МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

МИКОЛАЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет технології виробництва і переробки продукції тваринництва, стандартизації та біотехнології

Кафедра генетики, годівлі тварин та біотехнології

ГЕНЕТИКА

Методичні вказівки

з лабораторно-практичних занять для студентів освітньої спеціальності

204 - "Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва"

ступеня вищої освіти «Доктор філософії»

(Модуль: Прикладні аспекти генетики в аграрних технологіях: Частина І**)**

Миколаїв – 2020

УДК 575.827:636.082

Методичні вказівки для проведення лабораторно-практичних занять з дисципліни „Генетика” студентам денної і заочної форми навчання освітньої спеціальності 204 – «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва» СВО «Доктор філософії» підготовлено професором, доктором сільськогосподарських наук, членом НААН України, академіком НАН ВО України Гиль М.І.

Рекомендовано для аспірантів факультету ТВППТ.

Рецензенти: заступник директора Інституту рибного господарства НААН, член-кореспондент НААН, доктор с.-г. наук Тарасюк С.І.;
доцент кафедри зоогігієни та ветеринарії Миколаївського державного аграрного університету, кандидат с.-г. наук Кириченко В.А.

Рекомендовано науково-методичною комісією факультету ТВППТСБ Миколаївського національного аграрного університету, протокол № 8 від “24” березня 2020 р.

Навчальне видання

“Генетика”

Методичні вказівки для лабораторно-практичних занять студентами денної і заочної форми навчання факультету ТВППТСБ.

Освітня спеціальність – 204-“Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва”

Укладач: Гиль Михайло Іванович

Відповідальний за випуск: завідувач кафедри генетики, годівлі тварин та біотехнології, професор, доктор с.-г. наук, доцент Луговий С.І.

Редактор

© Миколаївський національний аграрний університет, 2020

Підписано до друку Формат Друк офсетний.
Ум.друк.арк. Обл.-вид.арк.
Тираж пр. Зам. №
Редакційно-видавничий відділ Миколаївського державного аграрного університету
54010 м. Миколаїв, вул. Георгія Гонгадзе, 9

ЗМІСТ

Вступ 4

1. Імуногенетична експертиза племінних ресурсів 5
2. Загальна генетична диференціація доместікованої фауни
3. Методика визначення генетичної структури популяцій за допомогою імуногенетичного аналізу 20
4. Використання імуногенетичного аналізу за гаплотипами тварин для оптимізації генетичної структури стад (на прикладі великої рогатої худоби) 20

Висновки 33

Література 31

Додатки 40

В С Т У П

Сучасне сільськогосподарське тваринництво потребує різкого прискорення процесу створення й удосконалення порід, які б поєднували з високою продуктивністю стійкість до біотичних та абіотичних стресів, забезпечення продукцією певної якості і пристосованість до промислових технологій. Традиційні методи відбору за такими ознаками стають малоефективними, тому необхідний пошук нових підходів, які б дали змогу виявити якісно нові характеристики. Вони повинні відповідати ряду вимог, зокрема тестуватися на ранніх стадіях онтогенезу, не залежати від навколишнього середовища, мати простий характер успадкування. Таким вимогам відповідають молекулярно-генетичні маркери. Їх застосування у селекції було теоретично обгрунтоване О.С.Серебровським у 20-х роках XX століття [1, 2]. Можна виділити три основних типи молекулярно-генетичних маркерів: імуногенетичні, біохімічні та ДНК-маркери. За останні роки накопичився великий масив даних про ефективність використання молекулярно-генетичних маркерів як на рівні білків, так і на рівні ДНК і РНК, для вирішення численних завдань генетики, селекції, збереження біорізноманітності, еволюції, картування хромосом, племінної справи [3-13].

Так, у свинарстві відомо більше 100 еритроцитарних антигенів, які входять до 16 генетичних систем, а також ряд антигенів формених елементів крові [14], використання яких дозволяє досліджувати структуру порід окремих генеалогічних ліній, вести селекцію за маркерами, типовими для їх представників. Проте, на основі тільки цього класу маркерів, не вдається повністю охарактеризувати рівень генетичної мінливості груп тварин, які селекціонуються, крім того, здебільшого, вони не мають зв’язку з господарсько корисними ознаками. Іншим способом оцінки генетичної мінливості є дослідження генетично детермінованого поліморфізму білків, що дозволяє виявити більшість алельних варіантів одного локусу, моногенний характер успадкування, можливість одночасного аналізу великої вибірки живих організмів [15]. Однак, використання цих маркерів у селекційній практиці носить обмежений характер, що зумовлено низьким ступенем біохімічного поліморфізму у більшості свійських тварин [15-17]. Обґрунтовано погляд про те, що оцінка середньої гетерозиготності популяції на основі біохімічного поліморфізму є істотно заниженою порівняно з реальною [6], що пояснюється тим, що заміна однієї амінокислоти в структурі поліпептиду не завжди призводить до зміни сумарного електричного заряду і тому не може бути виявлено методом електрофоретичного розділення білків. Крім того, аналіз структури білків дає змогу тестувати зміни тільки в сайтах-екзонах відповідних оперонів.

1. Імуногенетична експертиза племінних ресурсів

Останнім часом вітчизняні та зарубіжні вчені ведуть інтенсивний пошук допоміжних тестів для подальшого прискорення і підвищення точності методів оцінювання та відбору тварин за продуктивними і конституційними показниками. Цим вимогам відповідає кров, яка характеризує інтер'єр тварин і бере участь у всіх біохімічних процесах функціонування організму [19], дозволяє вивчати тварин за їх продуктивними і племінними якостями [17, 18, 20-24]. Тому імуногенетична експертиза необхідна для більш глибокого вивчення окремих порід, популяцій і стад з метою визначення внутрішньої диференціації, попередніх породотворних процесів, генеалогічної спорідненості та взаємного впливу, оцінки результатів внутріпородного удосконалення та філогенетичних взаємин [25-30]. У процесі багаторічних досліджень груп крові та біохімічного поліморфізму білків і ферментів сільськогосподарських тварин встановлено, що в умовах довготривалої селекції утворюється специфічний генофонд, який обумовлює поліморфізм груп крові, характерний для даної породи або популяції, дозволяє відбирати вихідний матеріал для селекції на підставі генетичної оцінки рівнів внутрішньопородної та міжпородної мінливості [3, 4, 31-52]. Сформулювано концепцію залежності генетичної структури порід сільськогосподарських видів від чинників штучного і природного відборів та специфічного, породоспецифічного співвідношення внеску цих факторів в особливості генетичних структур досліджуваних порід і внутріпородних груп тварин. Відзначено, що поєднання алельних варіантів за різноманітними типами молекулярно-генетичних маркерів може бути використане як додаткова породна характеристика та встановлено, що генетична структура внутріпородних груп великої рогатої худоби тісно пов'язана з впливом техногенного забруднення та еколого-географічними умовами їхнього відтворення, виявлено зв'язки окремих поліморфних систем з продуктивністю тварин.

А.Г.Константогло [53, 54], А.Г.Константогло, В.Ф.Фокша [55], В.Ф.Фокша, А.Г.Константогло [56] провели оцінку порід за частотою локусів поліморфних систем; виявили у чорно-рябої худоби 29, джерсейської – 27 і у червоної степової – 20 комплексних генотипів, які відрізнялися за рівнем гомо- і гетерозиготності. У дослідженій виборці виявлено 25 варіантів гетерозиготних генотипів у тварин джерсейської породи (92,3% від загального числа генотипів). Вченими [57-61] встановлено, що подібність за групами крові між материнськими і дочірніми поколіннями складала 0,905, а між ровесниками досліджених груп – 0,953. Дослідники вказують на доцільність використання алелей систем груп крові при оцінці, відборі, підборі тварин і формуванні структури стада та на необхідність відбору бугаїв з бажаними алелями. Вони встановили взаємозв'язок алелей систем груп крові з продуктивністю тварин. А.П.Рыбин [62, 63] наголошує, що при підборі батьківських пар необхідно використовувати тих бугаїв, у яких комбінація алелей детермінувала прояв відносно високого рівня продуктивності дочок і їх запліднювальну здатність. Цілим рядом вчених

[64-80] вивчено генетичну структуру окремих порід, типів, ліній; проведено генетичну оцінку племінних ресурсів молочної і м'ясної худоби; висвітлено методичні основи використання генетичних маркерів, цитогенетичних і фізіологічних показників при створенні та консолідації нових порід. Встановлено взаємозв'язок поліморфних систем і груп крові з якістю сперми, її життєздатністю та запліднювальною здатністю [81-88].

А.И.Желтиков [89] відзначає, що надій корів-первісток, які є носіями різних антигенів, змінювався від 4865 (антиген *U*) до 5847 кг (*Y´*), вміст жиру в молоці – від 3,89 (O_1) до 4,06 % (P_2), вмісту білка – від 3,17 (*Y´´*) до 3,30 % (T_2). Щодо молочності більш вдалим є поєднання антигенів в комбінації O_2, X_2 і *F*; *F, I, Z, I´2, F, H´* і деяких інших.

Виявлено, що на формування алелофонду в популяції добре впливала селекція і її напрямок [90]. За результатами досліджень авторами розроблено метод індивідуальної оцінки племінної цінності бугаїв за альтернативними алелями груп крові їх дочок, який підвищує селекцію на 10-15%. У групі високопродуктивних корів (з надоєм 8000 кг молока і більше) значно більше, ніж в середньому по стаду зустрічалося тварин з алелями O_1 A_2 і O_1 $A_2´$ *J´ K´ O´* (P<0,001). Багатьма вченими [91-95] встановлено зв'язок між окремими поліморфними системами і молочною продуктивністю корів, відзначено високовірогідну позитивну кореляцію (r = 0,58…0,85) між ознаками гетерозиготності потомства і генетичною відстанню між батьківськими породами, виявлено новий рідкісний алель церулоплазміну – C_p^G та встановлено міжпородні відмінності за поліморфними системами. Проведені авторами дослідження підтверджують важливість використання фізіолого-біохімічних маркерів в селекції молочних корів.

Л.С.Жебровский, В.Е.Митютько [96], Л.С.Жебровский и др. [97, 98] вивчили генофонд популяції чорно-рябої породи 39 племінних господарств СНД на поголів'ї 20496 корів за поліморфними системами білків молока. Авторами виявлено високу генетичну подібність тварин у різних географічних районах. Коефіцієнт кореляції (індекс генетичної подібності) знаходився в межах від 96,03 до 99,89%, що вказує на спільність походження вивчених популяцій. А.М.Машуров и др. [99, 100] провели порівняльну оцінку імуногенетичної подібності та визначили дистанції між худобою чорно-рябої голландської породи і 86 іншими представниками підріду на підставі розподілу частот 47-68 антигенів 9-11 генетичних систем груп крові. Ряд дослідників [101-106] виявили міжпородні відмінності та внутріпородну мінливість за частотами окремих систем груп крові й молекулярно-генетичного поліморфізму в новостворених порід, типів, різних генотипів і ліній. Встановлено, що схрещування худоби холмогорської та голштинської порід Угорщини супроводжується підвищеною генетичною мінливістю молочних білків і зниженням частоти *B*-алеля *β*-казеїна у помісей, що є причиною погіршення сироварних якостей їх молока [107].

Н.Г.Букаров [108] за допомогою нових еритроцитарних антигенів виявив нові закономірності в структурі систем груп крові. Антигени G_1, G_2 і *D´´* утворюють закриту підсистему всередині відкритої *EAB* системи.

Н.Г.Букаров, М.А.Еремина [109] запропонували доповнити методи відбору батьків і матерів (донорів) ембріонів маркеруванням алелей груп крові за *B*-системою з метою використання одержаних тварин в селекції на підвищення молочної продуктивності. К.М.Джуламанов, М.П.Дубовскова [110] спостерігали взаємозв'язок алельного складу крові локусу *B* з величиною живої маси тварин. M.Duniec et al. [111] у 1403 корів від 80 бугаїв чорно-рябої, 1471 корови від 70 бугаїв польської червоної і у 897 корів від 64 бугаїв симентальської порід виявили шість еритроцитарних антигенів у *A*-системі груп крові. Автори встановили міжпородні відмінності за генними частотами вивчених еритроцитарних антигенів.

За даними Г.П.Косяковой, Н.Н.Берниковой [112] до високопродуктивного донора необхідно підбирити бугая-плідника з меншою кількістю загальних алелей, тобто генетично більш різноманітного. У таких випадках всі ембріони успадковують гетерозиготний тип за групами крові і вони більш життєздатні. Т.Х.Фаизов [113] вказує, що маркерні локуси надавали можливість встановлювати передачу спадкових ознак і проводити селекційну роботу в 3-5 разів швидше. Групою авторів [114-116] встановлено певний зв'язок між частотою антигенних факторів крові з рівнем адаптаційної здатності організму.

Численними дослідниками [117-135] вивчені поліморфні системи білків молока у корів. Виявлено п'ять основних поліморфних систем білків молока: α_{S1}-, β- і κ-казеїни, α– і β–лактоглобуліни. Відмічена суттєва міжвидова генетико-біохімічна диференційованість і міжпопуляційна дивергенція у великої рогатої худоби. Встановлено, що ген β-казеїну *BB* приймає участь у формуванні продуктивності тварин. Алель β-казеїну має зв'язок із сироварними якостями молока.

Багатьма авторами [136-142] вивчено генетичний поліморфізм ферментів, білків крові та молока і їх зв'язок з господарсько корисними ознаками у тварин симентальської, червоної степової, чорно-рябої, української чорно-рябої молочної порід. Відомо також, що чорно-ряба худоба західного регіону України гетерогенна за своїм походженням і тому її антигенний спектр представлений практично всіма антигенами, які виявлені шістдесятьма антисироватками [143]. Частота одних із них (Z', G, T_1, P, J'_1, J'_2, B'', Y, O_x, J_2, M, U, U'') дуже низька (0,009 – 0,072), інших (L, T_2, R_2, R_1, U', H'') – дещо вища (0,072 – 0,091) і решти – достатньо висока (0,1 і більше). А генофонд дослідженого поголів'я бугаїв-плідників голштинської худоби практично не відрізняється від генофонду чорно-рябої худоби. Єдине, що необхідно відзначити – це різне обмеження кількості алелей у складних системах, тому алелі $G_2Y_2E'_2Q$, $B_2O_2Y_2D'$ в *B*-системі і X_2 в *C*-системі є домінуючими. Н.С.Бердычевский и др. [144] підкреслюють, що протягом майже двадцяти років характер генетичної мінливості популяції чорно-рябої породи суттєво змінився. Відбулося зменшення генних частот алелей, найбільш характерних для чорно-рябої худоби місцевої селекції майже у всіх системах груп крові, однак у системах *B, F-V, L, J* такі зміни прослідковуються найбільш чітко. Б.Є.Подобою [7] встановлено, що з

насиченням крові голштинської породи генетичний поліморфізм білків крові і молока змінювався. Унаслідок вивчення зв'язку частоти алелей *B*-системи груп крові виявлено позитивний зв'язок алелей "*b*", O_2, Y_2 D' E'_2O', Q' з тривалістю господарського використання корів [145].

Узагальнюючи наведені вище дані багатьох вчених, такі дослідники, як М.В.Зубець, Й.З.Сірацький, Я.Н.Данилків [146] вважають, що велику увагу поряд з вирішенням питань становлення фенотипової і генотипової мінливості тварин, мінливості їх господарсько корисних ознак та адаптаційних якостей потрібно приділяти імуногенетичній експертизі молочної худоби, яка допомагає організації прогресивної селекції.

2. Загальна генетична диференціація доместікованої фауни

У класифікації порід сільськогосподарських видів одне із провідних місць посідають аутохтонні (локальні) породи. Ці породи біологічно близькі до своїх диких предків, вони добре пристосовані до локальних умов, є продуктом цілеспрямованої багатовікової народної селекції. Саме вони стали вихідним матеріалом для поглинального схрещування при створенні високопродуктивних порід. Однак при створенні нових порід, породних груп і ліній тварин генетична різноманітність втрачається. Так, у дослідженнях японських вчених при вивченні генетично детермінованого білкового поліморфізму у великої рогатої худоби було показано, що тварини європейських порід мають нижчий рівень генетичної мінливості, ніж аборигенні японські породи [147].

Характерні особливості аутохтонних порід: витривалість, міцність конституції, стійкість проти захворювань, невибагливість до кормів, відносно висока продуктивність, живий темперамент, пластичність, висока життєздатність [148-151]. Показовим прикладом адаптації до умов довкілля є трипанозостійкі породи Центральної та Західної Африки, де трипаносоміоз є ендемічним захворюванням тварин. Це породи європейського походження, але вони вже протягом тисячі років мешкають у Африці і адаптувались у результаті виживання найпристосованіших [152]. Наявність характерних рис, які виділяють локальні породи серед інших порід, передбачає й існування специфічних особливостей генетичної структури. Остання – результат тривалого процесу і їх генетична гетерогенність не безмежна, тому в усьому світі існує проблема збереження аборигенних тварин.

За оцінками спеціалістів, на початок нинішнього тисячоліття біосфера втратила 10–15% формуючих її видів, у найближчі 75 років може зникнути половина всіх видів тварин і рослин, причому швидкість знищення окремих видів може у 10 000 разів перевищувати швидкість їх природного зникнення. У наш час кожні 10–20 хвилин у середньому зникає один вид [153-155]. Збереження різноманітності біоти Землі тепер набуло глобального значення та проголошено передумовою сталого розвитку сучасної цивілізації. Проте коливання в ідеології і потребах ринку, інтенсифікація тваринництва, а іноді несвідома егоїстична діяльність людини призвели до того, що більшість локальних порід сільськогосподарських видів тварин через економічну

“неефективність” або асиміляцію “поліпшуючими” породами перебувають на межі зникнення, а деяких навіть втрачено. За розрахунками, проведеними у 1996 році, на території Європи і колишнього СРСР 24% порід перебувають під загрозою зникнення (додаток К) [156-158]. Як ті, що перебувають під загрозою, ФАО визначає популяції, в яких схрещується менше 1 тис. самок і менше 20 самців. Критичними вважають популяції, в яких схрещується менше 100 самок і менше 5 самців [155].

Зі зникненням генетичної мінливості у різних регіонах світу зростає тенденція до закріплення у сучасному сільськогосподарському виробництві однієї або кількох високопродуктивних і вимогливих до утримання порід. Аналіз даних літератури вказує, що 50% кількісної різноманітності сільськогосподарських видів існує на міжпородному рівні, решта – на внутрішньопородному. Отже, скорочення кількості порід може елімінувати до половини всієї внутрівидової мінливості [155, 159]. Питання про необхідність збереження генетичної мінливості локальних порід підіймалися багатьма вченими [149, 150, 160-175]. Лише у великої рогатої худоби описано 13 еритроцитарних систем груп крові (в одній *B*-системі розрізняють біля 1000 феногруп), 17 поліморфних білків і ферментів сироватки крові і 23 поліморфних локуси в еритроцитах та лейкоцитах [149] – всього 40 поліморфних систем, не беручи до уваги локуси головного комплексу гістосумісності, білків молока, ферментів тканин, антигенів, білків, ферментів сперми, алотипів сироваткових глікопротеїнів, імуноглобулінів.

Молекулярно-генетичні методи аналізу дозволяють сьогодні успішно досліджувати важливі питання філогенезу численних порід сільськогосподарських тварин, їх генетичні зв’язки з родоначальниками і ймовірними дикими родичами. Наприклад, застосування маркерів, які виявляють імуногенетичний та біохімічний поліморфізм [148, 176-188] Використовуючи різні типи молекулярно-генетичних маркерів досліджено генетичну структуру різних порід овець. Генетико-біохімічні маркери застосовуються з метою вивчення біохімічних основ адаптаційних процесів і більш ефективного вирішення питань районування порід [189-191], дослідження біохімічної природи мінливості фенотипових ознак, зокрема, вовнової та молочної продуктивності, живої маси [191-195]. Генетичний поліморфізм порід свиней за різними типами маркерів вивчається з метою встановлення фундаментальних закономірностей формування генофонду у процесі спрямованого відбору, а також для вирішення прикладних задач селекції – виведення порід і внутрішньопородних типів, адаптованих до певних еколого-географічних умов, стійких до захворювань, придатних для експлуатації у жорстких умовах промислових комплексів [179, 196-199].

Інформація про генетичну структуру за поліморфними ознаками, до яких належать і групи крові, також використовується для оцінки ступеня генетичної спорідненості чи диференціації досліджуваних популяцій тварин [200]. Філогенетичний напрям імуногенетичних досліджень виник як серологічна систематика майже одночасно з відкриттям груп крові [201]. Генетичні структури популяції за певних причин [202] мають схожість, а

відмінності генних частот у них викликані випадковим дрейфом генів, природним відбором, міграціями і мутаціями.

Так, дослідженнями генофонду груп крові джерсейської породи виявлено, що у чистопородних джерсеїв, на відміну від інших порід, частота антигену *A* становить 100%, а фактори J'_2, *B''*, *M*, *Z*, навпаки, відсутні [203, 204]. Встановлено, що у чистопородної англерської худоби відсутні фактори T_1, T_2, *B''*, R_1 і *L'* [205]. Імуногенетичний аналіз аборигенних порід свиней кахетинської і сванецької показав, що в їх генофонді присутні алелі систем *E*, *F* і *L*, які ніколи не виявлялись у кавказького, європейського і середньоазіатського підвидів дикого кабана [206], що дало підстави виключити припущення про їх походження тільки шляхом прямої доместикації зазначених форм. Встановлено, що антиген *Fa* маркірує східно-азіатське походження і характерний для кемеровської породи свиней, а серед свиней скороспілої м'ясної породи зустрічається рідко (частота, відповідно, 59,9 і 4,2%) [207]. За даними В.Н.Тихонова [208], антигени *Da*, *Ea*, *Fa*, *Gb* і *La* не зустрічаються у європейських кабанів *S.s.scrofa*, але є характерними ознаками азіатських предків й ідентифіковані як маркери *S.s.vittatus*.

Для об'єктивної числової оцінки генетичної диференціації популяцій використовують певні показники – коефіцієнти схожості або генетичні дистанції, що розраховуються за частотами генів або фенотипів маркерних ознак за відповідними алгоритмами [209, 210-212]. Існує маса суперечливих даних про вибір оптимальної кількості локусів і рівня їх поліморфмізму для об'єктивної характеристики популяційної мінливості. Ряд генетиків-популяціоністів вважає, що їх повинно бути щонайменше 14 [213, 214]. Згідно з нещодавно одержаними даними [13] частота досліджуваних локусів може бути зменшена за наявності фактора їх репрезентативності. М.Ней вважає, що для серйозної еволюційної інтерпретації результатів таких досліджень необхідно аналізувати, як мінімум, 40-50 локусів [214]. Слід зазначити, що така оцінка ґрунтується на теорії нейтральності М.Кімури [215, 216], у разі адаптивності ця оцінка може бути значно меншою [217].

За останні роки було запропоновано декілька методичних підходів для визначення генетичних відстаней – формули А.С.Серебровского [218], P.H.A.Sneath, R.R.Sokal, [219], I.S.Rogers [212], P.W.Hedrick [220], M.Nei [214], L.L.Cavalli-Sforza, A.W.F.Edwards [221], Ф.Ф.Эйснера, С.П.Мещеряковой [222] та генетичної ідентичності – K.Maijala, G.Lindstrom [223], Л.А.Животовского [224]. Встановлено, що між значеннями, що отримані за формулами генетичних відстаней, запропонованими рядом авторів, [212, 214, 225, 226], існує висока позитивна кореляція і відмінності між ними – тільки на рівні іх абсолютних математичних значень [227, 228].

Застосування кластерного аналізу із подальшою побудовою графіків-дендрограм [214, 229] спрощує процес інтерпретації та впорядкування величин генетичних дистанцій, дозволяє наочно виділити найбільш близькі в генетичному відношенні групи біологічних об'єктів. Цей метод досить ефективно використовується для вирішення питань таксономії рослин [230],

диких тварин [224], мікроорганізмів [231], міжсортової [232] і міжпородної диференціації [228, 233].

Існує ряд переконливих дослідів, які вказують на необхідність вибору методу визначення генетичних дистанцій залежно від кількості й типу використаних маркерів, локусів, що вивчаються, і рівня їх поліморфізму, репрезентативності вибірки і чисельності її об'єктів. Встановлено, що при імуногенетичному маркіруванні в'єтнамських порід великої рогатої худоби [234] найбільш правильно характер породотворчого процесу відображає дендрограма, що побудована за матрицею, заснованою на формулі Ф.Ф.Эйснера і С.П.Мещеряковой [222]. Аналіз даних за рівнем алозимної мінливості у різних груп овець, що брали участь у формуванні нової породи, дозволив встановити високу позитивну кореляцію між величиною генетичної дистанції вихідних груп овець із значеннями середньої гетерозиготності нащадків від їх схрещування. Оскільки збільшення рівня гетерозиготності у овець позитивно корелює із виходом ягнят (r = 0,88) [235], можна судити про метод обчислення генетичних дистанцій як про один із засобів прогнозування продуктивних якостей тварин і доцільності його застосування при плануванні схем схрещувань у практичному розведенні.

У зв'язку з поглибленою спеціалізацією сучасних порід сільськогосподарських тварин, надзвичайно велике значення набуває вивчення і аналіз генетичної структури аборигенних порід свиней, що мають унікальні генні комплекси, в силу довготривалого і замкненого селекційного процесу в певній екологічній ніші, які забезпечують їх високу пристосованість до фіксованих локальних умов.

У багатьох дослідженнях аналізується структура порід і стад тварин за факторами й алелями груп крові (за 1-12 локусами) з обчисленням коефіцієнтів схожості або генетичних дистанцій і побудуванням на їх основі дендрограм, які, за твердженням авторів, цілком адекватно відбивають реальні генетичні взаємовідносини порід і стад, відомі з історії їх створення, що, на думку низки авторів, зокрема, А.М.Машурова [236-243], свідчить про великі можливості молекулярно-генетичних підходів у пізнанні еволюційної історії порід. Так, при імуногенетичному аналізі бестужевської породи великої рогатої худоби [238, 244] встановлено, що найбільший вплив на формування породи здійснила шортгорнська худоба, а найменший – симентальська. Дослідження генофонду еритроцитарних антигенів червоних степових корів довели, що найменшу відстань остання порода виявляє з англерською і голландською, найбільшу – з симентальською та сірою українською [245]. При цьому рекомендується використовувати схрещування з поліпшуючими породами, що перебувають з ними у найменшій генетичній схожості, враховуючи при цьому екологічні принципи розведення і захисні властивості організму тварин [246]. Дослідженнями Н.А.Попова [247] встановлено, що в межах виду великої рогатої худоби між групами порід простежується зменшення величин генетичної відстані за *EAB*-локусом у напрямку: краніологічні типи (d = 0,522…1,694) → "корні" походження (0,907…1,263) → напрями продуктивності (0,65…0,82). Найменша генетична

схожість виявлена між *Bos brachycephalus* і *Bos frontosus*, *Bos primigenius*; між групами порід чорно-рябих і червоних.

Визначення генетичної диференціації використовують і для оцінки змін у часі генофонду однієї популяції. Так, А.М.Машуровим и др. [248] досліджені зміни алелофонду систем *B* і *C* груп крові "річних" популяцій чорно-рябої худоби Голландії під час кросбридингу їх з голштинською худобою США за 7-річний період (1986-1992). Найменша дистанція була виявлена між популяціями 1988 і 1989 років, найбільша – між популяціями 1987 і 1992 років. Дослідження генетичної диференціації між суміжними поколіннями свиней [249] показало, що ступінь генетичної відмінності між ними за окремими системами груп крові досягає 0,4-2,6%, спостерігаются високодостовірні відмінності за частотою окремих алелей і генотипів груп крові.

Безперечно, використання нетрадиційних методів селекції а також осмислення складних генетичних процесів, що відбуваються в популяціях тварин, дадуть змогу значно інтенсифікувати селекційний процес, зберегти і значно поліпшити існуючі породи тварин, а також створити нові високопродуктивні породи, що відповідають вимогам ринку та сучасним технологіям.

3. Методика визначення генетичної структури популяцій за допомогою імуногенетичного аналізу

Визначення груп крові піддослідних тварин слід виконувати в сертифікованих лабораторіях, наприклад в умовах Інституту тваринництва степових районів ім. М.Ф.Іванова «Асканія-Нова» УААН, ПП В.М.Врублєвського (м. Бровари), інших з використанням стандартних моноспецифічних реагентів та методик дослідження [250]. На першому етапі аналізують поліморфізм дев'яти (можливо інша кількість) генетичних систем. В нашому випадку це відповідало 53 еритроцитарним факторам у корів таких порід: червоної степової і української червоної молочної двох заводських типів – жирномолочного і голштинізованого, української чорно-рябої молочної. На другому етапі імуногенетичних досліджень (але це не обов'язково) вивчають поліморфізм чотирьох однофакторних генетичних систем – *J*, *L*, *M* та *Z* у вищеназваних порід. В данному випадку така етапність слугує прикладом для порозуміння ефективності оцінювання полі- та однофакторних генетичних систем.

Вибіркове оцінювання частот алелей здійснюють для худоби всіх генотипів методом максимальної правдивості за кожним поліморфним локусом окремо та за всією вибіркою за Б.Вейром [251]. Алельна різноманітність багатофакторних генетичних систем була оцінюється за середньою кількістю алелей на локус (*Na*), середньою ефективною кількістю алелей на локус (*Ne*), інформаційним індексом Шеннона (*I*), тимчасом як однофакторних – за кількістю бінарних локусів, частотністю бінарних локусів, кількістю унікальних бінарних локусів, кількістю загальних бінарних локусів та середнім рівнем гетерозиготності (*He*±*SE*). Для оцінки

рівня генетичної мінливості в межах кожного генотипу і між ними використовують аналіз молекулярної мінливості (AMOVA). Міжгрупові відмінності для всіх вибірок одержують на підставі оцінки *Φst* (аналог *Fst*). Розраховують значення останнього для усіх пар оцінених генотипів. Рівень значущості визначають за допомогою рандомізації (використовують 999 пермутацій). Рух генів (gene flow) між вибірками (середня кількість мігрантів за одну генерацію) розраховують за формулою (1) [252]:

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

Рівень генетичної подібності між породами й типами визначають за допомогою матриць генетичної дистанції (*CD*) Нея (Nei M., 1972) та міжгрупової (*Φst*) молекулярної різниці (AMOVA). На підставі останніх побудовують дендрограми генетичної подібності між дослідженими генотипами; використовують метод UPGMA. Також, можна здійснити візуалізацію близькості оцінених порід й типів у просторі перших двох координат (PCoA). Далі визначають кореляційну мінливість між значеннями *CD* та *Φst* за допомогою параметра Мантеля (*MP*; R.Peakall , P.E.Smouse, 2006). Фіксацію генетичної дискретності порід молочної худоби у просторі двох координат виконують за допомогою параметра рангової кореляції Кендала ($\tau_к$). Візуалізацію просторової орієнтації окремих еритроцитарних факторів у площині двох координат здійснюють за допомогою міри ідентичності Хеммінга (Hamming). Статистичний аналіз генетичних параметрів виконують за допомогою програм GenAIEx v.6.0 (R.Peakall, P.E.Smouse, 2006) [253], STATISTICA v.5.5 [254] та MEGA v.3.1 (S.Kumar, K.Tamura, M.Nei, 2004) [252].

4. Використання імуногенетичного аналізу за гаплотипами тварин для оптимізації генетичної структури стад (на прикладі великої рогатої худоби)

Використання генофонду вітчизняних новостворених порід великої рогатої худоби за умов більш повної реалізації їх генетичного потенціалу продуктивності, племінної цінності, ведення великомасштабної селекції в молочному скотарстві є актуальною проблемою і потребує вирішення багатьох завдань [7]. Одним із них є розробка методів та прийомів біохімічного та імуногенетичного аналізу в селекційно-племінній роботі.

Як стверджують В.Н.Иовенко [255], В.Н.Иовенко, Н.М.Туринский [256], В.Г.Назаренко та ін. [257], В.А.Кириченко [258], спостереження за змінами генетичних структур популяцій у 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 думку багатьох вчених [259-263] для більш глибокого вивчення окремих порід, популяцій та стад з метою визначення внутрішньої

диференціації, попередніх процесів породоутворення, оцінки результатів внутріпородного удосконалення та філогенетичних взаємин та взаємного впливу слід проводити імуногенетичні дослідження.

Ряд дослідників [4, 264-266] неодноразово наголошували, що одержана імуногенетична інформація щодо особливостей генофонду дозволяє відбирати вихідний матеріал для селекції на підставі генетичної оцінки рівнів внутріпородної та міжпородної мінливості. Інколи такі дослідження ускладнені тим, що фахівцю відомо лише частоти еритроцитарних антигенів без інформації про частоти генотипів. В такому разі набір кров'яних факторів можливо розглядати як гаплотип [267], вивчення якого і стало предметом наших досліджень.

Аналіз всіх досліджених локусів дозволив виявити мономорфність корів оцінених генотипів лише за локусом $B^{B'}$ (рис. 1), тимчасом як унікальні алелі встановлено для локусів $B^{K'}$ у червоної степової породи та в корів УЧРМ – відповідно, $A^{Z'}$ та $B^{B''}$ (табл. 1, додаток У).

Таблиця 1

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

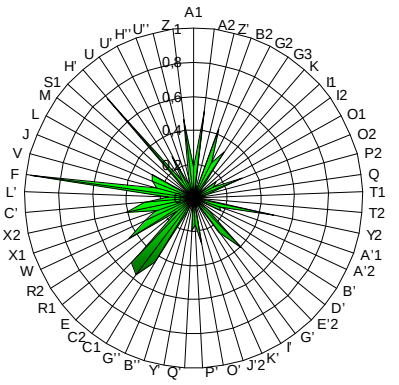
Порода, заводський тип	*n*	Алель	*Na*	Частота
ЧС	10	*K'*	2	0,100
УЧРМ-1*	28	*Z'*	2	0,071
УЧРМ-2**	47	*B''*	2	0,021

Примітки:

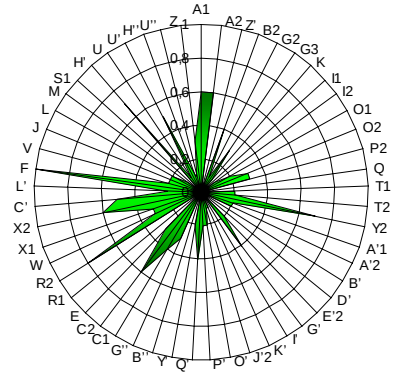
1.* – корови УЧРМ породи ПЗ «Червоний шахтар»,

2.** – корови УЧРМ породи ПР «Степове».

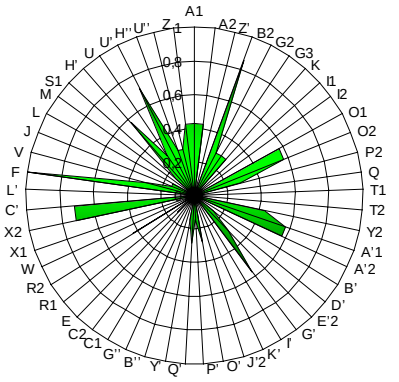
У генетичній системі *A* максимальна частота характерна для алелі A_2 (0,517) як у загальному аналізі (група контролю), так і в розрізі генотипів корів. Алель *Z'* був лише у худоби УЧРМ породи, в той час як в останніх не виявлено алелі A_1. В генетичній системі *B* алелі B_2, Y_2, E'_2 виявили максимальну присутність у худоби всієї вибірки, тоді як для ЧС породи найбільшу частоту зафіксовано в алелей 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 і відсутність таких алелей – 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''*. У генетичній системі *C* алель R_1 не знайдено у ЧС та її дочірньої породи – УЧМ. Для останньої (в обох заводських типах) специфічним 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.

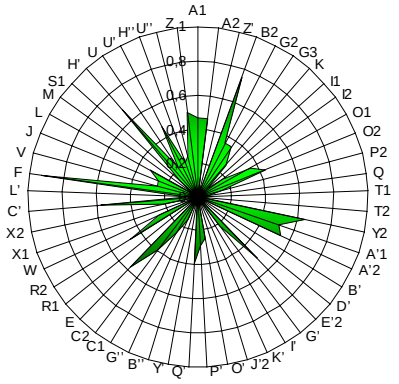


Контрольна група



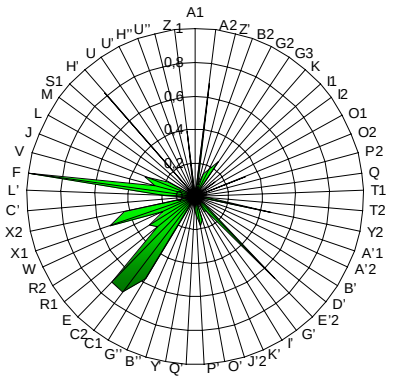
Червона степова

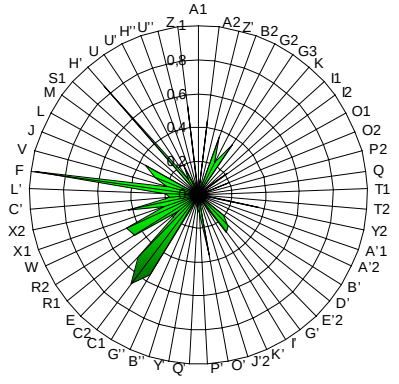




Українська червона молочна

жирномолочний тип — голштинізований тип





Українська чорно-ряба молочна

ДП ДГ «Червоний шахтар» — ДП «ПЗ «Степове»

Рис. 1. Імуногенетичні профілі мікропопуляцій молочної худоби різних порід та заводських типів

У генетичній системі *F* виявлено перевагу у молочної худоби всіх генотипів за алелем *F* (0,975), а 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'* у всіх оцінених порід й

типів корів (0,571…0,851). Худоба ЧС та УЧРМ не мала у своєму генотипі алелі S_1, тимчасом як всі червоні породи характеризувались відносно вищою за аналогів УЧРМ частотою алелі *U'*.

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

Досліджено, що рівень гаплотипної різноманітності (рис. 2), як правило, мав вищий прояв в тих алелей, що мали високу частотність в мікропопуляціях молочної худоби, але у 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. 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) було встановлено у корів ЧС породи за алелями *C'* і *U'*, в аналогів УЧМгт – A'_1 і E'_2 та УЧРМ – *E*, де виявлено і високу частоту алелей.

Слід зазначити також, що корови всіх оцінених порід й типів мали низьку середню локусну різноманітність власних гаплотипів (*H* = 0,273; табл. 2), хоча в контексті досліджених мікропопуляцій відносно більші значення характерні для представників ЧС та її дочірньої породи – УЧМ (0,246…0,298).

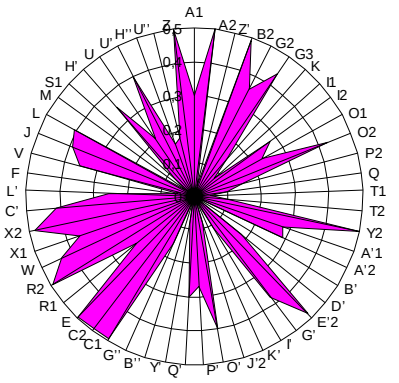
Таблиця 2

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

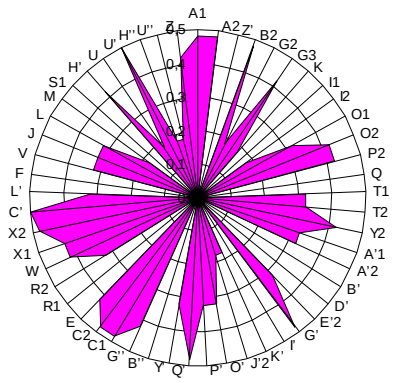
Параметри різноманітності	Порода, заводський тип					*N* = 120
	ЧС, *n* = 10	УЧМжт, *n* = 7	УЧМгт, *n* = 28	УЧРМ-1, *n* = 28	УЧРМ-2, *n* = 47	
Середня гаплотипна локусна (*H*)	0,286	0,246	0,298	0,201	0,227	0,273
Очікувана (*Ve*)	9,308	7,610	9,287	6,783	7,388	9,088

Рівень мінливості між породами й заводськими типами є незначним (табл. 3). Найвища кількість алелей на локус характерна для ЧС корів та аналогів УЧМгт, відповідно 1,811±0,054 та 1,849±0,050.

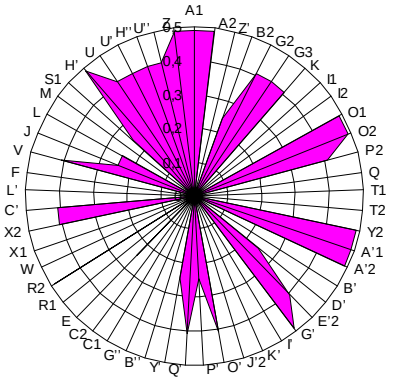
У цих тварин встановлено вищі значення ефективної кількості алелей на локус, тимчасом як аналоги УЧРМ породи мають найменші значення вказаних параметрів. Подібна закономірність між худобою спільного походження (червоного кореня та чорно-рябої масті) притаманна відносно значень інформаційного індексу Шеннона та очікуваної локусної гетерозиготності.

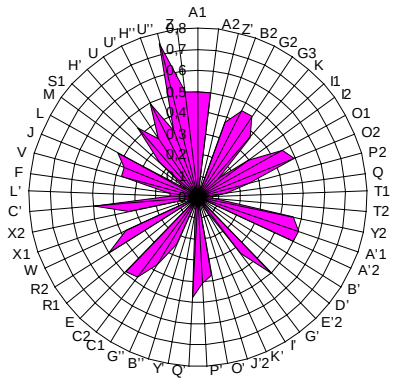


Контрольна група



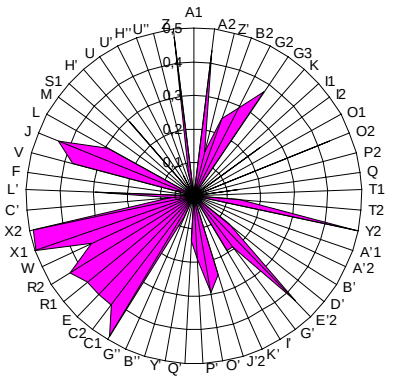
Червона степова

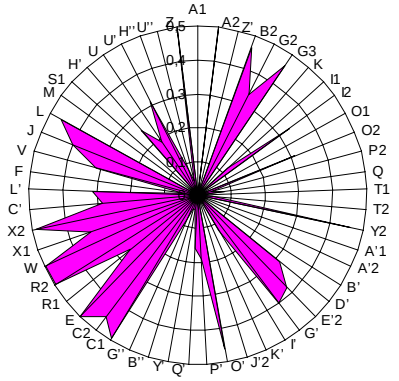




Українська червона молочна

жирномолочний тип голштинізований тип





Українська чорно-ряба молочна

ДП ДГ «Червоний шахтар» ДП «ПЗ «Степове»

Рис. 2. Профілі генетичної різноманітності еритроцитарних антигенів мікропопуляцій молочної худоби різних порід та заводських типів

На переконання багатьох дослідників [268-279] аналіз алелей та еритроцитарних факторів за певними генеалогічними структурами, різними генофондами на всіх етапах породоутворення є невід’ємним елементом у технології селекції. Разом із тим, ініційовані в країні породотворні процеси

обумовили тиск генетичного навантаження на самі популяції молочної худоби.

Таблиця 3

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

Параметри	Порода, заводський тип					*N* = 120
	ЧС, *n* = 10	УЧМжт, *n* = 7	УЧМгт, *n* = 28	УЧРМ-1, *n* = 28	УЧРМ-2, *n* = 47	
Кількість алелей 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 алелей з мінливістю понад 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 алелей 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
Кількість унікальних алелей (*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 алелей, зустрічних у 25% чи менше від популяції (*No. LComm Alleles* (<=25%))	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Кількість загальних алелей, зустрічних 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

А порівняльну оцінку генофондів, на думку Б.Є.Подоби та ін. [250], варто здійснювати на антигенному рівні, оскільки такі дослідження за алелями в багатьох випадках ускладнено через високу породоспецифічність. Одночасно, варто нагадати, що обсяг наявної інформації про значимість імуногенетичного тестування викликало і потребу удосконалення методології, яка дозволяє здійснювати генетичний моніторинг стад й 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. 4) підтверджує високу вірогідну відмінність між дослідженими генотипами корів (*Фst* = 0,102; *p*<0,001). При цьому коефіцієнти генетичної дистанції (табл. 5) вказують на певну відокремленість ЧС, УЧМ та УЧРМ порід. Худоба червоних порід утворює досить відокремлений генний пул від тварин чорно-рябої масті (рис. 3).

Таблиця 4

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

Фактор мінливості	*SS*	*df*	*MS*	*E(MS)*	*%*	*Фst*	*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

Міжгрупова генетична дистанція (*GD*; нижче діагоналі) та генетична тотожність (*GI*) за Неєм (M.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. 6). Очікувана невисока відмінність між представниками УЧРМ в різних племінних стадах і фактично виявилась мізерно малою (*GD* = 0,019; табл. 7). Варто уваги і те, що голштинізований тип, а не жирномолочний

УЧМ породи мав меншу генетичну дистанцію з представниками УЧРМ, де також характерна частка крові голштинської худоби (*GD* = 0,058…0,078).

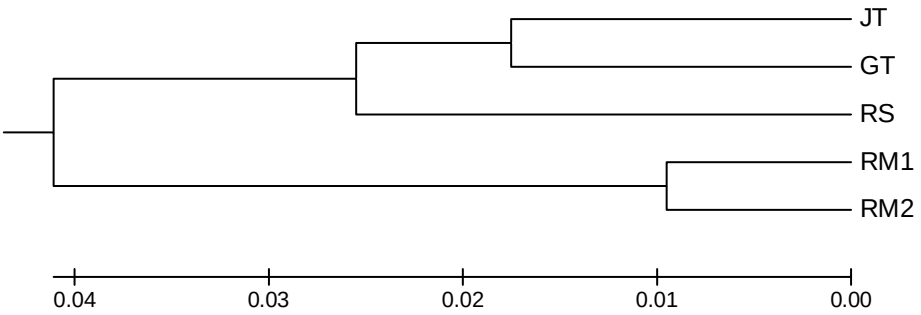


Рис. 3. Дендрограма генетичної подібності між молочної худобою різних генотипів за *GD* (M.Nei, 1972; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Таблиця 6

Парна міжгрупова генетична дистанція (*GD*) за Неєм (M.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

Таблиця 7

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	X	0,196	0,182	**0,001***	**0,001**
УЧМжт	0,024	X	0,421	**0,001**	**0,001**
УЧМгт	0,020	0,000	X	**0,001**	**0,001**
УЧРМ-1	0,115	0,272	0,159	X	**0,001**
УЧРМ-2	0,069	0,197	0,119	0,038	X

Примітка.* - виділені значення - $p<0,05$

Ці дослідження підтверджуються й аналізом міжгрупової різниці при використанні алгоритму AMOVA (рис. 4), хоча рівень розмежованості дещо змінився (табл. 8).

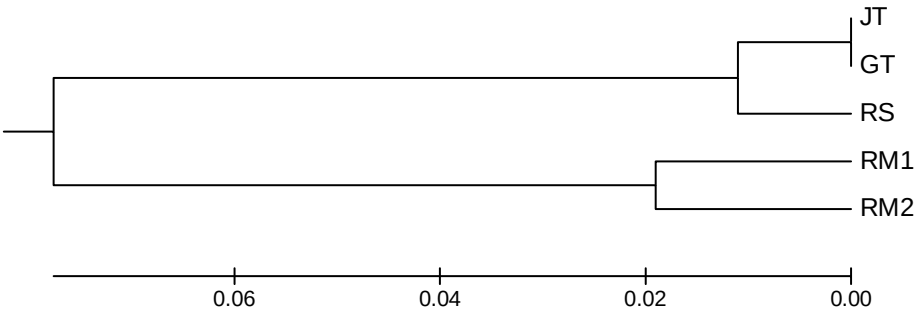


Рис. 4. Дендрограма генетичної подібності між молочної худобою різних генотипів за *Фst* (AMOVA; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Таблиця 8

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

Порода, заводський тип	*Фst*	*Nm*	*p*
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***
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 оцінено за методикою Майала-Ліндстрема [1], була найвищою 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), тимчасом 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). Варто уваги і те, що аналіз еритроцитарних факторів дозволив встановити значущий рух генів (див. табл. 8) між ЧС і УЧМ породами (*Nm* = 9,991…12,218), а також зафіксував це явище, зрозуміло, в одній і тій же породі, в нашому випадку – УЧРМ (*Nm* = 6,341), яка представлена (в наших дослідженнях) двома географічно різними племінними стадами. В решті пар «поєднань» порід і типів обмін генами не суттєвий, тимчасом як між представниками двох заводських типів УЧМ породи а ні значень *Фst*, ані *Nm* не встановлено, що може бути пояснено їх високою генетичною близькістю.

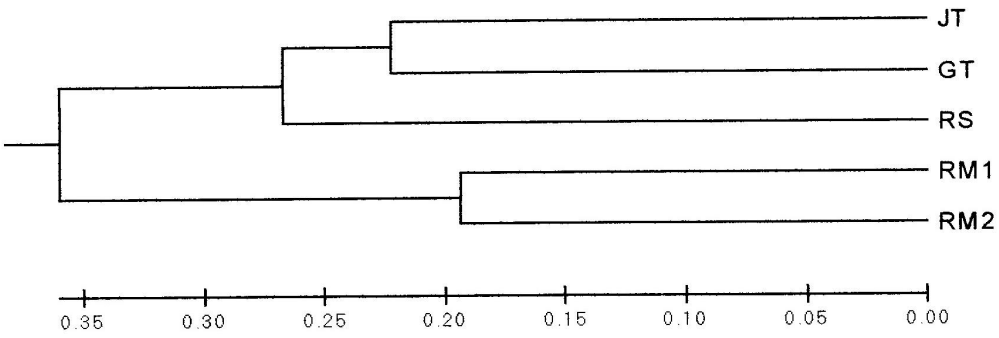


Рис. 5. Дендрограма генетичної подібності між молочної худобою різних генотипів за *r* (Майала та Ліндстрем; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Використання розрахованих матриць генетичних дистанцій за Неєм (M.Nei, 1972) із врахуванням ординації сформованих мікропопуляцій у просторі перших двох координат (рис. 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 же цієї методики для аналізу матриці міжгрупових дистанцій за *Φst* (рис. 7), не суттєво змінюючи попередню інтерпретацію, візуально підтверджує більшу подібність наявних у дослідженні червоних порід між собою, ніж до ровесниць української чорно-рябої молочної породи.

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. 8).

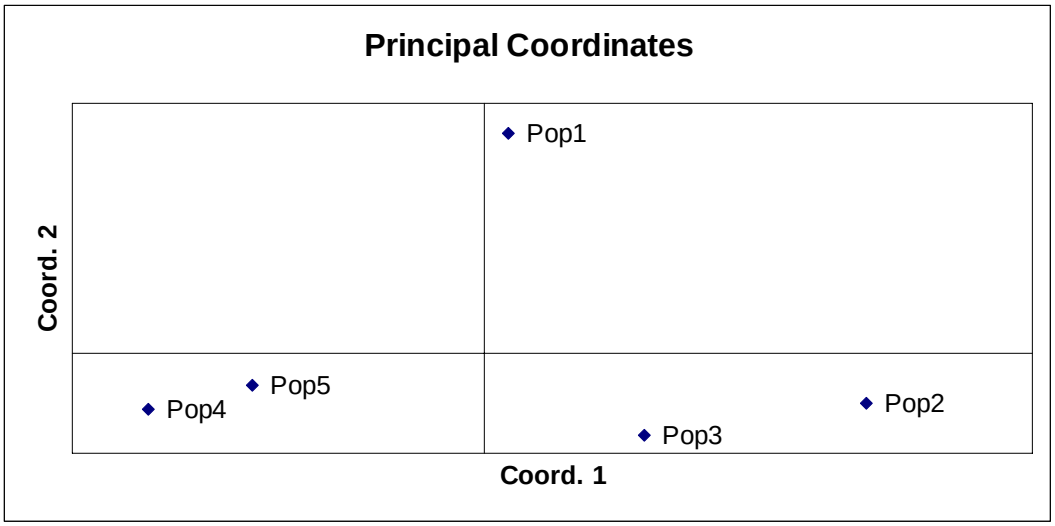


Рис. 6. Результати аналізу головних координат (PCoA; молочна худоба різних генотипів у просторі перших двох координат, що розраховані за Неєм (M.Nei, 1972); Pop 1 – ЧС, Pop 2 – УЧМжт, Pop 3 – УЧМгт, Pop 4 – УЧРМ-1, Pop 5 – УЧРМ-2)

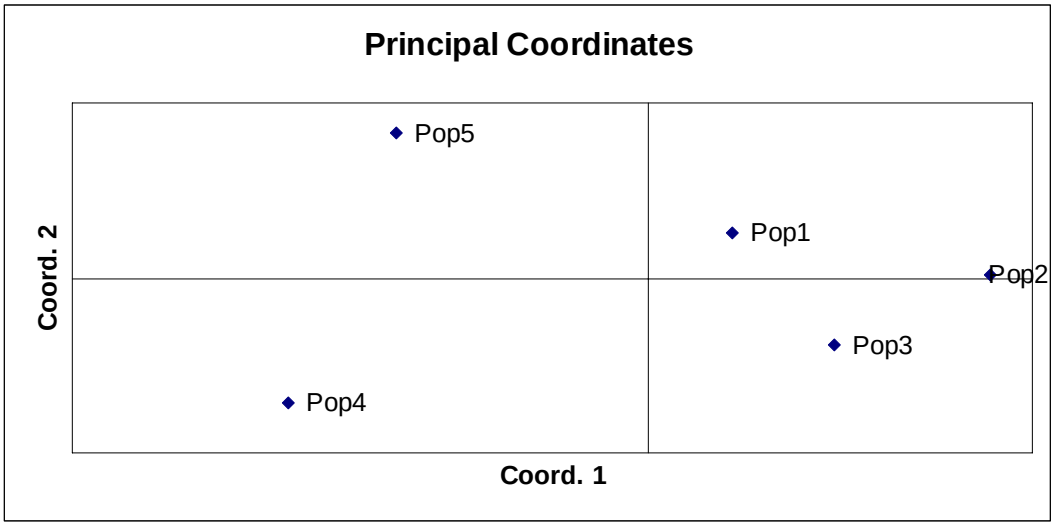


Рис. 7. Результати аналізу головних координат (PCoA; молочна худоба різних генотипів у просторі перших двох координат, що розраховані за *Фst* (AMOVA); Pop 1 – ЧС, Pop 2 – УЧМжт, Pop 3 – УЧМгт, Pop 4 – УЧРМ-1, Pop 5 – УЧРМ-2)

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 й типів молочної худоби.

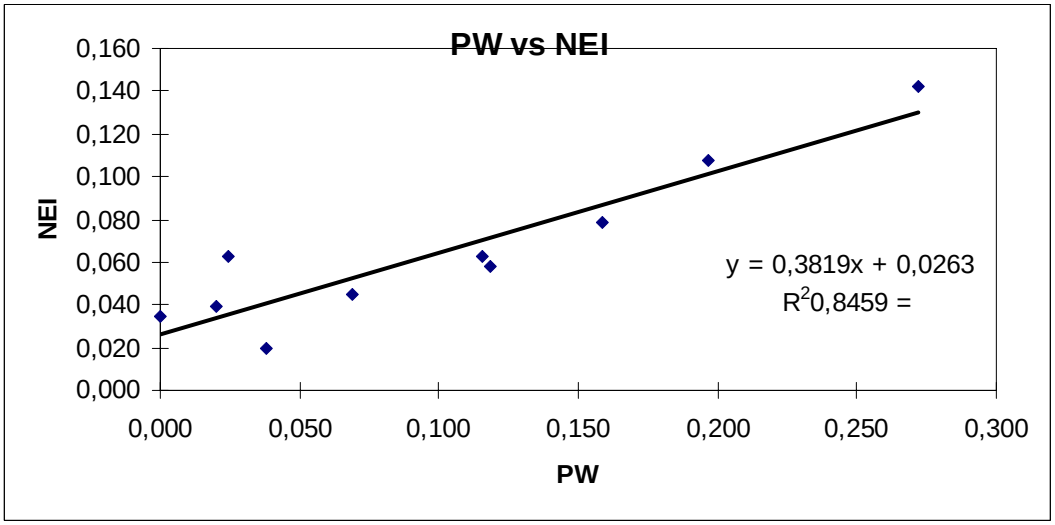


Рис. 8. Кореляційна мінливість за Мантелєм (MP; R.Peakall, P.E.Smouse, 2006) значень *CD* (M.Nei, 1972) та *Фst* (AMOVA) частот еритроцитарних факторів молочної худоби різних генотипів (NEI – *GD*, PW – *Фst*)

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 відмінність від ровесниць чорно-рябої масті за

рахунок алелей 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. 9). В той час як червона степова і ровесниці УЧМ, УЧРМ порід чітко дистанційовані завдяки антигенам B^{T2}, B^{Y2} та Z^z. Одночасно, підтверджуються попередні висновки про генетичну подібність худоби УЧМ голштинізованого і жирномолочного заводських типів та різних стад УЧРМ породи.

Співставлення алелофондів порівнюваних порід, як випливає з наших досліджень, дозволяє характеризувати генетичні відмінності й подібність окремих представників підроду *Bos taurus*, хоча інколи представляє науковий інтерес встановлення близькості їх антигенів. Використаний параметр міри ідентичності Хеммінга встановив (рис. 10), що незалежно від походження антигени мають здатність формування острівної моделі «генетичного поля», що пояснюється частотністю кров'яних факторів і, вірогідно, може інтерпретуватися як їх зчеплене успадкування.

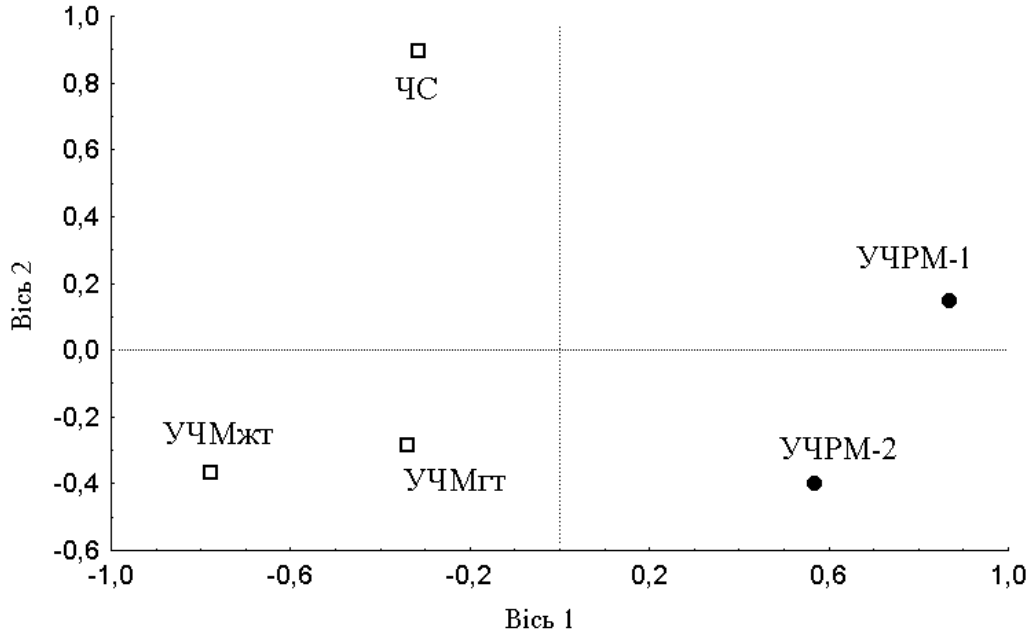


Рис. 9. Результати агалізу τ_K еритроцитарних антигенів молочної худоби різних генотипів

Досвід впровадження імуногенетичних методів в Україні засвідчує, що при запровадженні технологічного процесу селекції стад і порід молочної худоби під імуногенетичним контролем досягається висока ступінь організаційної форми експертизи племінних (нуклеарних) тварин. Типування останніх здійснюється у ранньому віці, а оскільки еритроцитарні фактори незмінні з віком (за деякими винятками) [250], незалежні від фізіологічного стану тварин, хвороб і різних впливів зовнішнього середовища [280], а їх спільність з полігеннно зумовленими корисними ознаками безсумнівна [281].

На підставі цього фактично маємо те, що за відносно невеликою кількістю тварин надається досить точна характеристика активній частині породи і здебільшого це оцінка за гаплотипами. У вирішенні проблеми швидкості одержання такого аналізу і його надійності у особин з великим генераційним інтервалом це розглядається як можливе рішення. Порівняння

ж порід в таких випадках здійснюють за матеріалами дослідження маточного поголів'я чи племінного молодняку в заводських стадах або за бугаями-плідниками племпідприємств.

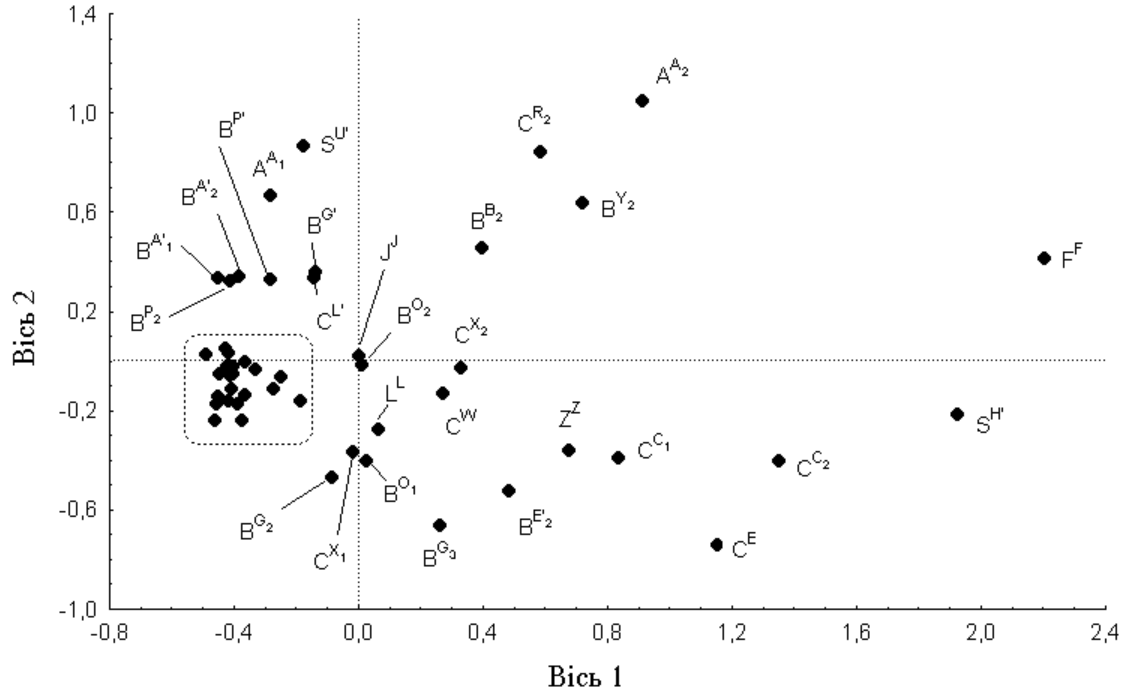


Рис. 10. Результати аналізу ідентичності еритроцитарних антигенів молочної худоби різних генотипів за Hamming

Враховуючи, що велика рогата худоба має достатньо велику кількість генетичних систем, початково дослідження здійснюють за простішими з них – однофакторними. Але залишається вірогідним можливість формування некоректних висновків, оскільки вивчаються маломорфні системи. А тому нами виконано 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. 9), в той час як у ровесниць ЧС корів – це системи *J* та *L* (0,200). В останніх та УЧМгт, що характерно, виявлено присутність антигенів генетичної системи *M*, коли в решти досліджених тварин вони відсутні. Найвищу гетерозиготність виявлено у корів УЧРМ-2 і УЧМгт за локусом Z^Z (*He* = 0,432 та 0,414), що і мали високу частотність. Антигени *J* та *L* в корів ЧС та її дочірньої – УЧМжт мали подібні між собою рівні гетерозиготності, хоча загалом у представників материнської породи параметри були порівняно вищими (*He* = 0,189). Одночасна оцінка всіх генетичних однофакторних систем встановила повну поліморфність їх у корів порід ЧС та УЧМгт, тимчасом як у решти значення не перевищували 75%.

Аналіз бінарних алелей антигенів залежно від породи і заводського типу встановив різну кількість бінарних локусів та їх частотність (табл. 10), а також дозволив встановити, що і очікувалося, відсутність унікальних локусів в оцінених генетичних системах. У тварин УЧРМ-1, УЧРМ-2 та УЧМгт, де є

частка крові голштинської худоби середня гетерозиготність була порівняно вищою ніж у ровесниць інших генотипів (0,201±0,076…0,252±0,092).

Таблиця 9

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. 11) не підтвердила вірогідної та і наявної відмінності між дослідженими генотипами корів (*Φst* = 0,000; *p*<0,080). А коефіцієнти генетичної дистанції (табл. 12) вказують на наявну відокремленість ЧС від УЧМгт та УЧРМ-2 порід, а також УЧМжт від УЧРМ-2. Не може бути поясненою і подібна до попередніх дистанційованість УЧРМ-1 й УЧРМ-2 (табл. 13).

Використані значення генетичної дистанції корів різних мікропопуляцій дозволили сформувати два генних пула за складом порід, який не збігається з попередньо одержаними нами даними щодо подібності цих генотипів (рис. 11).

Таблиця 10

Характеристика бінарних алелей антигенів молочної худоби різних порід та типів

Параметри	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 11

Молекулярна мінливість (AMOVA) локусів еритроцитарних антигенів у молочної худоби різних порід та 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 12

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

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

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. 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. 14).

Таблиця 13

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

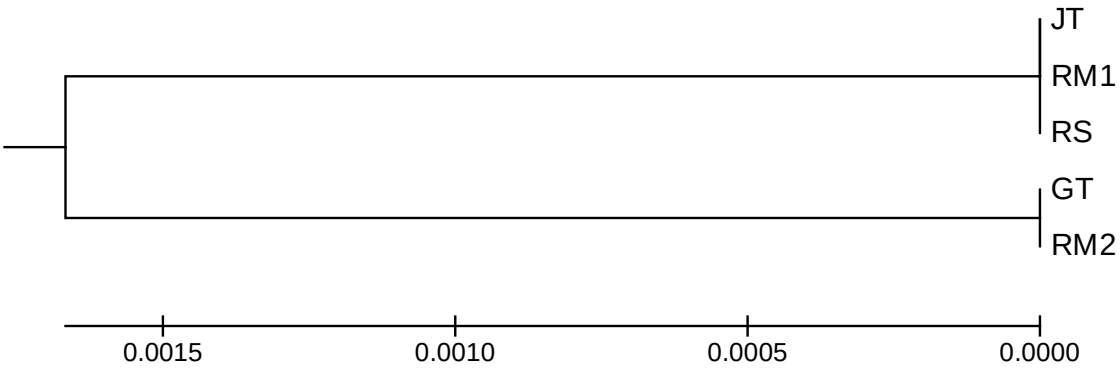


Рис. 11. Дендрограма генетичної подібності між молочної худобою різних генотипів за *GD* (M.Nei, 1972; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

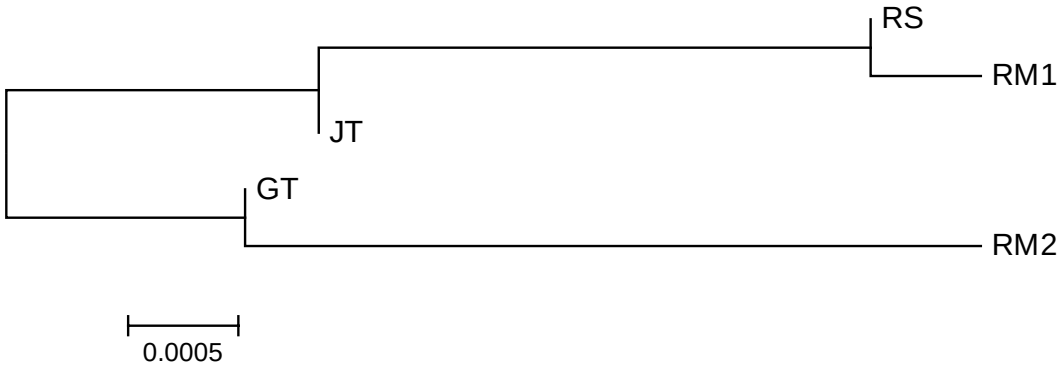


Рис. 12. Дендрограма генетичної подібності між молочною худобою різних генотипів за *Фst* (AMOVA; RS – ЧС, JT – УЧМжт, GT – УЧМгт, RM1 – УЧРМ-1, RM2 – УЧРМ-2)

Таблиця 14

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	X	0,411	0,382	0,413	0,362
УЧМжт	0,000	X	0,418	0,397	0,382
УЧМгт	0,000	0,000	X	0,401	0,400
УЧРМ-1	0,000	0,000	0,000	X	0,213
УЧРМ-2	0,008	0,000	0,000	0,012	X

Молекулярної різниці однофакторних алелей в інших співставленнях порід й заводських типів не було виявлено (табл. 15). В той час як аналізом еритроцитарних факторів встановлено значущий рух генів між УЧРМ-1 і УЧРМ-2, що є зрозумілим явищем в умовах однієї породами (*Nm* = 19,980), також зафіксовано це явище (!) між представниками ЧС і УЧРМ-2 (*Nm* = 29,748). В решті пар «поєднань» порід і типів обмін генами не встановлено. Це не знаходить підставних пояснень.

Таблиця 15

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

Порода, заводський тип	*Фst*	*Nm*	*p*
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
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 (M.Nei, 1972) із врахуванням ординації сформованих мікропопуляцій у просторі перших двох координат (рис. 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 можна пояснити часткою спадковості голштинської худоби, що є в наявності генофондів обох мікропопуляцій, тимчасом як близькість корів ЧС та УЧРМ-1, зрозуміло, сумнівна.

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

Встановлено, що для червоних і чорно-рябих порід молочної худоби характерна специфічність присутності та частотності антигенного складу, а також поліморфність всіх оцінених генетичних систем. У мікропопуляціях молочної худоби рівень гаплотипної різноманітності, як правило, має вищий прояв в алелей з високою частотою, проте високочастотні локуси у 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. 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.

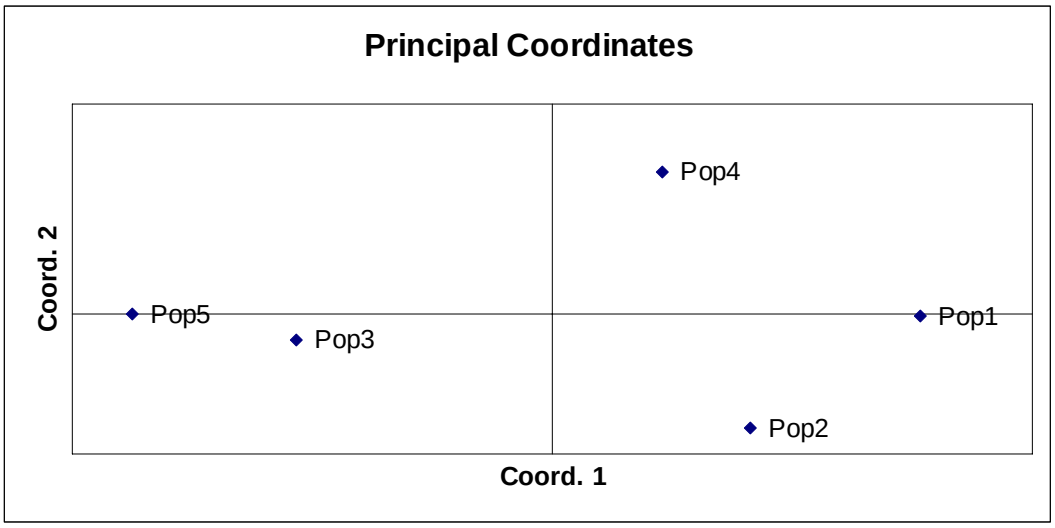


Рис. 13. Результати аналізу головних координат (PCoA; молочна худоба різних генотипів у просторі перших двох координат, що розраховані за Неєм (M.Nei, 1972); Pop 1 – ЧС, Pop 2 – УЧМжт, Pop 3 – УЧМгт, Pop 4 – УЧРМ-1, Pop 5 – УЧРМ-2)

ВИСНОВКИ

Визначені параметри: інформаційний індекс Шеннона, кількість алелей на локус, ефективна кількість алелей 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. Тимчасом як методи визначення молекулярної мінливості AMOVA та величин матриці генетичної дистанції M.Nei ефективно і точно характеризують спадкову диференціацію молочної худоби різних порід та заводських типів; червона і чорно-ряба худоба мають значущу спадково обумовлену розмежованість, а

дочірня до червоної степової українська червона молочна порода є високо генетично подібною, особливо за її голштинізованим заводським типом.

Виявлений нашими дослідженнями рух генів між породами вказує на їх генетичну ідентичність/близькість, підтверджує походження тварин та визначає генетичний внесок вихідних порід до дочірньої; це зафіксовано у мікропопуляціях червоної степової та української червоної молочної порід, а також оцінених стадах 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 і 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 й заводських типів має виключно велике значення. Встановлена чітка характеристика 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 алелей у молочної худоби.

Встановлено, що методика оцінки гаплотипів з використанням програм GenAIEx v.6.0 (R.Peakall, P.E.Smouse, 2006) та та MEGA v.3.1 (S.Kumar, K.Tamura, M.Nei, 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 й заводських типів, їх 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 й заводських типів.

Питання самоперевірки:

1. Які групи молекулярно-генетичних маркерів Ви знаєте?
2. Які Ви знаєте напрями досліджень із застосуванням генетики поліморфізму білків?
3. Яка роль ізоферметів при тестуваннях тварин?
4. Чим пояснити низький рівень застосування тестів з білкового поліморфізму домашніх тварин?

ЛІТЕРАТУРА

1. Єфименко М.Я., Подоба Б.Є., Антонечко В.І., Дзіцюк В.В. Генетичний моніторинг при консолідації порід молочної худоби // Розведення і генетика тварин. – К.: Аграрна наука. – 1999. – Вип. 31-32. – С. 75-77.
2. Сірацький Й.З., Гопка Б.М. Федорович Є.І. та ін. Інтер'єр сільськогосподарських тварин. – К.: Науковий світ, 2000. – 75 с.
3. Димань Т.М. Генетична диференціація доместикованих та диких видів копитних: Автореф. дис….доктора с.-г. наук / Інститут агроекології та біотехнології УААН. – К., 2002. – 36 с.
4. Тарасюк С.І. Популяційно-генетичні основи екологічної адаптивності сільськогосподарських видів тварин: Автор. дис....доктора с.-г. наук. – Київ, 2002. – 36 с.
5. Глазко В.И. ДНК-технологии животных. – К.: Нора–принт, 1997. – 173 с.
6. Подоба Б.Е., Винничук Д.Т., Ефименко М.Я. Применение генетических маркеров при ведений селекционной работы в заводском стаде крупного рогатого скота // Цитология и генетика. – 1992. – Т. 26. – С. 41-48.
7. Подоба Б. Є. Використання поліморфізму еритроцитарних антигенів для оцінки племінних ресурсів, підвищення генетичного потенціалу і збереження генофонду великої рогатої худоби: Автореф. дис….доктора с.-г. наук / с. Чубинське, Київська обл., 1997. – 33 с.
8. Глазко В.І., Тараріко Ю.О., Тарасюк С.І., Копилов К.В., Маріуца А.Е. Генетична компонента стійких агросистем // Вісник аграрної науки. – 2003. – № 6. – С. 63-68.
9. Буркат В.П., Дідик М.В., Подоба Б.Є. Імуногенетичні дослідження в заводських стадах великої рогатої худоби // Мат. наук.-виробн. конф."Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин". – К.: Асоціація "Україна". – 1996. – С. 31.
10. Генетический ресурсы крупного рогатого скота: редкие и исчезающие отечественные породы / С.В.Уханов, Ю.А.Столповский, Л.В. Банникова и др. – М.: Наука, 1993. – 171 с.
11. Глазко В.И. Биоразнообразие агросферы и меры по его применению // Сельскохозяйственная биология. – 1998. –№ 2. – С.3–17.
12. Глазко В.И. Биохимическая генетика овец. – Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние. – 1985. – С. 167.
13. Дворник В.Я. До використання малих вибірок локусів в дослідженні генетичної мінливості популяцій *Pinus sylvestris L.* // Цитология и генетика. – 1997. –Т. 31, № 6. – С. 53-57.
14. Коновалов В.С., Коваленко В.П. Недвига М.М. та ін. Генетика сільськогосподарських тварин. – К.: Урожай, 1996. – 432 с.
15. Коваленко В.П., Горбатенко И.Ю. Биотехнология в животноводстве и генетике. – К.: Урожай, 1992. – 150 с.
16. Глазко В.И. ДНК-технологии животных. – К.: Нора–принт, 1997. – 173 с.
17. Ткачук В.П., Сівацький Й.З., Гузев І.В., Вишневський В.М. Динаміка вікових змін біохімічних показників крові у тварин різних генотипів м'ясної худоби // Розведення і генетика тварин. – К., 2001. – Вип. 34. – С. 208-209.
18. Щербатий З.Є., Павліва Б.А., Кропивка Ю.Г. Білок сироватки і активність ферментів початкових ланок гліколізу крові у корів-дочок голштинських бугаїв різних генотипів // Розведення і генетика тварин. – К., 2002. – Вип. 36. – С. 206–208.
19. Сірацький Й.З. Динаміка вікових змін морфологічних і біохімічних показників крові та сперми у бугаїв-плідників чорно-рябої породи // Розведення та штучне осіменіння великої рогатої худоби. – Вип. 26. – К., 1994. – С. 16-21.
20. Ткачук В.П., Кузебний С.В., Король Т.А., Шмельов А.В. Гематологічні дослідження тварин різних генотипів // Розведення і генетика тварин. – К., 2002. – Вип. 36. – С. 182-183.
21. Кернога Л.П. Взаємозв'язок показників крові з продуктивністю і їх використання у селекції молочної худоби // Розведення і генетика тварин. – К., 1999. – Вип. 31–32. – С. 93–94.
22. Пахолок А.А., Любинський О.І. Ріст, розвиток та біологічні особливості молодняка різних генотипів української червоно-рябої молочної породи // Розведення і генетика тварин. – К., 1998. – Вип. 29. – С. 57–64.
23. Пахолок А.А., Шуплик В.В. Динаміка вікових змін морфологічних і біохімічних показників крові в помісей чорно-рябої худоби різних генотипів // Розведення і генетика тварин. – К., 1998. – Вип. 29. – С. 65-69.
24. Федорович Є.І. Екстер'єрно-конституційні та біологічні особливості високопродуктивних корів чорно-рябої худоби західного регіону України // Розведення і генетика тварин. – К., 2002, – Вип. 36. – С. 188-189.
25. Іовенко В.М., Дем'яненко А.А. Генетичні особливості кросбредних овець асканійської селекції // Матер. Міжнар. науково-практичної конф. "Вівчарство: стан, проблеми, перспективи." – Кам'янець-Подільськ, 2004. – С. 45-46.
26. Люцканов П.И., Марзанов Н.С. Группы крови овец цигайской породы густошерстного типа // Розведення і генетика тварин. – 1999. – Вип. 31-32. – С. 145-147.

27. Марзанов Н.С., Люцканов П.И., Родионов В.А., Магомадов Т.А. Аллелофонд овец остфризской породы // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. – 1995. – № 4. – С. 29-31.
28. Марзанов Н.С., Бадалов Я.М., Марзанова Л.К., Червяков Н.А., Белявин Н.А., Нассири Р.М., Канатбаев С.Г. Аллелофонд овец опаринской породы // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. – 2000. – № 2. – С. 38-40.
29. Марзанов Н.С., Макарова Е.П. Международная конференция по генетике животных // Зоотехния. – 2001. – № 6. – С. 30-31.
30. Марзанов Н. В мире растет интерес к мериносам // Животноводство России. – 2003. – № 1. – С. 44-45.
31. Иовенко В.Н., Туринский Н.М. Генетические взаимоотношения популяции овец асканийского многоплодного каракуля с породами, использованными при его создании // Тез. докл. II Междунар. конф. “Молекулярно-генетическе маркеры животных”. – К.: Аграрна наука, 1996. – С. 28-29.
32. Іовенко В.М. Генетичні особливості асканійських мериносів таврійського типу // Вісник аграрної науки. – 2003. – № 1. – С. 48-51.
33. Люцканов П.И., Марзанов Н.С. Использование иммуногенетических методов в породообразовательном процессе // Молекулярно-генетические маркеры животных. – К.: Аграрна наука, 1994. – С. 91-92.
34. Люцканов П.И., Марзанов Н.С. Иммуногенетические методы в селекции овец // Матеріали науково-виробничої конф. “Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин”. – К.: Україна, 1996. – С. 259.
35. Подоба Б. Є. Використання поліморфізму еритроцитарних антигенів для оцінки племінних ресурсів, підвищення генетичного потенціалу і збереження генофонду великої рогатої худоби: Автореф. дис….доктора с.-г. наук / с. Чубинське, Київська обл., 1997. – 33 с.
36. Глазко В.И., Макар И.А., Тарасюк С.И., Филенко А.П. Генетическая структура украинской горнокарпатской породы овец и ее связь с генофондом исходных пород // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2000. – № 4. – С. 30-31.
37. Глазко В.И., Звежховски Л., Облап Р.В., Тарасюк С.И. Генетическая структура локальных пород крупного рогатого скота Украины // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35. – № 2. – С. 19-25.
38. Глазко В.І., Тараріко Ю.О., Тарасюк С.І., Копилов К.В., Маріуца А.Е. Генетична компонента стійких агросистем // Вісник аграрної науки. – 2003. – № 6. – С. 63-68.
39. Копылов К.В., Мариуца А.Э., Тарасюк С.И., Глазко В.И. Генетическая дифференциация красной степной породы и голштинов в связи с условиями разведения // Материалы науч. генетической конф., посвященной 100-летию со дня рождения А.Р.Жебрака и 70-летию кафедры генетики в ТСХА. – М. – 2002. – С. 176-178.
40. Сірацький Й.З., Меркушин В.В., Костенко О.І., Подоба Б.Є. та ін. Генофонд як система, що забезпечує оптимальний стан популяції (породи, виду) тварин // Розведення і генетика тварин. – 1998. – Вип. 29. – С. 17-24.
41. Глазко В.И. Метаболические пути и селекция // 1 Рос.-укр. международная конф. “Проблемы сохранения редких пород домашних животных и близкородственных диких видов”. – Пущино. – 1996. – С. 16-17
42. Глазко В.И., Архипов Н.П., Созинов А.А. Динамика аллельных вариантов биохимических маркеров в поколениях крупного рогатого скота в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Цитология и генетика. – 1996. – Т. 30, № 4. – С. 49-55.
43. Димань Т.М. Поліморфна система к-казеїну, її зв’язок із продуктивними якостями великої рогатої худоби // Вісник аграрної науки. – 1998. – № 12. – С. 33-35.
44. Димань Т.М., Тарасюк С.І., Глазко В.І. Популяційно-генетична характеристика худоби породи пінцгау // Вісник аграрної науки. – 1999. – № 11. – С. 45-48.
45. Тарасюк С.И., Петренко И.П., Глазко В.И. Полиморфизм белков у помесного потомства симменталов и красно-пестрых голштинов // Цитология и генетика. – 1995. – Т. 29. – № 1. – С. 49-56.
46. Тарасюк С.І., Бочков В.М., Глазко В.І. Диференціація деяких м’ясних порід за молекулярно-генетичними маркерами // Вісник аграрної науки. – 2000. – № 8. – С. 43-47.
47. Тарасюк С.И., Глазко В.И. Генетическая структура при получении новых синтетических пород // Аграрная наука. – 2001. – № 9. – С. 16-19.
48. Тарасюк С.И., Глазко В.И. Влияние различных направлений отбора на формирование генетической структуры у домашних животных // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35. – № 1. – С. 65-73.
49. Тарасюк С.И., Глазко В.И. Использование генетических маркеров при создании новых пород крупного рогатого скота // Доклады Рос. академии с.-х. наук. – 2002. – № 1. – С. 27-30.
50. Чумель Р.І. Технологічна якість молока корів різних порід і біологічна цінність сирів // Вісник Сумського нац. аграрн. ун-ту. Серія “Тваринництво”. – 2001. – Спец. випуск. – С. 200-203.
51. Чумель Р.І., Глазко В.І. Аналіз поліморфізму генетико-біохімічних систем в звлежності від продуктивності великої рогатої худоби // Вісник Сумського нац. аграрн. ун-ту. – 2002. – Вип. 6. – С. 226-230.
52. Чуприна О.П. Закономірності формування м’ясної продуктивності у бугайців різних порід // Розведення і генетика тварин. – 2002. – Вип. 36. – С. 197-198.

53. Констандогло А.Г. Генетический мониторинг структуры молдавского типа черно-пестрого скота в процессе его выведения //Нові методи селекції високопродуктивних порід і типів тварин. – К.: Асоціація «Україна». – 1966. – С. 88.
54. Констандогло А.Г. Комплексные генотипы полиморфных белков крови в породообразовательном процессе // Розведення і генетика тварин. – 1999. – Вип. 31-32. – С. 112-114.
55. Констандогло А.Г., Фокша В.Ф. Генетический полиморфизм систем крови черно-пестрого скота молдавского типа // Зоотехния. – 1998. – № 8. – С. 3-5.
56. Фокша В.Ф., Констандогло А.Г. Молочная продуктивность скота в связи с некоторыми генотипами полиморфных систем крови // Розведення і генетика тварин. – 1999. – Вип. 31-32. – С. 254.
57. Попов Н.А., Якушенков А.М. Совершенствуем методы оценки черно-пестрого скота // Зоотехния. – 1995. – № 2. – С. 9-11.
58. Попов Н.А. Статистические модели для определения генетической ценности скота // Зоотехния. – 1996. – № 3. – С. 7-8.
59. Попов Н.А. Характеристика аллелофонда скота по аллелям систем групп крови // Зоотехния. – 1997. – № 3. – С. 9-11.
60. Попов Н. Бордаковская Н.. Генетические особенности коров с большим производственным долголетием // Молочное и мясное скотоводство. – 1997. – № 2. – С. 25-29.
61. Попов Н., Уливанова Г., Ахмедова Т. Генетическая и генеалогическая однородность стад черно-пестрой породы // Молочное и мясное скотоводство. – 2002. – № 4. – С. 22-24.
62. Рыбин А.П. Иммуногенетическая оценка голштинизированого скота в Нижнем Поволжье // Зоотехния. – 1998. – № 5. – С. 7-8.
63. Рыбин А.П. Оплодотворяемость коров в зависимости от групп крови у родительских пар // Зоотехния. – 1998. – № 8. – С. 31-32.
64. Буркат В.П., Дідик М.В., Подоба Б.Є. Імуногенетичні дослідження в заводських стадах великої рогатої худоби // Мат. наук.-виробн. конф.“Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин”. – К.: Асоціація “Україна”. – 1996. – С. 31.
65. Генетико-селекційний моніторинг у м’ясному скотарстві // М.В.Зубець, В.П.Буркат, Ю.Ф.Мельник та інші / За ред. М.В.Зубця. – К.: Аграрна наука, 2000. – 187 с.
66. Горбатенко І.Ю., Гиль М.І. Біологія продуктивності сільськогосподарських тварин: Навч. посіб. – Миколаїв: МДАУ, 2006. – 218 с.
67. Жмур А.Й. Використання генетичних маркерів при веденні селекційно-племінної роботи в племзаводі «Селекціонер» // Вісник аграрної науки. – 1999. – № 3. – С. 67-69.
68. Жмур А.Й., Бердичевский М.С., Подоба Б.Є. Імунногенетична характеристика стада корів племзаводу “Селекціонер” // Вісник аграрної науки. – 1999. – № 8. – С. 54-57.
69. Зубець М.В., Шкурин Г.Т., Подоба Б.Є., Стоянов Р.О. Імуногенетична оцінка племінних ресурсів симентальської худоби в Україні // Проблеми розвитку тваринництва. Матеріали Всеукр. наук.-виробн. конф. “Нарощування генетичного потенціалу с.-г. тварин у реформованих підприємствах. – К.: Аграрна наука. – 2000. – Вип. 2. – С. 54-56.
70. Єфіменко М.Я., Подоба Б.Є., Антоненко В.І., Грінченко О.М. Імуногенетичний моніторинг у держплемзаводі “Плосківський” // Розведення і генетика тварин. – 1999. – Вип. 31-32. – С. 72-74.
71. Антоненко В.І., Данилків Є.І., Голубчук Ю.І., Подоба Б.Є. Імуногенетичний аналіз племінних ресурсів чорно-рябої породи племзаводу “Чайка” // Розведення і генетика тварин. – 2000. – Вип. 33. – С. 13-18.
72. Мельник Ю.Ф., Дідик М.В., Подоба Б.Є., Стоянов Р.О. Імуногенетична експертиза у тваринництві України // Розведення і генетика тварин. – 2001. – Вип. 34. – С. 162-163.
73. Сірацький Й., Подоба Б., Федорович Є., Стоянов Р. Імуногенетичний моніторінг бугаїв-плідників західного внутрішньопородного типу української чорно-рябої молочної породи // Тваринництво України. – 2003. – № 8. – С. 9-11.
74. Подоба Б.Є. Імуногенетичні фактори запліднюваності великої рогатої худоби // Розведення і генетика тварин. – 1995. – Вип. 27. – С. 58-60.
75. Стоянов Р.О. Алелі груп крові як маркери генотипу плідника // Розведення і генетика тварин. – 2002. – Вип. 36. – С. 176-177.
76. Стоянов Р.О. Селекційно-генетичні аспекти поліморфізму еритроцитарних антигенів свійських видів тварин // Наукові праці Полтавської держ. аграрної академії. Сільськогосподарські науки. – Полтава. – 2002. – Том 1 (20). – С. 107-108.
77. Любинський О.І. Генетична структура поліморфних білкових систем сироватки крові української червоно-рябої молочної худоби прикарпатського типу // Розведення і генетика тварин. – 2003. – Вип. 35. – С. 91-94.
78. Любинський О.І., Стоянов Р.О. Імуногенетична характеристика прикарпатського типу української червоно-рябої молочної породи // Наук. вісник Львівської держ. акад. вет. медиц. ім. С.З.Гжицького. – 2003. – Т. 5, № 2, Ч. 4. – С. 69-72.
79. Лобов А.В. Генетическая структура холмогоро-печерского скота по F-системе групп крови // Сельскохозяйственная наука Север.-Вост. европейской части России. НИИСХ Сев.-Вос. – Киров. – 1995. – Т. 3. – С. 88-90.

80. Цілуйко Г.О. Імуногенетичні процеси при виведенні м'ясних порід України // Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин. – К.: Асоціація "Україна". – 1996. – С. 175.
81. Каплінський В.В. Репродуктивна функція корів в зв'язку з кодомінантними системами білків крові // Зб. матеріалів наук.-практ. конф. "Сучасні проблеми ветеринарної медицини, зоотехнії та технології продуктів тваринництва". – Львів. – 1997. – С. 500-501.
82. Морозов В.Ф., Каплінський В.В. Фенотипи поліморфних білків крові і відтворна функція корів // Проблеми розвитку тваринництва. Матер. Всеукр. наук.-виробн. конф. "Нарощування генетичного потенціалу с.-г. тварин у реформованих підприємствах". – К.: Аграрна наука. – 2000. – Вип. 2. – С. 78-79.
83. Чухрий Б.Н., Косенко М.В., Чайковская А.И. Влияние генотипа групп крови на качество спермы быков // Матер. Всерос. науч. и учебно-методич. конф. по акушерству, гинекологии и биотехнологии размножения животных. – Воронеж. – 1994. – С. 207.
84. Чухрій Б.М., Клевець Л.О., Чайківська О.І. Групи крові бугайців як генетичні маркери якості сперми // Цитология и генетика. – 1998. – Т. 32. – № 2. – С. 74-79.
85. Желязков Е., Дрбохлав В., Методиев С., Бъчварова Г., Dvorak J. ДНК полиморфизъм по три локуса (HAL, CM и ESR) при нерези // Животновъдни науки, 2001. – Г. 38, Б. 2. – С. 34-38.
86. Николов В., Николов Г. Генетичен полиморфизъм на серумните протеини и спермопродукция при бици: [Докл.] Науч. сес. агр. – Животновъд. фак. при ВИЗВМ (Висш. ист. зоотехн. и вет. мед.), Стара Загора // Животновъдни науки. – 1995. – Г. 32, Б. 5-8, – С. 192-187.
87. Панайотова М., Бонев Г., Желязков Е. Ефект на генотипа на бици по някои полиморфни протеинови системи в кръвен серум върху пожизнената им преценката им по морфологични и биологични характеристики на сперматозоидите в реанимирата семенната течност //Животновъдни науки. – 2001. – Г. 38, Б. 2. – С. 24-28.
88. Панайотова М., Иванов М. Ефект на генотипа по някои полиморфни протеинови системи в кръвен серум на бици върху пожизнената им преценка по качества на семенната течност // Животновъдни науки. – 2001. – Г. 38, Б. 2. – С. 29-33.
89. Желтиков А.И. Связь эритроцитарных антигенов с продуктивностью и резистентностью к некоторым заболеваниям // Тез. докл. Междунар. научн.-практ. конф. "Пробл. стабилиз. и развития с.-х. пр-ва Сибири, Монголии и Казахстана в 21 в." – Новосибирск. – 1999. – Ч. 2. – С. 180-181.
90. Сердюк Г.Н., Силин Ю.В., Берникова Н.Н., Куценко Н.Н. Иммуногенетический контроль в селекционной практике // Зоотехния. – 2000. – № 10. – С. 7-9.
91. Петков П. Изследване на млечната продуктивност на крави, притежаващи генотип по алкалнофосфатфзна система // Животновъдни науки. – 1993. – Г. 30, Б. 7. – С. 3-9
92. Петков П., Бойчев Г., Христов Р. Генетичен полиморфизъм и връзката му с пожизнената продуктивност и използване на крави от холщтайн-фризийската порода: [Докл.] Науч. сес. агр. – животновъд. фак. при ВИЗВМ (Висш. инст. зоотехн. и ветмед.), Стара Загора // Животновъдни науки. – 1995. – Г. 35, Б. 5-8. – С. 188-190.
93. Puchajda Z., Szymanska A.M. Charakterjska zawartosci skladnikow wydajnosci mleka oraz parametry budowy ciala krow Hf importowanych z Francji w parownaniu z lokalna populacja cb // Biul nauk. / Univ. Warminskomasurski. – Olsztyn. – 2000. – № 8. – S. 101-107.
94. Панайотова М., Желязков Е. Генетична структура по някои кръвно-протеинови локуси при бици от породите холщайн-фризийско, кафяво и българско родожко говедо // Животновъдни науки . – 2001. – Г. 38, Б. 2. – S. 20-23.
95. Gray A.J. Une génétigue bein gênante //Recherche. – 2000. – № 333. – S. 102-105.
96. Жебровский Л.С., Митютько В.Е. Использование полиморфных белковых систем в селекции. – Ленинград: Колос, 1979. – 184 с.
97. Жебровский Л.С., Комиссаренко А.Д. Генофонд черно-пестрой породы разных зон СНГ по полиморфным системам белков молока // Сохранение и улучшение генофонда по племенным и продуктивным качествам с.-х. животных: Сборник научных трудов / С.-Петербург. гос. аграрн. ун-т. – СПб. – Уфа. – 2001. – С. 7-15.
98. Жебровский Л.С., Максименко В.Ф. Создание высокопродуктивных генотипов животных ярославской породы // Сохранение и улучшение генофонда по племенным и продуктивным качествам с.-х. животных: Сборник научных трудов / С.-Петербург. гос. аграрн. ун-т. – СПб. – Уфа. – 2001. – С. 53-57.
99. Машуров А.М., Царев Р.О., Тинаева Е.А., Маркович Л.Г., Кареина Г.К.Генетико-биохимический способ массового отбора животных при селекции на гетерозис // Весник Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2000. – № 3. – С. 41-43.
100. Машуров А.М., Сухова Н.О., Беляев В.И., Байс К., Деева В.С. Сравнительный анализ иммуногенетического сходства и дистанций между черно-пестрой голландской породой и другими представителями подсемейства бычьих (Bovinas) // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2001. – № 3-4. – С. 71-75.
101. Довганюк О.П. Маркери груп крові як індикатори комбінаційної здатності материнських порід при схрещуванні // Наук. вісн. Львів. держ. академії вет. медицини ім. С.З.Гжицького. – 1999. – Вип. 3 (Ч. 1). – С. 200-202.

102. Зубец М.В., Буркат В.П., Сиволап Ю.М., Кузнецов В.Е., Ловенчук И.Н. Исследование молекулярно-генетического полиморфизма трех пород крупного рогатого скота // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35, № 4. – С. 3-11.
103. Коваленко В.Ф., Аніскіна-Левчук Р.В., Шостя А.М. Особливості прооксидантно-антиоксидантної системи в тканинах матки свиней // Вісник аграрної науки. – 2002. – № 1. – С. 38-41.
104. Назаренко В.Г., Вороненко А.В. Іменогенетичній статус нових типів червоної молочної худоби // Розведення і генетика тварин. – 1999. – Вип. 31-32. – С. 165-167.
105. Пешук Л.І. Імунногенетичнчі особливості мікроеволюційних процесів жирномолочного типу // Тваринництво України. – 2000. – № 9-10. – С. 17-19.
106. Пелехатий М.С., Новоставський В.М., Савчук І.М., Василенко В.В., Тимошенко З.А., та ін. Характер успадкування селекційних ознак голштинів при схрещуванні з чорно-рябою породою Полісся // Розведення і генетика тварин. – 1996. – Вип. 28. – С. 15-24.
107. Никифоров В.С., Степанюк Е. В., Дунин И. М., Зыскунова Р.Н. Анализ сцепления между локусами β – лактоглобулина и J – системы групп крови у крупного рогатого скота // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 11. – С. 1582-1584.
108. Букаров Н.Г. Совершенствование методов генотипирования крупного рогатого скота редких и локальных пород // I Рос.-Укр. международная конф. «Пробл. сохранения редк. пород домаш. животных и близкородств. диких видов». Тез. докл. – Пущино. – 1996. – С. 12.
109. Букаров Н.Г., Еремина М.А. Иммуногенетический анализ коров-трансплантантов в связи с продуктивностью // Аграрная наука. – 1994. – № 6. – С. 36-37.
110. Джуламанов К.М., Дубовскова М.П. Экологическая адаптативность и иммунологические маркеры в племенной работе // Зоотехния. – 2003. – № 7. – С. 9-10.
111. Duniec M., Rychlik T., Duniec M.-J., Kościelny M. Genetic and serologic relations between antigens of the a blood group system in cattle // Annals of Animal Science. – 2001. – Vol. 1, № 1. – P. 7-12.
112. Косякова Г.П., Берникова Н.Н. Связь групп крови с выходом эмбрионов у коров-доноров // Матер. конф., посвящен. 80-летию МВА им. К.И.Скрябина “Совершенствование плем. и прод. качеств животных и птиц”. – М. – 1999. – С. 102-104.
113. Фаизов Т.Х. Основы селекции сельскохозяйственных животных при помощи молекулярно-генетических методов // Матер. конф., посвящ. 80-летию МВА им. К.И.Скрябина “Совершенств. плем. и прод. качеств животных и птиц”. – М, 1999. – С. 135-136.
114. Радионов Г., Капельницкая Е. Оценка адаптивных способностей скота по антигенным факторам крови // Молочное и мясное скотоводство. – 2002. – № 3. – С. 30-31.
115. Кригер Н.В., Рудко А.А. Концепция эколого-генетического мониторинга с.-х. животных // Матер. 1 Междун. научн.-практ. конф. “Акт. вопросы зоотехн. науки и практ., как основа улучш. продукт. качеств и здоровья с.-х. животных”. – Ставрополь. – 2001. – С. 164-167.
116. Шаталов С.В. Полиморфные белки, резистентность и продолжительность продуктивного использования калмыцкого скота // Мат. конф., посвящ. 80-летию МВА им. К.И.Скрябина “Совершенств. плем. и прод. качеств животных и птиц”. – М., 1999. – С. 105-107.
117. Афанасьев М.П., Закирова Г.М., Елисеев А.Н. Использование в селекции генетических маркеров белков молока коров // 2 Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров: Тезисы докладов. – С.-Петербург, 2000. – Т. 2. – С. 29.
118. Никифоров В.С., Степанюк Е. В., Дунин И. М., Зыскунова Р.Н. Анализ сцепления между локусами β – лактоглобулина и J – системы групп крови у крупного рогатого скота // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 11. – С. 1582-1584.
119. Облап Р.В., Малиенко В.А., Глазко В.И. Анализ полиморфизма гена β – лактоглобулина у красной польской породы крупного рогатого скота // Вісник Сумського нац. аграрн. ун-ту. Серія “Тваринництво”. – 2001. – Спец. вип. – С. 115-117.
120. Облап Р.В., Звежховски Л., Иванченко Е.В., Глазко В.И. Сравнительный анализ генетической структуры красной польской породы КРС Польши и Украины // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 2. – С. 35-43.
121. Димань Т.М. Поліморфна система к-казеїну, її зв’язок із продуктивними якостями великої рогатої худоби // Вісник аграрної науки. – 1998. – № 12. – С. 33-35.
122. Иолчиев Б., Еремина М. Использование полиморфных систем белков молока в селекции // Молочное и мясное скотоводство. – 1996. – № 2. – С. 20-22.
123. Aschaffenburg R., Drewry J. Occurrence of different beta – laktoglobulins in cowss milk // Nature. – 1995. – Vol. 176. – P. 218-219.
124. Brunner J.R. Cow milk proteins: twenty – five years of progress // Journal of Dairy Science. – 1981. – Vol. 64. – P. 1038-1054.
125. Dobicki A., Szulc R., Walawski K., Zachwieja A. Genetyczny polimorfizm bailek mleka krow miesnych // Prace i Materialy Zootechnizne. – 1996. – № 6. – S. 59-65.
126. Kawamoto Y., Namikawa T., Adachi A., Amano T., Shotake T., Nishida T., Hayashi Y., Kattel B., Rajubhandary H.B. A population genetic study on yaks, cattle and their hybrids in Nepal using protein variations // Nihon chikysan gakkaiho. – Anim. Sci. Technol. – 1992. – Vol. 63, № 6. – P. 563-575.

127. Hill J.P., Paterson G.R. The wariation in milk composition from individual β – lactoglobulin AA and BB phenotype cows : [Pap.] 54 th Conf. Massey Univ., Palmerston North, 1994 // Proc.N.Z. Soc. Anim. Prod. – 1994. – Vol. 54. – P. 293-295.
128. Kaminski S. Identyficacja genotypu beta-laktoglobuliny u buhajów przu pomocy niktorych metod genetyki molekularnej // Prace i Materialy zootechnizne. – 1994. – Zesz. spec. 3. – S. 103-104.
129. Mariani P., Summer A., Anghinetti A., Senese C., Di Gregorio P., Rando A., Serventi P. Effetti dell□□′allele α_{s1} – Cn G sulla ripartizione percentuale delle caseine α_{S1}, α_{S2}, β e κ in vacche di razza Bruna // Ind. latte. – 1995. – Vol. 31, № 4. – P. 3-13.
130. Стрекозов Н.И., Иолчиев Б.С. Анализ популяционно-генетических параметров полиморфных систем белков молока коров черно-пестрой породы // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. – 1995. – № 3. – С. 28-29.
131. Klauzinska M., Szymanowska M., Zwierzchowski L. Polimorfizm 5´-flan-kyjacych rejonow genow zwierzat gospodarskich – nowe zrodlo markerow genetycznych // Prace i Materialy Zootechniczne. – 2000. – 57. – S. 47-76.
132. Krzyzewski J., Strzalkowska N., Ryniewicz Z. Zwiazek miedzyk miedzy genetycznym polimorfizmem bialek a wydajnoscia, skladen chemicznym i parametrami technologicznymi mleka krow // Prace i Materialy zootechniczne. – 1998. – 52. – S. 7-36.
133. Litwinczuk A. Polymorphism of milk proteins in black-and-white cows and crosses with different share of Holstein-Friesian cattle blood // Anim. Sci. Rep. and Repts. – 1991. – № 7. – P. 37-44.
134. Mayer H., Folβy H., Schneglberger J. Käsequalität und Genetik. Kappa-und Beta-Casein Varianten bci osterreichischen Rinder rassen // Forderungsdienst. – 1992. – Bd. 40, H.8. – S. 218, 220, 222-223,226.
135. Mácha J. Geneticá analýza kapa – kazeinu v mlece skotu // Zívoč. výroba. – 1992. – 37, № 8. – S. 645-651.
136. Голота Я.А., Сирацкий И.З., Иванской М.И. Электрофоретические типы белков крови и молока в связи с продуктивностью и воспроизводительной функцией крупного рогатого скота. – К.: УкрНИИНТИ, 1972. – 51 с.
137. Пабат В.О., Сірацький Й.З. М'ясна продуктивність і відтворювальна здатність симентальської худоби. – К.: Міжн. фінансова агенція, 1998. – 151 с.
138. Сирацкий И.З. Генетический полиморфизм гемоглобина, белковых систем, ферментов крови и их связь с воспроизводственной способностью // Цитология и генетика. – 1992. – Т. 26, № 2. – С. 41-50.
139. Сирацкий И.З. Физиолого-генетические основы выращивания и эффективность использования быков-производителей. – К.: УкрИНТЭИ, 1992. – 152 с.
140. Сірацький Й.З., Голота Я.А. Розподіл типів церулоплазміну у сироватці крові великої рогатої худоби, яка розводиться на Україні // Матер. конференції "Генетика та селекція с.-г. рослин і тварин". – К.: Наукова думка.– 1975. – С. 199-202.
141. Сірацький Й.З., Федорович Є.І. Генетичний поліморфізм ферментів і білків крові та молока і їх зв'язок з господарсько корисними ознаками чорно-рябої худоби західного регіону України // Цитология и генетика. – 2002. – № 2. – С. 53-59.
142. Федорович Є.І. Селекційно-генетичні та біологічні особливості чорно-рябої худоби західного регіону України. – К.: Науковий світ, 2000. – 143 с.
143. Каталог типов крови черно-пестрого скота западного района УССР / Бердычевский Н.С., Чайковская А.И., Садик А.Ф., Машуров А.М., Прозора К.И., Консенциуш И.К., Бондарчук А.И., Шульган И.З. – Львов: Облполиграфиздат, 1988. – 32 с.
144. Бердычевский Н.С., Бобрушко Т.Я., Якимчук Л.Л. Генетические возможности создания высокопродуктивных менее энергоемких типов и пород крупного рогатого скота // Мат. наук.-виробн. конф. "Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин". – К.: Асоціація "Україна". – 1996. – С. 18.
145. Чайківська О.І., Садик О.Ф. Використання груп крові в селекції корів на підвищення довголіття // Передгірне та гірське землеробство і тваринництво. – 1994. – Вип. 39. – С. 64-66.
146. Зубець М.В., Сірацький Й.З., Данилків Я.Н. Формування молочного стада з програмованою продуктивністю. – К.: Урожай, 1994. – 224 с.
147. Nozawa K. Phylogenetic studies of the native domestic animals in east and south-east Asia // Proc. of SABRAO Workshop on Animals. –1980.–P.23-43.
148. Амбросьева Е.Д., Хохрякова Ж.А., Глазко В.И. Некоторые особенности генетической структуры орловской рысистой и русской рысистой пород лошадей // Цитология и генетика. – 1992. – Т. 26. – № 5. – С. 37–41.
149. Генетический ресурсы крупного рогатого скота: редкие и исчезающие отечественные породы / С.В.Уханов, Ю.А.Столповский, Л.В. Банникова и др. – М.: Наука, 1993. – 171 с.
150. Глазко В.И. Биоразнообразие агросферы и меры по его применению // Сельскохозяйственная биология. – 1998. –№ 2. – С.3–17.
151. Столповский Ю.А. Сохранение генетических ресурсов крупного рогатого скота / Генетические ресурсы крупного рогатого скота: редкие и исчезающие породы. – М.: Наука, 1993. – С. 5–19.
152. Bradley D., MacHugh D., Cunningham P., Loftus R. Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1996. – Vol. 93. – P. 5131–5135.

153. Созінов О.О., Бурда Р.І. Моніторинг біологічної різноманітності в агроекосистемах // Агроекологія і біотехнологія. – 1999. – Вип. 3. – С. 9–19.
154. Loreau M., Naeem S., Inchausti P. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // Science. – 2001. – Vol. 294. – P. 804–808.
155. Sala O., Chapin S., Armesto J., Berlow E. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // Science. – 2000. – Vol. 287. – P. 1770.
156. Европейский Красный список животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения во всемирном масштабе. – Нью-Йорк, 1992. – 176 с.
157. Моисеева И.Г., Захаров И.А., Митичашвили Р.С. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных: редкие и исчезающие отечественные породы. – М.: Наука, 1992. – 136 с.
158. Hammond K., Leitch H. The FAO global programm for the management of farm animal genetic resourses / In: Biotechnology's role in the genetic improvement of farm animals. – Amer. Society of Anim. Sci. – Savoy, 1996. – P. 405–425.
159. Tilman D., Fargione J., Wolf B., D'Antonio C. et al. Forecasting agriculturally driven global environmental change // Science. – 2001. – Vol. 292. – P. 281–284.
160. Беляев Д.К. Проблема и перспективы исследований по генетике и селекции животных // Генетика. – 1987. – Т. 23. – № 6. – С. 937-946.
161. Жебровский Л.С., Бабуков А.В., Иванов К.М. Генофонд сельскохозяйственных животных и его использование в селекции. – Л.: Колос, 1983. – 352с.
162. Завертяев Б.П. Проблемы сохранения генофонда сельскохозяйственных животных // Сельское хозяйство за рубежом. – 1983. – № 11. – С. 47–57.
163. Иванов К.М. Проблема создания и сохранения генофонда ценных отечественных пород сельскохозяйственных животных и птиц // Бюл. ВНИИРГЖ. – 1978. – Вып. 29. – С. 3–12.
164. Иванов К.М. Сохранение генофонда породы в малочисленной популяции (крупный рогатый скот) // Бюл. ВНИИРГЖ. – 1976. – Вып. 21. – С. 31–33.
165. Иванов К.М., Каримов К.К., Шабаев У.С. Состояние местных локальных пород в скотоводстве, их история и перспективы разведения // Бюл. ВНИИРГЖ. – 1977. – Вып. 22. – С. 34–44.
166. Эйснер Ф.Ф. Проблемы сохранения и рационального использования генофонда сельскохозяйственных животных // Бюл. ВНИИРГЖ. – 1983. – Вып. 63. – С. 6–10.
167. Bolt R., Vogeli P., Fries R. A polymorphic microsatellite at the RYR1 locus in swine // Animal Genet. – 1993. – Vol. 24. – P. 72.
168. Dmitriev N., Ernst L. Animal genetic resources of the USSR. – Rome, 1989. – 518 p.
169. Epstein H. Vanishing livestock breeds in Africa and Asia // I World congr. on genetics applied to livestock production. – Madrid, 1974. – P. 31-35.
170. Genetic conservation of domestic livestock / Ed.L.Alderson. – L.: CAB, 1990. – 242 p.
171. Laurans R. La probleme de la conservation du material genetique en France // I World congr. on genetics applied to livestock production. – Madrid, 1974. – P. 75-84.
172. Maijala K. Need and methods of gene conservation in animal breeding // Ann. Genet. Select. Anim. – 1970. – P. 403-415.
173. Maijala K. Possible role of animal gene resources in production, natural environment, conservation // Animal genetic resources: Strategies for improved use and conservation. – Rome: FAO/UNEP, 1987. – P. 205-216.
174. Novacek M., Cleland E. The current biodiversity extinction event: scenarios for mitigation and recovery // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98. – P. 5466-5470.
175. Simon D. Conservation of animal genetic resources – reviewing the problem // Livestock Prod. Sci. – 1984. – Vol. 11. – P. 23-36.
176. Дубровская Р.М., Стародумов И.М., Банникова Л.В. Генетическая дифференциация пород лошадей по полиморфным локусам белков крови // Генетика. – 1992. – Т. 28. – № 4. – С. 152-165.
177. Князев С.П. Картирование генов лошади // Коневодство и конный спорт. – 1988. – № 8. – С. 26-27.
178. Князев С.П., Чернова Т.Г., Клопова О.В. Иммуногенетический анализ популяций рысистых лошадей Западной Сибири // Сельскохозяйственная биология. – 1995. – № 2. – С. 56-60.
179. Тихонов В.Н. Иммуногенетика и биохимический полиморфизм домашних и диких свиней. – Новосибирск: Наука, 1991. – 304 с.
180. Тихонов В.Н., Котрэн Е.Г., Князев С.П. Популяционно-генетические параметры аборигенных якутских лошадей в связи с филогенией современных пород домашней лошади *Equus caballus* // Генетика. – 1998. – Т. 34. – № 6. – С. 796-809.
181. Benirschke K., Malouf N., Low R., Heck H. Chromosome Complement: Differences between *Equus caballus* and *Equus przewalskii Poliakoff* // Science. – 1965. – Vol. 148. – P. 382-383.
182. Bowling A., Ryder O. Genetic of blood markers in Przewalski's horses // Heredity. – 1987. – Vol. 78. – P. 75-80.
183. Bowling A.T. Population genetics of Great Basin feral horses // Anim. Genet. – 1994. – Vol. 25. – № 1. – P. 67-74.
184. Kaminski M., de Andres Cara D.F. Electrophoretic markers of Andalusian horses: comparison of Spanish and Lusitanian lineages // Comp. Biochem Physiol. – 1986. – Vol. 83. – P. 575-588.

185. Kaminski M., Metenier L., Sykiotis M., Ryder O., Demontoy M. Common and species-specific esterases of *Equidae.* Horse of przewalski, onager and Zebra hartmannae // Comp. Biochem. Physiol. – 1978. – Vol. 61. – P. 357-364.
186. Sandberg K. Blood typing of horses: current status and application to identification problems // Proc. Ist World Congr. Of Genetic Applied to Livestock Production. – Madrid, 1974. – P. 253-265.
187. Sandberg K., Juneja R. Close linkage between the albumin and GC loci in the horse // Anim. Blood Group and Biochem. Genet. – 1978. – Vol. 9. – P. 169-173.
188. Глазко В.И. Динамика морфологических признаков и генетических маркеров в процессе породообразования // Докл. ВАСХНИЛ. – 1992. – № 7. – С. 24-30.
189. Абилова Г.М. Популяционно-генетическая характеристика основных пород овец Казахстана по биохимическому полиморфизму белков и ферментов крови // Сельскохозяйственная биология. – 1999. – № 2. – С. 47-54.
190. Глазко В.И. Биохимическая генетика овец. – Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние. – 1985. – С. 167.
191. Егоров Е.А., Колотева Р.С., Бабаев С.Т. Полиморфизм Hb, Tf, преальбумина и постальбумина у курдючных и тонкорунных овец Таджикистана // Сб. науч. тр. Тадж. НИИ животноводства. – 1977. – Т. 9. – С. 182-197.
192. Іовенко В.М. Популяційно-генетична оцінка порід, типів і ліній овець південного регіону України у зв'язку з їх походженням та напрямком продуктивності: Автореф. дис.... доктора с.-г. наук / ІР і Г УААН. – К., 1999. – 35 с.
193. Казановский С.А., Остапенко В.И., Ольховская Л.В. Биохимический полиморфизм белков и ферментов крови овец различных пород и его использование в селекции: Сб. науч. Тр. ВНИИОиК. – Ставрополь, 1989. – С. 21-24.
194. Ким Г.Л., Садыкулов Т.С., Сеитов З.С. Продуктивность дегересских овец и их связь с полиморфизмом белков крови / Мат. Респ. конф. КазВОГиС. – Алма-Ата, 1986. – С. 42-43.
195. Zanotti C., Rizzi R., Pagnacco G. Marker genes and their association with production and reproduction in "delle Landrass" sheep // Anim. Breed. and Genet. – 1990. – Vol. 107. – P. 96-103.
196. Князев С.П., Тихонов В.Н. Полиморфизм системы фосфогексоизомеразы при отдаленной гибридизации диких и домашних свиней в связи с проблемой доместикации / В кн.: Морфология и генетика гибридных свиней. – М.: Наука, 1992. – С. 3–17.
197. Метлицька О.І. Застосування молекулярно–генетичних маркерів різних класів при визначенні внутрішньо- та міжпородної мінливості свиней: Автореф. дис....кандидата с.-г. наук / с.Чубинське Київської обл, 2001. – 20 с.
198. Орлова Г.В. Полиморфные эритроцитарные системы в селекции свиней: Автореф. дис….кандидата биол. наук / Новосибирск, 1998. – 17с.
199. The genetics of the pigs / Eds. M. Rotshild, A.Ruvinsky. – N.Y., 1998.
200. Яблански Ц., Желязков Е., Бойчев Г. Поглед върху съвременните възможности за определяне и анализ на генетичните дистанции между популациите // Селскостоп. наука. – 1990. – 28, № 2. – С. 84-92.