of genetic variants of casein and milk serum proteins with milk, fat, and protein production by dairy cattle. *Journal of dairy science*, *67* (4), 835–840.

302. Ohta, T., & Kimura, M. (1973). A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genetics Research*, *22* (2), 201–204.

303. Oikonomou, G., Angelopoulou, K., Arsenos, G., Zygoyiannis, D., & Banos, G. (2009). The effects of polymorphisms in the DGAT1, leptin and growth hormone receptor gene loci on body energy, blood metabolic and reproductive traits of Holstein cows. *Animal Genetics*, *40* (1), 10–17.

304. Olchowy, T. W., Bochsler, P. N., Neilsen, N. R., Welborn, M. G., & Slauson, D. O. (1994). Bovine leukocyte adhesion deficiency: in vitro assessment of neutrophil function and leukocyte integrin expression. *Canadian Journal of Veterinary Research*, *58* (2), 127.

305. Oldenbroek, J. K. (1980). Additive genetic, heterosis and maternal effects on production traits in a crossing experiment between Dutch Friesian and Holstein Friesian cattle. In *Annales de génétique et de sélection animale, 12* (1), 116–116.

306. Olson, K. M., VanRaden, P. M., & Tooker, M. E. (2012). Multibreed genomic evaluations using purebred Holsteins, Jerseys, and Brown Swiss. *Journal of Dairy Science*, *95* (9), 5378–5383.

307. Ozdemir, M., Kopuzlu, S., Topal, M., & Bilgin, O. C. (2018). Relationships between milk protein polymorphisms and production

traits in cattle: a systematic review and meta-analysis. *Archives Animal Breeding*, *61* (2), 197–206.

308. Oztabak, K., Un, C., Tesfaye, D., Akis, I., & Mengi, A. (2008). Genetic polymorphisms of osteopontin (OPN), prolactin (PRL) and pituitary-specific transcript factor-1 (PIT-1) in South Anatolian and East Anatolian Red cattle. *Acta Agriculturae Scand Section A*, *58* (2), 109–112.

309. Paaver, T. (1983). Biokhimicheskaiâ genetika karpa Cyprinus carpio L. Valgus, Tallinn (in Russian), 328.

310. Pal, A., Chakravarty, A. K., Bhattacharya, T. K., Joshi, B. K., & Sharma, A. (2004). Detection of polymorphism of growth hormone gene for the analysis of relationship between allele type and growth traits in Karan Fries cattle. *Asian-australasian journal of animal sciences*, *17* (10), 1334–1337.

311. Pareek, C. S., & Kaminski, S. (1996). Bovine leucocyte adhesion deficiency [BLAD] and its worldwide prevalence. *Journal of Applied Genetics*, *37* (3). 299–311.

312. Patel, R. K., Chauhan, J. B., Singh, K. M., & Soni, K. J. (2007). Allelic frequency of kappa-casein and beta-lactoglobulin in Indian crossbred (Bos taurus x Bos indicus) dairy bulls. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, *31* (6), 399–402.

313. Pawar, R. S., Tajane, K. R., Joshi, C. G., Rank, D. N., & Bramkshtri, B. P. (2007). Growth hormone gene polymorphism and its association with lactation yield in dairy cattle. *Indian journal of Animal sciences*, *77* (9), 884.

314. Peakall, R. O. D., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular ecology notes*, *6* (1), 288–295.

315. Pedrosa, V. B., Schenkel, F. S., Chen, S. Y., Oliveira, H. R., Casey, T. M., Melka, M. G., & Brito, L. F. (2021). Genomewide association analyses of lactation persistency and milk production traits in Holstein cattle based on imputed whole-genome sequence data. *Genes*, *12* (11), 1830.

316. Peel, D., Ovenden, J. R., & Peel, S. L. (2004). NeEstimator: Software for estimating effective population size, version 1. 3. Department of Primary Industries and Fisheries, Queensland Government. *City East, Queensland, Australia*. 340.

317. Peñagaricano, F., & Khatib, H. (2012). Association of milk protein genes with fertilization rate and early embryonic development in Holstein dairy cattle. *Journal of dairy research*, *79* (1), 47–52.

318. Pereira, E., Bardosa, L., & Rosa, A. (1989). Influencia de fatores geneticos de meio empesos de bovinos de rasa nelore criados no estado de San-paulo. *Rev. Soc. Bras. Zootech*, *18* (2), 103–111.

319. Piry, S., Luikart, G., & Cornuet, J. M. (1999). Computer note. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of heredity*, *90* (4), 502–503.

320. Pomp, D., Zou, T., Clutter, A. C., & Barendse, W. (1997). Rapid communication: mapping of leptin to bovine chromosome 4 by linkage analysis of a PCR-based polymorphism. *Journal of Animal Science*, *75* (5), 1427–1427.

321. Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, *155* (2), 945–959.

322. Puja, I. K., Wandia, I. N., Sulabda, I. N., & Suastika, D. P. (2013). Correlation analysis of microsatellite DNA markers with body size, lenght and height of Bali cattle. *Global Veterinaria*, *11* (5), 689–693.

323. Putra, W. P. B., Anwar, S., Said, S., Indarto, R. A. A., & Wulandari, P. (2019). Genetic characterization of thyroglobulin and leptin genes in Pasundan cattle at West Java. *Buletin Peternakan*, *43* (1), 1–7.

324. Puyol, P., Perez, M. D., Ena, J. M., & Calvo, M. (1991). Interaction of bovine β-lactoglobulin and other bovine and human whey proteins with retinol and fatty acids. *Agricultural and biological chemistry*, *55* (10), 2515–2520.

325. Pytlewski, J., Antkowiak, I., & Czerniawska-Piatkowska, E. (2018). Relationship of PIT-1 gene polymorphism with breeding parameters and body weights of cows and calves. *Pakistan Journal of Zoology*, *50* (1).

326. Rambachan, R. N., Pandey, V., Singh, P., Singh, S. P., & Sharma, D. (2017). Genetic polymorphism of Leptin gene in relation with reproduction traits in Hariana cows. *Journal of Animal Research*, *7* (3), 425–429.

327. Raven, L. A., Cocks, B. G., & Hayes, B. J. (2014). Multibreed genome wide association can improve precision of mapping causative variants underlying milk production in dairy cattle. *BMC genomics*, *15*, 1–14.

328. Raymond, M., & Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of heredity*, *86* (3), 248–249.

329. Robertson, F. W. (1959). Studies in quantities inheritance XI. Genetics and environmental correlation between body size and egg production in Drosophila melanogaster. *J. Genetics,* 55.

330. Robinson, J. L., Popp, R. G., Shanks, R. D., Oosterhof, A., & Veerkamp, J. H. (1993). Testing for deficiency of uridine monophosphate synthase among Holstein-Friesian cattle of North America and Europe. *Livestock Production Science*, *36* (4), 287–298.

331. Rogberg-Muñoz, A., Melucci, L., Prando, A., Villegas-Castagnasso, E. E., Ripoli, M. V., Peral-García, P., … & Giovambattista, G. (2011). Association of bovine chromosome 5 markers with birth and weaning weight in Hereford cattle raised under extensive conditions. *Livestock science*, *135* (2–3), 124–130.

332. Sadeghi, M., Babak, M. M. S., Rahimi, G., & Javaremi, A. N. (2008). Effect of leptin gene polymorphism on the breeding value of milk production traits in Iranian Holstein. *Animal*, *2* (7), 999–1002.

333. Schaar, J. (1986). *Variation in milk protein composition: studies on[kappa]-casein and β-lactoglobulin genetic polymorphism and on milk plasmin* (Doctoral dissertation, Sveriges lantbruksuniversitet).

334. Schlee, P., Graml, R., Schallenberger, E., Schams, D., Rottmann, O., Olbrich-Bludau, A., & Pirchner, F. (1994). Growth hormone and insulin-like growth factor I concentrations in bulls of various growth hormone genotypes. *Theoretical and Applied Genetics*, *88*, 497–500.

335. Schlieben, S., Erhardt, G., & Senft, B. (1991). Genotyping of bovine k-casein (k-CNA, k-CNB, k-CNC, k-CNE) following DNA sequence amplification and direct sequencing of k-CNE PCR product. *Animal Genetics*, *22* (4), 333–342.

336. Seabury, C. M., Womack, J. E., Piedrahita, J., & Derr, J. N. (2004). Comparative PRNP genotyping of US cattle sires for potential association with BSE. *Mammalian Genome*, *15*, 828–833.

337. Shcherbatyj, Z. Y., Bodnaruk, V. Y., Bodnar, P. V., Muzyka, L. I., & Zhmur, A. J. (2015). Порівняльний аналіз близькородинних видів великої рогатої худоби. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences*, *17* (1), 293–299.

338. Shull, G. H. (1952). Beginnings of the heterosis concept. *Heterosis*, *23*, 3–33.

339. Silveira, L. G. G., Furlan, L. R., Curi, R. A., Ferraz, A. L. J., Alencar, M. M. D., Regitano, L. C., … & Oliveira, H. N. D. (2008). Growth hormone 1 gene (GH1) polymorphisms as possible markers of the production potential of beef cattle using the Brazilian Canchim breed as a model. *Genetics and Molecular Biology*, *31*, 874–879.

340. Soltani-Ghombavani, M., Ansari-Mahyari, S., & Edriss, M. A. (2013). Association of a polymorphism in the 3'untranslated region of the OLR1 gene with milk fat and protein in dairy cows. *Archives Animal Breeding*, *56* (1), 328–334.

341. Togashi, K., Lin, C. Y., & Yokouchi, K. (2004). Overview of genetic evaluation in dairy cattle. *Animal science journal*, *75* (4), 275–284.

342. Trakovická, A., Moravčíková, N., & Kasarda, R. (2013). Genetic polymorphisms of leptin and leptin receptor genes in relation with production and reproduction traits in cattle. *Acta Biochimica Polonica*, *60* (4). 783–787.

343. Tsiaras, A. M., Bargouli, G. G., Banos, G., & Boscos, C. M. (2005). Effect of kappa-casein and beta-lactoglobulin loci on milk production traits and reproductive performance of Holstein cows. *Journal of dairy science*, *88* (1), 327–334.

344. Virk, D. S., Khehra, A. S., Virk, P. S., & Dhillon, B. S. (1985). Comparative genetic analyses of metric traits using diallel and factorial mating designs in bread wheat. *Theoretical and applied genetics*, *69*, 325–328.

345. Wang, H., Jiang, L., Wang, W., Zhang, S., Yin, Z., Zhang, Q., & Liu, J. F. (2014). Associations between variants of the HALgene

and milk production traits in Chinese Holstein cows. *BMC genetics*, *15* (1), 1–9.

346. Ward, T. J., Honeycutt, R. L., & Derr, J. N. (1997). Nucleotide sequence evolution at the κ-casein locus: evidence for positive selection within the family bovidae. *Genetics*, *147* (4), 1863–1872.

347. Wassimi, N. N., Isleib, T. G., & Hosfield, G. L. (1986). Fixed effect genetic analysis of a diallel cross in dry beans (Phaseolus vulgaris L.). *Theoretical and applied genetics*, *72*, 449–454.

348. Weir, B. S. (1995). Genetic data analysis : Methods for Discrete Population Genetic Data. *Massachussetts : Sinauer Associates Inc., Publishers Sunderland*. 400 p.

349. Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1358–1370.

350. Yeh, F. C. (1999). Microsoft window based freeware for population genetic analysis. *Popgene Ver. 1. 31.*

351. Yurnalis, Y., Sarbaini, S., Arnim, A., Jamsari, J., & Nellen, W. (2013). Identification of single nucleotide polymorphism of growth hormone gene exon 4 and intron 4 in Pesisir cattle, local cattle breeds in West Sumatera Province of Indonesia. *African Journal of Biotechnology*, *12* (3). 249–252.

352. Zadworny, D., & Kuhnlein, U. (1990). The identification of the kappa-casein genotype in Holstein dairy cattle using the polymerase chain reaction. *Theoretical and applied genetics*, *80*, 631–634.

353. Zhang, M., Luo, H., Xu, L., Shi, Y., Zhou, J., Wang, D., … & Wang, Y. (2022). Genomic Selection for Milk Production Traits in Xinjiang Brown Cattle. *Animals*, *12* (2), 136.

354. Zhang, H., Sammad, A., Shi, R., Dong, Y., Zhao, S., Liu, L., … & Wang, Y. (2023). Genetic Polymorphism and mRNA Expression Studies Reveal IL6R and LEPR Gene Associations with Reproductive Traits in Chinese Holsteins. *Agriculture*, *13* (2), 321.

355. Zhou, J., Liu, L., Chen, C. J., Zhang, M., Lu, X., Zhang, Z., … & Shi, Y. (2019). Genome-wide association study of milk and reproductive traits in dual-purpose Xinjiang Brown cattle. *BMC genomics*, *20* (1), 1–11.

356. Zwierzchowski, L., Krzyzewski, J., Strzalkowska, N., Siadkowska, E., & Ryniewicz, Z. (2002). Effects of polymorphism

of growth hormone (GH), Pit-1, and leptin (LEP) genes, cow's age, lactation stage and somatic cell count on milk yield and composition of Polish Black-and-White cows. *Animal Science Papers and Reports*, *20* (4), 213–227.

357. Zwierzchowski, L., Oprzadek, J., Dymnicki, E., & Dzierzbicki, P. (2001). An association of growth hormone, kappa-casein, beta-lactoglobulin, leptin and Pit-1 loci polymorphism with growth rate and carcass traits in beef cattle. *Animal science papers and Reports*, *19* (1). 65–77.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

А	– англерська порода
АТЗТ	– акціонерне товариство закритого типу
ВРХ	– велика рогата худоба
ВЧС	– група тварин південної м'ясної породи з високою часткою спадковості за зебу (> 37,5 %)
Г	– чорно-ряба голштинська порода
Д	– середній рівень розвитку ознаки дочок
ДЗТ	– дніпропетровський зональний тип
ДП ДГ	– державне підприємство дослідне господарство
ДПЗ	– державний племінний завод
ЗЗТ	– запорізький зональний тип
М	– середній рівень розвитку ознаки матерів
МБ	– середній рівень розвитку ознаки матерів батьків
ММ	– середній рівень розвитку ознаки матерів матерів
M_0	– модальний клас
M^-	– мінус-варіанти (мінус-клас)
M^+	– плюс-варіанти (плюс-клас)
M_0, M^-, M^+, M^{++}, M^{--}	– модальні класи розподілу худоби
НЧС	– група тварин південної м'ясної породи з низькою часткою спадковості за зебу (≤ 37,5 %)
ПОК	– приватно-орендний кооператив
ПЛР	– полімеразна ланцюгова реакція
ДП ПР	– державне підприємство племінний репродуктор
п.н.	– пар нуклеотидів
С	– симентальська порода
СЗАТ	– сільськогосподарське закрите акціонерне товариство
CI	– селекційний індекс
ТВТ	– таврійський внутрішньопородний тип
ТІФО	– тип інтенсивності формування організму

ТОВ	– товариство з обмеженою відповідальністю
УЧМжт	– жирномолочний заводський тип української червоної молочної породи
УЧМгт	– голштинізований заводський тип української червоної молочної породи
УЧРМ	– українська чорно-ряба молочна порода
A	– продуктивність материнської породи
a	– адитивний тип дії генів
ADG	– середньодобовий приріст від народження до 18-місячного віку
ADG1	– середньодобовий приріст від народження до відлучення
ADG2	– середньодобовий приріст від відлучення до 18-місячного віку
Ae	– ефективна кількість алелей
AMOVA	– аналіз молекулярної мінливості
Am-1	– амілаза
b_i	– коефіцієнт лінійної регресії певної лінії
b_i; S_i^2	– пластичність певної ознаки; стабільність певної ознаки
BLUP	– найкраща лінійна незміщена модель
BLAD	– синдром дефіциту адгезивності лейкоцитів великої рогатої худоби
BLG	– ген β-лактоглобуліну
BTA	– хромосома тварин роду *Bos*
CI	– довірчий інтервал
C_v	– коефіцієнт варіації
CP	– церулоплазмін
CSN3	– гена к-казеїну
DAN	– голштинські корови данського екогенотипу
$d \pm Sd$	– міжгрупова різниця та її похибка
d_i	– адитивний ефект генів, компонент фенотипової дисперсії
d_i+g_{ij}	– ефект взаємодії генотипів із середовищем, компонент фенотипової дисперсії
df	– кількість ступенів свободи
e_i	– адитивний ефект середовища, компонент фенотипової дисперсії
EBV	– оцінка племінної цінності
f, Θ, *F*	– індекси С. Райта

F	– критерій Фішера
Fis	– індекс фіксації
Fst	– показник генетичної диференціації (на підставі частот генотипів)
h	– генетичне різноманіття
h	– гетерозисний ефект
h^2	– коефіцієнт успадковуваності
HB	– гемоглобін
χ^2_{ML}	– критерій Хі-квадрат, розрахований за методикою максимальної правдоподібності
GC	– рецептор до вітаміну D (кальцитріол)
GD	– генетична дистанція Нея
GI	– генетична тотожність (ідентичність) Нея
GH	– ген соматотропного гормону
*H*o, *H*e	– фактична та очікувана гетерозиготність
$He \pm SE$	– середній рівень гетерозиготності та його похибка
Heq	– рівноважна гетерозиготність
HE	– голштинські корови німецького екогенотипу
HU	– голштинські корови угорського екогенотипу
HWD	– міра невипадкового об'єднання гамет
I	– інформаційний індекс Шеннона
IAM	– модель нескінченої кількості алелей
KS	– червона степова порода
L, V	– алелі гена гормону росту (*bGH*_ex5_C1241G*)*
LD	– нерівновага за зчепленням
LEP	– ген лептину
lim	– ліміт
m	– материнський ефект
M0	– жива маса при народженні
M210d	– жива маса при відлученні
M8, M12, M15, M18	– жива маса у 8, 12, 15 та 18-місячному віці
MAS	– маркер-допоміжна селекція
MCMC	– метод Монте-Карло марковських ланцюгів
MSTN	– ген міостатину
M-ratio	– відношення загальної кількості зафіксованих алелей до ліміту довжин алелей

n	– обсяг вибірки
N	– обсяг генеральної сукупності
Na	– кількість алелів на локус
na	– дані відсутні
Na (95 %)	– кількість алелів із частотою не менше 0,05 на локус
Ne	– ефективна чисельність популяції
No.Bands	– кількість бінарних локусів
No.Bands Freq.	– частота бінарних локусів
No.Private Bands	– кількість унікальних бінарних локусів
No.LComm Bands	– кількість загальних бінарних локусів
N_{LD}	– кількість випадків зчеплення між алелями різних локусів
Nm	– рух генів, середня кількість мігрантів за одну генерацію
ns	– різниця невірогідна
p	– рівень значущості
P	– частка поліморфних локусів
PCoA	– аналіз головних координат
PCoA1, PCoA2	– перша та друга головні координати
p_F	– рівень значущості за критерієм точного тесту Фішера
p_{MC}	– рівень значущості, отриманий на підставі методу MCMC
pTf	– посттрансферин
Ppa	– середня частота локусів з унікальними алелями
PIC	– індекс поліморфності локусу
r	– коефіцієнт кореляції
SMM	– покрокова мутаційна модель
SD	– стандартне відхилення
SG	– група тварин південної м’ясної породи з низькою часткою спадковості за зебу (≤ 37,5 %)
SS, MS, E(MS)	– сума квадратів відхилень, середній квадрат відхилень та очікуваний середній квадрат відхилень
Tf	– трансферин
t_{st}	– критерій Стьюдента
td	– критерій імовірної різниці, міжгруповий

Q	– оцінка «пропорції суміші» (метод STRUCTURE)
QTL	– локуси кількісних ознак
ZB1	– група тварин південної м'ясної породи з високою часткою спадковості за зебу (> 37,5 %)
ZB2	– зебу чистокровні
ZB3	– помісі зебу × швіцька худоба
Фst	– показник генетичної диференціації (за методом AMOVA)
X	– варіанта
X^2	– критерій Хі-квадрат К. Пірсона
$\overline{X} \pm S\overline{x}$	– середнє арифметичне та його статистична похибка
σ	– середнє квадратичне відхилення
η_x^2	– сила (частка) впливу фактора
UPGMA	– метод незваженої парної групи із середнім арифметичним

Компоненти генотипової дисперсії ознак:

D	– адитивна дія генів (Additive variance)
H_1	– домінантна дія (ефекти) генів (Dominance variance)
H_2	– домінантна дія генів, що свідчить про співвідношення додатних та від'ємних ефектів (Dominance variance)
F	– параметр напрямку домінування (Product of add. by dom.)
h^2	– домінантна дія як алгебраїчна сума по всіх локусах (Square of different P vs. All; параметр методики діалельного аналізу)
E	– дія умов середовища (Environmental variance, whole)
$sqr\ (H_1/D)$	– середній ступінь домінування (Average degree of dominant genes)
kd/(kd+kr)	– частка домінантних генів (Proportion of dominant genes)
h^2/H_2	– кількість ефективних факторів (Number of effective factors)
h	– середній напрямок домінування (Average direction of dominance)
uv	– баланс між додатними та від'ємними алелями (Balance of positive and negative alleles)
D/(D+E)	– спадковість (Heritability by parents)
h^2b	– спадковість загальна (Heritability for diallel in a broad sense)

h^2n	– спадковість специфічна (Heritability for diallel in a narrow sense)
M_p	– середнє за батьками (Mean of Parents)
M_{fl}	– середнє за матерями (Mean of F1s)
M_{all}	– загальне середнє (Mean of Whole)
V_p	– дисперсія за батьками (Var. of Parents)
V_{fl}	– дисперсія за матерями (Var. of F1s)
V_{all}	– загальна дисперсія (Var. of Whole)
E_p	– дисперсія середовища за батьками (Env. Var. From Parents)
E_{fl}	– дисперсія середовища за матерями (Env. Var. From F1s)
E_{all}	– загальна дисперсія середовища (Env. Var. From Whole Table)
*	– 1-й рівень вірогідності результату (P > 0,95)
**	– 2-й рівень вірогідності результату (P > 0,99)
***	– 3-й рівень вірогідності результату (P > 0,999)

ГИЛЬ
Михайло Іванович,

доктор сільськогосподарських наук, професор, член НААН України, академік НАНВО України, декан факультету ТВППТСБ Миколаївського НАУ, експерт МОН за секцією 23 «Харчові технології та промислова біотехнологія», експерт НАЗЯВО за спеціальностями 162 «Біотехнології та біоінженерія» й 204 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва», член галузевої експертної ради НАЗЯВО за галуззю знань 16 «Хімічна та біоінженерія», засновник і керівник наукової школи «Генетика і селекція тварин» у Миколаївському національному аграрному університеті, навчався в науковій школі доктора сільськогосподарських наук, професора, член-кореспондента НААН В. П. Коваленка. Автор більш ніж 247 наукових і навчально-наукових праць, у т. ч. включених до наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus, 2 монографій, 13 підручників і посібників, 6 патентів та ін.

ЧЕРНЕНКО
Олександр Миколайович,
доктор сільськогосподарських наук, професор, професор кафедри технології годівлі і розведення тварин біотехнологічного факультету Дніпровського державного аграрно-економічного університету, керівник наукової школи «Селекційне вдосконалення племінних і продуктивних якостей сільськогосподарських тварин» у Дніпровському ДАЕУ. Навчався аспірантом у науковій школі професора І. М. Панасюка (ДДАЕУ) та докторантом професора М. І. Гиль (МНАУ). Автор більш ніж 180 наукових і навчально-наукових праць, у т. ч. включених до наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus, 1 монографії, 1 навчального посібника, 2 патентів та ін.

ГАЛУШКО
Ірина Анатоліївна,
кандидатка сільськогосподарських наук, доцентка. Навчалася аспірантською в науковій школі доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України М. І. Гиль. Автор більш ніж 78 наукових і навчально-наукових праць, у т. ч. включених до наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus, та 1 підручника.

СМЕТАНА
Олександр Юрійович,

кандидат сільськогосподарських наук, доцент. Навчався аспірантом у науковій школі доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України М. І. Гиль. Автор більш ніж 45 наукових і навчально-наукових праць, у т. ч. включених до наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus, та 1 підручника й 1 навчального посібника, понад 10 методичних розробок.

КАРАТЄЄВА
Олена Іванівна,

кандидатка сільськогосподарських наук, доцентка, доцентка кафедри біотехнології та біоінженерії, заступниця декана з виховної роботи факультету ТВППТСБ Миколаївського НАУ, експертка МОН за спеціальностями 162 «Біотехнології та біоінженерія» й 204 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». Захистила кандидатську дисертацію в науковій школі «Генетика і селекція тварин» під керівництвом доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України М. І. Гиль. Автор більш ніж 74 наукових і навчально-наукових праць, із них 1 посібника, 21 праці навчально-методичного характеру, 13 праць у наукових виданнях, що включені до наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus.

ВОЛКОВ
Вадим Анатолійович,

кандидат сільськогосподарських наук. Генеральний директор ВАТ «Племзавод "Степной"» Запорізької області. Захистив кандидатську дисертацію в науковій школі «Генетика і селекція тварин» під керівництвом доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України М. І. Гиль. Автор більше 11 наукових і навчально-наукових праць, з них 1 посібник та 10 праць у наукових виданнях, що включені до наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus.

КРАМАРЕНКО
Олександр Сергійович,

кандидат сільськогосподарських наук, доцент, доцент кафедри біотехнології та біоінженерії Миколаївського НАУ. Навчався в науковій школі доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України Гиль М. І. Автор більш ніж 100 наукових і навчально-наукових праць, з них 95 наукового і 5 навчально-методичного характеру, у т. ч. 4 монографій, навчального посібника, 21 наукової праці в періодичних фахових виданнях, що включено до міжнародних наукометричних баз Scopus та Web of Science Core Collection.

ТИМОФІЇВ
Михайло Михайлович,

старший викладач кафедри переробки продукції тваринництва та харчових технологій Миколаївського НАУ, магістр спеціальностей «Зооінженерія», «Метрологія та інформаційно-вимірювальні технології». Навчається в науковій школі доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України М. І. Гиль. Є автором та співавтором 10 наукових праць.

ГРИЦІЄНКО
Юлія Вікторівна,

аспірантка, здобувачка наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.15 «Генетика» в науковій школі доктора сільськогосподарських наук, професора, члена НААН України, академіка НАНВО України М. І. Гиль. Судовий експерт з правом проведення судових біологічних експертиз за експертними спеціальностями: 9.3 «Імунологічні дослідження», 9.6 «Дослідження волосся», 9.5 «Молекулярно-генетичні дослідження»; завідувач відділу біологічних досліджень та обліку Миколаївського науково-дослідного експертно-криміналістичного центру МВС України.

Наукове видання

ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ГОСПОДАРСЬКИ ЦІННИХ ОЗНАК *BOS TAURUS*

Монографія

Дизайн обкладинки В. Савельєва
Технічний редактор О. Гринюк
Верстка Ю. Семенченко

Підписано до друку 24.05.2024 р.
Формат 60×84/16. Папір офсетний.
Цифровий друк. Гарнітура Times.
Ум. друк. арк. 24,76. Наклад 300.
Замовлення № 0524/027.

Видавництво та друк: Олді+
65101, м. Одеса, вул. Інглезі, 6/1,
тел.: +38 (095) 559-45-45, e-mail: office@oldiplus.ua
Свідоцтво ДК № 7642 від 29.07.2022 р.

Замовлення книг:
тел.: +38 (050) 915-34-54, +38 (068) 517-50-33
e-mail: book@oldiplus.ua