

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
МИКОЛАЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

На правах рукопису

КРАМАРЕНКО ОЛЕКСАНДР СЕРГІЙОВИЧ

УДК 575.827: 636.2.033(477)(043.3)

**ОСОБЛИВОСТІ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ
ТАВРІЙСЬКОГО ВНУТРІШНЬОПОРОДНОГО ТИПУ
ПІВДЕННОЇ М'ЯСНОЇ ПОРОДИ
ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ
ЗА ДНК-МАРКЕРАМИ**

03.00.15 – генетика

Дисертація

на здобуття наукового ступеня
кандидата сільськогосподарських наук

Науковий керівник:
доктор сільськогосподарських наук,
професор
ГИЛЬ Михайло Іванович

Миколаїв – 2015

ЗМІСТ

Перелік умовних позначень, символів, одиниць, скорочень і термінів	5
ВСТУП	8
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ ЗА ТЕМОЮ І ВИБІР НАПРЯМІВ ДОСЛІДЖЕНЬ	15
1.1. Молекулярно-генетичні маркери та їх основні типи	15
1.2. Загальна характеристика тварин південної м'ясної породи	20
1.3. Основні напрями використання ДНК-маркерів в галузі скотарства України	25
1.3.1. Використання QTL-генів	25
1.3.2. Використання мікросателітів ДНК	30
1.4. Обґрунтування вибору напрямку власних досліджень	37
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	39
2.1. Матеріали та лабораторні методи дослідження	39
2.1.1. Лабораторні методи аналізу поліморфізму ділянки гена гормону росту (<i>bGH_ex5_C1241G</i>)	39
2.1.2. Лабораторні методи аналізу поліморфізму мікросателітних локусів ДНК	42
2.2. Статистичні методи аналізу	43
2.2.1. Математико-статистичні методи аналізу динаміки живої маси молодняка великої рогатої худоби	43
2.2.2. Математико-статистичні методи аналізу генетичного поліморфізму	45
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	49
3.1. Генотипова та алельна характеристика великої рогатої худоби південної м'ясної породи за локусами мікросателітів	49
3.2. Внутрішньопородна популяційно-генетична структура та	

диференціація корів південної м'ясної породи за мікросателітними локусами ДНК	71
3.2.1. Внутрішньопородна популяційно-генетична структура за мікросателітними локусами ДНК	71
3.2.2. Внутрішньопородна генетична диференціація за мікросателітними локусами ДНК	76
3.3. Аналіз популяційно-генетичних процесів у популяції худоби південної м'ясної породи та її філогенетичні зв'язки за поліморфізмом мікросателітних локусів	84
3.3.1. Аналіз популяційно-генетичних процесів у популяції худоби південної м'ясної породи	84
3.3.2. Філогенетичні зв'язки південної м'ясної породи за поліморфізмом мікросателітних локусів ДНК	88
3.4. Генетичний поліморфізм ділянки гена гормону росту (<i>bGH_ex5_C1241G</i>) та його зв'язок із ростовими процесами молодняка великої рогатої худоби	94
3.5. Асоціація між ростовими показниками тварин породи та генетичним поліморфізмом окремих локусів її мікросателітної ДНК	101
РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ	113
4.1. Генетичне різноманіття тварин таврійського типу південної м'ясної породи за мікросателітними локусами ДНК	113
4.2. Генетичний поліморфізм і зв'язок з ознаками продуктивності ділянки гена гормону росту (<i>bGH_ex5_C1241G</i>)	129
4.3. Асоціація між поліморфізмом мікросателітів та ознаками продуктивності великої рогатої худоби	134
ВИСНОВКИ	141

ПРОПОЗИЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ	144
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	145
ДОДАТКИ	179

Перелік умовних позначень, символів, одиниць, скорочень і термінів

ВРХ	– велика рогата худоба;
ВЧС	– група тварин південної м'ясної породи з високою часткою спадковості за зебу ($> 37,5 \%$);
ДПДГ	– державне підприємство дослідне господарство;
НЧС	– група тварин південної м'ясної породи з низькою часткою спадковості за зебу ($\leq 37,5 \%$);
ПЛР	– полімеразна ланцюгова реакція;
п.н.	– пар нуклеотидів;
ТВПШТСБ	– факультет технології виробництва і переробки продукції тваринництва, стандартизації та біотехнології;
TBT	– таврійський внутрішньопородний тип;
ADG	– середньодобовий приріст від народження до 18 міс. віку;
ADG1	– середньодобовий приріст від народження до відлучення;
ADG2	– середньодобовий приріст від відлучення до 18 міс. віку;
A_e	– ефективна кількість алелей;
AMOVA	– аналіз молекулярної мінливості;
BLUP	– найкраща лінійна незміщена модель;
BTA	– хромосома тварин роду <i>Bos</i> ;
CI	– довірчий інтервал;
df	– число ступенів свободи;
EBV	– оцінка племінної цінності;
f, θ, F	– індекси С.Райта;
F_{is}	– індекс фіксації;

<i>Fst</i>	– показник генетичної диференціації (на підставі частот генотипів);
<i>Ho, He</i>	– фактична та очікувана гетерозиготність;
<i>Heq</i>	– рівноважна гетерозиготність;
<i>HWD</i>	– міра не випадкового об'єднання гамет;
<i>IAM</i>	– модель нескінченної кількості алелей;
<i>KS</i>	– червона степова порода;
<i>L, V</i>	– алелі гена гормону росту (<i>bGH_ex5_C1241G</i>);
<i>LD</i>	– нерівновага за зчепленням;
<i>M0</i>	– жива маса при народженні;
<i>M210d</i>	– жива маса при відлученні;
<i>M8, M12, M15,</i>	
<i>M18</i>	– жива маса у 8, 12, 15 та 18 міс. віці;
<i>MAS</i>	– маркер-допоміжна селекція;
<i>MCMC</i>	– Монте-карло метод Марковських ланцюгів;
<i>M-ratio</i>	– відношення загальної кількості зафіксованих алелей до ліміту довжин алелей;
<i>n</i>	– обсяг вибірки;
<i>Na</i>	– кількість алелів на локус;
<i>na</i>	– дані відсутні;
<i>Na(95 %)</i>	– кількість алелів із частотою не менше 0,05 на локус;
<i>Ne</i>	– ефективна чисельність популяції;
<i>N_{LD}</i>	– кількість випадків зчеплення між алелями різних локусів;
<i>ns</i>	– різниця невірогідна;
<i>p</i>	– рівень значущості;
<i>PCoA</i>	– аналіз головних координат;
<i>PCoA1, PCoA2</i>	– перша та друга головні координати;

p_F	– рівень значущості за критерієм точного тесту Фішера;
p_{MC}	– рівень значущості, отриманий на підставі методу MCMC;
P_{pa}	– середня частота локусів із унікальними алелями;
SMM	– покрокова мутаційна модель;
SD	– стандартне відхилення;
SG	– група тварин південної м'ясної породи з низькою часткою спадковості за зебу ($\leq 37,5\%$);
SS, MS, E(MS)	– сума квадратів відхилень, середній квадрат відхилень та очікуваний середній квадрат відхилень;
t_{st}	– критерій Стьюдента;
Q	– оцінка «пропорції суміші» (метод STRUCTURE);
QTL	– локуси кількісних ознак;
ZB1	– група тварин південної м'ясної породи з високою часткою спадковості за зебу ($> 37,5\%$);
ZB2	– зебу чистокровні;
ZB3	– помісі зебу \times швіцька худоба;
Φ_{st}	– показник генетичної диференціації (за методом AMOVA);
χ^2	– критерій Хі-квадрат К. Пірсона;
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	– середнє арифметичне та його статистична похибка;

ВСТУП

Актуальність теми. Південна м'ясна порода була створена в результаті поєднання генетичного матеріалу таких порід, як червона степова, шортгорн, санта-гертруда, герефорд, шароле та кубинський зебу [65]. Вона – єдина порода в Україні і на Європейському континенті, сформована шляхом міжвидової гібридизації [65]. На сьогодні у межах таврійського внутрішньопородного типу цієї породи виділяють дві групи – із часткою спадковості за зебу менше 37,5 % (далі група – НЧС) та із часткою спадковості за зебу понад 37,5 % (далі група – ВЧС). При цьому, аналіз генетичної структури південної м'ясної породи був проведений лише за використання імуногенетичних маркерів [13, 65, 82] та декількох структурних генів – гормону росту, капа-казеїну, тиреоглобуліну та калпаїну [33, 51, 69]. Крім того, М. Добрянською зі співавторами [19] для аналізу рівня генетичної гетерогенності тварин цієї породи було використано технологію ISSR-PCR.

Останнім часом все більшого застосування при вивченні рівня генетичної мінливості та генетичної диференціації порід свійських тварин різних видів набувають мікросателіти – короткі тандемні олігонуклеотидні повтори завдовжки до 8 пар нуклеотидів. Зокрема, були проведені дослідження різних порід коней [21, 29], свиней [63, 64], великої рогатої худоби [66, 71], у тому числі м'ясних порід [20]. Але визначення ступеня генетичної мінливості тварин нещодавно створеного таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (як в цілому, так і у розрізі окремих груп) з використанням гіперваріабельних ділянок ДНК (мікросателітів) не проводилося.

Не зважаючи на те, що а-ргіогі мікросателіти ДНК є нейтральними молекулярно-генетичними маркерами, починаючи з середини 1990-х років почали з'являтися повідомлення про наявність вірогідних зв'язків між наявністю/відсутністю певних алелів досліджуваних локусів мікросателітів та

різними ознаками продуктивності сільськогосподарських тварин, у тому числі і великої рогатої худоби. Так, було встановлено, що алелі BM1500¹³⁶ і BM1500¹³⁸ є маркерами найвищих надою та вмісту жиру в молоці, відповідно, у різних порід *Bos taurus* L. [116]. У корів м'ясного напрямку продуктивності алель IDVGA46²⁰⁵ виявився маркером найбільших промірів тіла, таких як висота в холці, ширина та глибина грудей [163]. Цілий ряд локусів мікросателітної ДНК (ILSTS005, ILSTS006, TGLA227, INRA035, BM2113, CSSM66) був тісно пов'язаний зі стійкістю зебу до туберкульозу [120].

Таким чином, дослідження «тонкої» генетичної структури порід (особливо, нещодавно створених, у т.ч. вітчизняної – південної м'ясної породи, зокрема її таврійського внутрішньопородного типу) з використанням молекулярно-генетичних маркерів (як QTL-генів, так і локусів мікросателітів ДНК), визначення механізмів формування цієї структури, а також пошук можливих асоціацій генетичних маркерів з показниками продуктивності, що надають можливість запровадження маркер-допоміжної селекції (MAS – marker-assisted selection), набувають в останній час особливої актуальності.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконувалась згідно тематики науково-дослідної роботи кафедри генетики, годівлі тварин та біотехнології Миколаївського національного аграрного університету за темою «Розробити та удосконалити молекулярно-генетичні та біотехнологічні методи і технології поліпшення господарсько цінних ознак сільськогосподарських тварин» (номер державної реєстрації 0113U000595, 2013-2015 рр.).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – визначити особливості формування генетичної структури таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби на підставі поліморфізму 12 мікросателітних локусів та гена гормону росту для перспективності їх використання в маркер-допоміжній селекції у м'ясному скотарстві.

Для досягнення цієї мети вирішувались наступні завдання:

1. Визначити рівень генотипового та алельного поліморфізму 12 локусів мікросателітної ДНК у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи та його груп з різною часткою спадковості за зебу.

2. Оцінити основні популяційно-генетичні показники та рівень генетичної диференціації між окремими групами таврійського внутрішньопородного типу породи.

3. Провести аналіз наслідків генетико-автоматичних процесів у новоствореній породі та встановити рівень її генетичної подібності із «батьківськими» формами.

4. Проаналізувати рівень поліморфізму гена гормону росту (*bGH_ex5_C1241G*) та встановити характер його зв'язку з показниками живої маси молодняка на вирощуванні.

5. Визначити перспективність використання поліморфізму інформативних локусів мікросателітної ДНК у маркер-допоміжній селекції таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби.

Об'єкт дослідження – процеси формування генетичної структури популяції таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби та її прояв на рівні фенотипічних ознак (м'ясної продуктивності).

Предмет дослідження – оцінки частот генотипів та алелів, показники генетичного різноманіття, генетичні дистанції, асоціації між генетичними маркерами та показниками продуктивності.

Методи дослідження: молекулярно-генетичні (тестування тварин за 12 локусами мікросателітів ДНК, що запропоновані ISAG, та геном гормону росту (*bGH_ex5_C1241G*), зоотехнічні (за результатами індивідуального бонітування корів таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи), популяційно-генетичні (оцінювання основних показників генетичного різноманіття, генетичної структури, диференціації, генетичної

подібності, генетико-автоматичних процесів та ін.), біометричні (класичні та непараметричні методи, одно- та багатофакторний дисперсійний аналіз, встановлення зв'язку молекулярно-генетичних маркерів із показниками продуктивності).

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше для тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи встановлено особливості генетичного поліморфізму гіперваріабельних ділянок ДНК (мікросателітних локусів, рекомендованих ISAG), що зумовлені процесами інтеграції генофондів зебу та «батьківських» порід великої рогатої худоби, а також визначено алелі, найбільш придатні для *taurus/indicus*-диференціації. Проведено порівняльний аналіз генетичної структури груп із різною часткою спадковості за зебу таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи на основі поліморфізму локусів мікросателітів та встановлено наявність значущих генетичних відмінностей між тваринами цих груп за частотами алелей більшості локусів. Оцінено ефективну чисельність популяції для тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (як в цілому, так і для окремих його груп) та показано негативну роль генетико-автоматичних процесів, переважно для тварин групи НЧС. Визначено рівень генетичної унікальності досліджуваних груп, а також ступінь їх генетичної диференційованості як між собою, так і з червоною степовою породою та зебу. Встановлено, що характер мінливості досліджених локусів мікросателітної ДНК тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи відповідає покроковій мутаційній моделі, при цьому, розподіл алельних частот переважної більшості локусів має бімодальний тип, що є результатом інтрогресії зебу-специфічних алелів. Виявлено алелі локусів мікросателітів, що вірогідно пов'язані із показниками росту молодняку таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи.

Розширено існуючі дані щодо розподілу різних алелів гена гормону росту (*bGH_ex5_C1241G*) у тварин таврійського внутрішньопородного типу

південної м'ясної породи. Встановлено зв'язок між генотипом за геном гормону росту та інтенсивністю ростових процесів молодняка таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи.

Практичне значення одержаних результатів. Дані щодо особливостей генетичної структури порід великої рогатої худоби свідчать про доцільність використання мікросателітних локусів в селекційно-племінній роботі в м'ясному скотарстві.

Визначенні специфічні алелі локусів ДНК-маркерів, притаманні як для зебу, так і для певних порід великої рогатої худоби, дають змогу зберегти в південній м'ясній породі генетичні особливості груп тварин із різною часткою спадковості за зебу.

Одержанні результати розширюють породну характеристику таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби, а генотип тварин за ДНК-маркерами рекомендовано використовувати як додатковий критерій відбору особин з високими показниками живої маси.

Апробацію наукових розробок проведено у ДП «ДГ Асканійське» Асканійської державної сільськогосподарської дослідної станції Інституту зрошуваного землеробства НААН Херсонської області (додаток А).

Основні результати дослідження використовуються при викладанні окремих розділів курсів «Генетика з біометрією», «Спеціальна генетика», «Популяційна генетика» та «Спеціалізоване м'ясне скотарство» в Миколаївському національному аграрному університеті та Одеському державному аграрному університеті (додатки Б, В).

Особистий внесок здобувача. Автором особисто проаналізовано літературні джерела; проведено всі лабораторні дослідження та обробку вихідних даних: статистично проаналізовано, описано та узагальнено результати досліджень, на підставі яких сформульовані висновки та пропозиції виробництву. Спільно з науковим керівником визначений напрям

досліджень, розроблено методику та схему його виконання, виконано формулювання висновків.

Автор глибоко вдячний своєму науковому керівнику (д.с.-г.н., проф. М.І. Гиль), керівництву та співробітникам Федеральної державної бюджетної наукової установи «Всеросійський науково-дослідний інститут тваринництва імені академіка Л. К. Ернста» (д.б.н., академіку РАН та РАСГН, проф. Н. А. Зинов'євій та к.б.н. О. О. Гладир), директору та головному зоотехніку ДП «ДГ Асканійське» АДСДС ІЗЗ НААН (В.О. Найд'юновій та О.Л. Дубинському), співробітникам факультету ТВППТСБ Миколаївського НАУ.

Апробація результатів дисертації. Основні результати роботи доповідались, обговорювались і отримали схвальну оцінку на вчених радах Миколаївського НАУ (2013-2015 рр.), на міжнародній науково-практичній конференції «Генетика, розведення та селекція тварин: актуальні проблеми та перспективи розвитку», присвяченої 80-річчю від дня народження видатного вченого-селекціонера, доктора сільськогосподарських наук, професора, члена-кореспондента НААН Басовського Миколи Захаровича (м. Біла Церква, 2015), міжнародній науково-практичній конференції «Зоотехнічна наука: історія, проблеми, перспективи» (м. Кам'янець-Подільський, 2015), конференціях професорсько-викладацького складу факультету ТВППТСБ Миколаївського НАУ (м. Миколаїв, 2013-2015 рр.), на VIII Московському міжнародному конгресі «Биотехнология: состояние и перспективы развития» (м. Москва, РФ, 2015).

Публікації. Основний зміст дисертації викладено у восьми наукових працях. З них шість статей (три – одноосібно) опубліковано у наукових фахових виданнях (в тому числі три статті – у наукових журналах, що занесені до міжнародних наукометричних баз даних) та дві – у матеріалах міжнародних конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Робота викладена на 127 сторінках машинописного тексту, містить 38 таблиць та 29 рисунків. Складається із змісту, переліку умовних позначень, символів, одиниць, скорочень і термінів, вступу, основної частини (огляду літератури за темою і вибір напрямів досліджень, матеріалів та методів досліджень, результатів власних досліджень, аналізу та узагальнення результатів досліджень), висновків, списку використаної літератури та додатків. Список використаної літератури складається з 262 джерел, із них 151 – іноземними мовами.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ ЗА ТЕМОЮ І ВИБІР НАПРЯМІВ ДОСЛІДЖЕНЬ

1.1. Молекулярно-генетичні маркери та їх основні типи

Більшість господарсько-цінних ознак сільськогосподарських тварин, що представляють інтерес для селекції, є кількісними. Вони детермінуються багатьма генами, що мають малий ефект (полігенами) і значною мірою схильні до дії чинників зовнішнього середовища. З розвитком молекулярно-генетичних методів були створені маркерні системи, які дозволили проводити пряме дослідження ДНК різних видів тварин. Тим самим стає можливим відбирати їх безпосередньо за генотипами, тобто у рамках традиційних програм селекції проводити маркер-допоміжну селекцію (marker-assisted selection, MAS) [148, 149, 186, 255].

Нині ідентифіковані окремі ключові гени або групи зчеплення генів, які зумовлюють формування кількісних ознак у більшості видів сільськогосподарських тварин. Такі генетичні локуси прийнято позначати терміном «локус кількісної ознаки» (Quantitative Trait Loci, QTL). За термінологією INTERBULL, QTL – це локуси, що впливають на фенотипічну варіацію ознак з безперервною мінливістю. Існує істотне уточнення: «QTL – це генетичний локус, варіабельність якого на базі різних алелей веде до статистично значимих змін фенотипічного прояву ознаки» [61].

Переваги ДНК-технологій полягають в тому, що за допомогою ПЛР-аналізу можливо виявити мутацію на генному рівні тварини у будь-якому віці (в тому числі у новонароджених), при цьому матеріалом для аналізу можуть слугувати невеликі кількості будь-яких тканин та можливим є масові обстеження тварин [49]. Використовуючи молекулярно-генетичні методи визначають відмінності між тваринами за багатьма ділянками (сайтами) генома. Їх справедливо розглядати як локуси генів-маркерів. Самі по собі

вони, ймовірно, не являються QTL, але можуть бути зчепленими з QTL. Тим самим стає можливим картувати QTL, генотипувати тварин і відбирати їх безпосередньо за генотипами [70, 107, 146].

ДНК-маркери – це поліморфні ділянки ДНК з невідомими функціями, але з відомою локалізацією на хромосомі. Їх перевага в тому, що зміни в послідовності ДНК є першопричиною усіх подальших процесів в організмі. Крім того, вони забезпечують можливість аналізу будь-яких послідовностей геному, отримання інформації щодо еволюційних взаємозв'язків (побудови філогенетичних дерев) і встановлення географічних областей схрещувань між популяціями, що мають різне генетичне походження. Крім того, ДНК-маркери грають важливу роль при встановленні батьківства, для характеристики генетичного (внутрішньо- та міжпородного) різноманіття і пошуку функціональних варіантів важливих генів – маркер-допоміжній селекції. Ця генетико-молекулярна характеристика може відігравати важливу роль в розкритті історії, оцінці різноманіття і популяційної структури породи. Вона також дозволяє допомогти уникнути надмірного інбридингу при генетичному управлінні невеликими популяціями, проводити в них ідентифікацію певних унікальних алелей або комбінацій алелей за адаптивними ознаками, що може беззаперечно посилити аргументацію щодо обґрунтування збереження та спрямованого використання порід та видів тварин [9, 48, 66, 94].

Запропоновано об'єднати ДНК-маркери, створені на основі ПЛР, в два основні класи: маркери, створені на основі невеликих змін в нуклеотидній послідовності ДНК унікальних локусів, та маркери на основі зміни кількості повторів в тандемних послідовностях ДНК [48, 109].

До маркерів I-го типу відносяться послідовності ДНК, що кодують первинну структуру біополімерів (пептидів та нуклеїнових кислот). Вони характеризуються відносно низьким генетичним поліморфізмом та певним високим еволюційним консерватизмом. Незважаючи на існування видових відмінностей у нуклеотидних послідовностях однойменних генів, кодований

ними продукт у різних видів виконує одну і ту ж функцію. Це дозволяє використати маркери I-го типу в різних еволюційних дослідженнях генома. Таким чином, маркери I-го типу – це, в загальному випадку, гени, що контролюють прояв тієї або іншої ознаки, поліморфізм якої виявляється або за фенотипічним проявом алелей, або шляхом молекулярно-генетичних чи інших спеціальних досліджень [247].

Маркери II-го типу – це мікросателіти (ди-, три-, тетрануклеотидні повтори в послідовності ДНК). При цьому, їх генетична функція невідома. Вони характеризуються дуже високим рівнем генетичної мінливості (можуть містити до 15-20 алельних варіантів). З іншого боку, вони мають дуже високу видоспецифічність (існування однакових маркерів можливе тільки у близькоспоріднених видів). Ці ділянки ДНК відомі, також, під декількома назвами: мікросателіти, STMS (Sequence Tagged Microsatellite Site), STR (Short Tandem Repeat), SSR (Simple Sequence Repeat) [93, 96]. Для їх аналізу підбираються певні праймери до унікальних послідовностей ДНК, що фланкують ділянку з нуклеотидними повторами, а це вимагає попереднього знання їх нуклеотидної послідовності [117].

Мікросателіти складаються з ділянок ДНК завдовжки в 1-8 п.н. – тандемно повторених багато разів (наприклад, САСАСАСАСАСАСА – (СА)₈). Вони мають відносно невеликі розміри і можуть бути ампліфіковані при використанні ПЛР на ДНК, що екстрагується з різних джерел, наприклад, крові, коренів волосся, шкіри [72, 94].

Згідно із загальноприйнятою точкою зору, поліморфізм мікросателітів зумовлений помилками (ефект «просковзування») в процесі реплікації або репарації ДНК. Середній темп мутації динуклеотидних повторів оцінюють приблизно в $6,9 \times 10^{-4}$, хоча ці оцінки можуть істотно розрізнятися [96, 146].

Високий рівень поліморфізму мікросателітів, широка наявність і відносно рівномірний розподіл в еухроматиновій частині геному зробили їх надзвичайно популярними. Гіперваріабельні мікросателіти є універсальною

системою генетичних маркерів для аналізу спадкових змін на рівні ядерної ДНК та широко використовуються в дослідженнях генетичного поліморфізму популяцій людини, рослин та тварин [96].

Незважаючи на високу популярність мікросателітів, вони мають і деякі недоліки. Нерівномірність швидкості мутації різних мікросателітів створює певні складнощі для популяційно-генетичного аналізу. Є і технічні проблеми, такі як артефакти при проведенні ПЛР (за рахунок ефекту «просковзування»), складнощі в розробці технологій для автоматичного скринінгу алелів мікросателітів. Крім того, незважаючи на високу щільність мікросателітних локусів в геномі, їх буває недостатньо для тонкого картування окремих областей геномів, створення маркерів для локусів кількісних ознак і рішення багатьох інших завдань [72, 96, 146].

В останній час мікросателіти все більше і більше використовуються для аналізу питань популяційної та еволюційної генетики, стають найбільш поширеним типом маркерів, що використовуються для цих цілей. Вони застосовуються у вирішенні питань визначення міри спорідненості індивідумів або груп. Для зникаючих або рідкісних видів мікросателіти можуть служити інструментом для оцінки рівнів інбридингу, генетичної структури субпопуляцій та популяцій. Вони є корисними для визначення демографічної історії, оцінки ефективного розміру популяції та для встановлення величини і напрямку потоку генів між популяціями [93].

Результати, отримані на підставі мікросателітів, також, широко використовуються для оцінки генетичних взаємовідносин між популяціями і індивідуумами шляхом оцінки генетичних відстаней. Найширше використовується міра генетичної відстані – стандартна генетична відстань М. Нея [226]. Генетичні взаємовідносини між породами також можуть бути виявлені через реконструкцію їх філогенії, причому найчастіше використовується метод найближчих сусідів (neighbour-joining) [7, 94].

Ефективна чисельність популяції (N_e) є показником, на підставі якого оцінюється умовна кількість тварин в популяції, які беруть участь у відтворенні та вносять свої гени в наступне покоління. Оцінка N_e тісно пов'язана з рівнем інбридингу та генетичним дрейфом в популяції і, отже, є важливим показником популяції [94].

На сьогодні мікросателіти є найбільш популярними маркерами в дослідженнях генетичних характеристик свійських тварин. Їх висока швидкість мутації і кодомінантний характер успадкування дозволяють оцінювати внутрішньо- і міжпородну генетичну різноманітність і генетичну інтрогресію між породами, навіть якщо вони близько споріднені [94].

Незважаючи на тісне зчеплення мікросателітів з певними локусами, вони а-ргіогі вважаються нейтральними в селекційному аспекті. В той же час, слід зазначити, що в літературних джерелах є ряд публікацій, в яких показано факти зчеплення, як припускають, нейтральних мікросателітів з генами-кандидатами локусів кількісних ознак [93].

Слід також зазначити, що важливу роль в широкому спектрі прикладного використання мікросателітів, разом з їх поліморфними властивостями, грає можливість одночасного дослідження декількох локусів за допомогою мультіплексної ПЛР та автоматизації процесу генотипування, що дозволяє досягти дуже високої продуктивності методу [93].

При аналізі даних мікросателітів певні складнощі пов'язані з вибором моделі їх мутації – IAM (необмежена поява алелей, що випадково відрізняються по довжині – кількості повторів) або SMM (послідовна зміна кількості повторів) модель. Для аналізу даних інтрогресії мікросателітів з різних популяцій використовуються методи багатовимірної аналізу або методи кластеризації, що базуються на теоремі Байєса [94].

Таким чином, аналіз генетичного різноманіття на підставі використання ДНК-маркерів потенційно дозволяє зробити висновки про те, де може бути

знайдена функціональна генетична мінливість виду, для якого існує лише обмежена кількість даних щодо їх фенотипової мінливості.

1.2. Загальна характеристика тварин південної м'ясної породи

Південна м'ясна порода ВРХ була створена в Інституті тваринництва степових районів ім. М. Ф. Іванова «Асканія-Нова» НААН України методом складного відтворного схрещування червоної степової породи з бугаями кращого світового генофонду (шортгорн, герефорд, шароле, санта-гертруда) та міжвидової гібридизації двох- та трьохпородних помісей з кубинським зебу [84]. Порода складається із двох внутрішньопородних типів – таврійського та причорноморського і була апробована у 2008 році (Наказ Мінагрополітики та УААН № 26/03 від 16 січня 2009 р. «Про затвердження південної м'ясної породи великої рогатої худоби та її внутрішньопородних селекційних формувань»). При цьому було застосовано три етапи виведення і удосконалення південної м'ясної породи [65, 101]:

I-й етап (1956-1985 рр.) – створення двох- та трьохпородних помісей поглинальним та перемінним схрещуванням, одержання масиву гібридних тварин причорноморського та таврійського типів;

II-й етап (1986-2003 рр.) – розведення м'ясної худоби двох типів «у собі»;

III-етап (2004-2008 рр.) – племінна робота, спрямована на консолідацію цінних господарсько-цінних ознак, нарощування племінного поголів'я, формування генеалогічної структури. Він був завершений апробацією нової породи.

В результаті селекційної роботи отримано дві групи генотипів: таврійський тип (з часткою спадковості зебу $\frac{3}{8}$ і вище) та причорноморський тип (з часткою спадковості зебу до $\frac{3}{8}$). Таким чином, генофонд породи представлений три- та тетрагібридами з часткою спадковості поліпшуючих

порід 75-90 %, у т.ч. в таврійському типі частка спадковості зебу та санта-гертруда – 75-90 %; в причорноморському: шароле – 35-60 %, зебу – до 35 %, решта 10-25 % – частки спадковості порід шортгорн, герефорд та червоної степової породи [13, 65]

Тварин південної м'ясної породи розводять в 11-ти базових господарствах Херсонської, Одеської, Донецької, Чернігівської і Київської областей, у тому числі у трьох племзаводах. Загальна чисельність тварин на 01.2015 р. становила 3844 голів (у тому числі 1770 корів), з яких 95 % поголів'я є тваринами «бажаного типу» [65]. В ДП «ДГ Асканійське» Херсонської області загальна кількість тварин південної м'ясної породи на 01.01.2015 р. становила 644 голови (з них 220 корів).

Розведення тварин південної м'ясної породи дозволяє забезпечити: безпеку обслуговуючого персоналу та інших працівників господарства від зараження небезпечними зоонозами; захищеність територій розведення худоби від зараження збудниками небезпечних зоонозів (території ферм, тваринницькі приміщення, пасовища, скотопрогони, місця водопою тощо); отримання екологічної продукції (яловичини, шкіри, субпродуктів); економію коштів і матеріальних засобів, а також попередження збитків від втрати молодняку та бракування з причин захворювання [11].

Тварини характеризуються міцною конституцією, успадкованою від зебу, тонкою, щільною шкірою, добре вираженими статями тіла, міцними кінцівками та ратицями [65].

Внаслідок тривалої селекційно-племінної роботи в таврійському типі південної м'ясної породи було сформовано дві групи тварин: з часткою спадковості зебу вище 37,5 % (група ВЧС) в типі зебу та з часткою спадковості зебу 37,5 % і менше (група НЧС) в типі санта-гертруда. Генотипи тварини обох цих генофондів є бажаного типу, які розводять «в собі». Вони близькі і майже не відрізняються за кількісними ознаками селекції цієї худоби та суттєво різняться в прояві якісних ознак, і перш за все масті – тварини в

типі санта-гертруда мають червону та вишневу масті з відтінками (100 %), особини зебувидного генотипу характеризуються поліморфізмом мастей від білої до чорної, а домінуючими є світлі масті (біла, полова, сіра, руда), питома вага яких становить 75,2 %. Решта поголів'я (24,8 %) мають червону та чорну масті. Проведення популяційно-генетичного аналізу щодо характеру успадкування масті у тварин таврійського типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби (на прикладі потомства бугая кубинського зебу Саніла 8) показало, що масть є генотиповою ознакою з високим рівнем складного домінантно-адитивного успадкування. Так, «частка» впливу генотипу родоначальника на успадкування світлих мастей у потомків бугая становить в середньому $0,791 \pm 0,002$ [74, 76].

Встановлено суттєві відмінності між тваринами різних груп (таврійський тип) за ознаками формування м'ясної продуктивності – тварини генетичної групи з низькою часткою спадковості за зебу мали вищу напругу росту ($180,5 \pm 2,44$ проти $164,2 \pm 2,98$) в період формування м'ясної продуктивності, що зумовлювало їх вищу живу масу ($405 \pm 7,4$ проти $370 \pm 6,3$ кг) та енергію росту за період 0-7 міс. – $1052 \pm 22,6$ проти $955 \pm 22,6$ г, 7-12 міс. – $1296 \pm 43,5$ проти $1022 \pm 40,2$ г ($p < 0,001$). Потенціал енергії росту генотипів групи НЧС становив 1553-1773 г, ВЧС – 1373-1440 г. Крім того, енергія та напруга росту, а також інтенсивність формування зумовлені генотипом тварин, оскільки сила його впливу становить 53,4 % [75].

За час, що пройшов з моменту затвердження породи (та внутрішньопородних типів) спостерігаються значні зміни за інтенсивністю та енергією росту молодняку – збільшилася ($p < 0,01-0,001$) жива маса бугайців таврійського типу в досліджувані вікові періоди (при народженні, в 7, 12, 15 та 18 міс.), що супроводжувалося і вірогідним ($p < 0,01$) збільшенням індексу росту ($176,6 \pm 2,48$ проти $168,0 \pm 2,36$).

Консолідація таврійського типу і генетичних груп за досліджуваними ознаками проводилася за рахунок використання бугаїв-плідників, оцінених за

власною продуктивністю з індексом $A \geq 110,1$ та якістю потомства з індексом $B \geq 101$, з одночасним покращанням паратипових факторів. Це забезпечило підвищення рівня консолідованості тварин таврійського типу з 0,30 в 2008 р. до 0,42 в 2012 р. [11, 46]

При порівнянні тварин різних типів встановлено, що корови причорноморського та таврійського типів південної м'ясної породи мають ідентичну величину показників продуктивності. Вірогідна різниця була виявлена лише за показником міжотельного періоду, що пов'язано з величиною частки спадковості зебу у генотипі піддослідних тварин [83].

У розрізі окремих груп (для тварин таврійського типу) встановлено, що у корів генетичної групи ВЧС вік першого отелення становив $35,0 \pm 0,45$ міс., що вірогідно більше ніж у ровесниць групи НЧС на $2,6 \pm 0,05$ міс. ($p < 0,001$). Тривалість міжотельного періоду у корів групи ВЧС становила $411,5 \pm 11,84$ днів, що значно нижче ніж у корів групи НЧС на 20,4 днів. Сервіс-період, також, був нижчий у корів групи ВЧС на 10,1-20,2 днів. Коефіцієнт відтворювальної здатності вірогідно вищий у корів групи ВЧС і складає $0,93 \pm 0,02$ ($p < 0,001$), що свідчить про їх кращу репродуктивну функцію, ніж у ровесниць групи НЧС [110, 111].

Згідно імуногенетичного аналізу, серед тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (стадо ДП «ДГ Асканійське») було виявлено абсолютно всі 52 еритроцитарні антигени дев'яти систем груп крові з частотою від 0,0037 до 0,9609 при індексі антигенонасиченості 0,3974. Індекс імуногенетичної схожості за сукупністю факторів груп крові тварин груп ВЧС та НЧС дорівнював $0,8329 \pm 0,0279$, що прямо вказує на наявність суттєвих генотипових відмінностей між ними.

Порівняння імуногенетичної структури з відповідними параметрами генофондів і профілями таких спеціалізованих м'ясних і молочних порід, як шароле, абердин-ангуська, герефордська, лімузин, українська м'ясна, волинська м'ясна, поліська м'ясна, голштинська, червона молочна, чорно-ряба

молочна та ін., дозволило дійти висновку про наявність специфічності та оригінальності генофонду новоствореного типу і груп південної м'ясної породи [13].

Аналіз алелофонду В-системи груп крові тварин різних груп свідчить, що за загальною кількістю визначених В-алелів ці групи суттєвих відмінностей не мають, але номенклатурно різниця встановлена по 19 алотипам: у тварин групи ВЧС були відсутні 12 алелів, які зустрічаються у тварин НЧС і, навпаки, у другій групі відсутні сім алелів, які зустрічаються в першій. В цілому, більш консолідованою за імуногенетичними маркерами була популяція тварин групи НЧС: в ній встановлена менша кількість загальних і основних алелів, а також визначена більш висока сумарна частота основних алотипів при меншому значенні показника рівня поліморфності та більшому значенні коефіцієнта гомозиготності [82].

З 2011 року починається вивчення тварин південної м'ясної породи з використанням ДНК-маркерів [19, 20, 33, 69].

При порівнянні тварин південної м'ясної породи із тваринами симентальської та абердин-ангуської порід встановлено наявність породоспецифічного фрагменту (біля 600 п.н.) за ISSR-маркером $(GA)_9C$. Досліджена популяція південної м'ясної породи за геном тиреоглобуліну (*TG5*) характеризувалася високим рівнем гетерозиготності, незважаючи на невисоку частоту алеля Т (0,257). За маркером гена калпаїну (*CAPNI 530*) в даній породі виявляється велика кількість тварин з генотипом GG, відповідно є високою і частота алеля G. В цілому було виявлено, що за ДНК-маркерами пов'язаними з показниками продуктивності, генетичні структури популяцій великої рогатої худоби породи південна м'ясна і абердин-ангус мають певну схожість між собою. Можна припустити, що в деякій мірі це пояснюється селекцією за ознаками м'ясної продуктивності [19, 69].

При цьому, міжпородні особливості генетичної структури порід великої рогатої худоби м'ясного напрямку продуктивності за поліморфізмами генів

тиреоглобуліну (*TG5*) та калпаїну (*CAPNI 530*), можуть бути використані як додаткові критерії оцінювання генетичної мінливості і відбору бажаних генотипів у селекційній роботі у м'ясному скотарстві [33].

Порівняльний аналіз бугаїв 25 порід як молочного, так і м'ясного напрямку продуктивності за ДНК-маркерами різних типів показав, що за мікросателітним локусом *TGLA122* для тварин південної м'ясної порід встановлено породо-специфічний алельний варіант розміром в 184 п.н. [20].

1.3. Основні напрями використання ДНК-маркерів в галузі скотарства України

1.3.1. Використання QTL-генів

Впровадження в практику методів ДНК-аналізу безпосередньо пов'язане з ефективністю селекційної роботи, яка спрямована на підвищення якісних та технологічних показників сільськогосподарської продукції. Сучасні генетичні підходи вдосконалення порід сільськогосподарських видів базуються на детальній оцінці генотипу тварини, їх генетичного потенціалу, з використанням маркер-допоміжної селекції [32].

Застосування методів ДНК-технологій в європейських країнах, США дає можливість отримувати прибуток за рахунок скорочення часу генераційного інтервалу поголів'я в процесі відтворення та застосування MAS-селекції, тобто, проводити відбір і підбір батьківських пар певних генотипів та отримувати нащадків відповідного генетичного потенціалу щодо основних показників продуктивності.

Одним із основних напрямків у цій роботі – є пошук та використання ДНК-маркерів, що дозволяє маркірувати окремі господарсько-цінні ознаки. Дослідження тварин за генами кількісних ознак дає можливість визначити генотип тварин та передбачати ці їх ознаки на рівні алельних варіантів генів,

незалежно від статі, віку та фізіологічного стану особин. Поряд з традиційним методом відбору тварин, селекція за маркерами сприяє швидкому введенню в популяцію тварин бажаного генотипу і, як наслідок, зниження економічних витрат на виробництво продукції. Ефективність селекції на покращення якісних показників тварин різного напрямку продуктивності можна підвищити шляхом використання методу полімеразної ланцюгової реакції з подальшим рестрикційним аналізом (ПЛР-ПДРФ) [51]. Виявлення особливостей генетичної структури стада за поліморфізмом QTL-генів дають змогу оцінити його продуктивний потенціал і розробити стратегію подальшої селекційної роботи зі стадом [36].

Серед QTL-генів, вплив яких на продуктивні ознаки вивчається в молочному та м'ясному скотарстві України та сусідніх країн, можна виділити наступні: ген гормону росту (*bGH*), лептину (*LEP*), гіпофіз-специфічного фактору транскрипції (*Pit-1*), міостатину (*MSTN*), калпаїну (*CAPN1*), тиреоглобуліну (*TG5*), С-рецептора ретиноєвої кислоти (*RORC*) та стирол-СоА десатурази (*SCD*).

Ген гормону росту або соматотропін (*GH*) є потенційним маркером продуктивності сільськогосподарських тварин. Він відіграє ключову роль в стимулюванні синтезу білків, росту організму і диференціації клітин. Крім того, він проявляє лактогенну активність. Алельні варіанти L та V є результатом точкової мутації C→G в кодоні CTG, що призводить до амінокислотної заміни лейцин → валін в 127-му положенні поліпептидного ланцюга [202, 230]. Показано, що наявність алеля L у генотипі забезпечує більш високу інтенсивність росту живої маси серед різних м'ясних порід ВРХ та зебу [150, 189, 203]. У молочних порід генотип LL асоціюється з підвищеними надоями корів та їх кращою жирномолочністю [22, 23, 27, 92].

Тож найчастіше можливість використання поліморфізму за геном гормону росту в маркер-допоміжній селекції вивчалася в молочному скотарстві [39, 47, 50, 87], але можна відмітити низку робіт, що присвячена

дослідженням його серед тварин м'ясних порід. Поліморфізм *bGH_ex5_C2141G* на теперішній час вже вивчено серед тварин волинської м'ясної породи [18], абердин-ангуської, південної м'ясної та поліської м'ясної порід [51, 52], сірої української породи [34], казахської та російської білоголової, калмицької порід та зебувидних гібридів [78, 86]

Зв'язок генотипу за геном гормону росту та показниками живої маси молодняку показано для тварин костромської породи – особини із генотипом LL у віці 18 міс. переважали своїх ровесниць генотипу LV за живою масою [81].

Ген лептину (*LEP*) розташований на ВТА4. Його структура представлена промоторною ділянкою, 3 екзонами, 2 інтронами та 3'-UTR ділянкою. Згідно бази даних BovMap database, для гену лептину вже описано поліморфізм за майже 60 SNP (<http://locus.jouy.inra.fr>).

Синтезований в адіпоцитах лептин є гормоном, який відповідає за регуляцію маси тіла тварини, жирові відкладення та споживання корму. Крім того, на рівень жирових відкладень впливає і ген рецептору лептину. Тому обидва ці гени та їх продукти стали предметом численних досліджень, спрямованих на пошук маркерів господарсько-цінних ознак у сільськогосподарських тварин, особливо в молочному скотарстві [3, 27, 30, 34, 51, 90, 92].

Встановлено, що поліморфізм за нуклеотидною заміною С→Т у другому екзоні цього гену має вплив на молочну продуктивність, особливо на початку лактації. Так, генотип ТТ був асоційованим зі збільшенням надою на 1,5 кг у день порівняно з генотипом СС [196].

Крім того показано, що ген лептину зумовлює термін господарського використання корів та, відповідно, рівень їх рентабельності [158, 211].

Гіпофіз-специфічний фактор транскрипції (*Pit-1*) бере участь в активації гормону росту, пролактину, β -генів у соматотропних, лактотропних та тиротропних клітинах. У шостому екзоні гена *Pit-1* було ідентифіковано

точкову мутацію (A→G), яка спричиняє поліморфізм за сайтом рестрикції *Hinfl*. Показано наявність зв'язку поліморфізму *Pit-1* з надоями молока та мінливістю його характеристик. Так, алельний варіант А пов'язаний з більшим виходом молока та білка в ньому, але при цьому меншим відсотком жиру [225].

Крім того, поліморфізм *Pit-1-Hinfl* був пов'язаний із ростовими показниками худоби *Sanchim* [131], хоча для тварин абердин-ангуської породи такий зв'язок виявлено не було [262].

Встановлено, що для корів молочних порід поліморфізм за геном гіпофіз-специфічного фактору *Pit-1-Hinfl* зумовлює позитивний вплив алеля В на рівень надоїв молока, а алеля А – на підвищену жирність молока [35, 39, 85]. Але, при використанні цього маркеру в селекційних програмах, спрямованих на підвищення рівня молочної продуктивності, більш доцільно враховувати негативну роль генотипу *Pit-1-HinFI^{AA}*, ніж позитивну генотипу *Pit-1-HinFI^{BB}* [8].

Серед мутацій ВРХ особливу увагу приділяють мутації, що забезпечує аномальний розвиток м'язової маси – міостатин-*mh*. Вона є рецесивною та пов'язана з проявом дії гену міостатину (*MSTN*). Фізіологічна дія мутації міостатин-*mh* полягає в подоланні генетичного контролю за гіпертрофованим ростом м'язової маси, що робить можливим запровадження цієї мутації у систему розведення порід ВРХ, особливо, м'ясного напрямку [249].

На жаль, моніторингові дослідження не виявили цієї мутації серед тварин абердин-ангуської, південної м'ясної породи, порід лімузин та симентал [22, 50, 51]), сірої української [34] та голштинської породи [43], хоча у симентальської худоби окремими дослідниками ця аномалія була стійко встановлена [22].

До показників м'ясної продуктивності, які широко використовуються у Світі для оцінки якості м'яса, належать його ніжність та мармуровість. Кількісною характеристикою ніжності м'яса є поперечна пружність м'язового

волокна, яку пов'язують з дією кальцій-залежних протеїназ, що кодуються генами калпаїну (*CAPN*) і калпастатину (*CAST*). Калпаїн-системи вельми чутливі до коливань рівня іонів кальцію, температури, рН, які змінюються одразу після забою тварини [132].

Ген калпаїну (*CAPN1*) складається із 22 екзонів та має розмір біля 30 000 п.н. У його кодуючій частині було виявлено дві заміни, що призводили до зміни в амінокислотній послідовності у положеннях 316 (гліцин на аланін) та 530 (валін на ізолейцин). У нуклеотидній послідовності це заміни С→G та А→G, відповідно. Бажаними алелями, що забезпечують отримання м'яса підвищеної ніжності, є алелі С₃₁₆ та G₅₃₀, а тварини, які гомозиготні за цими алелями, мають найбільший інтерес для дослідження [160].

У роботі М. Л. Добрянської із співавторами [19] показано, що за маркером *CAPN1* частота бажаного алеля G₅₃₀ була на рівні 0,350 для тварин симентальської породи, але 0,728 – південної м'ясної породи та 0,880 – для абердин-ангусів. У той час як тварини сірої української породи були повністю гомозиготними за цим алелем [33, 69].

За поліморфізмом *CAPN1_C316G* було досліджено тварин калмицької та казахської білоголової породи. Частота бажаного алеля С₃₁₆ складала для них 0,270 та 0,115, відповідно [45].

Тиреоглобулін – глікопротеїновий гормон, що синтезується у фолікулярних клітинах щитовидної залози та є попередником трийодтироніну (Т3) та тетрайодтироніну (Т4), які відіграють важливу роль у рості адипоцита, диференціації й гомеостазі жирових відкладень. Ген тиреоглобуліну (*TG5*) розташований на ВТА14 та впливає на товщину жирового прошарку між волокнами м'язової тканини у ВРХ – мармуровість м'яса [125].

Крім того, показано його зв'язок із вмістом жиру в молоці – тварини з генотипом СС за цим геном характеризувалися вірогідно більшим рівнем вмісту жиру в молоці у порівнянні із тваринами генотипу СТ [40].

За результатами дослідження поголів'я худоби м'ясного напрямку продуктивності за ДНК-маркерами, пов'язаними з ознаками м'ясної продуктивності, визначено частоту комерційно бажаного алелю Т (маркеру *TG5*) в породах на рівні: 0,238 для абердин-ангуса, 0,257 – у південній м'ясній та 0,400 – у симентальській [19, 33]. Проте як серед тварин молочного напрямку (на прикладі голштинської худоби) його частота була набагато нижче – 0,100 [88].

Для гену С-рецептора ретиноевої кислоти (*RORC*) відомі дві однонуклеотидні заміни (SNP) – це заміна А→G у шостому інтроні (локус *RORC-G*) та заміна G→A у першому екзоні (локус *RORC-A*). Показано, що генотипи *RORC-G^{AA}* та *RORC-A^{GG}* асоційовані із підвищеною мармуровістю м'яса [252].

Встановлено, що перший із них дуже широко представлений серед тварин таких м'ясних порід, як російська та казахська білоголова худоба, а небажаний алель А локусу *RORC-A* встановлений лише у тварин калмицької породи [78, 86].

У гені стирол-СоА десатурази (*SCD*) описано заміну Т→С, що призводить до заміни амінокислоти валін на аланін. При цьому, кращі смакові якості притаманні м'ясу ВРХ із генотипом СС, що містить олеїнову кислоту із більш низькою температурою плавлення, що робить внутрішньом'язовий жир більш м'яким [251].

Даний алель було виявлено серед тварин ВРХ як м'ясного, так й молочного напрямку продуктивності [78].

1.3.2. Використання мікросателітів ДНК

Згідно з базою даних INRA (French National Institute for Agricultural research; institut.inra.fr), вже на початку 2010-х років на всіх 30 парах хромосом ВРХ було виявлено 2402 локуси мікросателітів ДНК, з яких 2244 є

картованими [1]. В цей же час, мікросателітний аналіз набуває широкого використання й при вивченні генетичного поліморфізму ВРХ молочного та м'ясного напрямку в Україні та сусідніх країнах СНД [20, 24, 25, 26, 44, 80, 89, 106]

Серед різноманітних напрямів використання мікросателітів у скотарстві можна виділити основні:

- контроль походження (встановлення батьківства) та паспортизація тварин;
- оцінка рівня генетичної різноманітності (алельний спектр, гетерозиготність, наявність/відсутність генетичної рівноваги) на породному та внутрішньопородному рівні;
- оцінка рівня міжпородної генетичної диференціації та встановлення філогенетичних зв'язків;
- ступінь інтрогресії геномів при створенні нових порід (особливо, при використанні міжвидової гібридизації для тварин роду *Bos L.*, 1758);
- пошук зв'язків з показниками продуктивності та оцінка можливого використання цих зв'язків у маркер-допоміжній селекції;
- оцінювання негативних наслідків популяційно-генетичних процесів, особливо для малочисельних та автохтонних порід.

Контроль походження (встановлення батьківства) і паспортизація тварин. Висока інформативність мікросателітів робить їх зручним інструментом для вирішення практичних завдань, таких як встановлення батьківства і материнства. При вирішенні такого роду питань вірогідність висновків залежить від інформативності досліджуваних поліморфних локусів, що можна оцінити на основі даних популяційного аналізу [6, 42].

У ВНДІ тваринництва імені академіка Л. К. Ернста була розроблена тест-система на основі мікросателітів (локуси TGLA126, TGLA122, TGLA227, INRA023, ILST005, ILST006, ETH185, ETH10, ETH225, BM1818, BM1824, BM2113, SPS115, сформованих у дві мультиплексні панелі), для проведення

ДНК-експертизи великої рогатої худоби. Її результативність була дуже високою – імовірність ідентичності генотипів особин залежно від породи за 13 мікросателітами була практично виключеною і становила від $6,8 \times 10^{-14}$ до $2,1 \times 10^{-11}$ для неспоріднених тварин та від $8,2 \times 10^{-6}$ до $1,1 \times 10^{-5}$ для напівсибсів. Крім того, були встановлені високі рівні вірогідності результатів підтвердження ($P > 0,99$) і винятки помилки ($P > 0,9999$) батьківства [80].

Аналогічно, в Республіці Білорусь була розроблена імпортозамінна система застосування STR-локусів в оцінці вірогідності походження нащадків великої рогатої худоби чорно-рябої породи з використанням вітчизняних реактивів. При цьому, ефективність контролю походження за п'ятьма STR-локусами складає 0,99019. А використання 11-ти локусів дозволяє досягти рівня вірогідності походження високоцінних племінних тварин з точністю 99,999 % [77, 97].

Оцінка рівня генетичної різноманітності на породному та внутрішньопородному рівні. Оцінка всього спектру різноманіття, створення генетичних паспортів порід потребує вивчення якомога більшої кількості географічно віддалених популяцій. Істотний внесок у характеристику алельного різноманіття порід вносять регіональні популяції, формування алелофонду яких у більшості випадків відбувалося в умовах відносної географічної ізоляції на основі місцевої худоби з власним унікальним алелофондом. Крім того, на генетичну мінливість регіональних популяцій певний вплив чинять специфічні для кожного з регіонів абіотичні фактори.

Аналіз генетичного поліморфізму за мікросателітними локусами було вже проведено для низки порід молочного та м'ясного напрямку – чорно-рябої худоби [24, 25, 26, 37, 62], якутської, холмогорської [106], симентальської, герфордської [44, 103], голштинської [15], казахської білоголової, галовейської [104], швіцької, сичівської, суксунської, істобенської, ярославської [1, 105], шароле [89] та ін.

В Україні з 2007 року проводиться цілеспрямована робота по вивченню стану генетичного різноманіття тварин сірої української породи [1, 16, 89]. Крім того, розпочато роботу з вивчення дуже рідкісних порід, наприклад, липованської червоної острівної худоби, що розповсюджена лише на островах в Дунайсько-Чорноморських плавнях [14].

Високий рівень гетерозиготності, що часто спостерігається, є наслідком високого поліморфізму досліджуваних мікросателітних маркерів і свідчить про доцільність їх використання для оцінки генетичного різноманіття. Таким чином, для одночасної підтримки в популяціях продуктивності та життєздатності при постійному вдосконаленні племінних якостей худоби, необхідно вивчення його генетичного статусу за декількома локусами, що дозволить консолідувати спадкову стійкість тварин, з одного боку, шляхом збільшення кількості нащадків, а також контролювати і підтримувати гетерозиготність на рівні, що забезпечує достатню мінливість та пластичність популяцій з іншого [37].

В цілому, у досліджених популяціях виявлений високий «резерв» генетичного різноманіття за мікросателітними локусами.

Необхідність застосування методів аналізу генетичної мінливості, заснованих на вивченні ДНК, диктується тим, що білкові системи, які раніше широко використовувалися для цієї мети, не можуть повною мірою адекватно відображати генетичну подібність у групах тварин. Справа в тому, що відмінності між синонімічними кодонами не змінюють закодованих амінокислот, а це означає, що процес накопичення мутацій не реєструється аналізом синтезованих організмом білків. Аналіз ДНК використовується не тільки на окремих особинах, а й на цілих популяціях тварин [31].

Оцінка рівня міжпородної генетичної диференціації та встановлення філогенетичних зв'язків. Складні філогенетичні зв'язки між породами ВРХ можуть бути, також, проаналізовані з використанням локусів мікросателітної ДНК. Так, в роботі Ю. Гузеєва [28] було проведено філогенетичний аналіз між

22-ма породами худоби, що розводяться в Україні та РФ за панеллю із 13-ти мікросателітних локусів (TGLA126, TGLA122, INRA023, ILST005, ETH185, ILST006, BM1818, BM1824, BM2113, ETH10, ETH225, SPS115, TGLA227). Ним було встановлено, що генезис окремих популяцій і порід худоби може бути простежений на підставі побудованої дендрограми філогенетичного споріднення великої рогатої худоби різних порід. Сіра українська худоба має унікальну генетичну цінність і у майбутньому буде використана при створенні нових спеціалізованих і комбінованих порід [28].

Ще більш детальний аналіз міжпородних взаємовідносин було проведено К. В. Копиловою із співавторами [20]. В їх дослідженнях проаналізовано дані щодо 25-ти порід (молочні і молочно-м'ясні породи – голштинська, українська чорно-ряба молочна, українська червоно-ряба молочна, українська червона молочна, червона степова, англєрська, симентальська, монбельярдська, лебединська, пінцгау, швіцька, джерсейська, бура карпатська, білоголова українська; м'ясні породи – українська м'ясна, волинська м'ясна, південна м'ясна, знам'янський тип поліської м'ясної, сіра українська, лімузин, шароле, світла аквітанська, кіан, мен-анжу, гаскон) великої рогатої худоби за локусами QTL (*k-Cn*, *βLG*, *GH*, *TG*, *CAPNI* 530), ISSR-маркерами з використанням в якості праймерів фрагментів динуклеотидних та тринуклеотидних мікросателітних локусів (ACC)₆G, (GAG)₆C, (AG)₉C, (GA)₉C, та мікросателітними маркерами, які входять до переліку рекомендованих ISAG (BM1824, BM2113, INRA023, SPS115, TGLA122, TGLA126, TGLA227, ETH10, ETH225 та ETH3). У відношенні локусів мікросателітів ними було встановлено рівень алельного різноманіття та виявлено породо-специфічні алелі мікросателітів.

У цілому, застосування молекулярно-генетичних маркерів є невід'ємним елементом системи збереження в Україні генофонду тварин, шляхом визначення найбільш цінних генотипів та створює реальні передумови для їх

спрямованого використання в програмах із охорони біорізноманіття у популяціях великої рогатої худоби України [20]).

*Ступінь інтрогресії геномів при створенні нових порід (особливо, при використанні міжвидової гібридизації для тварин роду *Bos* L., 1758.* Використання мікросателітного аналізу дозволило оцінити ступінь генетичної подібності між породами *Bos taurus* L., 1758 та іншими представниками цього роду, наприклад, свійським яком [95]. З іншого боку, оцінити ступінь інтрогресії генів свійського яка при створенні гібридів *B. taurus* × *Poephagus grunniens* (L., 1766) [79].

Відмічають, також, суттєві зміни в геномі при міжпородному схрещуванні, навіть вже серед тварин F₁. Так, аналіз рівня генетичної мінливості тварин чорно-рябої породи та їх помісей із абердин-ангуською породою дозволив встановити вірогідні відмінності за частотою алелей для більшості локусів мікросателітів між чистопородними та помісними тваринами [5].

При аналізі алелофонду тварин симентальської, герефордської порід та їх помісей F₁ було встановлено, що масив симентал-геревфордських помісей F₁, сформований в рамках створення нового типу м'ясної худоби, характеризується високим генетичним розмаїттям, відрізняється високою консолідованістю і, хоча генетично і близький до порід, що були використані при його створенні, має унікальний алелофонд, який відображає інтрогресію алелофонду вихідних порід [44].

Пошук зв'язків з показниками продуктивності та оцінка можливого використання цих зв'язків в маркер-допоміжній селекції. Сукупність отриманих даних вказує на доцільність використання ДНК-маркерів у пошуку асоціацій з локусами господарсько-цінних ознак [91]. Так, проведений кореляційний аналіз показав наявність вірогідних залежностей, асоційованих з молочною продуктивністю тварин Баймакського типу симентальської породи

за вісьмома локусами мікросателітної ДНК. При цьому, кореляції можуть мати як позитивний, так і від'ємний характер [103].

Аналогічно, для корів чорно-рябої породи встановлені вірогідні кореляції між певними алелями за локусами мікросателітів та показниками їх молочної продуктивності. При цьому продемонстровано породо- і популяційно-залежний характер виявлених кореляцій [98].

Крім того, встановлено, що у бугай-відтворних корів білоруської чорно-рябої породи виявлено деяку своєрідність за частотою окремих алелів STR-локусів, тому рекомендується при відборі тварин надавати перевагу особинам з наявністю в геномі алельних варіантів, що частіше зустрічаються в групі худоби з високим рівнем молочної продуктивності [6, 62].

Поліморфізм мікросателітних маркерів використовується в селекційній роботі і з породами ВРХ м'ясного напрямку. Випускаються комерційні набори (ДНК-тести) для виявлення тварин з кращими показниками ніжності і мрамуровості м'яса (www.bovigen.com, www.idenity.com, www.nbces.org) [1].

Оцінювання негативних наслідків популяційно-генетичних процесів для малочисельних та автохтонних порід. Широко використовуються мікросателіти і як інструмент для вивчення питань еволюційної генетики, особливо, для малочисельних та автохтонних порід. Наслідком популяційно-генетичних процесів (насамперед, ефекту «засновника» чи ефекту «пляшкового горлечка») може бути або зниження алельного спектру, або зниження фактичної гетерозиготності. Особливу небезпеку варто очікувати навіть не для окремих порід, а для внутрішньопородних типів.

Так, встановлено істотно більш низьку кількість ефективних алелів на мікросателітний локус у якутської худоби [106] та у тварин внутрішньопородного типу «Вазуський» сичівської породи [105], зниження рівня гетерозиготності для тварин породи шароле [89]. У всіх випадках отримані результати пояснювалися наслідками використання обмеженої кількості бугаїв-плідників з метою закріплення бажаних ознак продуктивності

та специфічними умовами утримання худоби (розведення «в собі» через відсутність «прилиття крові»).

З іншого боку, наслідками популяційно-генетичних процесів можуть бути випадки прояву нерівноваги за зчепленням для мікросателітних маркерів, як, наприклад, це було встановлено при аналізі шести порід великої рогатої худоби (суксунської, істобенської, ярославської, сірої української, холмогорської порід та печорського типу холмогорської худоби). Під час цього дослідження було виявлено вірогідну нерівновагу за зчепленням для мікросателітів INRA037 і CSRM60 у популяції сірої української худоби [73].

1.4. Обґрунтування вибору напрямку власних досліджень

Аналіз літературних джерел вказує на широке запровадження ДНК-маркерів різних типів (як QTL-генів, так і мікросателітів ДНК) для порід ВРХ м'ясного та молочного напрямку. Мікросателіти все частіше використовуються в якості універсальної системи генетичних маркерів для аналізу спадкових змін на рівні ядерної ДНК. Вони використовуються в сфері питань популяційної та еволюційної генетики. Серед різноманітних напрямів використання мікросателітів у скотарстві можна виділити наступні: контроль походження (встановлення батьківства) та паспортизація тварин; оцінка рівня генетичної різноманітності (алельний спектр, гетерозиготність, наявність/відсутність генетичної рівноваги) на породному та внутрішньопородному рівні; оцінка рівня міжпородної генетичної диференціації та встановлення філогенетичних зв'язків; ступінь інтрогресії геномів при створенні нових порід (особливо, при використанні міжвидової гібридизації для тварин роду *Bos* L., 1758); пошук зв'язків з показниками продуктивності та оцінка можливого використання цих зв'язків у маркер-допоміжній селекції; оцінювання негативних наслідків популяційно-генетичних процесів, особливо для малочисельних та автохтонних порід.

Таким чином, ДНК-маркери дозволяють вирішувати цілу низку різноманітних завдань як практичного, так і суто теоретичного спрямування. Хоча «новоствореним» породам (у т.ч. внутрішньопородним і зональним типам), для яких характерні низька консолідованість генофонду, обмежена чисельність плідників та високий рівень інбредованості, при плануванні досліджень приділяється недостатньо уваги. Тому в останній час набувають особливої актуальності дослідження «тонкої» генетичної структури порід (особливо, нещодавно створених) з використанням молекулярно-генетичних маркерів (як структурних генів, так і локусів мікросателітів ДНК), визначення механізмів формування цієї структури, а також пошук можливих асоціацій генетичних маркерів з показниками продуктивності, що надають можливість запровадження маркер-допоміжної селекції.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Матеріали та лабораторні методи дослідження

Дослідження було проведено на поголів'ї корів таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (загалом – 192 голови) ДП «ДГ Асканійське» Асканійської державної сільськогосподарської дослідної станції Інституту зрошуваного землеробства НААН Каховського району Херсонської області. З них 92 голови належали до групи ВЧС, а 100 – групи НЧС. Матеріалом для дослідження були біологічні проби тканини (вушні вищипи). Виділення ДНК проводили на колонках Nexttec (Nexttec Biotechnologie GmbH, Germany) згідно з рекомендаціями виробника та перхлоратним методом за методиками Всеросійського науково-дослідного інституту тваринництва імені академіка Л. К. Ернста [42, 67].

Усі лабораторні дослідження було проведено в умовах лабораторії молекулярної генетики тварин Центру біотехнології та молекулярної діагностики тварин Федеральної державної бюджетної наукової установи «Всеросійський науково-дослідний інститут тваринництва імені академіка Л. К. Ернста» (РФ). Загальну схему проведених досліджень наведено на рисунку 2.1.

2.1.1. Лабораторні методи аналізу поліморфізму ділянки гена гормону росту (*bGH_ex5_C1241G*)

Аналіз поліморфізму *bGH_ex5_C1241G* проводили методом ПЛР-ПДРФ аналізу. Для ампліфікації фрагмента гена, що містить мутацію *bGH_ex5_C1241G*, використовували наступні праймери: 5'-GCT GCT CCT GAG GGC CCT TCG-3 '(forward); 5'-GCG GCG GCA CTT CAT GAC CCT-3' (reverse).

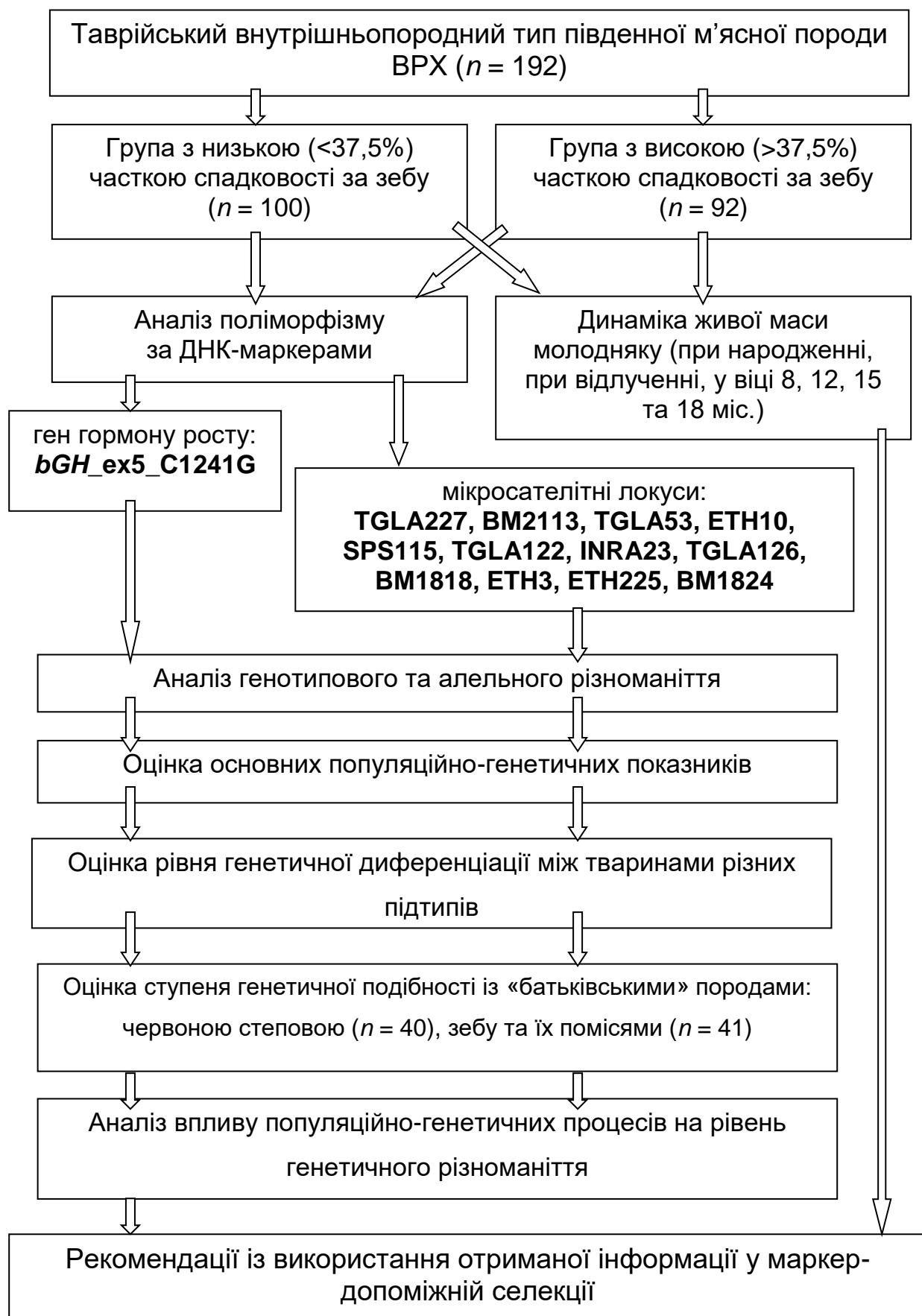


Рис. 2.1. Загальна схема дослідження

Аналіз ДНК та постановку ПЛР здійснювали відповідно до методичних рекомендацій з використання методу полімеразної ланцюгової реакції у тваринництві [67].

Реакції ампліфікації виконували на термоциклері «Eppendorf» у наступному режимі: перший цикл – 94 °С, 4 хв.; наступні 35 циклів – 94°С, 45 с.; 65°С, 45 с.; 72°С, 45 с.; заключний цикл – 72°С, 7 хв.

Продукти ампліфікації гідролізували рестриктазою *AluI* протягом 10 годин і розділяли методом електрофорезу в 3 % агарозному гелі в буфері ТАЕ при напрузі 120 В.

Після рестрикції залежно від генотипу тварини утворювалися фрагменти довжиною 240, 173 та 67 п.н. При цьому, фрагмент довжиною 240 п.н. відповідає алелю V, а фрагменти довжиною 173 та 67 п.н. – алелю L (рис. 2.2).

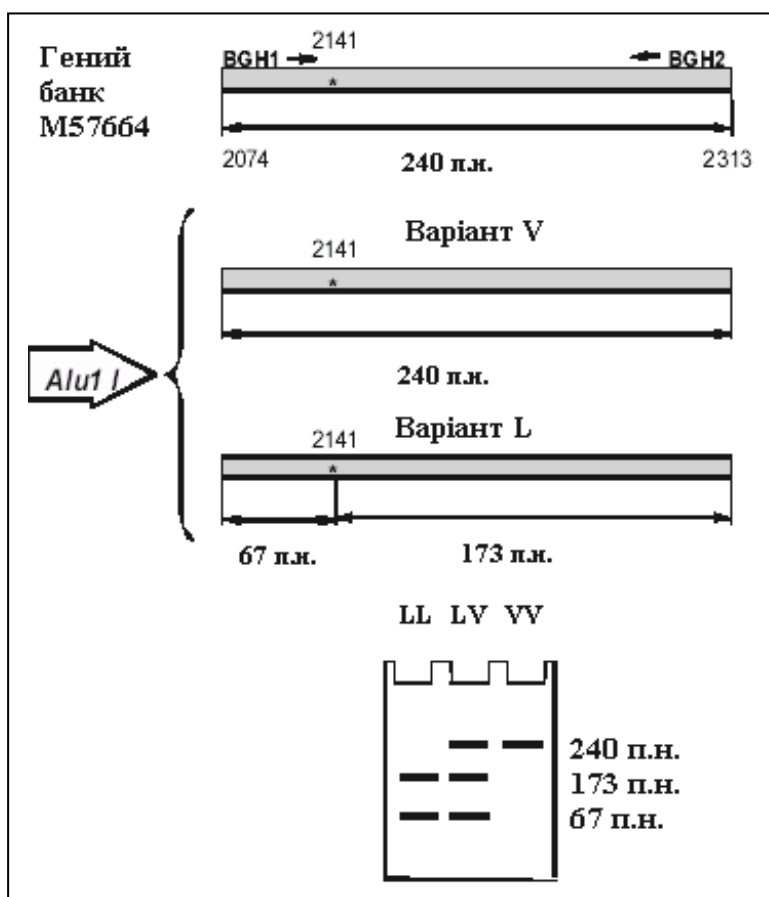


Рис. 2.2. Схема аналізу поліморфізму *bGH_ex5_C1241G*

Результати електрофоретичного розділення фрагментів ампліфікації і рестрикції реєстрували в ультрафіолеті з використанням системи документації зображень «UVT-1» (Biometra, Німеччина).

2.1.2. Лабораторні методи аналізу поліморфізму мікросателітних локусів ДНК

Крім тварин південної м'ясної породи, в аналізі також було використано матеріал від чистокровного зебу ($n = 12$), а також помісей зебу × швіцька порода ($n = 29$) із банку генетичного матеріалу Федеральної державної бюджетної наукової установи «Всеросійський науково-дослідний інститут тваринництва імені академіка Л. К. Ернста». В якості референтної групи було використано тварин червоної степової породи ($n = 40$) племрепродуктору ДП «Степове» Миколаївського району Миколаївської області.

Екстракцію ДНК проводили за методиками, що описані вище.

Аналіз ДНК і постановку ПЛР проводили згідно методичних розробок Центру біотехнології і молекулярної діагностики Всеросійського науково-дослідного інституту тваринництва імені академіка Л. К. Ернста [67]. У дослідженнях використовували 12 мікросателітних локусів, що рекомендовані ISAG: TGLA227, BM2113, TGLA53, ETH10, SPS115, TGLA122, INRA23, TGLA126, BM1818, ETH3, ETH225 та BM1824 (табл. 2.1). Для аналізу всіх 12 мікросателітів виконували одну мультиплексну ПЛР, що дозволяла діагностувати поліморфізм по всіх локусах одночасно.

Аналіз ампліфікованих фрагментів здійснювали за допомогою приладу для капілярного електрофорезу ABI 3130xl (Applied Biosystems, США). Для ідентифікації алелів мікросателітних локусів використовували програму GeneMapper ID v. 3.2. Обробку даних капілярного електрофорезу проводили шляхом переведення довжин фрагментів у числовий вираз шляхом порівняння їх рухливості зі стандартом молекулярної маси ДНК.

Таблиця 2.1

**Загальна характеристика мікросателітних локусів
використаних в аналізі**

Локус / хромосома	Тандемний повтор	Праймери	Джерело
BM1818 (BTA23)	(TG) _n	F: AGCTGGGAATATAACCAAAGG R: AGTGCTTTCAAGGTCCATGC	[112]
BM1824 (BTA1)	(GT) _n	F: GAGCAAGGTGTTTTTCCAATC R: CATTCTCCAACCTGCTTCCTTG	[113]
BM2113 (BTA2)	(CA) _n	F: GCTGCCTTCTACCAAATACCC R: CTTCTGAGAGAAGCAACACC	[114]
ETH3 (BTA19)	(GT) _n AC(GT) ₆	F: GAACCTGCCTCTCCTGCATTGG R: ACTCTGCCTGTGGCCAAGTAGG	[236]
ETH10 (BTA5)	(AC) _n	F: GTTCAGGACTGGCCCTGCTAACA R: CCTCCAGCCCACTTTCTCTTCTC	[236]
ETH225 (BTA9)	(TG) ₄ CG(TG)(CA) _n	F: GATCACCTTGCCACTATTTCTCT R: ACATGACAGCCAGCTGCTACT	[204]
INRA23 (BTA3)	(AC) _n	F: GAGTAGAGCTACAAGATAAACTTC R: TAACTACAGGGTGTTAGATGAACTC	[118]
SPS115 (BTA15)	(CA) _n TA(CA) ₆	F: AAAGTGACACAACAGCTTCACCAG R: AACCGAGTGTCTAGTTTGGCTGTG	[185]
TGLA53 (BTA16)	(TG) ₆ CG(TG) ₄ (TA) _n	F: GCTTTCAGAAATAGTTTGCATTCA R: ATCTTCACATGATATTACAGCAGA	[185]
TGLA122 (BTA21)	(AC) _n (AT) _n	F: AATCACATGGCAAATAAGTACATAC R: CCCTCCTCCAGGTAATCAGC	[185]
TGLA126 (BTA20)	(TG) _n	F: CTAATTTAGAATGAGAGAGGCTTCT R: TTGGTCTCTATTCTCTGAATATTCC	[185]
TGLA227 (BTA18)	(TG) _n	F: GGAATTCCAAATCTGTAAATTTGCT R: ACAGACAGAACTCAATGAAAGCA	[185]

2.2. Статистичні методи аналізу

2.2.1. Математико-статистичні методи аналізу динаміки живої маси молодняку великої рогатої худоби

Аналіз було проведено у два етапи. На першому етапі, на основі ретроспективних даних племінного обліку ДП «ДГ Асканійське» за 1988-2005 рр. виконано оцінку показників племінної цінності (EBV) з використанням процедури BLUP [60]. За ростовими показниками було оцінено

245 телиць таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи груп ВЧС та НЧС.

В якості фіксованого фактора в модель був включений рік народження тварини, випадкового фактора – група, до якої вона належала. Оцінка племінної цінності була проведена для наступних показників росту молодняку: жива маса при народженні (M0), при відлученні (M210d), у 8-м (M8), 12-ть (M12), 15-ть (M15) та 18-ть (M18) місяців.

Модель (BLUP Sire Model), яка була нами використана для розрахунку оцінок племінної цінності, мала наступний вигляд:

$$y = X \cdot \beta + Z \cdot \alpha + \varepsilon, \quad (2.1)$$

де: y – вектор спостережуваних значень залежної змінної; β – вектор фіксованих ефектів (рік народження); α – вектор рандомізованих ефектів (група); ε – вектор випадкових залишкових (неврахованих) ефектів; X і Z – відомі матриці, що відносяться до оцінюваних ефектів.

Модель (2.1) рівняння змішаної моделі має наступний вигляд:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + \lambda \cdot I \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \bar{\beta} \\ \bar{\alpha} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad (2.2)$$

де:

$$\lambda = \frac{4 - h^2}{h^2}, \quad (2.3)$$

де: h^2 – коефіцієнт успадкованості ознаки.

Рішення рівняння (2.2) було отримано за допомогою функцій матричної алгебри, вбудованої до табличного редактора MS Excel.

Отримані дані надалі було оброблено за допомогою аналізу головних компонент [102] для визначення груп показників, що мають дуже високий рівень кореляції між собою.

На другому етапі було проведено аналіз даних, отриманих від тварин із встановленим генотипом. В якості показників динаміки живої маси молодняку були використані наступні: жива маса при народженні (M0), в 210 діб (при

відлученні; M210d), у віці 8 міс. (M8), 12 міс. (M12), 15 міс (M15) та 18 міс (M18). Окрім цього, застосовано три показники інтенсивності росту: середньодобовий приріст від народження до віку 18 міс. (ADG), середньодобовий приріст від народження до відлучення (ADG1) та середньодобовий приріст від відлучення до віку 18 міс. (ADG2).

Основу експерименту складала перевірка нуль-гіпотези щодо відсутності відмінностей за показниками росту живої маси між тваринами, що мали різний генотип (за геном гормону росту: LL, LV або VV), або мали певні алелі за локусами мікросателітів. Її перевірку було проведено шляхом здійснення однофакторного дисперсійного аналізу [102].

Більш детальний аналіз було застосовано при розподілі тварин на дві групи за наявністю/відсутністю в їх генотипі певного алеля. У цьому випадку для порівняння таких груп було використано критерій Стьюдента [102].

Всі статистичні розрахунки було проведено з використанням пакету статистичних програм STATISTICA [102].

2.2.2. Математико-статистичні методи аналізу генетичного поліморфізму

Для всіх тварин, яких було включено до аналізу, розраховано частоти генотипів та алелів (як за геном гормону росту, так і за кожним локусом мікросателітів). Крім того, для кожного локусу було розраховано [12, 38]:

- фактичну (H_o) та очікувану (H_e) гетерозиготність;
- кількість алелів на локус (N_a);
- ефективну кількість алелів (A_e);
- індекс фіксації (F_{is}).

Також, було визначено частоту унікальних алелів (private alleles), тобто, алелів, що були виявлені тільки серед тварин певної групи чи певної породи.

Для оцінки рівня генетичної мінливості тварин різних порід у цілому для всіх мікросателітних локусів було застосовано наступні показники:

- середню кількість алелів на локус (N_a);
- середню кількість алелів із частотою не менше 0,05 на локус (N_a (95 %));
- середню ефективну кількість алелів (A_e) на локус;
- середню фактичну (H_o) та очікувану (H_e) гетерозиготність на локус;
- середню частоту локусів із унікальними алелями (P_{ra}).

Теоретичну кількість алелів для різних мікросателітних локусів було розраховано за моделлю SMM [209] та IAM [162, 231] з використанням програми MICROSATELLITE ANALYSER [154].

Оцінку стану генетичної рівноваги за кожним локусом було виконано методом MCMC [193].

Розрахунки здійснено за допомогою комп'ютерних програм GenAlEx [233] та GENEPOP [241].

Оскільки як для різних локусів мікросателітів, так і для різних груп худоби було проаналізовано відмінну кількість особин, оцінку кількості алелів (та унікальних алелів) було проведено за rarefaction-методом (для вибірки, що складається зі 100 випадково обраних особин) із застосуванням програми HP-Rare [206].

Ступінь відмінностей між тваринами різних груп за частотами алелів 12 мікросателітних локусів було розраховано з використанням критерію Хі-квадрат К. Пірсона із визначенням рівня значущості за методом Монте-Карло. Всі розрахунки було проведено з використанням програми PAST [194].

Індекси фіксації (або F-статистики С. Райта), що дозволяють визначити ступінь генетичної диференціації, було розраховано на підставі методу, запропонованому у роботі [259] як для кожного локусу мікросателітів окремо, так і для всіх локусів у цілому з використанням програми FSTAT [187].

Аналіз молекулярної мінливості (AMOVA) на основі емпіричного розподілу генотипів 12-ти локусів мікросателітів із визначенням рівня значущості оцінки Φ_{st} на підставі permutation-методу (використано 999 перестановок) було проведено з використанням програми GenAlEx [233].

Для аналізу «тонкої» генетичної структури тварин груп ВЧС та НЧС таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи нами було використано метод, що реалізовано в програмі STRUCTURE [240]. Він базується на байєсівському алгоритмі розрахунку на основі розподілу частот мультилокусних генотипів за мікросателітами для кожної тварини – оцінки «пропорції суміші» (admixture proportions, Q), що фактично є вірогідністю віднесення її до однієї з K «батьківських» груп. Під час аналізу нами було використані значення K , що коливалися в межах від 1 до 7.

Для аналізу наслідків популяційно-генетичних процесів у популяціях корів вище зазначеної породи різних груп було використано чотири різних методики. По-перше, для кожного локусу мікросателітів (як в межах обох груп, так й для породи в цілому) нами було розраховано оцінки M -ratio (тобто, відношення загальної кількості зареєстрованих алелей до ліміту довжин алелів [167]).

По-друге, проведено порівняння між оцінками фактичної гетерозиготності (H_o) та рівноважної (H_{eq}), що мала б місце, якщо популяція знаходиться у стані рівноваги між мутаційним процесом та дрейфом генів. Оцінку останньої проводили за методами SMM, IAM, TPM, що реалізовані у програмі Bottleneck [235]. Гіпотезу відсутності прояву ефекту «пляшкового горлечка» було перевірено з використанням непараметричного критерію знаків [108]. По-третє, наявність нерівноваги за зчепленням (LD) між всіма парами використаних мікросателітних локусів було проаналізовано за допомогою програми PopGene [261].

Нарешті, оцінки ефективної чисельності популяції (N_e) було розраховано за мультілокусними генотипами 12 мікросателітних локусів з використанням програми NeEstimator [234].

Для оцінки ступеня генетичної подібності було використано два підходи: Assignment-тест за результатами аналізу мікросателітних мультілокусних генотипів [210] з використанням програми GenAlEx [233] та розрахована матриця попарних генетичних відстаней [226]. В подальшому за останнім алгоритмом було побудовано дендрограму подібності (метод UPGMA), а також графік розподілу центроїдів груп у просторі перших двох головних координат.

Аналіз та узагальнення отриманих даних було проведено на кафедрі генетики, годівлі тварин та біотехнології МНАУ.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Генотипова та алельна характеристика великої рогатої худоби південної м'ясної породи за локусами мікросателітів

Південна м'ясна порода була створена за використання генетичного матеріалу таких порід, як червона степова, шортгорн, санта-гертруда, герефорд, шароле та кубинський зебу [65]. На теперішній час у межах таврійського внутрішньопородного типу цієї породи виділяють дві групи – із часткою спадковості за зебу до 37,5 % (група НЧС) та із часткою спадковості за зебу вище 37,5 % (група ВЧС). При цьому, аналіз генетичного різноманіття цієї худоби було проведено лише з використанням імуногенетичних маркерів [13, 65, 82] та декількох структурних генів – гормону росту, каппа-казеїну, тиреоглобуліну та калпаїну [33, 51, 69]. Крім того, М. Добрянською зі співавторами [19] для аналізу рівня поліморфізму за молекулярно-генетичними маркерами тварин цієї породи було використано підхід ISSR-PCR. Але визначення ступеня генетичної мінливості тварин цієї породи (як в цілому, так і у розрізі окремих груп) з використанням надваріабельних ділянок ДНК (мікросателітів) проведено ще не було.

Локус TGLA227. Серед 146 особин, проаналізованих за даним локусом, було виявлено 34 різних генотипових варіанти. Деякі з них були широко представлені серед досліджуваних тварин – генотипи TGLA277^{77/77} (відмічено у 29 особин), TGLA277^{77/83} (16 особин) та TGLA277^{77/89} (15 особин). Проте частина тварин мала рідкісні генотипи – 15 різноманітних генотипових варіантів зустрічалися в популяції лише по одному разу, а ще п'ять – лише у двох випадках. Серед тварин групи НЧС рідкісні генотипи зустрічались десять разів (50,0 % від кількості визначених генотипів), а серед ВЧС – 13 (48,1 %).

У цілому, спостерігаються вірогідні відмінності між частотами окремих генотипових варіантів серед тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 50,64$; $df = 33$; $p_{MC} = 0,002$).

При аналізі алельного різноманіття, встановлено, що частота окремих варіантів алелів локусу TGLA277 вірогідно відрізнялась у досліджених тварин породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 40,14$; $df = 14$; $p_{MC} < 0,001$). При цьому спостерігається істотна нерівномірність розподілу різних алелів (рис. 3.1). Так, з 15 визначених алелів, відносно високу частоту (0,10-0,45) мали лише п'ять, а решта – зустрічалися з частотою менше 0,05.

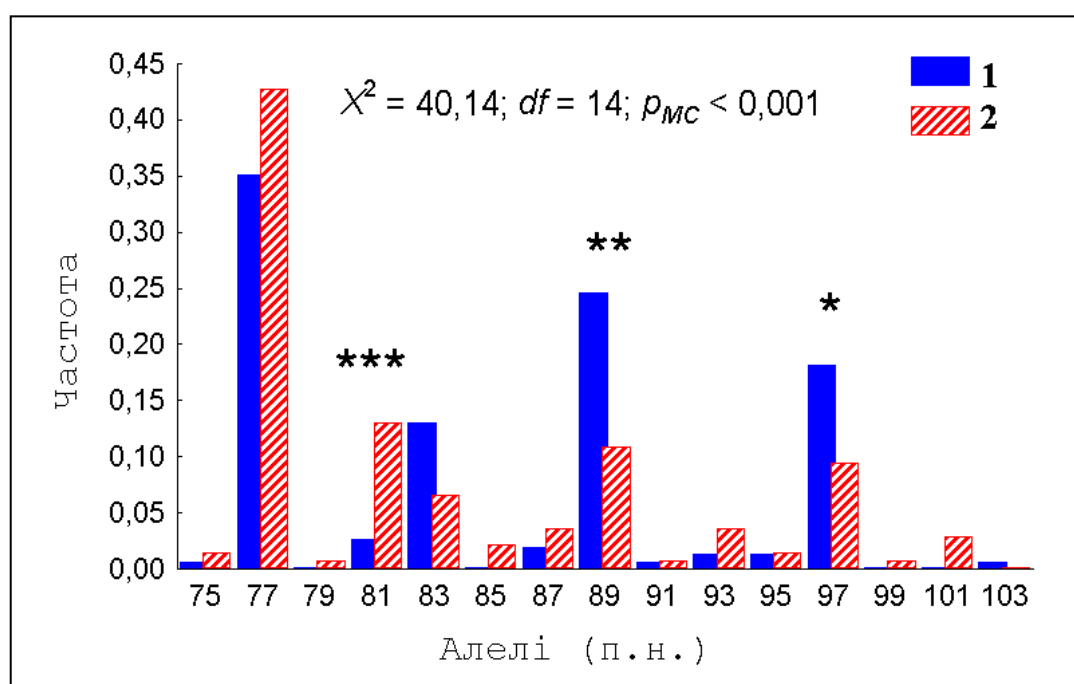


Рис. 3.1. Розподіл за частотою алелів локусу TGLA277 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Худоба проаналізованої популяції, також, відрізнялася за кількістю унікальних генотипів – серед особин групи НЧС нами було відмічено лише

сім таких генотипів (20,6 %), проте як серед особин ВЧС – 14 (41,2 %); ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0,114$).

Серед тварин групи ВЧС вірогідно частіше спостерігався алель TGLA277⁸¹, проте як за частотою алелів TGLA277⁸⁹ та TGLA277⁹⁷, навпаки, тварини групи НЧС переважали особин ВЧС (додаток Д).

Крім того, частина досліджуваних тварин різних груп мала ряд унікальних алелів, які не були представлені у тварин іншої груп. Так, лише у особин групи НЧС було відмічено наявність алеля TGLA277¹⁰³, а серед тварин групи ВЧС зустрічалась чотири унікальних алеля даного локусу – TGLA277⁷⁹, TGLA277⁸⁵, TGLA277⁹⁹ та TGLA277¹⁰¹ (додаток Д).

Локус VM2113. Серед 191 особини, яких було проаналізовано за даним локусом, виявлено 28 різних генотипових варіантів. З них широко представленими серед досліджуваних тварин були генотипи VM2123^{125/135} (відмічений у 27 особин), VM2123^{125/125} (24 особини) та VM2123^{125/137} (16 особин).

Рідкісні генотипи (які зустрічалися тільки по одному разу) представлені п'ятьма варіантами. Ще шість генотипів зустрічалися двічі. Серед тварин групи НЧС рідкісні генотипи було зафіксовано у семи випадках (38,9 % від кількості зареєстрованих генотипів), а серед тварин ВЧС – у дев'яти (37,5 %).

У цілому, спостерігаються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у тварин південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 86,65$; $df = 27$; $p_{MC} < 0,001$).

За кількістю унікальних генотипів, тварини проаналізованої популяції також відрізнялися – серед особин групи НЧС було відмічено лише чотири таких генотипи (14,3 %), у той час як серед особин ВЧС – 10 (35,7 %). Проте, ці відмінності були невірогідними (точний критерій Фішера: $p_F = 0,129$).

Встановлено, що частота окремих алельних варіантів вірогідно відрізнялась у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 80,68$; $df = 9$;

$p_{MC} < 0,001$). При цьому спостерігається суттєва нерівномірність за частотою розподілу окремих алелів (рис. 3.2). Так, з 10 визначених алелів значущу частоту (вище 0,10) мали лише п'ять. Мінорними були алелі VM2123¹²⁷ та VM2123¹³³ (з частотами 0,005 та 0,008, відповідно).

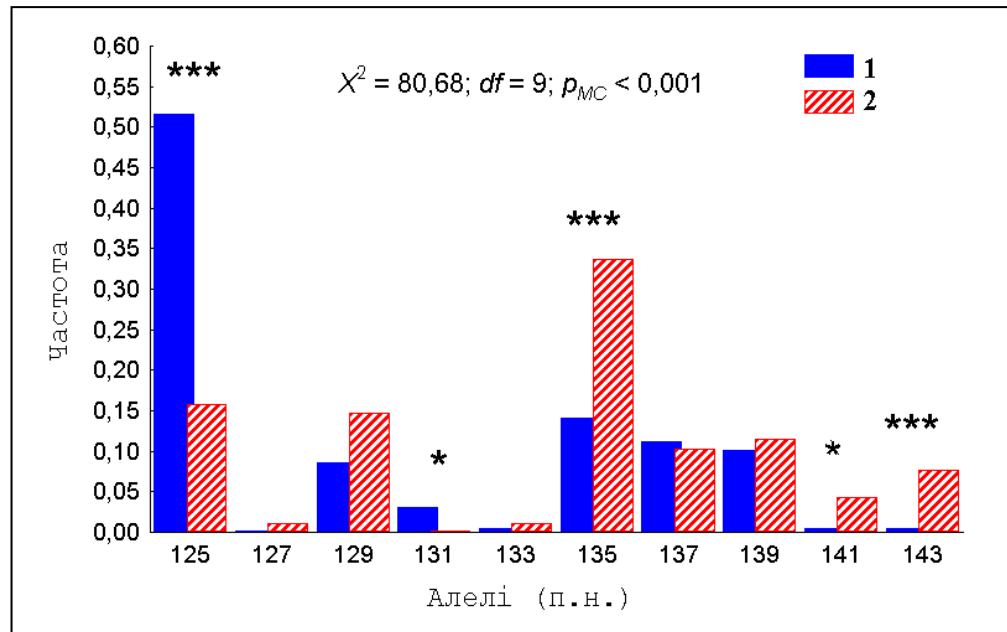


Рис. 3.2. Розподіл за частотою алелів локусу VM2113 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Серед корів групи НЧС вірогідно частіше зустрічалися алелі VM2123¹²⁵ та VM2123¹³¹, хоча за частотою алелів VM2123¹³⁵, VM2123¹⁴¹ та VM2123¹⁴³, навпаки, тварини групи ВЧС переважали особин НЧС (додаток Д).

Частина досліджуваних тварин різних груп мала ряд унікальних алелів, які не були представлені у тварин іншої групи. Так, лише серед особин групи НЧС зустрічався алель VM2123¹³¹, а серед тварин ВЧС – алель VM2123¹²⁷ (додаток Д).

Локус TGLA53. Всього було виявлено 25 генотипових варіанти даного локусу в 107 досліджених особин. З них широко представленими були генотипи TGLA53^{156/156} (відмічений у 26 особин), TGLA53^{156/164} та

TGLA53^{164/164} (по 13 разів). Натомість, деякі генотипи зустрічалися дуже рідко – дев'ять генотипів лише один раз та ще сім – по два рази. Таким чином, майже 2/3 всіх виявлених генотипів варто віднести до рідкісних. Серед тварин групи ВЧС та НЧС рідкісні генотипи зустрічалися по дев'ять разів (60,0 % та 45,0 % від загальної кількості виявлених генотипів, відповідно).

В цілому, спостерігаються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 46,99$; $df = 12$; $p_{MC} < 0,001$).

За кількістю унікальних генотипів тварини групи ВЧС вдвічі переважали тварин НЧС (10 та 5, відповідно), проте, ці відмінності були невірогідними (точний критерій Фішера: $p_F = 0,216$).

Загалом для цього локусу було зареєстровано наявність 13 алелів, з яких найбільш поширеними були TGLA53¹⁵⁶ та TGLA53¹⁶⁴. Характер розподілу за частотою алелів свідчить про суттєві відмінності між тваринами різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 46,99$; $df = 12$; $p_{MC} < 0,001$). Худоба групи НЧС характеризувалася підвищеною частотою алеля TGLA53¹⁵⁶ (0,358), проте як тварини ВЧС – вірогідно переважали їх за частотою алелів TGLA53¹⁶² та TGLA53¹⁶⁶ (рис. 3.3).

Частина досліджених тварин різних груп мала ряд унікальних алелів, які не були представлені серед тварин іншої групи. Так, лише у особин групи НЧС зустрічалися алелі TGLA53¹⁶⁸ та TGLA53¹⁸⁴ (із частотою 0,018 та 0,009, відповідно), а у корів ВЧС – алель TGLA53¹⁵⁴ (частота якого склала 0,038).

Локус ETH10. У 192 особин, проаналізованих за цим локусом, було виявлено 25 різних генотипових варіантів. З них широко представленими у досліджуваних тварин були генотипи ETH10^{209/211} (у 31 особини), ETH10^{217/219} (у 19 особин), ETH10^{209/219} та ETH10^{211/217} (у 17 особин).

Крім того, відмічено лише шість рідкісних генотипів (чотири генотипи зареєстровано по одному разу та два генотипи – двічі). Але у розрізі окремих

груп кількість унікальних генотипів була суттєво більшою (вісім та дев'ять, відповідно).

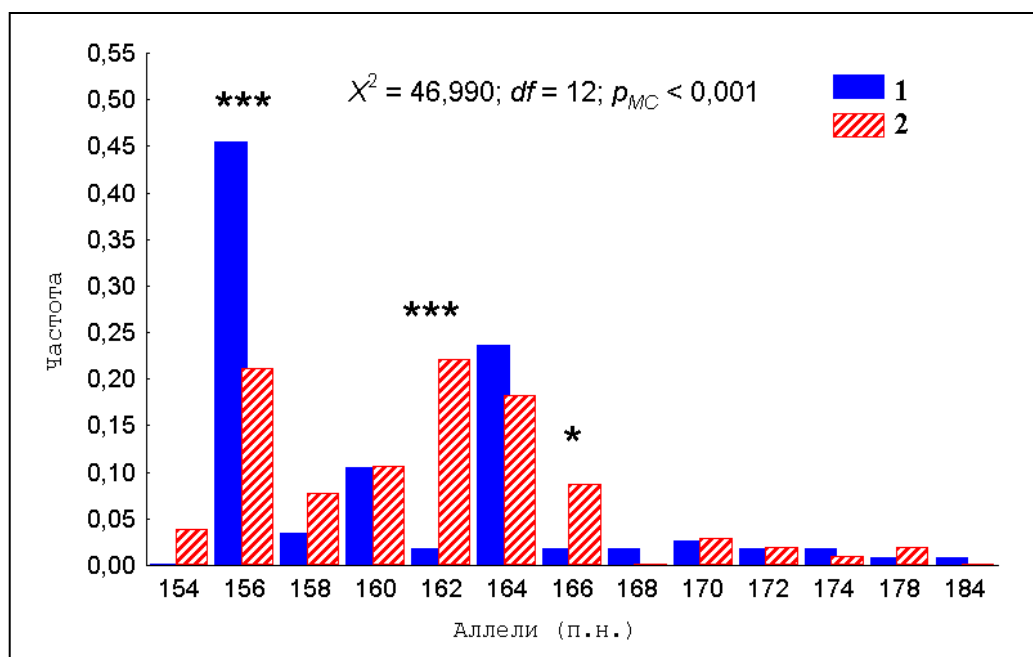


Рис. 3.3. Розподіл за частотою алелів локусу TGLA53 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

В цілому, спостерігаються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у тварин південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 47,83$; $df = 24$; $p_{МС} < 0,001$).

Корови проаналізованої популяції майже не відрізнялися за кількістю унікальних генотипів – серед особин групи НЧС було відмічено лише два таких варіанти (8,0 %), у той час як серед особин ВЧС – три (12,0 %).

Низьким було й алельне різноманіття – у досліджених тварин виявлено загалом лише дев'ять алелів. При цьому, частота окремих із них вірогідно відрізнялась у худоби південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 35,27$; $df = 8$; $p_{МС} < 0,001$). Так, корови групи НЧС переважали за частотою алелів $ETH10^{217}$ та $ETH10^{221}$, а тварини ВЧС – за частотою алелів $ETH10^{209}$ та $ETH10^{213}$ (рис. 3.4).

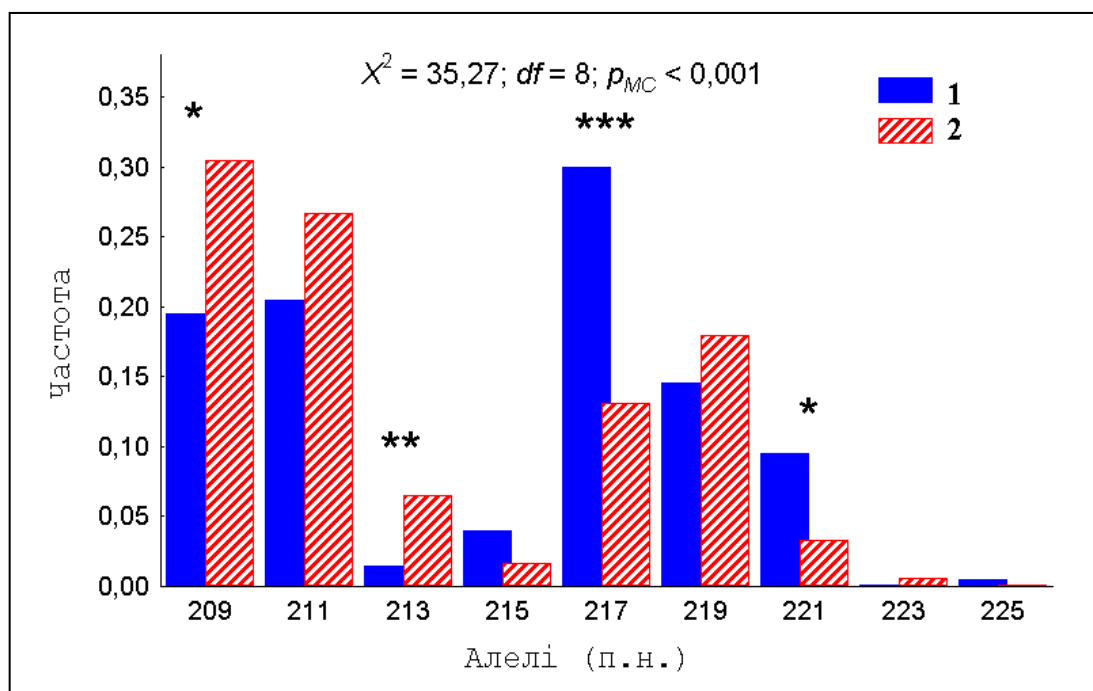


Рис. 3.4. Розподіл за частотою алелів локусу ETH10 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Два алеля були унікальними – ETH10²²⁵ (відмічений лише серед тварин групи НЧС) та ETH10²²³ (відмічений лише серед тварин групи ВЧС) (додаток Д).

Локус SPS115. Серед тварин, тестованих за даним локусом (192 особи), було виявлено 19 різних генотипових варіанти. З них широко представленими у досліджуваних тварин були генотипи SPS115^{248/250} (відмічений у 36 особин), SPS115^{248/248} (31 особина), SPS115^{248/252} (25 особин) та SPS115^{248/256} (23 особи). При цьому, рідкісні генотипи (які зустрічалися тільки один раз) представлені лише трьома варіантами. Ще один генотип зустрічався двічі.

Серед тварин групи НЧС рідкісні генотипи зустрічались чотири рази (23,5 %), а серед тварин ВЧС – три (20,0 %).

В цілому, спостерігаються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин дослідженої породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 28,89$; $df = 18$; $p_{MC} < 0,05$).

Щодо унікальних генотипів, тварини проаналізованої популяції також мали певні відмінності – серед особин групи НЧС було відмічено тільки чотири таких варіанти (21,1 %), але в особин групи ВЧС – лише два (10,5 %). Проте, ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0,660$).

Всього було зареєстровано вісім алельних варіантів, при цьому, алель SPS115²⁴⁴ був відмічений безпосередньо у корів групи НЧС (рис. 3.5).

Що стосується алельного різноманіття, то і тут частота окремих варіантів алелів вірогідно відрізнялась у представниць південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 16,88$; $df = 7$; $p_{MC} < 0,05$).

При цьому, серед тварин її групи НЧС вірогідно вищою була частота алелів SPS115²⁵⁶ та SPS115²⁵⁸ (рис. 3.5). З іншого боку, особини групи ВЧС вірогідно переважали за частотою алеля SPS115²⁵² (додаток Д).

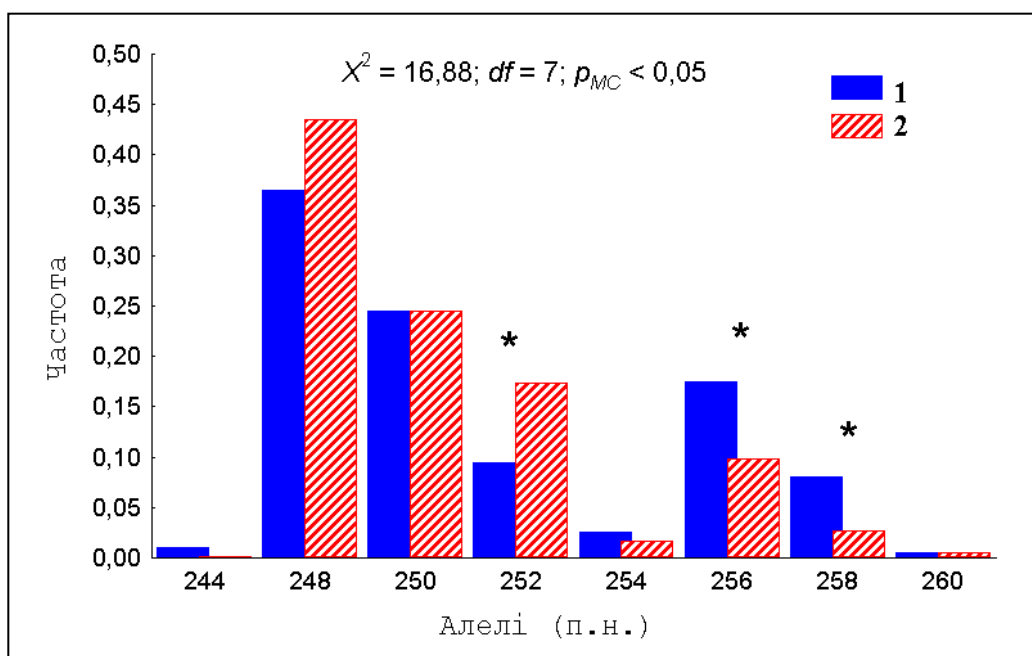


Рис. 3.5. Розподіл за частотою алелів локусу SPS115 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Локус TGLA122. У відношенні даного локусу було зареєстровано один з найвищих показників генетичного різноманіття – серед 192 особин, прогенотипованих за даним локусом, було виявлено 31 генотиповий варіант. Найбільш поширеними з них було два – TGLA122^{143/151} (зустрічався у 28 особин) та TGLA122^{143/143} (22 особини). З іншого боку, сім генотипових варіантів зустрічалися у досліджуваних тварин рідко (три – лише один раз та чотири – двічі).

Але, якщо розглядати кількість рідкісних варіантів у розрізі окремих груп, їх кількість буде значною – 11 серед тварин групи НЧС (45,8 %) та сім серед тварин ВЧС (25,9 %).

Нами було відмічено вірогідні відмінності частоти окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 91,42$; $df = 30$; $p_{MC} < 0,001$).

За унікальними генотипами, корови проаналізованої популяції також відрізнялися – серед особин групи НЧС було відмічено лише чотири таких варіанта (12,9%), а у представниць групи ВЧС – сім (22,5 %). Проте, ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0,508$).

Для даного локусу було зареєстровано лише дев'ять алельних варіантів (рис. 3.6). Характерною особливістю локусу TGLA122 є те, що мають місце значні «провали» у розподілі алелів за їх довжиною. Так, наприклад, на інтервалі між алелем TGLA122¹⁵³ та алелем TGLA122¹⁶⁹ можна було очікувати наявність дев'яти алелів, тоді як фактично серед досліджуваних тварин південної м'ясної породи було відмічено лише три з них (рис. 3.6).

В цілому, за частотою окремих варіантів алелів встановлено вірогідні відмінності у худоби дослідженої породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 81,38$; $df = 8$; $p_{MC} < 0,001$). Серед тварин групи НЧС вірогідно частіше спостерігався алель TGLA122¹⁴³, тим часом частота алелів TGLA122¹⁴⁵ та TGLA122¹⁴⁹, навпаки, була вищою у тварин групи ВЧС (додаток Д).

Алель TGLA122¹⁴¹ було відмічено лише один раз і виключно серед тварин групи ВЧС (додаток Д).

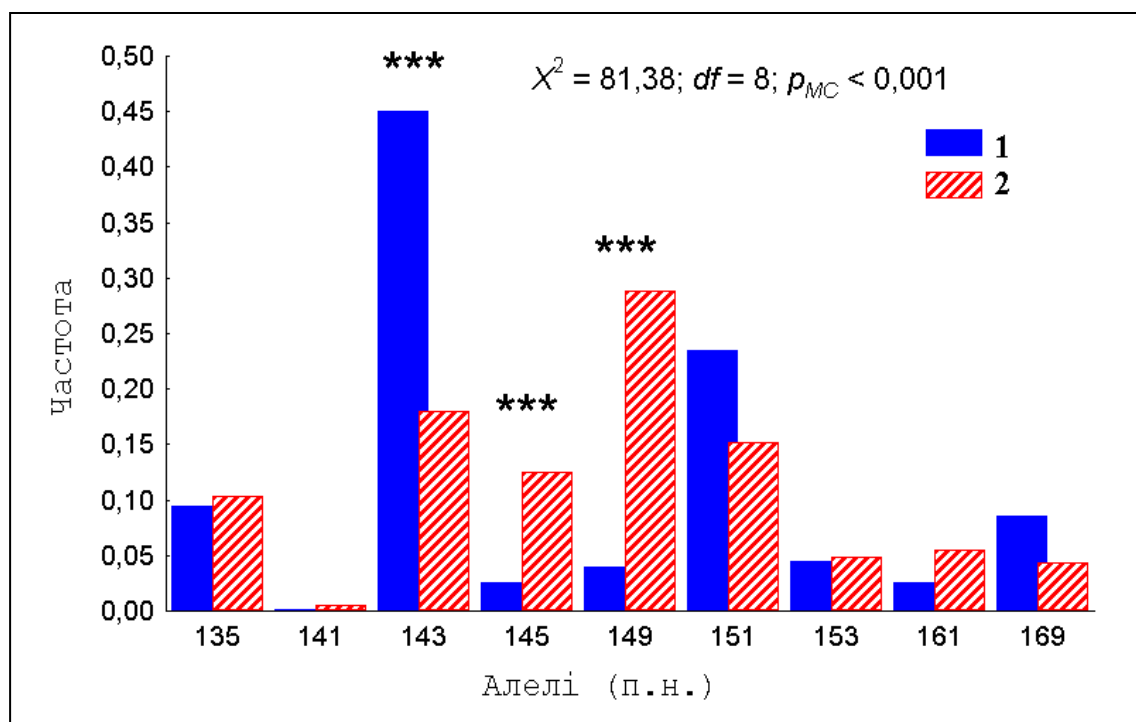


Рис. 3.6. Розподіл за частотою алелів локусу TGLA122 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Локус INRA23. Серед 192 особин, досліджених за даним локусом, було виявлено 37 різних генотипових варіантів. З них широко представленими у піддослідних тварин були генотипи INRA23^{202/214} (відмічений у 32 особин) та INRA23^{214/214} (25 особин). При цьому, загальна кількість генотипів, що була відмічена у тварин групи ВЧС майже у півтора рази перевищувала аналогічний показник у особин групи НЧС (32 та 20, відповідно).

З іншого боку, кількість рідкісних генотипів, які зустрічалися тільки по одному разу (10 генотипів) чи двічі (11 генотипів) значна і для породи в цілому складає майже 57 % від загальної кількості зареєстрованих генотипів за цим локусом.

Худобі групи НЧС унікальні генотипи властиві були сім разів (35,0 % від кількості зареєстрованих генотипів), а тваринам ВЧС – 16 (50,0 %) (точний тест Фішера: $p_F = 0,009$).

Встановлено і високо вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед тварин південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 88,83$; $df = 36$; $p_{MC} < 0,001$).

Загальна кількість алелів, що була відмічена за цим локусом загалом для дослідженої породи, складала 10 (рис. 3.7). Але що стосується алельного різноманіття в розрізі окремих груп, то і тут частота окремих варіантів алелів вірогідно відрізнялась (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 73,59$; $df = 9$; $p_{MC} < 0,001$). Серед тварин групи НЧС вірогідно вище була частота алелів INRA23²⁰² та INRA23²⁰⁸ (додаток Д), проте як серед тварин ВЧС – вірогідно вище була частота алелей INRA23¹⁹⁴, INRA23¹⁹⁶ та INRA23¹⁹⁸.

При цьому, алель INRA23¹⁹⁶ був відмічений лише серед тварин групи НЧС (додаток Д).

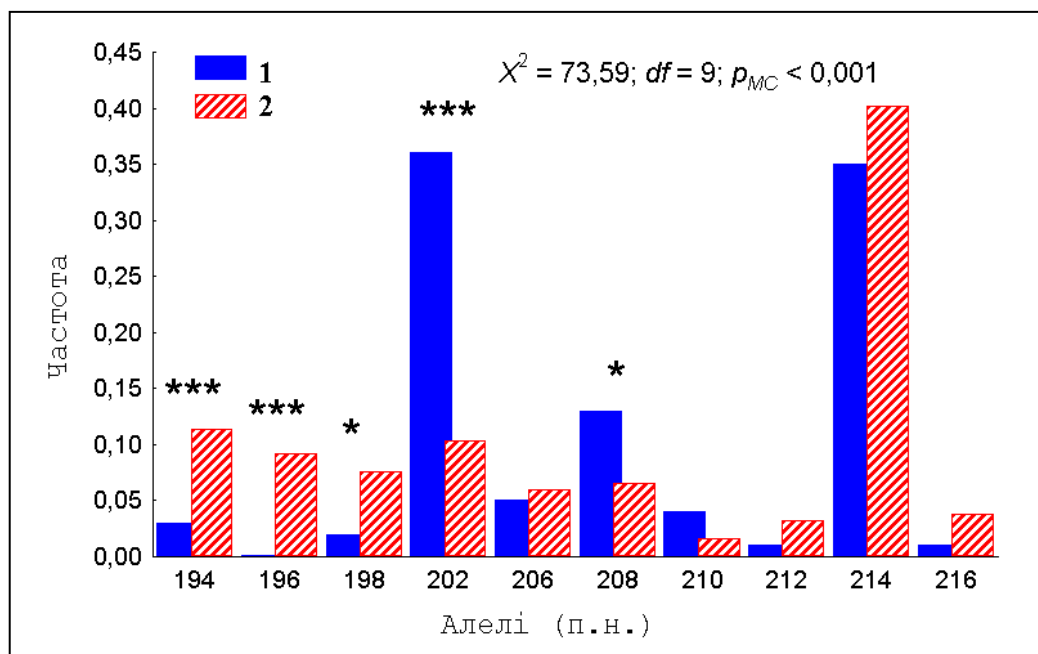


Рис. 3.7. Розподіл за частотою алелів локусу INRA23 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Локус TGLA126. На жаль, для даного локусу було отримано генотипові дані лише для 19 особин, у яких було виявлено 9 різних генотипових варіантів. Найчастіше зустрічалися генотипи TGLA126^{115/123} (у п'ятьох тварин) та TGLA126^{123/123} (у чотирьох).

Частота окремих алелів (із сімох зареєстрованих для породи в цілому) вірогідно не відрізнялася серед худоба різних груп (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 8,44$; $df = 6$; $p_{MC} = 0,155$). Більш того, за частотою жодного з алелів худоба різних груп вірогідно не відрізнялася між собою (рис. 3.8).

При цьому, найбільш поширеними у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи були алелі TGLA126¹¹⁵ та TGLA126¹²³.

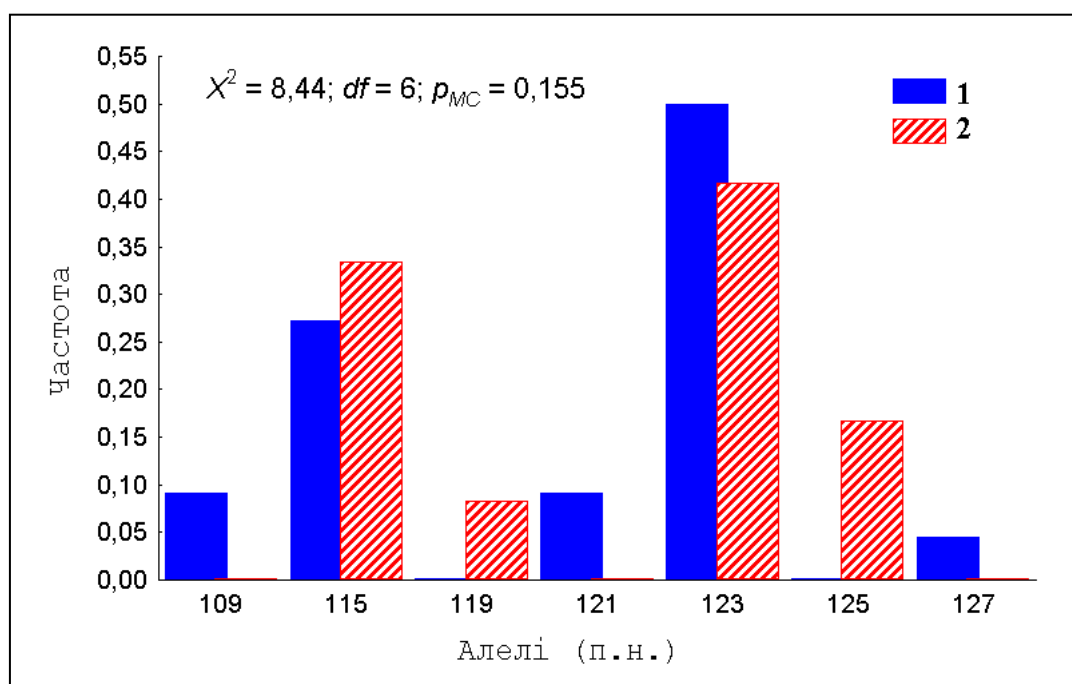


Рис. 3.8. Розподіл за частотою алелів локусу TGLA126 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2)

Локус VM1818. Всього за цим локусом було досліджено 189 особин, у яких було виявлено 32 різних генотипові варіанти. З них широко представленими були VM1818^{264/268} (відмічений у 24 особин), VM1818^{262/268} (20 особин) та VM1818^{262/266} (17 особин). Рідкісні генотипи (які зустрічалися лише

по одному разу) представлені шістьма варіантами, ще п'ять інших виявлено двічі. Серед худоби групи НЧС унікальні генотипи зустрічались сім разів (26,9 % від кількості зареєстрованих генотипів), а ВЧС притаманні – чотири (20,0 %).

Нами було відмічено вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у представниць досліджуваної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 94,12$; $df = 31$; $p_{MC} < 0,001$).

Всього у худобі південної м'ясної породи було відмічено присутність дев'яти алелів за локусом VM1818 (рис. 3.9). Частота окремих з них вірогідно відрізнялась у тварин за дослідженими групами (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 101,17$; $df = 8$; $p_{MC} < 0,001$).

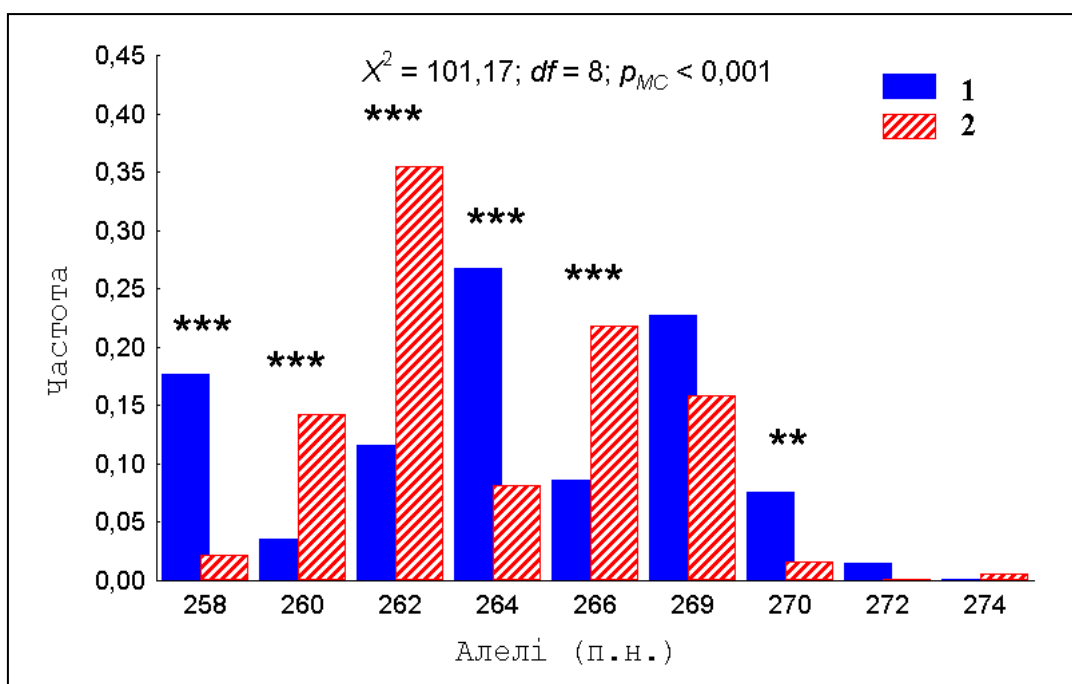


Рис. 3.9. Розподіл за частотою алелів локусу VM1818 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

У відношенні кількості унікальних генотипів, тварини проаналізованої популяції також відрізнялися – особинам групи НЧС властиве вдвічі більше

таких варіант (37,5 %), ніж коровам ВЧС (18,8 %). Проте, ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0,164$).

У представниць групи НЧС вірогідно вище була частота алелів VM1818²⁵⁸, VM1818²⁶⁴ та VM1818²⁷⁰, проте як за частотою алелей VM1818²⁶⁰, VM1818²⁶² та VM1818²⁶⁶, навпаки, особини групи ВЧС вірогідно переважали особин НЧС.

Крім того, частина досліджуваних тварин різних груп мала ряд унікальних алелів, які не були представлені серед тварин іншої групи. Так, лише у особин групи НЧС зустрічався алель VM1818²⁷², ВЧС – алель VM1818²⁷⁴ (додаток Д).

Локус ЕТНЗ. Серед 168 особин, проаналізованих за цим локусом, було виявлено 30 різних генотипових варіантів. З них широко представленими у тварин південної м'ясної породи були генотипи ЕТНЗ^{117/117} (відмічений у 39 особин), ЕТНЗ^{115/115} (19 особин) та ЕТНЗ^{117/121} (18 особин).

З іншого боку, майже 2/3 всіх виявлених генотипів були рідкісними, тобто, зустрічалися лише один раз (15 генотипів) чи двічі (п'ять генотипів). У тварин групи НЧС рідкісні генотипи зустрічались 13 разів (59,1 % від кількості зареєстрованих генотипів), а серед тварин ВЧС – 10 (50,0 %).

Спостерігаються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів серед худоби дослідженої породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 55,39$; $df = 29$; $p_{MC} < 0,001$).

За унікальними генотипами, корови проаналізованої популяції відрізнялися незначно – у особин групи НЧС було відмічено 10 таких варіантів (33,3 %), у той час як у представниць ВЧС – вісім (26,7 %). Природно, ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0,779$).

Що стосується алельного різноманіття, то частота окремих варіантів із 13 відмічених за цим локусом алелей вірогідно відрізнялась у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 38,38$; $df = 12$; $p_{MC} < 0,001$). Характерно, що алелі з

дуже низькою молекулярною масою (101-113 п.н.) мали дуже малу частоту (рис. 3.10).

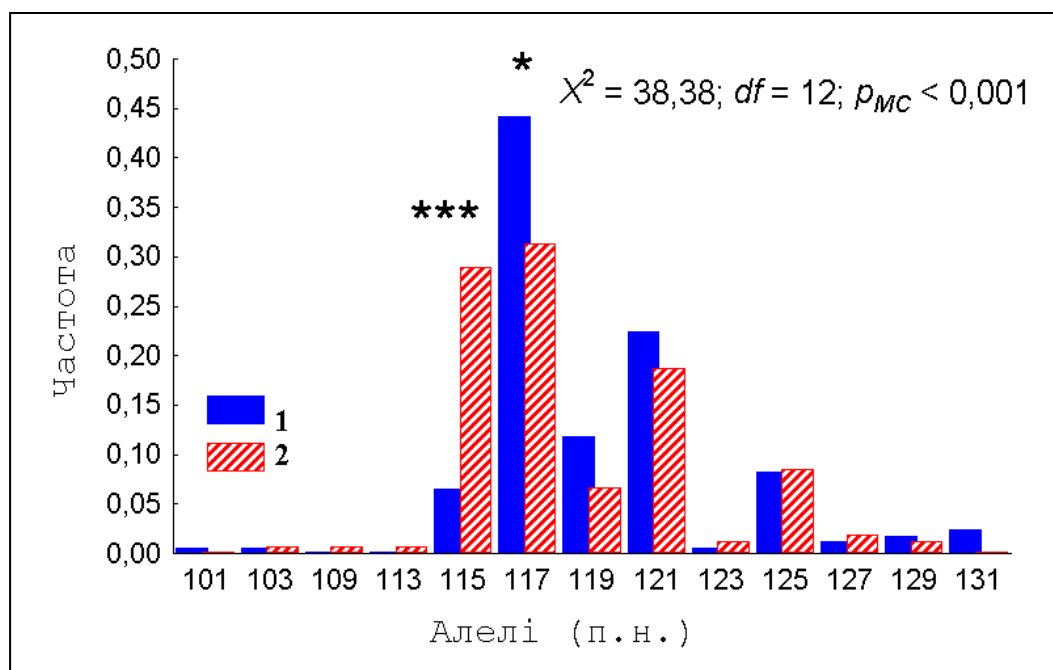


Рис. 3.10. Розподіл за частотою алелів локусу EHN3 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Серед тварин групи НЧС вірогідно вище була частота алеля EHN3¹¹⁷, але серед особин ВЧС – алеля EHN3^{115/117} (додаток Д).

З іншого боку, частина досліджуваних тварин різних груп мала декілька унікальних алелів, які не були представлені у тварин іншої групи. Так, лише в групі худоби групи НЧС зустрічалися алелі EHN3¹⁰¹ та EHN3¹³¹, тим часом як ВЧС – алелі EHN3¹⁰⁹ та EHN3¹¹³ (додаток Д).

Локус EHN225. Всього за цим локусом було генотиповано 48 особин, у яких було виявлено 19 різних варіанти. З них широко представленими у досліджуваних тварин були генотипи EHN225^{148/148} (відмічений у вісьма особин) та EHN225^{142/142} (п'ять особин). При цьому, майже $\frac{2}{3}$ генотипів були рідкісними – сім з них зустрічалися лише по одному разу й ще п'ять – двічі.

Оцінювання худоби групи НЧС п'ять разів (41,7 % від кількості зареєстрованих) виявило унікальні генотипи, а у представниць ВЧС – сім (53,8 %).

Розподіл частоти 13 виявлених за цим локусом алелів у тварин різних груп наведено на рис. 3.11.

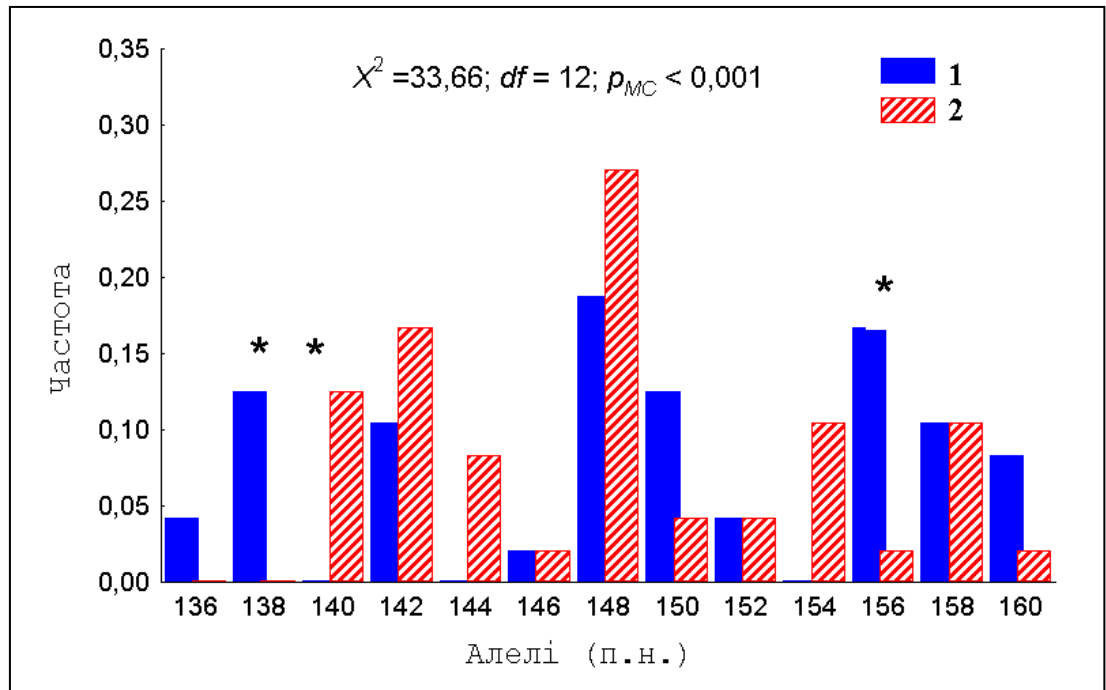


Рис. 3.11. Розподіл за частотою алелів локусу ETH225 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

У цілому, для худоби досліджуваної породи різних груп не спостерігається вірогідних відмінностей відносно характеру розподілу окремих генотипових варіантів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 24,7$; $df = 18$; $p_{MC} = 0,065$).

Також, не було відмічено вірогідних відмінностей за кількістю унікальних генотипів у тварин різних груп – серед тварин групи НЧС було зареєстровано шість таких варіантів (31,6 %), а у корів ВЧС – сім (36,8 %). Характерно, що частина цих алелей властива лише тваринам однієї з груп.

Так, алелі EТН225¹³⁶ та EТН225¹³⁸ було відмічено тільки у корів групи НЧС, проте як ВЧС – EТН225¹⁴⁰, EТН225¹⁴⁴ та EТН225¹⁵⁴.

У цілому, тварини різних груп вірогідно відрізняються за частотою окремих алелів (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 33,66$; $df = 12$; $p_{MC} < 0,001$) (див. рис. 3.11). Це зумовлено тим, що за частотою алелів EТН225¹³⁸ та EТН225¹⁵⁶ худоба групи НЧС вірогідно переважала особин ВЧС, а за частотою алеля EТН225¹⁴⁰, навпаки – тварини групи ВЧС вірогідно переважали представниць НЧС (додаток Д).

Локус ВМ1824. Серед 192 особин, генотипованих за цим локусом, виявлено 18 різних генотипових варіанти. З них широко представлені у досліджуваних тварин були генотипи ВМ1824^{180/180} (відмічений у 41 особини), ВМ1824^{180/182} (38 особин) та ВМ1824^{182/182} (32 особини).

Рідкісні генотипи (які зустрічалися тільки по одному разу) представлені лише п'ятьма варіантами, а ще один генотиповий варіант зустрічався двічі.

Серед представниць групи НЧС унікальні генотипи зустрічались чотири рази (26,7 % від кількості зареєстрованих генотипів), а серед особин ВЧС – три (25,0 %).

У цілому, спостерігаються вірогідні відмінності за частотою окремих генотипових варіантів у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 72,33$; $df = 17$; $p_{MC} < 0,001$).

У відношенні унікальних генотипів, тварини проаналізованої популяції також відрізнялися – у представниць групи НЧС було відмічено тільки шість таких варіантів (33,3 %), у той час як у особин ВЧС – лише три (16,7 %). Проте, ці відмінності були невірогідними (точний тест Фішера: $p_F = 0,443$).

У відношенні алельного різноманіття встановлено, що частота окремих алелів вірогідно відрізнялась у худоби дослідженої породи різних груп (критерій Хі-квадрат: $X^2 = 84,92$; $df = 7$; $p_{MC} < 0,001$) (рис. 3.12).

При цьому, частина алелів були мінорними (тобто, зустрічалася з частотою менше 0,05). Це – алелі VM1824¹⁸⁴, VM1824¹⁸⁶ та VM1824¹⁹⁰ (додаток Д). Для решти алелей відмічається суттєве переважання їх у тварин однієї групи над тваринами іншої. Так, за частотою алелей VM1824¹⁷⁸, VM1824¹⁸⁰ та VM1824¹⁹² вірогідно переважала худоба групи НЧС, а за частотою алелів VM1824¹⁸² та VM1824¹⁸⁸, навпаки – ВЧС (див. рис. 3.12).

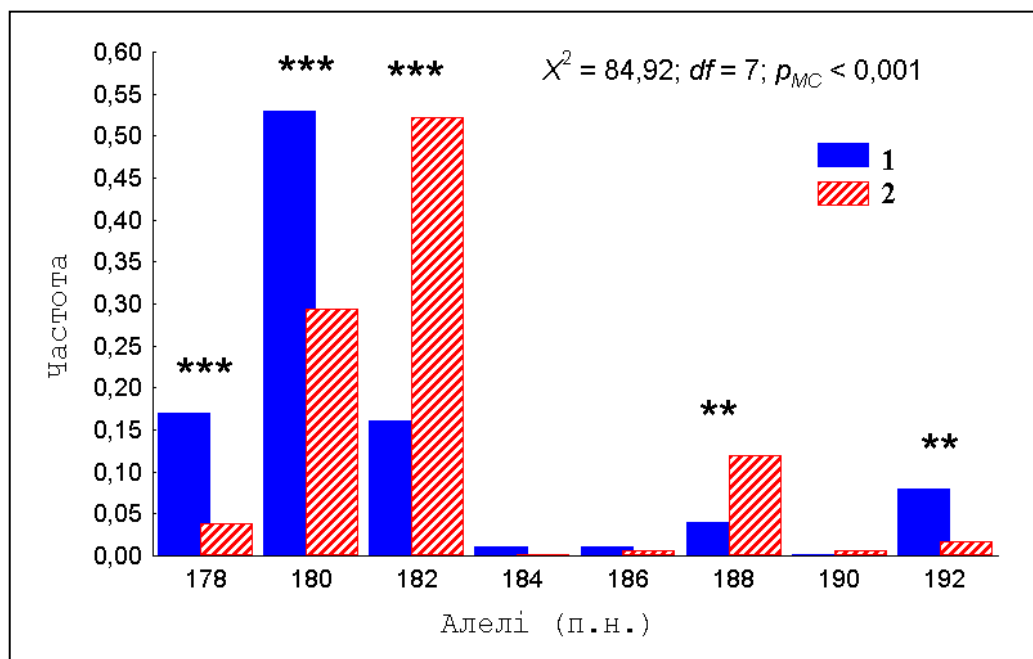


Рис. 3.12. Розподіл за частотою алелів локусу VM1824 у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (1) та ВЧС (2) (відмічено алелі, частота яких вірогідно відрізнялась)

Наведені вище оцінки, на жаль, базуються на різній кількості проаналізованих тварин, що унеможлиблює їх коректне порівняння (як між групами, так й між окремими використаними локусами). Тому, нами було використано спеціальні методи, що дозволяються оцінити потенційне різноманіття (за умови, що обсяг вибірки, яка аналізується, прагне до нескінченності), насамперед, використавши непараметричний метод А.Чао [143].

На рисунку 3.13 наведено отримані за цим методом оцінки кількості генотипів для використаних нами локусів микросателітної ДНК у розрізі двох груп.

Найвищим рівнем генотипового різноманіття характеризуються локуси ETH3 (у худоби обох груп) та INRA23 (особини групи ВЧС) – для них кількість зареєстрованих генотипів може сягати 60 та навіть більше. Тим часом як найнижчим рівнем генотипової мінливості характеризувалися локуси BM1824, ETH225 та SPS115.

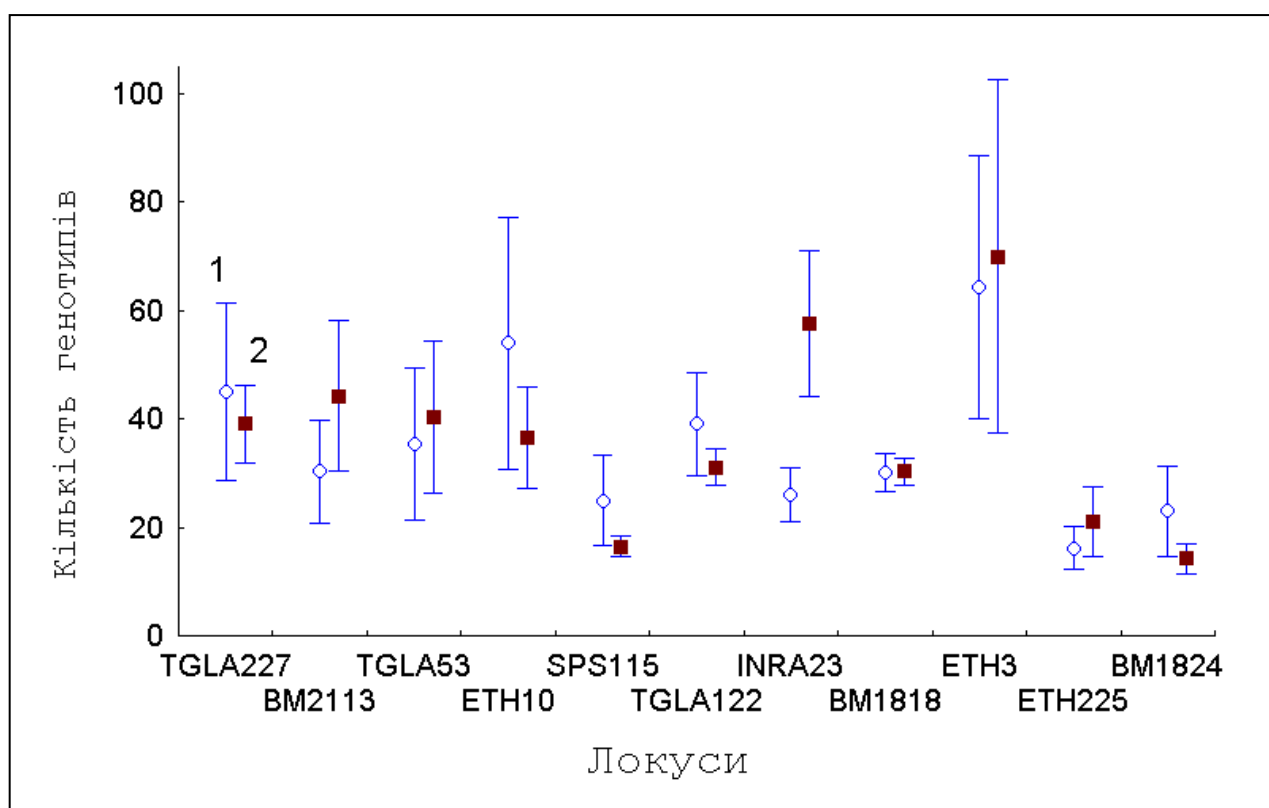


Рис. 3.13. Оцінки потенційної кількості генотипів ($\pm 1 SD$), отримані за непараметричним методом А.Чао на основі микросателітних локусів корів групи НЧС (1) та ВЧС (2) південної м'ясної породи

У цілому, вірогідні відмінності за кількістю генотипових варіантів серед корів різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи нами не встановлені. Виключення складає лише локус INRA23, за

яким даний показник був вірогідно вищим у тварин групи ВЧС, ніж у НЧС (57,6 та 26,1, відповідно).

Як відомо, механізм, що забезпечує появу та існування таких гіперваріабельних молекулярно-генетичних маркерів, як мікросателіти ДНК, дотепер остаточно не встановлений. Натомість, існує дві основні моделі, що пояснюють як алельну різноманітність, так і характер розподілу алелів мікросателітної ДНК за певним локусом. Це – модель нескінченної кількості алелей (IAM – infinite alleles model [162, 208, 231]) та покрокова мутаційна модель (SMM – stepwise mutation model [209, 210]).

На рисунку 3.14 наведено отримані в ході аналізу оцінки алельного різноманіття для кожного з використаних в аналізі локусів (у розрізі окремих груп), а також аналогічні оцінки, за припущення, що справедливою є модель IAM або SMM.

У цілому, розраховані оцінки кількості алелей або занижують (для моделі SMM), або завищують (для моделі IAM) фактичні величини. Виключення складають лише локуси TGLA227 (у тварин групи ВЧС) та TGLA53 (у тварин групи НЧС), для яких кількість зареєстрованих алелів навіть більше, ніж очікувалось при моделі IAM.

Для тварин групи НЧС модель SMM була більш адекватною для апроксимації рівня алельного різноманіття за локусами мікросателітів, ніж модель IAM (критерій χ^2 -квадрат: 13,5 та 34,9, відповідно; при $\chi_{11}^2(0,05) = 19,68$). При цьому, у першому порівнянні вірогідна різниця була отримана лише для локусу TGLA53, проте як для другого – для локусів ETH10, SPS115, VM1818 та ETH225.

Для худоби групи ВЧС, також, модель SMM була більш адекватною для апроксимації рівня алельного різноманіття за локусами мікросателітів, ніж модель IAM (критерій χ^2 -квадрат: 10,0 та 40,5, відповідно; при $\chi_{11}^2(0,05) = 19,68$).

Вірогідні відхилення для цих тварин було зареєстровано: застосовуючи модель SMM – для локусу TGLA227; під час використання моделі IAM – для локусів BM2113, TGLA53, ETH10, TGLA122 та BM1818.

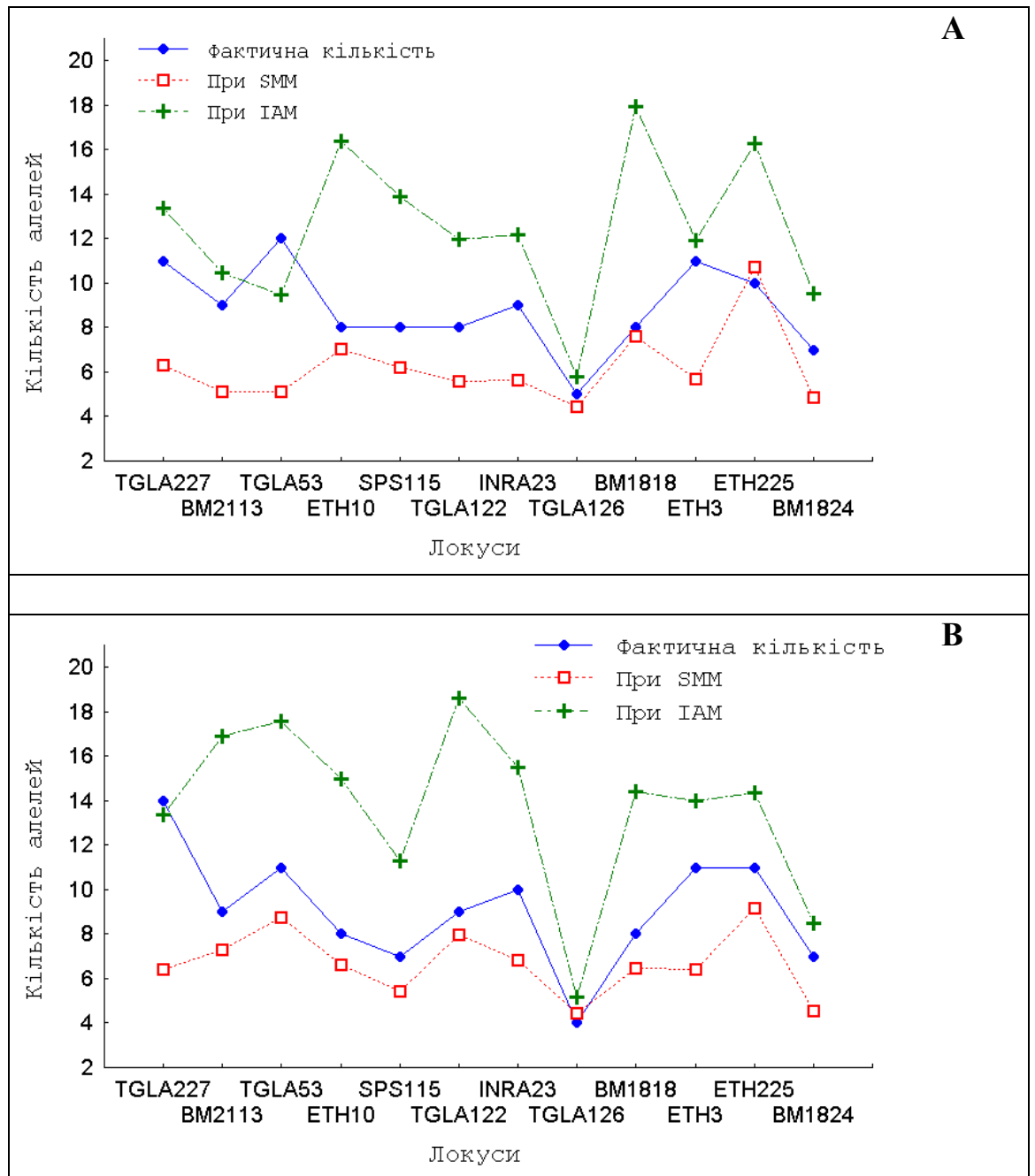


Рис. 3.14. Фактична кількість алелів за локусами мікросателітної ДНК корів групи НЧС (А) та ВЧС (В) південної м'ясної породи та оцінки кількості алелів, розрахованих за різними моделями

При цьому, для більшості локусів характер розподілу за частотою окремих алелів наближений до одномодального із перевагою алеля найчастіше середньої довжини та поступовим зниженням частот алелей, що мають або більшу, або меншу довжину (наприклад, для локусів SPS115, TGLA122, BM1818, ETH3, ETH225, BM1824). Для решти локусів такий тип розподілу може порушуватися за рахунок «викидів» для найменших/найбільших за довжиною алелів, частота яких може бути дуже високою (наприклад, для локусів TGLA227, BM2113, TGLA53, ETH10, INRA23, TGLA126). Але і в цих випадках характер розподілу за частотою алелей наближується до типового для моделі SMM.

Отже, для худоби таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи вперше проаналізовано рівень генетичного поліморфізму з використанням гіперваріабельних ділянок ДНК – локусів мікросателітів.

У цілому, для об'єкту дослідження роботи кількість визначених генотипових варіантів в різних локусах мікросателітів варіювала від 18 (для локусу BM1824) до 37 (для локусу INRA23). При цьому, для всіх оцінених локусів розподіл частот окремих генотипів вірогідно відрізнявся у тварин груп НЧС та ВЧС (за виключенням локусу TGLA126, де кількість проаналізованих особин була дуже низькою).

Оцінки потенційного генотипового різноманіття за локусами мікросателітів ДНК (отримані на підставі методу А.Чао) не відрізнялись для тварин обох груп, за виключенням локусу INRA23.

Певні генотипи були рідкісними (тобто, зустрічалися лише у окремих тварин) – їх частка варіювала від 8,8 % (для локусу TGLA122) до 50,0 % (для локусу ETH3). У худоби окремих груп частка рідкісних генотипів могла сягати й більших величин. Наприклад, дев'ять з 15 генотипів (60,0 %), що визначені у тварин групи НЧС за локусом TGLA53, зустрічалися лише по одному разу у вибірці.

Аналогічно, частка унікальних генотипів, характерних лише для особин певної групи, варіювала від 8,0 % для локусу ETH10 у худоби групи НЧС до 43,2 % для локусу INRA23 у тварин групи ВЧС.

Встановлено, що характер мінливості досліджених локусів мікросателітів ДНК у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи, як у відношенні кількості зареєстрованих алелей, так й характеру їх розподілу, відповідає покроковій мутаційній моделі.

3.2. Внутрішньопородна популяційно-генетична структура та диференціація корів південної м'ясної породи за мікросателітними локусами ДНК

3.2.1. Внутрішньопородна популяційно-генетична структура за мікросателітними локусами ДНК

Одним із ефективних напрямків використання генетичних маркерів (у тому числі і ДНК-маркерів) як в теоретичному плані, так і в практичній селекційній роботі є аналіз особливостей структури порід (і внутрішньопородних груп), а також оцінка у моніторингових дослідженнях генетичних змін ряду суміжних поколінь у зв'язку з селекційним процесом. Тому на особливу увагу заслуговує аналіз алелофонду новостворених селекційних формувань.

У практичній племінній роботі використання генетичних маркерів різних типів (імуногенетичних, ДНК-маркерів і т.п.) дозволяє також конкретизувати уявлення про ступінь консолідації й диференціації «молодих» порід, у тому числі, південної м'ясної породи [82].

Таврійський внутрішньопородний тип південної м'ясної породи великої рогатої худоби був апробований у 2008 р. та затверджений у 2009 р. [68, 84]. За час, що пройшов з моменту затвердження цього внутрішньопородного

типу, було проведено детальний аналіз його генетичної структури (як в цілому, так і в розрізі груп) з використанням імуногенетичних підходів [13, 82].

За цей же час набули свого розвитку молекулярно-генетичні методи аналізу і, насамперед, методи аналізу популяцій сільськогосподарських тварин з використанням ДНК-технологій, які (насамперед, ПЛР) роблять можливим виявлення генетичних маркерів різних типів. Серед них, мікросателіти ДНК (або STR – short tandem repeats) ідентифіковані у всіх еукаріотичних видів, є – короткими тандемними олігонуклеотидними повторами завдовжки до 8 пар нуклеотидів.

Завдяки високій варіабельності, кодомінантному характеру успадкування, високому ступеню поліморфізму, відомій локалізації в геномі вони дають змогу вирішувати широкий спектр теоретичних і практичних завдань у селекційній роботі, а також розробляти питання маркер-допоміжної селекції [29].

Функціональне значення більшої частини мікросателітів є невідомим, оскільки вони ще не до кінця вивчені і в цьому напрямку необхідні подальші дослідження. Ці структури присутні в ділянках рекомбінацій, регуляції генної активності, конденсації та упаковці ДНК і хромосом і, можливо, відповідають за процеси транскрипції та трансляції. Високополіморфний характер та менделівський, кодомінантний тип успадкування мікросателітів робить їх ідеальними ДНК-маркерами при аналізі геному сільськогосподарських тварин [42].

В останній час вони набувають все більшого застосування при вивченні рівня генетичної мінливості та генетичної диференціації для різних порід свійських тварин: коней [21, 29], великої рогатої худоби [66, 71], свиней [63, 64] та ін. Використані були мікросателіти ДНК і для аналізу генетичної структури та генетичної диференціації тварин таврійського

внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (як в цілому, так і у розрізі груп).

Нами було встановлено, що у тварин групи НЧС середня кількість алелів для 12 використаних локусів мікросателітів склала 8,83 (табл. 3.1). При цьому, найнижчу кількість алелів було зареєстровано для локусу TGLA126 (п'ять алелів), а найвищу – для локусу TGLA53 (12 алелів).

Таблиця 3.1

Показники генетичної мінливості корів групи НЧС ТВТ південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	<i>n</i>	<i>Na</i>	<i>Ae</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Fis</i>
TGLA227	77	11	4,25	0,649	0,765	0,151
BM2113	99	9	3,16	0,717	0,684	-0,049
TGLA53	57	12	3,20	0,351	0,688	0,490
ETH10	100	8	4,95	0,810	0,798	-0,015
SPS115	100	8	4,17	0,720	0,760	0,053
TGLA122	100	8	3,59	0,730	0,721	-0,012
INRA23	100	9	3,64	0,740	0,725	-0,020
TGLA126	11	5	2,92	0,545	0,657	0,170
BM1818	98	8	5,43	0,867	0,816	-0,063
ETH3	85	11	3,70	0,329	0,729	0,548
ETH225	24	10	7,89	0,167	0,873	0,809
BM1824	100	7	2,91	0,620	0,656	0,055
В цілому	-	8,83 ± 0,562	4,15 ± 0,408	0,604 ± 0,0621	0,739 ± 0,0191	-

Найбільша ефективна кількість алелів ($Ae = 7,89$) відмічається для локусу ETH225, що свідчить про відносно рівномірний розподіл їх частот.

У цілому, середня фактична гетерозиготність ($Ho = 0,604$) була суттєво нижче очікуваної ($He = 0,739$), що свідчить про значний дефіцит гетерозигот серед досліджених тварин даної групи. Найбільш високі значення індексу фіксації (*Fis*) було відмічено для локусів TGLA53 (0,490), ETH3 (0,548) та ETH225 (0,809).

Корови групи ВЧС, в цілому, мали більш високий рівень поліморфізму мікросателітних локусів (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Показники генетичної мінливості корів групи ВЧС ТВТ південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	<i>n</i>	<i>Na</i>	<i>Ae</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Fis</i>
TGLA227	69	14	4,36	0,609	0,771	0,210
BM2113	92	9	5,22	0,859	0,808	-0,062
TGLA53	52	11	6,46	0,481	0,845	0,431
ETH10	92	8	4,58	0,793	0,782	-0,015
SPS115	92	7	3,45	0,717	0,710	-0,010
TGLA122	92	9	5,82	0,859	0,828	-0,037
INRA23	92	10	4,75	0,772	0,790	0,023
TGLA126	6	4	3,13	1,000	0,681	-0,469
BM1818	91	8	4,38	0,769	0,772	0,003
ETH3	83	11	4,37	0,566	0,771	0,266
ETH225	24	11	6,66	0,250	0,850	0,706
BM1824	92	7	2,67	0,533	0,626	0,149
В цілому	-	9,08 ± 0,743	4,65 ± 0,358	0,684 ± 0,0591	0,769 ± 0,0194	-

Середня кількість алелів для тварин цієї групи складала 9,08, із лімітом – від чотирьох (для локусу TGLA126) до 14 на локус (для локусу TGLA227).

Ефективна кількість алелів (*Ae*) була найвищою в локусах ETH225 (6,66) та TGLA53 (6,46).

Також, як і худоба групи НЧС, ці тварини характеризувалися значним дефіцитом гетерозиготності – для 12 локусів середня фактична гетерозиготність складала $Ho = 0,684$, проте як середня очікувана – $He = 0,769$. При цьому, значний дефіцит гетерозиготності (*Fis*) було відмічено для локусів TGLA227 (0,210), TGLA53 (0,431), ETH3 (0,266) та ETH225 (0,706).

В кожному з 12 використаних локусів було зареєстровано унікальні алелі (табл. 3.3). При цьому, частіше вони відмічені у тварин групи ВЧС. Найбільшу кількість унікальних алелей (по п'ять) зареєстровано у локусах TGLA227, TGLA126 та ETH225. Навпаки, у локусах SPS115, TGLA122 та INRA23 більшість алелів були спільними для тварин різних дослідних груп.

Таблиця 3.3

Частота унікальних алелів груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	Група НЧС		Група ВЧС	
	алель	частота ¹	алель	частота ¹
TGLA227	103	0,006	79	0,007
TGLA227	-	-	85	0,022
TGLA227	-	-	99	0,007
TGLA227	-	-	101	0,029
BM2113	131	0,030	127	0,011
TGLA53	168	0,018	154	0,038
TGLA53	184	0,009	-	-
ETH10	225	0,005	223	0,005
SPS115	244	0,010	-	-
TGLA122	-	-	141	0,005
INRA23	-	-	196	0,092
TGLA126	109	0,091	119	0,083
TGLA126	121	0,091	125	0,167
TGLA126	127	0,045	-	-
BM1818	272	0,015	274	0,005
ETH3	101	0,006	109	0,006
ETH3	131	0,024	113	0,006
ETH225	136	0,042	140	0,125
ETH225	138	0,125	144	0,083
ETH225	-	-	154	0,104
BM1824	184	0,010	190	0,005
В цілому	15	0,035 ± 0,0097	18	0,044 ± 0,0120

Примітка. ¹ Розмір алелів зазначено у парах нуклеотидів.

У деяких випадках серед тварин як групи НЧС, так і групи ВЧС встановлено, що розподіл генотипів різних локусів мікросателітів значно відхилявся від стану генетичної рівноваги Гарді-Вайнберга (табл. 3.4).

Таблиця 3.4

Стан генетичної рівноваги серед корів різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи за мікросателітними локусами

Локус	Група	
	НЧС	ВЧС
TGLA227	** / D	*** / D
BM2113	ns	ns
TGLA53	*** / D	*** / D
ETH10	ns	ns
SPS115	* / D	ns
TGLA122	ns	ns
INRA23	ns	ns
TGLA126	ns	ns
BM1818	ns	ns
ETH3	*** / D	*** / D
ETH225	*** / D	*** / D
BM1824	ns	ns

Примітки: * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$; D – відмічена нестача гетерозигот; ns – розподіл генотипів вірогідно не відхиляється від стану генетичної рівноваги Гарді-Вайнберга.

Це стосується, насамперед, таких локусів, як TGLA227, TGLA53, SPS115, ETH3 та ETH225 і, при цьому, для вказаних локусів відмічається вірогідний дефіцит гетерозигот.

3.2.2. Внутрішньопородна генетична диференціація за мікросателітними локусами ДНК

Оскільки проаналізована кількість тварин за різними локусами значно відрізнялась, нами було використано rarefaction-метод для отримання оцінок, що робить такі порівняння коректними. Таким чином, кількість алелів (у перерахунку на 100 випадково обраних особин) значно варіює як для тварин різних груп, так і для різних локусів (табл. 3.5). Найбільше алельне

різноманіття відмічено у тварин групи НЧС в локусі TGLA53 (11,68), а найнижче – у тварин групи ВЧС в локусі TGLA126 (4,00).

Таблиця 3.5

Кількість алелів, у т.ч. унікальних, розрахованих за rarefaction-методом ($n = 100$) для 12 локусів мікросателітів корів різних груп

Локус	Група			
	НЧС		ВЧС	
	кількість алелів	у т.ч. унікальних	кількість алелів	у т.ч. унікальних
TGLA227	9,65	0,94	13,00	4,29
BM2113	7,50	1,09	8,58	2,17
TGLA53	11,68	1,90	10,96	1,18
ETH10	7,37	0,60	7,44	0,67
SPS115	7,22	1,09	6,43	0,30
TGLA122	7,94	0,00	8,54	0,61
INRA23	8,42	0,10	9,89	1,57
TGLA126	5,00	3,00	4,00	2,00
BM1818	7,87	1,01	7,41	0,55
ETH3	9,50	2,08	9,43	2,02
ETH225	10,00	2,00	11,00	3,00
BM1824	6,50	1,19	5,99	0,68
В цілому	8,22 ± 0,512	1,25 ± 0,250	8,56 ± 0,720	1,59 ± 0,343

У цілому, тварини різних груп вірогідно не відрізнялися за кількістю алелів на локус – 8,22 та 8,56, відповідно (непараметричний парний критерій Уїлкоксона: $p > 0,05$).

Кількість унікальних алелів була найвищою у корів групи ВЧС за локусом TGLA227 (4,29), а найнижчою – у особин іншої дослідної групи за локусом TGLA122 (0,00). В цілому, кількість унікальних алелів була дещо вищою серед тварин групи ВЧС – 1,59 проти 1,25 у тварин іншої селекції, але ця різниця була невірогідною (непараметричний парний критерій Уїлкоксона: $p > 0,05$).

Незважаючи на однакову кількість алелей (у т.ч. унікальних), що була відмічена у корів південної м'ясної породи різних груп, отримані оцінки критерію Хі-квадрат Пірсона (табл. 3.6) дозволяють стверджувати про

високовірогідні відмінності їх розподілу за частотами (по 11 локусах із 12 використаних в аналізі).

Таблиця 3.6

**Ступінь генетичної диференціації між групами таврійського
внутрішньопородного типу південної м'ясної породи на підставі
частот алелів мікросателітних локусів**

Локус	<i>df</i>	χ^2	<i>p</i>
TGLA227	14	40,14	< 0,001
BM2113	9	80,68	< 0,001
TGLA53	12	46,99	< 0,001
ETH10	8	35,27	< 0,001
SPS115	7	16,88	< 0,05
TGLA122	8	81,38	< 0,001
INRA23	9	73,59	< 0,001
TGLA126	6	8,44	ns
BM1818	8	101,17	< 0,001
ETH3	12	38,38	< 0,001
ETH225	12	33,66	< 0,001
BM1824	7	84,92	< 0,001

Примітка. ns – різниця не вірогідна

Лише за локусом TGLA126 співвідношення частот окремих алелів було однаковим у тварин груп НЧС та ВЧС. Але це може бути зумовлено невеликою кількістю особин, яких було проаналізовано за цим локусом та, відповідно, низькими оцінками їх алельного різноманіття.

Середні значення індексів С. Райта (*Fis* та *Fit*) мають позитивне значення та вірогідно відхиляються від нуля, що свідчить про значний рівень генетичної гомогенності тварин. Особливо, це стосується мікросателітних локусів ETH3, TGLA53 та ETH225 (табл. 3.7).

Таким чином, серед досліджених тварин породи спостерігається значна нестача гетерозигот, що проявляється у вірогідних оцінках індексу фіксації.

Таблиця 3.7

**Індекси фіксації С. Райта (за [259]) за даними мікросателітного аналізу
корів різних груп ТВТ південної м'ясної породи**

Локус	$f (=Fis)$	$\Theta (=Fst)$	$F (=Fit)$
TGLA227	0,205	0,024	0,186
BM2113	0,057	0,102	-0,051
TGLA53	0,502	0,067	0,466
ETH10	0,018	0,027	-0,010
SPS115	0,037	0,008	0,029
TGLA122	0,068	0,086	-0,020
INRA23	0,059	0,053	0,007
TGLA126	-0,018	-0,020	0,002
BM1818	0,064	0,088	-0,027
ETH3	0,432	0,037	0,410
ETH225	0,771	0,015	0,767
BM1824	0,228	0,138	0,104
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$0,210 \pm 0,0751$	$0,053 \pm 0,0133$	$0,166 \pm 0,0824$
95 % CI	[0,083; 0,358]	[0,030; 0,077]	[0,029; 0,326]

Примітка. 95 % CI – 95 % довірчий інтервал.

Водночас, тварини груп НЧС та ВЧС характеризуються незначним, але вірогідним рівнем генетичної диференціації (для 12 локусів у середньому: $Fst = 0,053 \pm 0,0133$). При цьому, найбільший внесок в цю генетичну різницю вносять локуси BM1818, BM2113 та BM1824.

Результати аналізу молекулярної мінливості свідчать про те, що на 8,9 % генотипова мінливість дослідженої худоби породи зумовлена їх походженням (тобто, належністю до двох груп), а на 81,1 % – індивідуальними відмінностями між тваринами (табл. 3.8). Але, незважаючи на відносно низьке значення, генетична диференціація між оціненими тваринами груп НЧС та ВЧС має високий рівень значущості ($p < 0,001$). Таким чином, худоба різних груп значно відрізняється за своєю генетичною структурою.

Результати Assignment-тесту (на підставі емпіричного розподілу мультилокусних генотипів) свідчать про те, що в цілому точність прогнозу

щодо віднесення певної тварини до групи НЧС чи групи ВЧС складає близько 86 % (табл. 3.9).

Таблиця 3.8

Результати аналізу молекулярної мінливості (AMOVA) між різними групами корів південної м'ясної породи за поліморфізмом мікросателітних локусів

Джерело мінливості	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>E(MS)</i>	Φ_{st}	<i>p</i>
Між групами	110,411	1	110,411	1,041	0,089	0,001
Всередині груп	2018,952	190	10,626	10,626		
Загальна	2129,363	191	121,037	11,667		

Таблиця 3.9

Результати Assignment-тесту між різними групами корів південної м'ясної породи за поліморфізмом мікросателітних локусів, голів

Фактична група	Теоретична група		Точність прогнозу
	НЧС	ВЧС	
НЧС	88	12	88,0 %
ВЧС	14	78	84,8 %

Це свідчить про достатньо високий рівень генетичної унікальності (та, відповідно, консолідованості) корів, що відносяться до різних груп.

Для аналізу «тонкої» генетичної структури тварин груп НЧС та ВЧС таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи нами також було використано метод, що базується на байєсівському алгоритмі розрахунку на основі розподілу частот мультилокусних генотипів за мікросателітами для кожної тварини оцінки «пропорції суміші» (admixture proportions, Q), що фактично є вірогідністю віднесення її до однієї з K «батьківських» груп. Під час аналізу нами було використано значення K , що коливалися в межах від 1 до 7. У якості референтної групи була обрана популяція тварин червоної

степової породи. На рисунку 3.15 наведено розподіл отриманих оцінок Q для 232 проаналізованих тварин, а на рис. 3.16, відповідно, динаміку логарифму правдоподібності $\ln P(K)$ та ΔK залежно від обраного значення K .

Встановлено, що при $K = 2$ всі тварини поділяються на групи, які відповідають їх породній належності – корови червоної степової породи досить чітко відокремлюються від тварин південної м'ясної породи. Хоча в декількох випадках має місце помилкове віднесення особин до іншої породної групи.

При $K = 3$ спостерігається чітке відокремлення тварин червоної степової породи, а корови південної м'ясної породи розподіляються на дві групи, які відповідають групам НЧС та ВЧС. Помилки, що зустрічаються при віднесенні тварин, стосуються, насамперед, корів південної м'ясної породи. Тобто, деяких тварин групи НЧС віднесено до групи ВЧС і навпаки.

При збільшенні значення K до чотирьох груп спостерігається генетичне «розшарування» тварин групи ВЧС. А при збільшенні значення K до п'яти – відбувається генетичне «розшарування» і серед тварин групи НЧС південної м'ясної породи. Очевидно, це пов'язано з наявністю внутрішньопородних генеалогічних ліній, що характеризуються певним генотиповим складом локусів мікросателітів. Оптимальну кількість «батьківських» груп можна визначити на підставі характеру змін оцінок логарифму правдоподібності $\ln P(K)$, що отримано для різних значень K .

Як встановлено [161], оптимальним буде таке значення K , при якому графік логарифму правдоподібності $\ln P(K)$ виходить на плато. Отримані нами результати аналізу «тонкої» генетичної структури свідчать про те, що найбільш реальним є наявність трьох генетичних груп (рис. 3.16А). Перша – це тварини червоної степової породи, друга – тварини групи НЧС південної м'ясної породи, і, нарешті, третя – тварини групи ВЧС південної м'ясної породи. Крім того, саме при $K = 3$ оцінки, отримані для ΔK мають максимальний прояв (рис. 3.16Б).

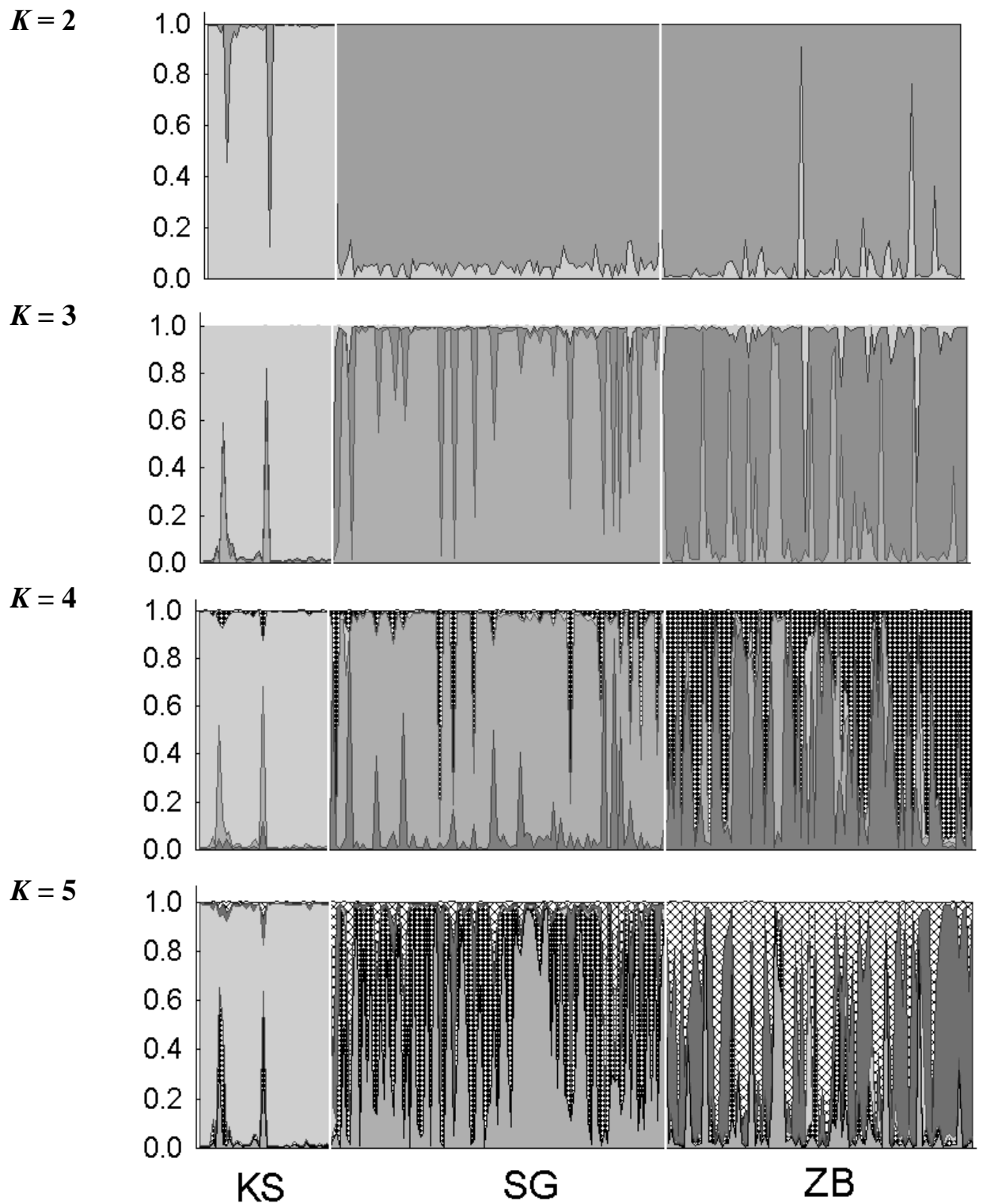


Рис. 3.15. Оцінки «пропорції суміші» (admixture proportions, Q) для корів різних порід, розраховані за допомогою програми STRUCTURE, для K від 2 до 5.

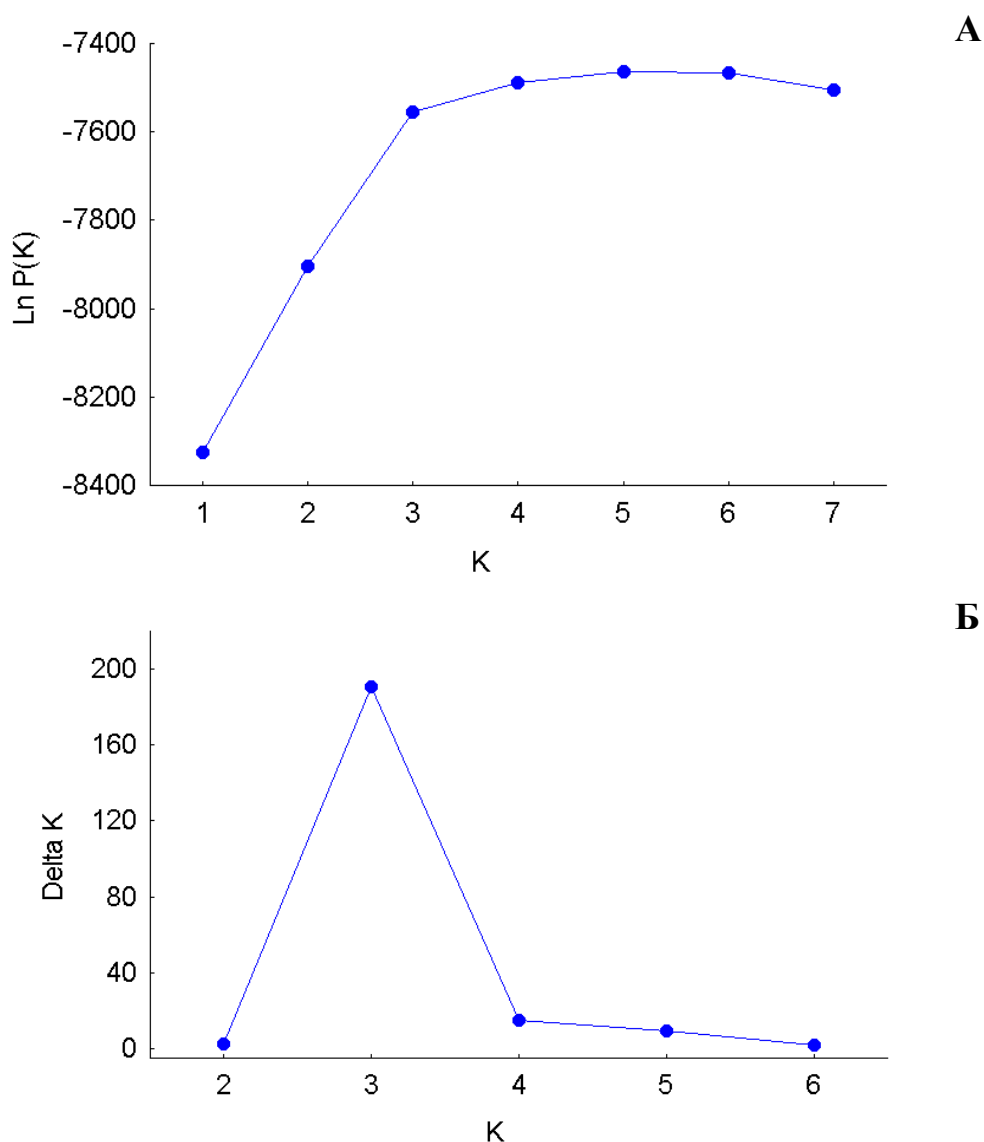


Рис. 3.16. **Графіки змін отриманих оцінок логарифму правдоподібності $\ln P(K)$ (А) та ΔK (Б) залежно від кількості використаних генетичних груп ($K = 1-7$) для досліджуваних корів різних порід за результатами програми STRUCTURE**

Отже, на підставі аналізу 12 локусів мікросателітів ДНК, що рекомендовані ISAG, встановлено високий рівень поліморфізму цих ДНК-маркерів у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи. Показано, що для деяких локусів характерне значне відхилення від стану генетичної рівноваги, що зумовлено суттєвою нестачею гетерозигот. За

кількістю алелів (у т.ч. унікальних) тварини групи НЧС та ВЧС практично не відрізняються між собою. Проте, індекс генетичної диференціації свідчить про наявність значних генетичних відмінностей між ними за частотами алелів більшості локусів. Ступінь генетичної унікальності (консолідації) цих груп складає біля 86 %.

На підставі результатів, отриманих за допомогою байєсівського методу аналізу розподілу частот мультилокусних генотипів 12 мікросателітів (реалізований в програмі STRUCTURE), встановлено, що досліджена порода НЧС та ВЧС її груп формує два чітко відокремлених генетичних пули, що пов'язано, можливо, з використанням різних вихідних порід ВРХ та зебу під час їх створенні. А «тонка» генетична структура груп внутрішньопородного типу породи потребує подальшого вивчення з використанням різних ДНК-маркерів.

Матеріали даного підрозділу викладено у публікаціях [2, 55, 57, 58].

3.3. Аналіз популяційно-генетичних процесів у популяції худоби південної м'ясної породи та її філогенетичні зв'язки за поліморфізмом мікросателітних локусів

3.3.1. Аналіз популяційно-генетичних процесів у популяції худоби південної м'ясної породи

Популяції сільськогосподарських тварин є об'єктом різноманітних еволюційних факторів впливу протягом всієї історії свого створення. Кумулятивний ефект дрейфу генів, що пов'язаний із «ефектом засновника» (founder effect) та дуже маленькими розмірами популяції, що пов'язані із ефектом «пляшкового горлечка» (bottleneck effect), поряд із дією як природного, так і штучного відбору, призводять до формування генетично унікальних та відокремлених одна від одної порід (та внутрішньопородних

груп). Численними дослідженнями встановлено, що між різними породами ВРХ існують суттєві відмінності на генетичному рівні, які можна встановити з використання молекулярно-генетичних маркерів різних типів, у тому числі і мікросателітів [137, 140, 175].

Так, одним із таких важливих завдань є оцінка наслідків (насамперед, негативних) генетико-автоматичні процесів у стадах свійських тварин, особливо, тих, що маю невисоку чисельність. Важливими ефектами таких процесів є зниження генетичного різноманіття, підвищення рівня інбридингу та, можливо, зниження ефективної чисельності популяції [165].

Нещодавно було показано [167], що досить адекватним маркером прояву генетико-автоматичних процесів може бути співвідношення кількості визначених алелів (за певним мікросателітним локусом) до розмаху між довжиною крайніх за розмірами алелів за цим локусом, що було ними названо як *M-ratio*.

Незважаючи на те, що за кількістю зареєстрованих алелів дослідженні тварини груп НЧС та ВЧС майже не відрізнялися між собою (табл. 3.10), нами встановлено значні та вірогідні відмінності отриманих оцінок *M-ratio* (тест знаків: $p < 0,01$).

Оскільки даний показник характеризує інтенсивність зменшення рівня генетичного різноманіття внаслідок дії генетико-автоматичних процесів (насамперед, коливань чисельності, інбридингу та ефекту «пляшкового горлечка»), то його більш низькі значення у тварин генотипу НЧС свідчать про більшу вразливість субпопуляції даних тварин до дії вищевказаних процесів.

Таким чином, можна очікувати, що у випадку різкого зниження чисельності, в першу чергу в генофонді популяції будуть зникати рідкісні алелі, але не завжди із найменшою чи найбільшою довжиною [167]. Відповідно, алельне різноманіття буде зменшуватися швидше, ніж розмах

довжини алелей, що призводить до зменшення оцінок *M-ratio*, як це було нами отримано для тварин групи НЧС.

Таблиця 3.10

Показник *M-ratio* для мікросателітних локусів тварин різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Локус	Група НЧС		Група ВЧС		У цілому	
	<i>Na</i>	<i>M-ratio</i>	<i>Na</i>	<i>M-ratio</i>	<i>Na</i>	<i>M-ratio</i>
TGLA227	11	0,379	14	0,519	15	0,517
BM2113	9	0,474	9	0,474	10	0,526
TGLA53	12	0,414	11	0,458	13	0,419
ETH10	8	0,471	8	0,533	9	0,529
SPS115	8	0,471	7	0,538	8	0,471
TGLA122	8	0,229	9	0,257	9	0,257
INRA23	9	0,391	10	0,435	10	0,435
TGLA126	5	-	4	-	7	-
BM1818	8	0,533	8	0,471	9	0,529
ETH3	11	0,355	11	0,407	13	0,419
ETH225	10	0,400	11	0,524	13	0,520
BM1824	7	0,467	7	0,467	8	0,533

Примітка. *Na* – кількість виявлених алелей

З іншого боку, проявом дії генетико-автоматичних процесів є зниження рівня гетерозиготності та, відповідно, більш високий рівень інбредності серед тварин. У цьому випадку, фактична гетерозиготність буде значно менше за рівноважну (*Heq*), оскільки дрейф генів переважатиме дію мутаційного процесу [235].

У худоби дослідженої породи різних груп оцінки фактичної та рівноважної гетерозиготності відрізняються одна від іншої (табл. 3.11). Однак, суттєві відмінності відмічено лише у тварин групи НЧС – для восьми локусів було виявлено переважання рівноважної гетерозиготності над фактичною та для чотирьох локусів – навпаки. У тварин висококровної групи це співвідношення було шість до шести.

Таким чином, можна стверджувати про наявну тенденцію прояву ефекту «пляшкового горлечка» для корів групи НЧС, оскільки нульову гіпотезу в їх випадку можна відкинути лише з рівнем значущості 0,061 (тест знаків).

Таблиця 3.11

Стан гетерозиготності для мікросателітних локусів корів різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Локус	Група НЧС		Група ВЧС	
	<i>Ho</i>	<i>Heq</i>	<i>Ho</i>	<i>Heq</i>
TGLA227	0,649	0,805	0,609	0,853
BM2113	0,717	0,748	0,859	0,746
TGLA53	0,351	0,831	0,481	0,814
ETH10	0,810	0,709	0,793	0,717
SPS115	0,720	0,713	0,717	0,679
TGLA122	0,730	0,716	0,859	0,747
INRA23	0,740	0,746	0,772	0,776
TGLA126	0,545	0,699	1,000	0,692
BM1818	0,867	0,716	0,769	0,717
ETH3	0,329	0,800	0,566	0,799
ETH225	0,167	0,831	0,250	0,852
BM1824	0,620	0,671	0,533	0,682
Тест знаків	0,061		0,335	

У тварин групи ВЧС різкого та вірогідного зменшення рівня гетерозиготності за багатьма локусами мікросателітів одночасно не спостерігається. При цьому, відмічаються випадки зчепленого успадкування алелів різних локусів у тварин як НЧС, так і ВЧС групи (табл. 3.12). Однак, в цілому, оцінка міри не випадкового об'єднання гамет (*HWD*) у тварин групи НЧС переважає відповідну у корів іншої дослідної групи (0,221 та 0,131, відповідно).

Як відомо, згідно правила «50 : 500», якщо ефективна чисельність популяції перевищує 500 особин – популяція знаходиться у сприятливому

стані, якщо знаходиться у межах 50-500 особин – у загрозовому і, нарешті, якщо знижується нижче 50 особин – на межі зникнення [164, 165].

Таблиця 3.12

**Результати аналізу *LD* різних досліджених груп
за поліморфізмом мікросателітних локусів**

Група	N_{LD}	HWD	df	χ^2	p
НЧС	34	0,221	12	64,63	< 0,001
ВЧС	33	0,131	12	36,94	< 0,001

Примітка. N_{LD} – кількість випадків зчеплення між алелями різних локусів мікросателітів; HWD – міра не випадкового об'єднання гамет

Оцінки ефективної чисельності тварин як різних груп, так і дослідженого типу породи в цілому знаходяться у межах 101-140 (з 95 % довірчим інтервалом: 82-195) особин (табл. 3.13). Таким чином, отримані нами оцінки свідчать про певну загрозу генетичному різноманіттю даної популяції.

Таблиця 3.13

**Оцінки ефективної чисельності корів породи різних груп південної
м'ясної на підставі поліморфізму мікросателітних локусів, голів**

Група	Оцінка N_e	95 % довірчий інтервал
НЧС	139,9	107,2 – 195,3
ВЧС	101,2	81,6 – 130,7
В цілому	131,4	114,2 – 153,3

**3.3.2. Філогенетичні зв'язки південної м'ясної породи за
поліморфізмом мікросателітних локусів ДНК**

Крім спеціалізованих м'ясних порід, «вихідними» при створенні південної м'ясної породи були червона степова порода та кубинський зебу

[65]. Тому, було б цікаво дослідити, як у породотворчому процесі відбулося асимілювання генотипів цих «батьківських» порід (з використанням локусів мікросателітної ДНК), та наскільки в теперішній час є подібними між собою алелофонди цих порід (в розрізі окремих груп).

Встановлено, що тварини південної м'ясної породи значно переважали решту використаних в аналізі популяцій за рівнем їх алельного різноманіття (табл. 3.14). В цілому, із 138 алелей, що було виявлено за 12 мікросателітними локусами, у худоби вищезазначеної породи обох груп було відмічено більше 3/4, в той же час як для корів червоної степової породи, популяцій чистокровного зебу та помісей зебу × швіцька худоба – 56,5, 44,9 та 50,7 %, відповідно.

Водночас, певна частина цих алелів характеризувалась дуже низькою частотою, про що свідчать практично однакові значення параметру середньої кількості алелів із частотою не менше 0,05 на локус.

Значний дефіцит гетерозиготності було відмічено у всіх досліджених групах, за виключенням чистокровних зебу (табл. 3.14).

Таблиця 3.14

Показники генетичної мінливості різних порід ВРХ та зебу

Показники	Група, тип, порода				
	SG	ZB1	KS	ZB2	ZB3
<i>Na</i>	8,83 ± 0,562	9,08 ± 0,743	6,50 ± 0,584	5,17 ± 0,505	5,83 ± 0,869
<i>Na</i> (95 %)	4,67 ± 0,310	5,17 ± 0,322	5,00 ± 0,246	4,17 ± 0,345	3,92 ± 0,514
<i>Ae</i>	4,15 ± 0,408	4,65 ± 0,358	3,80 ± 0,336	3,52 ± 0,288	3,15 ± 0,483
<i>Ho</i>	0,604 ± 0,0621	0,684 ± 0,0589	0,583 ± 0,0808	0,664 ± 0,0442	0,510 ± 0,6134
<i>He</i>	0,739 ± 0,0191	0,769 ± 0,0194	0,708 ± 0,0311	0,694 ± 0,0252	0,613 ± 0,0642
<i>Ppa</i>	0,583 ± 0,2289	0,333 ± 0,1880	0,333 ± 0,2247	0	0,667 ± 0,2843

У тварин цієї групи, також, не було зареєстровано жодного локусу із унікальними алелями (тобто, алелями, що притаманні тільки певній групі). Для решти груп частота цих локусів у середньому коливалася у межах 0,333-0,667 (див. табл. 3.14).

У таблиці 3.15 наведено перелік унікальних алелів у тварин різних порід ВРХ та зебу. Всього їх було відмічено 23, але за розподілом серед тварин різних популяцій встановлену певну нерівномірність – найбільше виявлено у тварин південної м'ясної породи групи НЧС (вісім алелів) та помісних особин зебу × швіцька худоба (сім алелів).

Таблиця 3.15

Унікальні алелі у різних порід ВРХ та зебу

Локус	Група, тип, порода				
	SG	ZB1	KS	ZB2	ZB3
TGLA227	-	85, 99	-	-	-
BM2113	-	-	-	-	121
TGLA53	184	154	-	-	-
ETH10	-	-	-	-	-
SPS115	244	-	-	-	-
TGLA122	-	-	133, 139	-	147, 157, 167
INRA23	-	196	-	-	200, 204
TGLA126	109	-	111, 117	-	-
BM1818	-	-	-	-	280
ETH3	101, 131	-	-	-	-
ETH225	136, 138	-	-	-	162
BM1824	-	-	-	-	-
В цілому	7	4	4	0	8

Примітка. Розмір алелів зазначено у парах нуклеотидів (п.н.).

У цілому, унікальні алелі зустрічалися в 10 з 12 використаних в аналізі мікросателітних локусів, а виключення складають лише два локуси – ETH10 та BM1824.

16 алелів восьми локусів були унікальними для тварин південної м'ясної породи у цілому (тобто, зустрічалися лише серед тварин обох груп). При

цьому, найбільшу їх кількість зафіксовано у локусах ETH225 (п'ять алелей) та TGLA53 (три алеля).

Результати Assignment-тесту на підставі визначених мультилокусних генотипів мікросателітів свідчать, що тварини із дослідних груп характеризуються відносно високим рівнем генетичної унікальності (консолідації). Точність віднесення тварин до власної популяції складає в середньому 87 % (табл. 3.16). При цьому, найбільшого рівня вона досягала у корів червоної степової породи (95,0 %).

Таблиця 3.16

Результати Assignment-тесту різних порід ВРХ та зебу, гол.

Фактична група	Теоретична група					Точність (%)
	SG	ZB1	KS	ZB2	ZB3	
SG	88	12	0	0	0	88,0
ZB1	11	76	2	2	1	82,6
KS	0	0	38	2	0	95,0
ZB2	0	1	1	9	1	75,0
ZB3	1	0	0	2	26	89,7

Найменшою генетичною унікальністю характеризувалися чистокровні зебу (75,0 %). Але, можливо, це пов'язано із відносно невеликою чисельністю проаналізованих тварин цієї групи.

Як і очікувалося, корови червоної степової породи виявилися значно генетично відокремленими від решти тварин (рис. 3.17). При цьому особини новоствореної південної м'ясної породи обох її груп формують кластер, відокремлений від чистокровного зебу та зебувидної худоби.

Більш детальний аналіз розташування центроїдів різних груп у просторі перших двох головних координат наведено на рис. 3.18.

Встановлено, що худоба південної м'ясної породи подібно до залежностей, виявлених раніше (див. рис. 3.17), сформувала відокремлений генетичний пул (рис. 3.18). При цьому, тварини червоної степової породи (KS)

віддалені від них відносно як першої, так і другої головної вісі координат (тобто, на максимально можливу генетичну відстань). У той час як чистокровні (ZB2) та помісні зебу (ZB3) дуже близькі до них відносно вісі другої головної координати, що описує біля 36 % матриці загальної генетичної мінливості (рис. 3.18). Це свідчить про те, що має місце часткова подібність генетичної структури худоби південної м'ясної породи та зебу (чи їх помісей), яка є однією з вихідних порід.

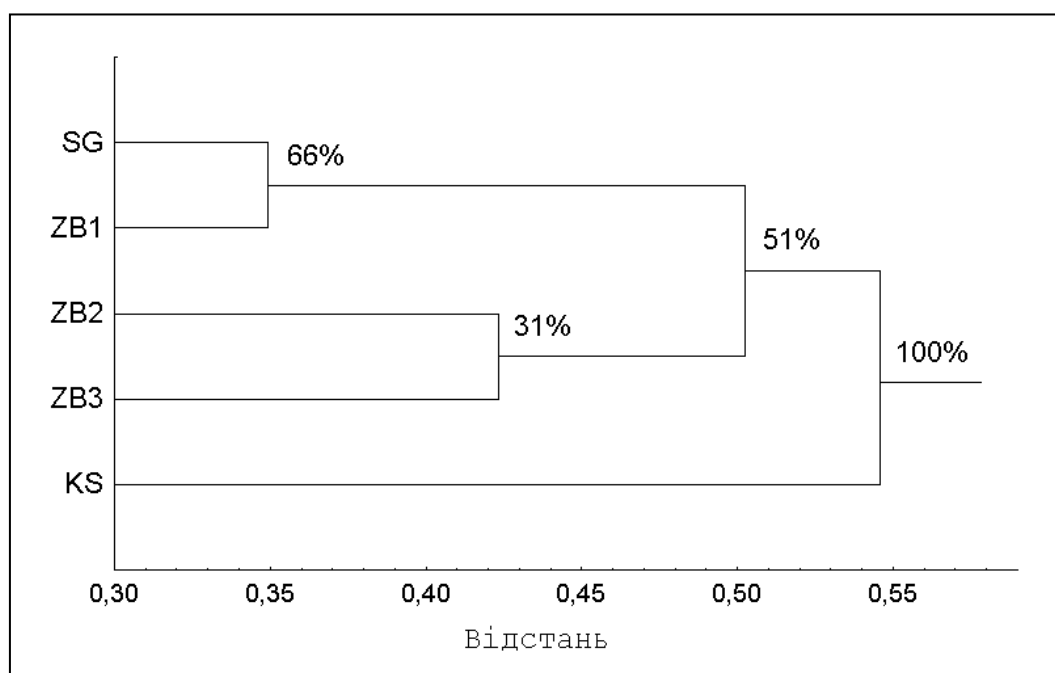


Рис. 3.17. UPGMA-дендрограма подібності, побудована на основі матриці генетичних дистанцій М. Нея, розрахованих між тваринами різних порід ВРХ та зебу за поліморфізмом 12 мікросателітних локусів (надано bootstrap-оцінки ймовірності формування кожної «гілки»)

Таким чином, встановлено, що досліджена популяція худоби таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи знаходиться під дією генетико-автоматичних процесів, а негативний їх вплив особливо має місце на масиві тварин групи НЧС. Їм властива втрата деяких

рідкісних алелів та прояв ефекту «пляшкового горлечка» (bottleneck effect), що може призводити до підвищення рівня інбредованості.

Необхідні подальші дослідження, що забезпечать моніторинг рівня генетичного поліморфізму тварин даної породи (за мікросателітними локусами геномної ДНК) для запобігання зменшення їх ефективної чисельності популяції.

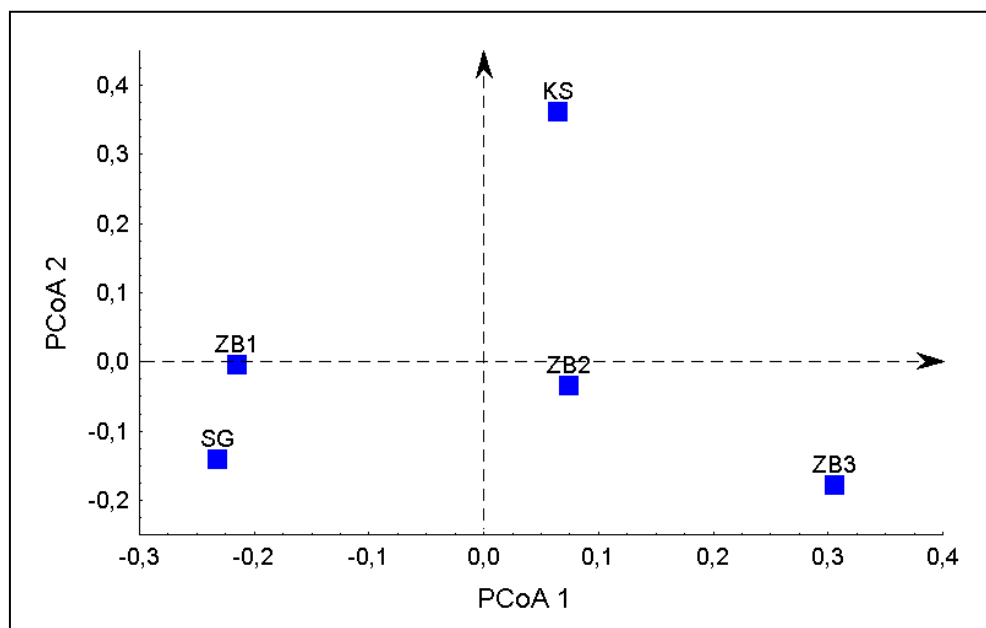


Рис. 3.18. Положення центроїдів у просторі перших двох головних координат, розрахованих на підставі матриці генетичної дистанції М. Нея за 12 мікросателітними локусами між тваринами різних порід ВРХ та зебу

Встановлено, що генетичне різноманіття тварин новоствореної південної м'ясної породи значно вище, ніж решти досліджених генотипів вихідних порід. За характером розподілу частот алелів різних локусів мікросателітів худоби різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи формуються єдиний генетичний пул, що відокремлений як від особин червоної степової породи, так і зебу. При цьому, частка генетичної мінливості у корів південної м'ясної породи та зебу (однієї з «батьківських» порід) має спільні риси.

Матеріали даного підрозділу викладено у публікаціях [56, 100].

3.4. Генетичний поліморфізм ділянки гена гормону росту (*bGH_ex5_C1241G*) та його зв'язок із ростовими процесами молодняка великої рогатої худоби

Одним з основних напрямів селекційної роботи в м'ясному скотарстві є підвищення виходу м'яса з туші у різних порід великої рогатої худоби. В якості одного з інструментів для вирішення цього завдання використовують маркер-залежну селекцію, яка підвищує ефективність класичних селекційних підходів, оскільки враховує можливі асоціації між продуктивністю та маркерними генами (а саме їх певними алелями).

Серед найбільш перспективних генів-кандидатів м'ясної продуктивності великої рогатої худоби є ген гормону росту – найважливіший регулятор соматичного росту та метаболізму в організмі тварин. У ВРХ *bGH* локалізований на 19-й хромосомі (BTA19), має довжину близько 2000 п.н. і складається з п'яти екзонів та чотирьох інтронів [133, 230]. Раніше було відмічено наявність поліморфізму гена *bGH* (номер в GenBank – M57764) у позиції 2141, який виявляється за допомогою ендонуклеази рестрикції *AluI* (*bGH_ex5_C2141G*). Одиначна нуклеотидна заміна в п'ятому екзоні в цій позиції С→G приводить до заміни амінокислоти лейцин на валін в 127 позицій білку [258]. Після рестрикції, залежно від генотипу тварини, утворюються фрагменти довжиною 240, 173 і 67 п.н., при цьому фрагмент довжиною 240 п.н. відповідає алелю V, а фрагменти довжиною 173 та 67 п.н. – алелю L.

У ряді робіт було показано, що алель L забезпечує більш високі прирости живої маси серед різних м'ясних порід худоби та зебу [150, 189, 203], хоча в інших дослідженнях такого зв'язку виявлено не було [119, 190, 192].

Нами було встановлено наявність поліморфізму *bGH_ex5_C1241G* у досліджених тварин, при цьому була відмічена присутність усіх можливих генотипових варіантів за цим локусом (табл. 3.17).

Таблиця 3.17

Частота генотипів та алелів гена *bGH* у корів різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Група	<i>n</i>	Частоти генотипів			Частоти алелів	
		LL	LV	VV	L	V
НЧС	99	0,566	0,364	0,070	0,747	0,253
ВЧС	91	0,681	0,231	0,088	0,797	0,203
В цілому	190	0,621	0,300	0,079	0,771	0,229

Встановлено, що серед корів групи НЧС спостерігається значне переважання тварин з генотипом LL (56,6 %), проте як генотип VV був виявлений всього у семи особин (7,0 %). Серед тварин групи ВЧС також спостерігалось переважання тварин з генотипом LL (68,1 %), а генотип VV був відмічений лише у восьми тварин (8,8 %).

В цілому, не було виявлено вірогідних відмінностей у розподілі різних генотипів гена *bGH* між представницям досліджуваних груп південної м'ясної породи (критерій Хі-квадрат Пірсона: $\chi^2 = 3,99$; $df = 2$; $p = 0,136$). Хоча частота алеля L була дещо вищою у тварин групи ВЧС (0,797).

У таблиці 3.18 наведено показники генетичного різноманіття за геном *bGH* корів південної м'ясної породи різних груп.

Нами встановлено, що розподіл генотипів у тварин групи ВЧС достовірно відхиляється від стану генетичної рівноваги за Гарді-Вайнбергом (критерій Хі-квадрат Пірсона: $\chi^2 = 6,33$; $df = 1$; $p = 0,012$). Це проявляється в значному зменшенні частки гетерозигот ($H_o = 0,231$), що призводить до суттєвого підвищення оцінки індексу фіксації ($F_{is} = 0,288$).

Таблиця 3.18

Показники генетичної різноманітності гена *bGH* у корів різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Група	<i>n</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Fis</i>	χ^2	<i>p</i>
НЧС	99	0,364	0,378	0,037	0,12	0,732
ВЧС	91	0,231	0,324	0,288	6,33	0,012
В цілому	190	0,300	0,353	0,150	3,68	0,056

У корів групи НЧС розподіл генотипів практично не відхилявся від рівноважного стану. Для всієї проаналізованої вибірки в цілому дефіцит гетерозигот також не був виявлений.

Таким чином, наші дані повністю узгоджуються з результатами, отриманими раніше при дослідженні тварин цієї породи в ТОВ ВНФ «Зеленогірське» Одеської області К. В. Копиловою із співавторами [51]. В той же час результати, отримані Ю. В. Вдовиченко із співавторами [65] на тому ж поголів'ї худоби, дають більш занижені оцінки частоти алеля L (0,450).

Перш, ніж проводити дослідження з асоціації між показниками продуктивності та генетичним профілем досліджених тварин південної м'ясної породи, нами був проведений аналіз можливих чинників, які визначають сам характер цієї продуктивності. Передусім, використовуючи метод BLUP, нами були розраховані оцінки племінної цінності (*EBV*) для тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (як в цілому, так і в розрізі його груп), використовуючи дані з 1988 по 2005 роки [53, 54].

Аналіз ретроспективних даних дозволив стверджувати, що між тваринами різних груп є істотні відмінності відносно живої маси в різні періоди постнатального онтогенезу, причому молодняк групи НЧС перевищує своїх ровесниць ВЧС відносно оцінок племінної цінності за усі досліджувані періоди, окрім живої маси при народженні (табл. 3.19).

Більше того, встановлено, що значення живої маси телят в різні вікові етапи, істотно корелюють між собою, що дозволяє використати методи багатовимірного аналізу [59].

Таблиця 3.19

Оцінки племінної цінності (EBV) тварин різних груп південної м'ясної породи, отримані на основі методу BLUP, кг

Група	M0	M210d	M12	M15	M18
НЧС	-0,045	0,775	0,703	6,183	3,318
ВЧС	0,045	-0,775	-0,703	-6,183	-3,318

Примітка. M0, M210d, M12, M15 та M18 – жива маса при народженні, при відлученні, у віці 12, 15 і 18 міс., відповідно.

Використовуючи аналіз головних компонент, нами було встановлено, що більша частина мінливості оцінок племінної цінності (більше 70 %) визначається першими двома компонентами. Перша головна компонента тісно пов'язана з оцінками племінної цінності для показників M12 (+0,826), M15 (+0,892) та M18 (+0,908). З іншого боку, друга головна компонента корелюється з показниками живої маси при народженні та при відлученні – M0 (+0,811) та M7 (+0,750).

Отже, перша головна компонента може бути інтерпретована як швидкість росту живої маси (тобто, приріст) після відлучення, а друга – до відлучення. Тому, в подальшому аналізі нами були використані, окрім показників живої маси, також і три показники приростів – від народження до відлучення (ADG1), на відгодівлі (ADG2) і приріст від народження до 18 міс. віку (ADG).

Нами також було встановлено, що серед прогенотипованих тварин різного походження є значні відмінності як за живою масою в різні вікові періоди, так і за величиною приростів. При цьому тварини групи НЧС, як і очікувалося, вірогідно перевершували своїх ровесниць НЧС (табл. 3.20).

Виключення складає тільки показник середньодобового приросту на відгодівлі, оцінки якого вірогідно не відрізнялись у тварин різних груп (тест Стьюдента: $p = 0,40$).

Таблиця 3.20

Динаміка живої маси та її приростів молодняку різних груп південної м'ясної породи в різні періоди постнатального онтогенезу

Показник ¹ / одиниця виміру	Група				t_{st}^2
	НЧС		ВЧС		
	n	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	
M0, кг	36	23,8 ± 0,48	38	21,8 ± 0,47	2,97**
M210d, кг	36	193,4 ± 5,28	38	168,6 ± 5,04	3,39**
M8, кг	31	205,1 ± 5,61	38	187,4 ± 5,69	2,18*
M12, кг	31	247,7 ± 6,89	36	216,6 ± 6,48	3,29**
M15, кг	23	295,9 ± 9,84	36	263,8 ± 6,95	2,74**
M18, кг	21	351,5 ± 12,28	32	315,7 ± 7,60	2,62*
ADG, г	20	597,9 ± 22,13	32	544,1 ± 13,62	2,19*
ADG1, г	36	807,5 ± 24,61	38	699,2 ± 23,47	3,19**
ADG2, г	20	477,6 ± 29,47	32	451,2 ± 16,43	0,85

Примітка: ¹ M0, M210d, M8, M12, M15 та M18 – жива маса при народженні, при відлученні, у віці 8, 12, 15 і 18 міс., відповідно. ADG – середньодобовий приріст від народження до віку 18 міс., ADG1 – середньодобовий приріст від народження до відлучення, ADG2 – середньодобовий приріст на відгодівлі.

² * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$.

Зв'язок між живою масою при народженні з генотипом за геном гормону росту не було встановлений (рис. 3.19), хоча при цьому, у тварин обох груп проглядається деяка тенденція до підвищення величини цієї ознаки у ряді генотипів: VV → LV → LL.

Для того, щоб з'ясувати, чи змінюється характер (наявність і напрям) зв'язку між генотипом за геном гормону росту і динамікою живої маси молодняку залежно від приналежності до різних груп, нами був використаний трьохфакторний дисперсійний аналіз, де в якості повторних вимірювань представлена жива маса тварин у різні вікові періоди.

Встановлено, що вірогідний вплив на живу масу молодняку мали тільки фактор «вік», а також його поєднання з фактором «генотип за геном гормону росту» (табл. 3.21).

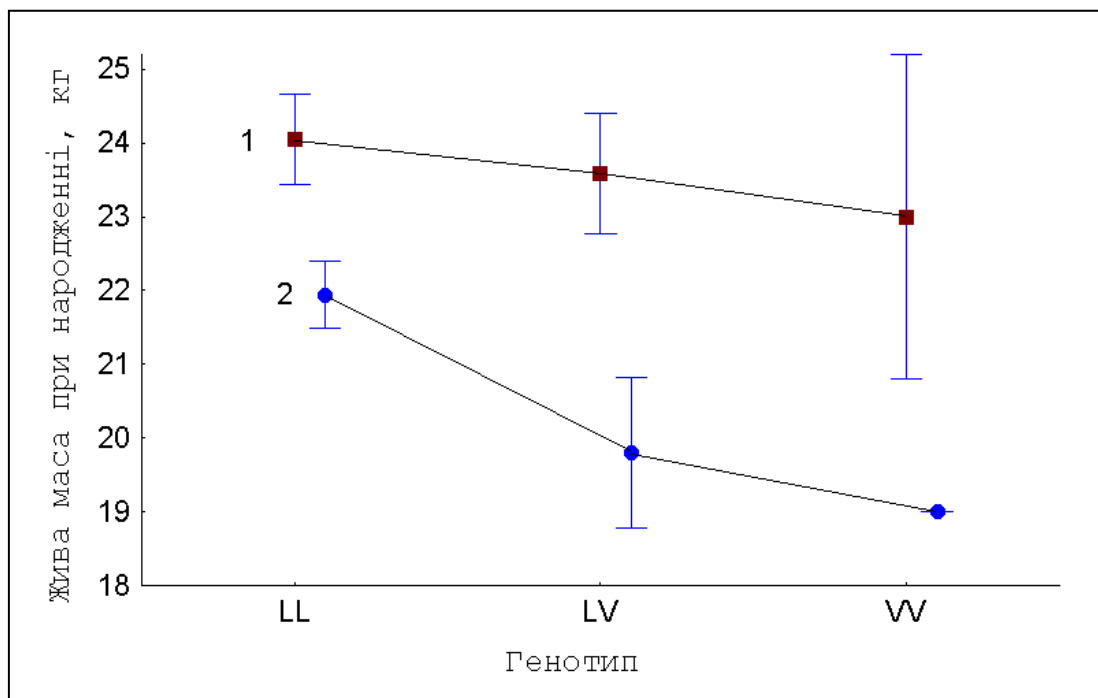


Рис. 3.19. Показники мінливості ($\bar{X} \pm S\bar{x}$) живої маси при народженні тварин групи НЧС (1) та ВЧС (2) південної м'ясної породи різних генотипів за геном *bGH*

Проте, при цьому було також виявлено, що характер прояву асоціації між генотипом за геном гормону росту та живою масою молодняку істотно змінювався в різні вікові періоди.

На рисунку 3.20 наведено графіки динаміки росту молодняку південної м'ясної породи різних груп залежно від поліморфізму за геном *bGH*. Вірогідні зміни в характері ростових процесів залежно від генотипу відмічені тільки для особин групи НЧС ($F_{2;10} = 3,13; p = 0,002$). Якщо у віці 6-12 місяців найбільшу живу масу мали особини з генотипом VV, то у віці 15-18 місяців – особини з генотипом LL (рис. 3.20-А).

Їх однолітки групи ВЧС з різними генотипами за геном гормону росту, в цілому, характеризувалися схожими патернами ростового процесу (рис. 3.20-

В). На показники середньодобового приросту (від народження до віку 18 міс.) живої маси молодняку різних груп вірогідного впливу генотипу за геном *bGH* нами відмічено не було (рис. 3.20-А).

Таблиця 3.21

Результати трьохфакторного дисперсійного аналізу з повтореннями (Repeated 3-way ANOVA) впливу походження, генотипу за геном гормону росту та віку на живу масу молодняку південної м'ясної породи

Джерело мінливості	<i>df</i> Effect	<i>MS</i> Effect	<i>df</i> Error	<i>MS</i> Error	<i>F</i>	<i>p</i>
Група (А)	1	7040,0	45	3872,9	1,82	0,184
Генотип за геном гормону росту (В)	2	2869,1	45	3872,9	0,74	0,482
Вік (С)	5	152050,0	225	347,2	437,95	0,000
А x В	2	1964,2	45	3872,9	0,51	0,606
А x С	5	191,9	225	347,2	0,55	0,736
В x С	10	1235,2	225	347,2	3,56	0,000
А x В x С	10	427,1	225	347,2	1,23	0,273

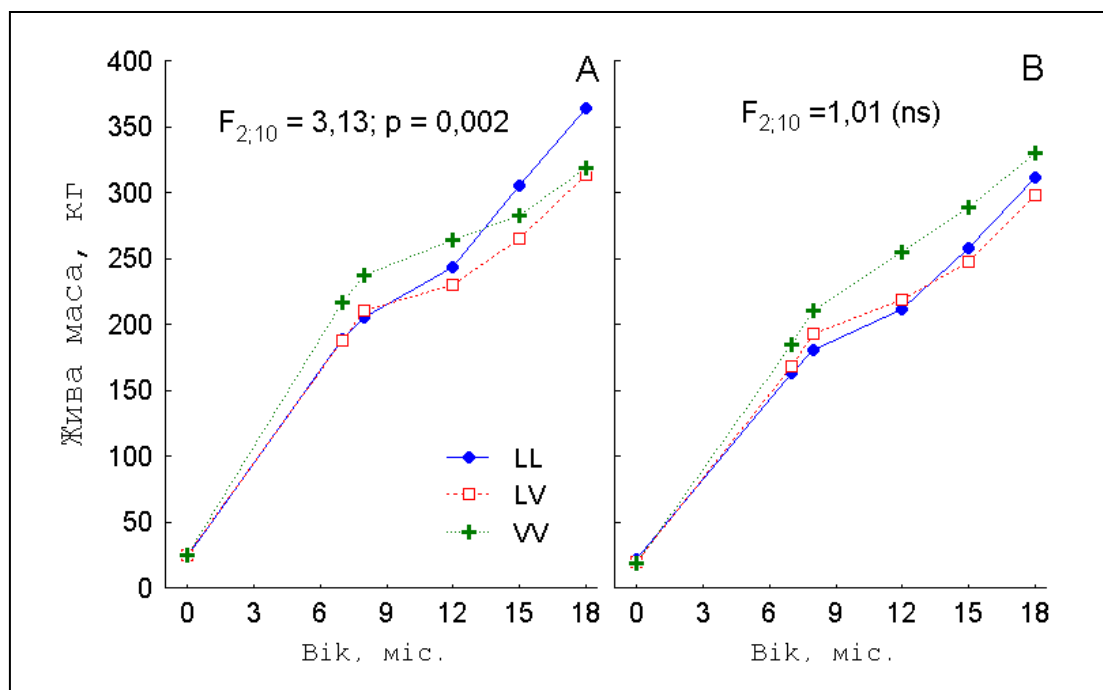


Рис. 3.20. Динаміка живої маси тварин групи НЧС (А) та ВЧС (В) південної м'ясної породи різного генотипу за геном *bGH*

Для вікового періоду від відлучення до 18 міс., навпаки, показники приросту серед тварин групи НЧС істотно відрізнялися у особин з різними генотипами ($F_{2;17} = 5,00$; $p = 0,020$). При цьому найвищою інтенсивністю росту характеризувалися особини з генотипом LL (рис. 3.21-В).

Таким чином, у цілому не було виявлено вірогідних відмінностей в розподілі різних генотипів гена гормону росту (*bGH*) у худоби таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи різних груп.

Встановлені значні відмінності як за живою масою в різні вікові періоди, так і за величиною приростів у телят південної м'ясної породи різного походження. При цьому, особини групи НЧС, як правило, достовірно перевищували своїх одноліток групи ВЧС.

Характер прояву асоціації між генотипом за геном гормону росту і живою масою істотно змінювався як в різні вікові періоди, так і залежно від належності тварин до різних груп. Поліморфізм гена гормону росту певним чином пов'язаний з інтенсивністю росту молодняку південної м'ясної породи ВРХ, ніж з абсолютними величинами живої маси в різні вікові періоди.

Матеріали даного підрозділу викладені у публікаціях [4, 17, 53, 54].

3.5. Асоціація між ростовими показниками тварин породи та генетичним поліморфізмом окремих локусів її мікросателітної ДНК

Попри те, що а-ргіогі мікросателіти ДНК є нейтральними молекулярно-генетичними маркерами, починаючи з середини 1990-х років з'явилися повідомлення про виявлені вірогідні зв'язки між наявністю/відсутністю тих або інших алелей досліджуваних локусів мікросателітів та різними показниками продуктивності сільськогосподарських тварин, у тому числі й ВРХ.

Так, було встановлено, що алелі $BM1500^{136}$ та $BM1500^{138}$ є маркерами кращого надюю і найвищого вмісту жиру в молоці, відповідно, у різних порід ВРХ [116].

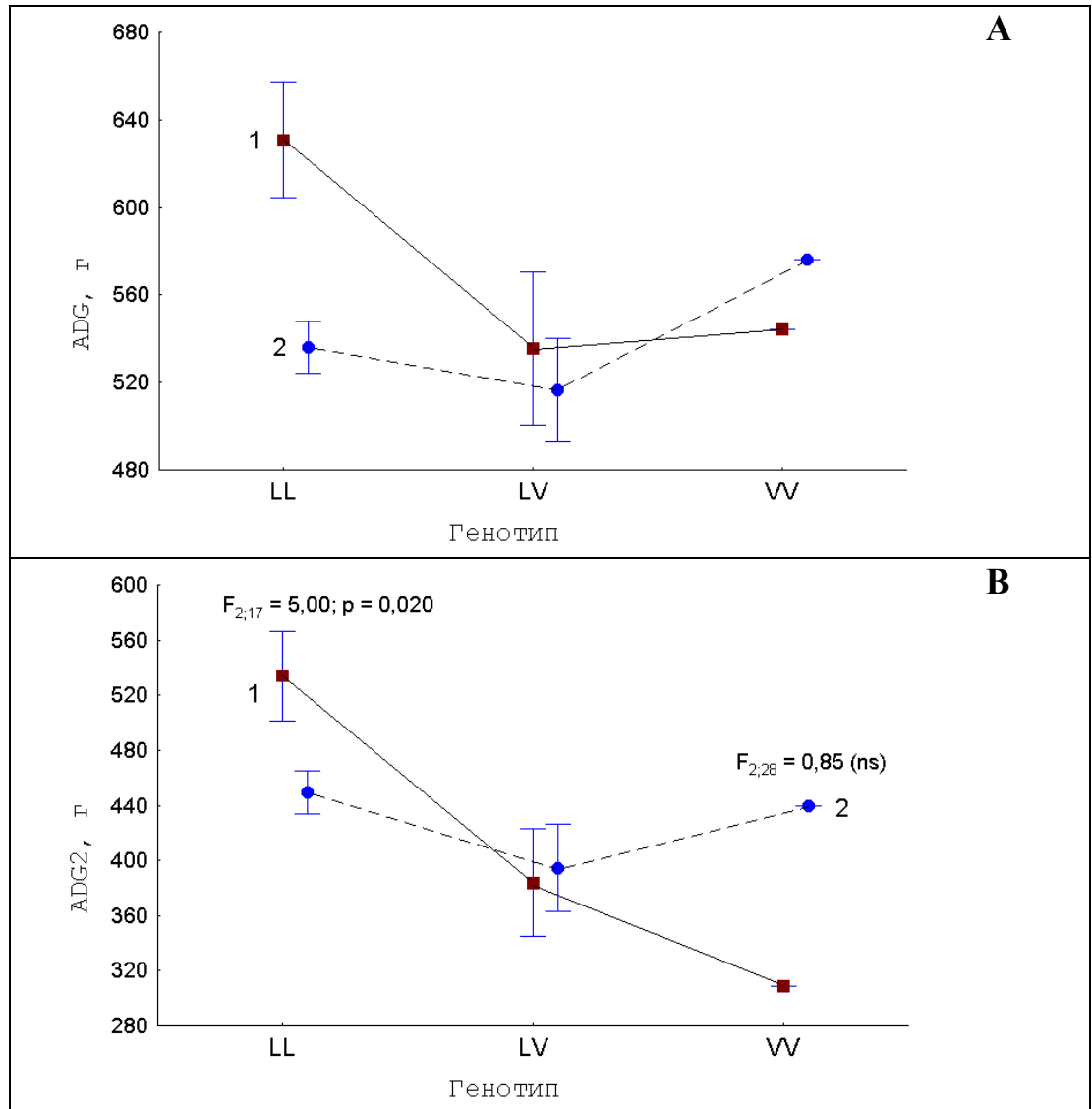


Рис. 3.21. Показники мінливості ($\bar{X} \pm Sx$) приростів живої маси тварин груп НЧС (1) та ВЧС (2) південної м'ясної породи різного генотипу за геном *bGH*: А – середньодобовий від народження до 18 міс.; В – середньодобовий приріст від відлучення до 18 міс.

У корів м'ясного напрямку продуктивності (помісі *Piemontese* × *Chiniana*) алель $IDVGA46^{205}$ виявився маркером бажаних для селекції промірів тіла,

таких як висота в холці, ширина та глибина грудей і т.ін. [163]. Ціла низка мікросателітних локусів геномної ДНК (ILSTS005, ILSTS006, TGLA227, INRA035, BM2113, CSSM66) тісно пов'язана із стійкістю зебу до туберкульозу [120].

Таким чином, можна очікувати, що використані нами в аналізі мікросателітні локуси ДНК також можуть бути асоційовані з показниками інтенсивності росту корів південної м'ясної породи. Тим більше, що раніше вже були встановлені подібні зв'язки – для мікросателітних локусів BMS1248 [145], ETH10 [128, 169], CSFM50 [130], MS-IGF1 [126] та ін.

В результаті проведеного аналізу, нами була встановлена наявність вірогідних зв'язків між присутністю/відсутністю окремих алелів використаних мікросателітних локусів ДНК і мірою прояву показників інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи (табл. 3.22).

Таблиця 3.22

Результати однофакторного дисперсійного аналізу впливу присутності окремих алелей локусів мікросателітів ДНК на показники інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи

Локус	Показники росту і розвитку худоби								
	M0	M210d	M8	M12	M15	M18	ADG	ADG1	ADG2
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
TGLA227	*	*	ns	ns	ns	(*)	*	*	**
BM2113	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
TGLA53	ns	ns	(*)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ETH10	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
SPS115	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
TGLA122	(*)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
INRA23	ns	ns	ns	ns	ns	ns	(*)	ns	ns
TGLA126	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
BM1818	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
ETH3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ETH215	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
BM1824	(*)	*	*	(*)	(*)	*	(*)	*	ns

Примітка. ns – $p > 0,1$; (*) – $0,1 < p < 0,05$; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$. (Позначення показників як в таблиці 3.20.)

Переважно такий зв'язок було встановлено між більшістю використаних показників та локусами TGLA227 і BM1824. Так, наприклад, тваринам, в яких у генотипі був присутнім хоча б один алель TGLA227⁸⁵, властиві найвищі оцінки середньодобового приросту на відгодівлі (675 г), проте як у більшості інших тварин цей показник не перевищував 450-550 г (рис. 3.22).

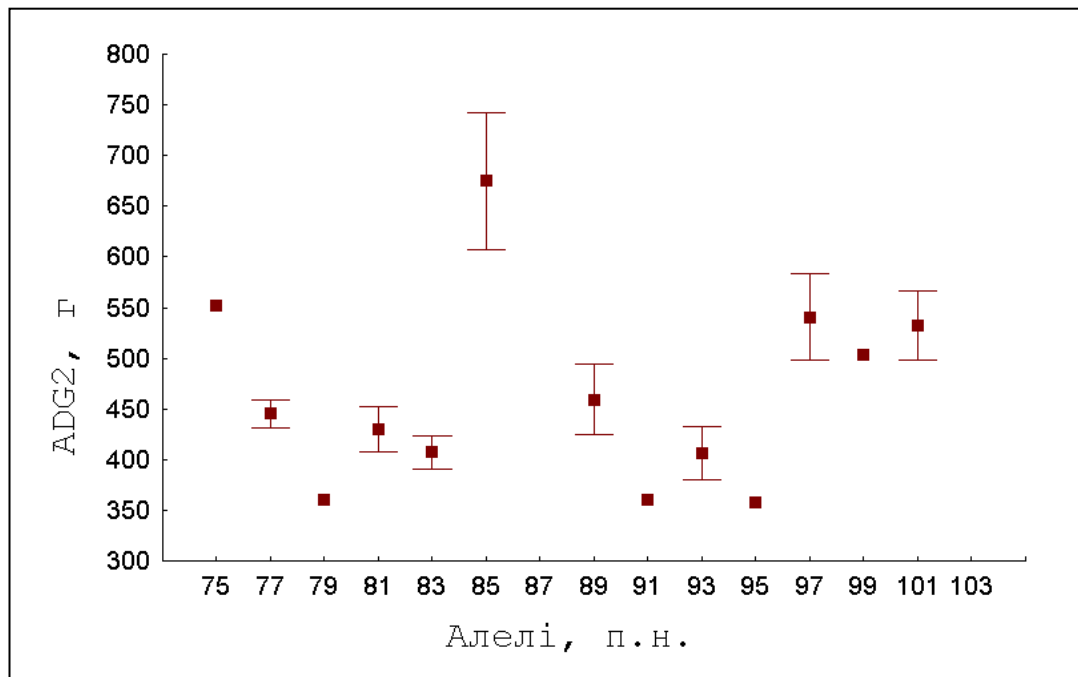


Рис. 3.22. Вплив присутності різних алелів локусу TGLA227 у генотипі особин південної м'ясної породи на їх середньодобовий приріст на відгодівлі

Аналогічним чином, тварини, в яких у генотипі був присутнім хоч би один алель BM1824¹⁷⁸ (або BM1824¹⁸⁰), характеризувалися найвищими оцінками середньодобового приросту від народження до відлучення – 780-830 г., але в інших особин цей показник рідко перевищував 700 г (рис. 3.23).

Більш детальний пошук можливих асоціацій між окремими алелями мікросателітів ДНК, використаних при аналізі генетичної мінливості молодняку південної м'ясної породи, був зроблений нами на основі розділення усіх досліджених тварин на дві групи – тих, що мають певний алель і, відповідно, не мають його.

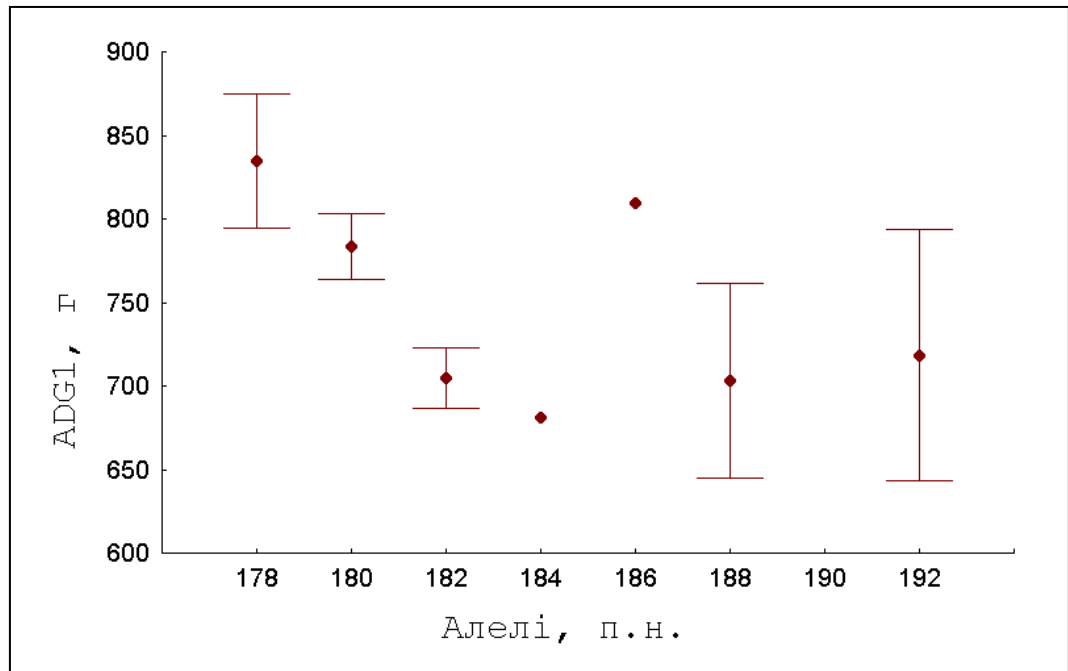


Рис. 3.23. Вплив присутності різних алелей локусу VM1824 в генотипі особин південної м'ясної породи на їх середньодобовий приріст від народження до відлучення

Оцінка рівня вірогідності відмінностей за аналізованим показником (за критерієм Ст'юдента) між двома групами була використана в якості критерію наявності/відсутності асоціації. При цьому, враховувався також і напрямок цієї асоціації – позитивний (тобто, наявність певного призводила до підвищення значення показника) або негативний (тобто, навпаки, призводила до зниження його значення).

У таблиці 3.23 наведено отримані нами результати, що відображують наявність асоціацій між показниками інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи та наявністю в їх генотипі тих або інших алелів досліджуваних локусів мікросателітної ДНК. При використанні цього підходу виявлена більша кількість таких можливих асоціацій.

Таблиця 3.23

Асоціації між показниками інтенсивності росту молодняку південної м'ясної породи і наявністю в їх генотипі алелів досліджуваних локусів мікросателітної ДНК

Показники росту і розвитку худоби	Алелі	
	позитивно пов'язанні	негативно пов'язанні
M0	TGLA227 ⁸⁵ ; TGLA227 ⁹⁵ ; ETH10 ²²¹ ; <i>SPS115</i> ²⁵⁴ ; BM1824 ¹⁷⁸	TGLA122 ¹⁴⁹ ; BM1818 ²⁶⁰
M210d	TGLA227 ⁸³ ; BM1818 ²⁵⁸ ; BM1824 ¹⁷⁸ ; BM1824 ¹⁸⁰	INRA23 ²¹⁶
M8	TGLA227 ⁸⁵ ; BM1824 ¹⁷⁸	INRA23 ²¹⁶
M12	TGLA227 ⁸⁵ ; BM1818 ²⁵⁸ ; BM1824 ¹⁷⁸	INRA23 ²¹⁶
M15	TGLA227 ⁸⁵ ; BM1824 ¹⁷⁸	BM2113 ¹⁴¹
M18	TGLA227 ⁸⁵ ; BM1824 ¹⁷⁸	BM2113 ¹⁴¹ ; <i>INRA23</i> ²⁰⁸
ADG	TGLA227 ⁸⁵ ; BM1824 ¹⁷⁸	BM2113 ¹⁴¹ ; <i>INRA23</i> ²⁰⁸ ; INRA23 ²¹⁴
ADG1	TGLA227 ⁸³ ; BM1818 ²⁵⁸ ; BM1824 ¹⁷⁸ ; BM1824 ¹⁸⁰	INRA23 ²¹⁶
ADG2	TGLA227 ⁸⁵ ; TGLA122 ¹⁵³ ; BM1824 ¹⁷⁸	INRA23 ²¹⁴ ; BM1818 ²⁶⁰ ; BM1824 ¹⁸⁰

Примітка. Курсивом виділені алелі, для яких $0,05 < p < 0,1$.

Так, жива маса при народженні тісно пов'язана з наявністю в генотипі тварин алелів TGLA227⁸⁵ або TGLA227⁹⁵. У цьому випадку ця ознака виявляється в середньому вище на 3,7 і 4,3 кг, відповідно, в порівнянні з особинами, в яких у генотипі ці алелі відсутні (у обох випадках: $p < 0,05$). Призводить до підвищення живої маси при народженні і наявність алеля ETH10²²¹ – в середньому на 3,1 кг ($p < 0,05$). Менш виражений вплив на живу масу при народженні відмічено для алеля BM1824¹⁷⁸ (1,8 кг; $p < 0,05$). У той же час, особини, в генотипі яких було відмічено алелі TGLA122¹⁴⁹ та

BM1818²⁶⁰, поступалися своїм ровесницям в середньому на 1,8 і 2,5 кг (у обох випадках: $p < 0,05$).

Характерно, що із живою масою при відлученні і у більш старшому віці, відмічено асоціацію вже зовсім інших алелів. Це може свідчити про відмінності процесів генетичної детермінації росту тварин на різних етапах постнатального онтогенезу.

Так, особини, що мають в генотипі алель TGLA227⁸³ при відлученні були в середньому на 27,5 кг важче, ніж їх ровесниці, у яких цей алель був відсутній ($p < 0,05$).

Подібна різниця (27,2 кг) була встановлена у худобі при відлученні між особинами, які мали і у яких був відсутній алель BM1818²⁵⁸ ($p < 0,05$). Менш виражені відмінності за живою масою при відлученні були відмічені для алелів BM1824¹⁷⁸ та BM1824¹⁸⁰ (20,9 і 12,7 кг; у обох випадках: $p < 0,05$).

З іншого боку, наявність алеля INRA23²¹⁶ призводила до зниження живої маси при відлученні в середньому на 59,0 кг ($p < 0,05$).

Жива маса у віці вісім і 12 місяців характеризується практично тими ж асоціаціями з алелями мікросателітних локусів ДНК, що і жива маса при відлученні (див. табл. 3.23).

Для живої маси у віці 15 та 18 місяців нами було встановлено наявність негативної асоціації з алелем BM2113¹⁴¹ – особини, які мали цей алель, виявилися в середньому на 38,0 і 42,5 кг легше, відповідно (у обох випадках: $p < 0,05$).

Інтенсивність ростових процесів живої маси молодняка південної м'ясної породи (як в цілому – від народження до віку 18 міс., так і на різних етапах постнатального онтогенезу – від народження до відлучення і на відгодівлі) також характеризувалася значними асоціаціями з наявністю тих або інших алелів мікросателітної ДНК (див. табл. 3.23).

Так, середньодобовий приріст живої маси від народження до віку 18 міс. був істотно вищий у тварин, які мають алелі TGLA227⁸⁵ (на 194 г) і BM1824¹⁷⁸

(на 93 г), в порівнянні з тваринами, в яких ці алелі відмічено не було (в обох випадках: $p < 0,05$).

З іншого боку, наявність у худоби алелів VM2113¹⁴¹ і INRA23²¹⁴, навпаки, призводило до вірогідного зниження середньодобових приростів у середньому на 72 і 43 г (в обох випадках: $p < 0,05$).

На характер середньодобового приросту у період від народження до відлучення встановлено позитивний вплив наявних у геномі особин алелів TGLA227⁸³, VM1818²⁵⁸, VM1824¹⁷⁸ та VM1824¹⁸⁰ (в усіх випадках: $p < 0,05$). Причому, асоціація з першими двома алелями носила яскравіший характер, що виражається у більш відчутній різниці (129 та 126 г, відповідно) і, отже, більш високому рівні значущості ($p = 0,011$ та $p = 0,002$, відповідно). Проте наявність алеля INRA23²¹⁶, навпаки, призводила до зниження величини середньодобового приросту на цьому етапі оцінки онтогенезу телят (на 284 г; $p < 0,01$).

Приріст же живої маси на відгодівлі характеризується своїм власним набором асоціацій, причому, для деяких локусів і/або алелів напрям цих зв'язків може змінюватися на протилежне, що свідчить про прояв компенсаторних механізмів, що детермінують ріст та розвиток тварин, у т.ч. і південної м'ясної породи.

Так, на середньодобовий приріст на відгодівлі встановлено позитивний вплив алеля TGLA227⁸⁵, присутність якого в генотипі підвищує приріст на 220 г ($p = 0,011$). Аналогічною є дія алеля VM1824¹⁷⁸ (підвищує приріст на 67 г; $p = 0,050$). Проте, при цьому, наявність алеля VM1824¹⁸⁰, навпаки, призводить до зниження середньодобового приросту на відгодівлі на 46 г; $p < 0,05$). Хоча раніше було відмічено позитивний вплив цього алеля на живу масу дослідних тварин при відлученні (таблиця 3.22).

Присутність алеля VM1818²⁶⁰, також, негативно впливає на середньодобовий приріст телят у вищевказаний період (на 90 г; $p = 0,023$), хоча раніше алелі цього локусу, навпаки, характеризувалися наявністю

позитивних асоціацій з показниками живої маси молодняку південної м'ясної породи. З іншого боку, нами було відмічено негативний вплив цього ж алеля на живу масу при народженні (див. табл. 3.23).

До специфічних для цього показника, мабуть, слід віднести і алель TGLA122¹⁵³, присутність якого у особин південної м'ясної породи призводить до підвищення середньодобового приросту на відгодівлі на 142 г ($p = 0,010$).

Характерно, що більшість алелів, для яких було відмічено вірогідну асоціацію з інтенсивністю росту, зустрічаються з відносно низькою частотою (менше 0,15). Виняток становлять тільки алелі INRA23²¹⁴ та VM1824¹⁸⁰, частота яких в популяції складає близько 0,375 та 0,417, відповідно. Скоріш за все це можна пояснити випадковістю утворення таких генотипів через ефект «просковзування» мікросателітів. Або особливостями нормального розподілу, при якому тварини із найвищими/найнижчими значеннями зустрічаються у вибірці із дуже низькою частотою.

Крім того, переважна більшість алелів, наведених в табл. 3.23, є специфічними для тварин різних дослідних груп. Наприклад, алелі TGLA227⁸³, ETH10²²¹, INRA23²⁰⁸, VM1818²⁵⁸, VM1824¹⁷⁸ та VM1824¹⁸⁰ вірогідно частіше зустрічаються у худоби групи НЧС, проте як алелі TGLA227⁸⁵, VM2113¹⁴¹, TGLA122¹⁴⁹ та VM1818²⁶⁰, навпаки, є специфічними для особин групи ВЧС. При цьому, за рідкісним винятком, присутність у генотипі тварини алелів, характерних для групи ВЧС пов'язано з нижчими оцінками показників живої маси або приростів на різних етапах, у той же час як, присутність алелів, специфічних для групи НЧС, – навпаки, з їх підвищенням.

З іншого боку, нами було встановлено, що на усіх етапах росту молодняк групи ВЧС поступався за живою масою ровесницям групи НЧС. Отже, отримані нами асоціації можуть бути наслідком цих відмінностей, з одного боку, і наявністю специфічних алелів того або іншої групи тварин, з іншого.

Перевірити цю гіпотезу можливо тільки проаналізувавши характер (міру та напрям) відмічених вище асоціацій між алелями і ростовими показниками в розрізі тварин різних груп дослідженої південної м'ясної породи. Зважаючи на низьку частоту більшості алелів, ми змогли провести такий аналіз лише для двох найбільш поширених з них – INRA23²¹⁴ та BM1824¹⁸⁰.

Відмічена нами закономірність (тобто, зниження середньодобового приросту на відгодівлі за наявності в генотипі алеля INRA23²¹⁴) виявляється справедливою для молодняку південної м'ясної породи не залежно від того, до якої групи вони відносяться (рис. 3.24).

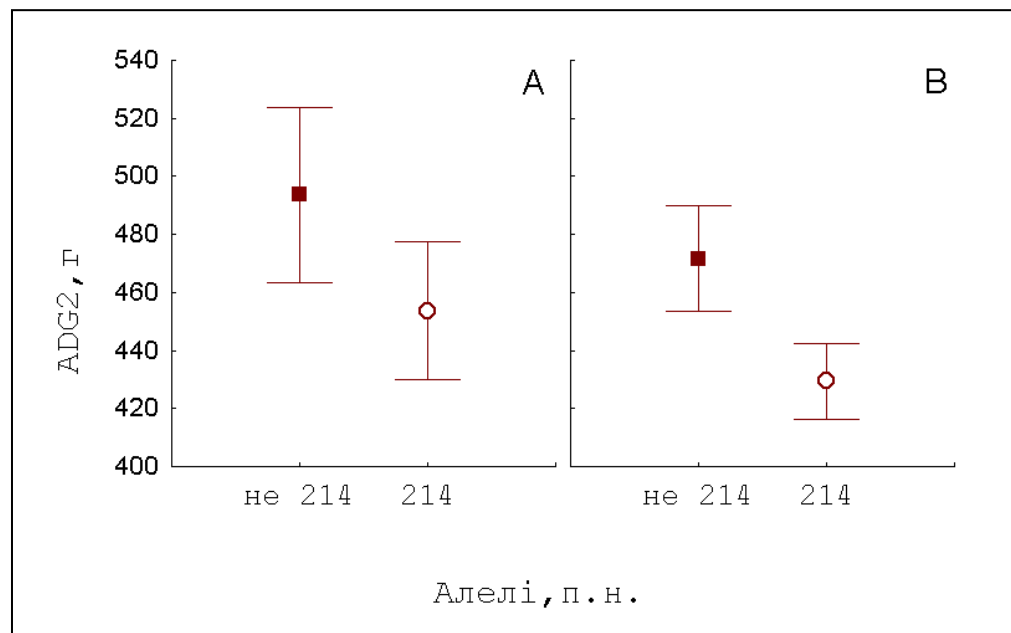


Рис. 3.24. Показники мінливості ($\bar{X} \pm S\bar{x}$) середньодобового приросту на відгодівлі особин групи НЧС (А) та ВЧС (В) південної м'ясної породи, залежно від присутності/відсутності в їх генотипі алеля INRA23²¹⁴

З іншого боку, підвищення живої маси при відлученні у тварин, які мають в генотипі хоча б один алель BM1824¹⁸⁰, було відмічено тільки для тварин групи НЧС, хоча в особин групи ВЧС така асоціація була відсутня (рис. 3.25).

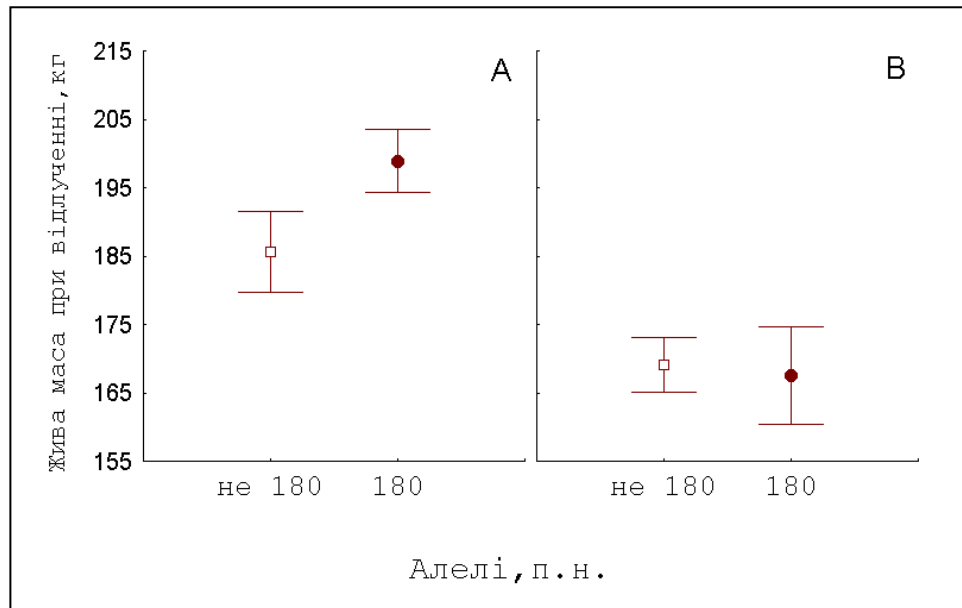


Рис. 3.25. Показники мінливості ($\bar{X} \pm S\bar{x}$) живої маси при відлученні особин групи НЧС (А) та ВЧС (В) південної м'ясної породи, залежно від присутності/відсутності в їх генотипі алеля $BM1824^{180}$

Тому, для отримання однозначної відповіді щодо характеру асоціацій між генотипом тварин південної м'ясної породи за локусами мікросателітів ДНК та показниками їх росту і розвитку, необхідні додаткові дослідження, ґрунтовані як на більшій кількості використаних локусів, так і більшій кількості прогенотипованих тварин.

Таким чином, існує вірогідний зв'язок між присутністю/відсутністю певних алелів окремих використаних нами локусів мікросателітів ДНК і мірою прояву показників росту у досліджених особин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи.

На живу масу при народженні і при відлученні (а також і у більш старшому віці) мають вплив різні групи алелів, що може свідчити про відмінності процесів генетичної детермінації росту й розвитку молодняку на різних етапах оціненого постнатального онтогенезу.

Інтенсивність ростових процесів також характеризувалась значними асоціаціями з наявністю тих або інших алелів мікросателітної ДНК. Переважна більшість алелів, для яких відмічені вірогідні асоціації з показниками росту, є специфічними для тварин різних груп. При цьому, за рідкісним винятком, присутність у генотипі особин алелів, характерних для групи НЧС пов'язано з більш низькими оцінками показників живої маси або приростів, проте як, присутність алелів, специфічних для групи НЧС, – навпаки, з більш високими.

Для отримання однозначної відповіді щодо характеру асоціацій між генотипом тварин південної м'ясної породи за локусами мікросателітів ДНК та показниками росту, варто виконати додаткові дослідження, ґрунтовані як на більшій кількості використаних локусів, так і більшій кількості прогенотипованих тварин.

РОЗДІЛ 4

АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ

4.1. Генетичне різноманіття тварин таврійського типу південної м'ясної породи за мікросателітними локусами ДНК

На рисунках 4.1 та 4.2 наведено розподіл алельних частот 12 мікросателітних локусів, використаних нами для аналізу генетичного поліморфізму у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи.

Найбільш характерною особливістю, яка була встановлена при аналізі отриманих розподілів для більшості локусів мікросателітів, є їх бімодальний характер. Можливим поясненням отриманих даних може бути те, що південна м'ясна порода створювалася в результаті схрещування не лише порід ВРХ різного напрямку продуктивності (молочного – червона степова порода, м'ясного – шароле, герефорд, санта-гертуда та шортгорн), але й з додаванням генетичного матеріалу, що належить до різних видів – *Bos taurus* L., 1758 та *B. indicus* L., 1758 [65].

Тому, для більш детального аналізу механізмів формування генетичного різноманіття у тварин південної м'ясної породи (таврійського внутрішньопородного типу), нами були зібрані та опрацьовані літературні дані щодо превалювання певних алелів у тварин різних порід ВРХ та зебу (табл. 4.1-4.4). Крім найбільш поширених м'ясних порід, нами також до аналізу було включено дані для деяких автохтонних порід, генофонд яких міг дуже збіднити на теперішній час.

Локус TGLA227. У дослідженої породи можна виділити чотири алеля (чи інтервалу алелів), які мають підвищені частоти – TGLA227⁷⁷, TGLA227⁸¹⁻⁸³, TGLA227⁸⁹ та TGLA227⁹⁷ (див. рис. 4.1). Перший з них зустрічається лише серед різних порід зебу і, таким чином, його можна

розглядати як *indicus*-специфічний (табл. 4.1). Решта алелів зустрічається в окремих порід ВРХ (табл. 4.2-4.4), причому, як поширених, так і автохтонних. Відповідно, їх можна розглядати, як *taurus*-специфічні алелі.

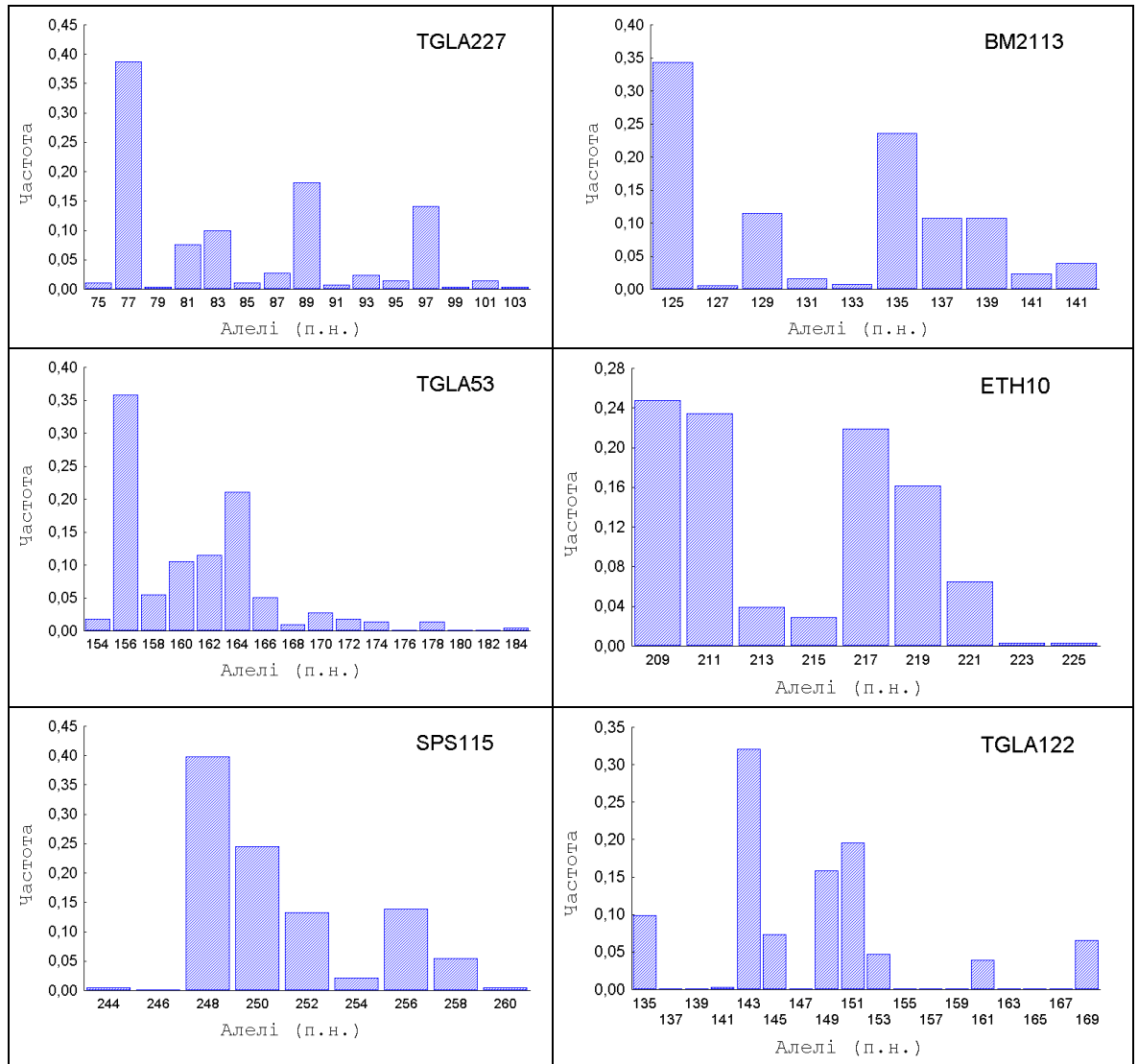


Рис. 4.1. Розподіл алельних частот локусів TGLA227, BM2113, TGLA53, ETH10, SPS115 та TGLA122 у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Саме за частотою *taurus*-специфічних алелів (TGLA227⁸⁹ та TGLA227⁹⁷) оцінені тварини групи НЧС переважають особин ВЧС, оскільки останній має відносно велику частку крові спадковості за зебу (див. рис. 3.1).

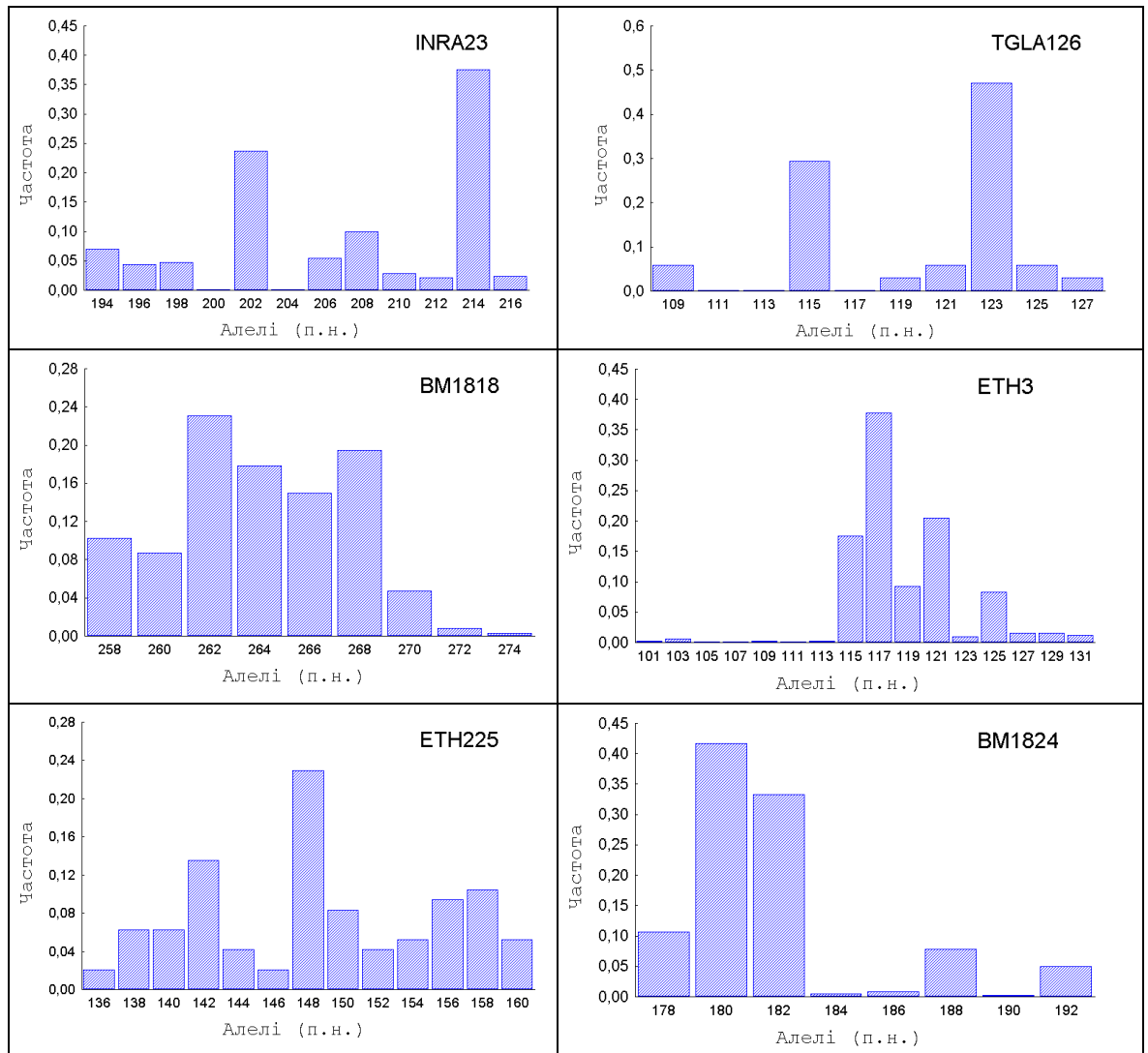


Рис. 4.2. Розподіл алейних частот локусів INRA23, TGLA126, BM1818, ETH3, ETH225 та BM1824 у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Локус BM2113. Найбільша частота властива алелю BM2113¹²⁵ та інтервалу алелів BM2113¹³⁵⁻¹³⁷⁻¹³⁹ (рис. 4.1). Однозначного висновку щодо джерела походження цих алелів на підставі аналізу їх поширення у тварин різних порід (та видів) дійти не можливо. Підвищення частоти алеля BM2113¹²⁵ було зареєстровано лише в ісландській [123] та словенській худоби Sika [172].

Алелі BM2113¹³⁵⁻¹³⁷⁻¹³⁹ були поширені набагато більше – у зебу [152], худоби порід шароле [213], герефорд [205, 213], червоної степової (власні дані), а також у автохтонних порід Rhodope Shorthorn [222] та Сіка [172].

Таблиця 4.1

Найбільш поширені алелі мікросателітів ДНК популяцій зебу та таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Локус	Популяція (літературні дані ¹)					Власні дані ²
	Zebu-1	Zebu-2	Zebu-3	Zebu-4	Zebu-5	
TGLA227	79	77	77	77	77	77, 89
BM2113	131, 143	129, 135, 141	123, 131	141	129, 139, 141	125, 135
TGLA53	159	na ³	158	160	160, 168	156, 164
ETH10	210, 212	209, 213	209	209, 213	209, 211, 213	209, 211, 217, 219
SPS115	247	248	239, 241, 243	246, 248, 250	246, 248	248, 250
TGLA126	124	123	123, 125	123, 125	123, 125	115, 123
TGLA122	137, 149	153	141, 143	145, 149, 151	137, 151, 153	143, 149, 151
INRA23	215	214	208	214	214	202, 214
BM1818	na	na	na	na	na	262-268
ETH3	113	na	111	115, 117	115, 117	115, 117, 121
ETH225	158	158	136, 144	160	160	148
BM1824	183	180, 182	180	180, 182	180, 182	180, 182

Примітки: ¹ Zebu-1 – [224]; Zebu-2 – [152]; Zebu-3 – [182]; Zebu-4 – [229]; Zebu-5 – [173].

² Напівжирним шрифтом позначені алелі, що зустрічаються як у літературних джерелах, так і у власних результатах.

³ na – дані відсутні (тут і далі).

Такий характер поширення алелів локусу BM2113 свідчить про те, що за їх допомогою ми не здатні до однозначного проведення диференціювання між підвидами роду *Bos* та навіть окремими породами *Bos taurus*. З іншого боку, для зебу характерно підвищення частоти молекулярно «найважчих» алелів –

BM2113¹⁴¹⁻¹⁴³ (див. табл. 4.1). Більш того, за частотою саме них худоба групи ВЧС вивченої нами популяції вірогідно переважала тварин НЧС (див. рис. 3.2). Таким чином, можна припустити, що ці алелі є *indicus*-специфічними.

Таблиця 4.2

Найбільш поширені алелі мікросателітів ДНК популяцій худоби породи шароле та таврійського типу південної м'ясної породи

Локус	Популяція (літературні дані ¹)					Власні дані ²
	Char-1	Char-2	Char-31	Char-32	Char-33	
TGLA227	89	83, 89, 91	na	na	na	77, 89
BM2113	131	131, 135	131	131	133	125, 135
TGLA53	na	na	151, 153, 157	157	157	156 , 164
ETH10	217	217	215	209, 211	211	209, 211 , 217, 219
SPS115	248	248	na	na	na	248 , 250
TGLA126	115	115	na	na	na	115 , 123
TGLA122	151	143, 151	na	na	na	143, 149, 151
INRA23	206	202, 206	203, 207, 207	205, 207, 209	199, 203	202 , 214
BM1818	262	na	na	na	na	262-268
ETH3	117	117, 125	na	na	na	115, 117 , 121
ETH225	148	148, 150	na	na	na	148
BM1824	182	180, 182, 188	178, 182	178, 180	180, 182, 184	180, 182

Примітки: ¹ Char-1 – [257]; Char-2 – [213]; Char-31, Char-32, Char-33 – [245] (три популяції).

² Напівжирним шрифтом позначені алелі, що зустрічаються як у літературних джерелах, так і у власних результатах.

Локус TGLA53. У розподілі частот алелів даного локусу відмічається два піки – алель TGLA53¹⁵⁶ та інтервал алелів TGLA53¹⁶²⁻¹⁶⁴⁻¹⁶⁶ (див. рис. 4.1). Причому, перший мав дуже високу частоту у особин трьох незалежних

популяції породи шароле [245]. Таким чином, можна припустити, що цей алель є специфічним для цієї породи.

Характерно, що його частота у тварин групи ВЧС є майже вдвічі нижче (див. рис. 3.3).

Решта алелів зустрічалася у худоби порід герефорд [205], симентал [219], червона степова (власні дані) та у сицилійської худоби [121].

Таблиця 4.3

Найбільш поширені алелі мікросателітів ДНК популяцій худоби герефордської, симентальської та таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Локус	Популяція (літературні дані ¹)					Власні дані ²
	Heref-1	Heref-2	Heref-3	Simm-1	Simm-2	
TGLA227	91, 93, 95	89, 91	94	80	81	77, 89
BM2113	133, 139	135, 139	na	128	131	125, 135
TGLA53	160, 162	na	na	164	na	156, 164
ETH10	219, 221, 223	217, 219	218, 220, 222	214	217	209, 211, 217, 219
SPS115	248	248, 260	na	242	248	248, 250
TGLA126	117	115, 117	115, 117	114, 116	115	115, 123
TGLA122	143, 153	143	na	150	151	143, 149, 151
INRA23	206, 216	214	na	208, 212, 214	214	202, 214
BM1818	na	na	na	na	268	262- 268
ETH3	117, 119	117, 119	na	112, 114, 124	117	115, 117, 121
ETH225	146, 148	148, 150	na	144	150	148
BM1824	180, 182, 184	182	na	182, 188	188	180, 182

Примітки: ¹ Heref-1 – [205]; Heref-2 – [213]; Heref-3 – [156]; Simm-1 – [219]; Simm-2 – [257].

² Напівжирним шрифтом позначені алелі, що зустрічаються як у літературних джерелах, так і у власних результатах.

Локус ETH10. Розподіл частот алелів цього локусу має чітко виражену U-подібну форму із двома піками, що припадають на алелі ETH10²⁰⁹⁻²¹¹ та ETH10²¹⁷⁻²¹⁹ (див. рис. 4.1). Порівняння наших результатів із літературними даними вказує на те, що перша група алелів притаманна зебу, проте як друга – зустрічається в усіх досліджених породах ВРХ (див. табл. 4.2-4.4).

Таблиця 4.4

Найбільш поширені алелі мікросателітів ДНК популяцій худоби червоної степової породи, локальних порід Європи та таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи

Локус	Популяція (літературні дані ¹)					Власні дані ²
	KS	Sicilian cattle	Icelandic cattle	Rhodope Shorthorn	Cika cattle	
TGLA227	81, 83, 89, 91	82, 90	89, 97	84, 88, 96	82	77, 89
BM2113	135, 137	128, 130, 132	125	135	124, 128, 134	125, 135
TGLA53	166	159, 167	176	160	na	156, 164
ETH10	217, 219	214, 216	219	218	215, 217, 221	209, 211, 217, 219
SPS115	248	243	248	248	244	248 , 250
TGLA126	115	116	115, 117	119	116, 118	115 , 123
TGLA122	141, 143	142, 152	143, 147, 149	142, 144	151	143 , 149, 151
INRA23	212	205, 207, 213	214	207, 215	212	202, 214
BM1818	262, 266	na	na	na	na	262-268
ETH3	117, 119	114, 122	119, 125, 127	117, 125	na	115, 117 , 121
ETH225	140, 156	144, 146	140, 148	140, 144, 148	144, 146	148
BM1824	182, 188	182, 184, 190	180, 188	182, 184, 190	183, 189	180, 182

Примітки: ¹ KS – власні дані; Sicilian cattle – [121]; Icelandic cattle – [123]; Rhodope Shorthorn – [222]; Cika cattle – [172].

² Напівжирним шрифтом позначені алелі, що зустрічаються як у літературних джерелах, так і у власних результатах.

Таким чином, алелі $ETH10^{209-211}$ також можна розглядати як зебу-специфічні, в той час як $ETH10^{217-219}$ – як спільні для усіх *Bos taurus*.

Форма розподілу алелів локусу $ETH10$ серед тварин груп ВЧС та НЧС повністю співпадає з нашими висновками – серед худоби групи НЧС значно переважає алель $ETH10^{217}$, водночас у серед особин ВЧС – алель $ETH10^{209}$ (див. рис. 3.4).

Локус SPS115. Нами було встановлено чіткий одно-модальний тип розподілу частот алелів даного локусу із піком, що припадає на алелі із довжиною у 248-250 п.н. (див. рис. 4.1). Як свідчать результати аналізу літературних джерел, практично всі досліджені популяції зебу і ВРХ мали підвищену частоту саме за цими алелями (див. табл. 4.1-4.4).

Характерно, що за частотами цих двох найбільш розповсюджених алелів тварини різних груп вірогідно не відрізнялися між собою. Різниці було встановлено лише за частотою більш молекулярно «важких» алелей (рис. 3.5).

Локус TGLA122. За частотою алелів цього локусу встановлено два чітких піки. Перший відповідає алелю $TGLA122^{143}$, а другий – інтервалу алелів $TGLA122^{149-151}$ (див. рис. 4.1).

Порівняння із доступними літературними даними свідчить про те, що алель $TGLA122^{143}$ зустрічався із високою частотою у зебу лише в одному випадку [182]. Водночас, у тварин різних порід ВРХ його підвищена розповсюдженість фіксувалася досить часто (див. табл. 4.2-4.4).

Алелі $TGLA122^{149-151}$ були зафіксовані як у представників виду *B. indicus*, так і у різних порід *B. taurus*.

Корови різних груп, також, суттєво відрізнялися за частотою вищезгаданих алелів. За частотою алеля $TGLA122^{143}$ вірогідно переважали представниці групи НЧС, а за алелем $TGLA122^{149}$ – ВЧС (див. рис. 3.6).

Ми припускаємо, що перший з них характерніший для різних порід ВРХ, проте як другий – більш притаманний для зебу.

Локус INRA23. Характер розподілу частоти алелів у тварин дослідної популяції за цим локусом також має чітко виражений бімодальний тип (див. рис. 4.2). Перший пік припадає на алель із довжиною 202 п.н., а другий – на алель INRA23²¹⁴.

З усіх проаналізованих нами популяцій, алель INRA23²⁰² був широко розповсюджений лише у худоби породи шароле [213, 245], проте як алель INRA23²¹⁴, навпаки, досить часто відмічався із підвищеною частотою як у популяціях ВРХ, так і зебу (див. табл. 4.1, 4.3, 4.4).

Таким чином, як і у випадку із локусом TGLA53, можна вважати, що алель INRA23²⁰² – є специфічним для худоби породи шароле. Характерно, що частота цього алеля була дуже високою у досліджених нами тварин групи НЧС.

За частотою алеля INRA23²¹⁴ тварини обох груп вірогідно не відрізнялися між собою.

Водночас, суттєві відмінності між тваринами різних груп було зареєстровано для алелей із найнижчою молекулярною масою – INRA23¹⁹⁴, INRA23¹⁹⁶ та INRA23¹⁹⁸ (див. рис. 3.7). Можливо, що саме ці алелі є зебу-специфічними.

Локус TGLA126. Для цього локусу у досліджених тварин південної м'ясної породи зареєстровано два піки. Перший припадає на алель TGLA126¹¹⁵, а другий – на алель TGLA126¹²³ (див. рис. 4.2).

Порівняння цих результатів із літературними даними свідчить про те, що перший алель притаманний лише ВРХ (див. табл. 4.2-4.4), проте як другий – лише для зебу (див. табл. 4.1). Відповідно, однозначно можна вважати, що алель TGLA126¹¹⁵ є *taurus*-специфічним, у той час як алель TGLA126¹²³ – *indicus*-специфічним.

Локус BM1818 характеризується відносно рівномірним розподілом за частотою алелів із розмірами 262-268 п.н. (див. рис. 4.2). Крім того, літературні дані щодо цього локусу відсутні для популяцій зебу, що

унеможливилює порівняльний аналіз. Лише можна зазначити, що ці алелі з високою частотою також зустрічалися у різних порід ВРХ – шароле [257], симентальська [257] та червона степова (власні дані).

Локус ЕТНЗ також характеризується одно-модальним типом розподілу за частотами алелів у тварин дослідженої популяції (див. рис. 4.2). Крім того, аналіз літературних даних свідчить про те, що найбільш поширені у тварин південної м'ясної породи алелі (довжиною 115-121 п.н.) є також широко притаманні як тваринам різних порід ВРХ (див. табл. 4.2-4.4), так і зебу (див. табл. 4.1).

Таким чином, алелі локусу ЕТНЗ не можуть бути використані для *indicus/taurus*-диференціації.

Локус ЕТН225. У цьому локусі для тварин дослідженої популяції можна виділити три піки; перший припадає на алелі ЕТН225¹⁴⁰⁻¹⁴², другий – на ЕТН225¹⁴⁸, третій – на їх інтервал ЕТН225¹⁵⁶⁻¹⁵⁸ (див. рис. 4.2).

Порівняння із літературним даними свідчить про те, що найбільш молекулярно «важкі» алелі зустрічалися лише у зебу (див. табл. 4.1), проте як алелі із довжиною в 148-150 п.н. часто мали підвищену частоту у тварин різних порід ВРХ (див. табл. 4.2-4.4).

Таким чином, можна вважати, що алелі ЕТН225¹⁵⁶⁻¹⁵⁸⁻¹⁶⁰ слід розглядати як зебу-специфічні, тим часом як ЕТН225¹⁴⁸⁻¹⁵⁰ – як характерні для *B. taurus*.

Локус ВМ1824. Тип розподілу частот алелів цього локусу у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи мав одно-модальний, але асиметричний тип. Найбільш поширеними в популяції були алелі ВМ1824¹⁸⁰ та ВМ1824¹⁸². Водночас із відносно низькою частотою зустрічалися декілька найбільш молекулярно «важких» алелів (див. рис. 4.2).

Аналіз літературних даних свідчить про те, що алелі ВМ1824¹⁸⁰ та ВМ1824¹⁸² розповсюдженні як в популяціях зебу, так й різних порід ВРХ (див. рис. 4.1-4.4). Таким чином, ці алелі також не можуть бути використані як діагностичні для *indicus/taurus*-диференціації.

Хоча між тваринами різних груп саме за ними відмічено найсуттєвіші відмінності – частота алеля VM1824¹⁸⁰ була майже вдвічі вище у корів групи НЧС, проте як частота алеля VM1824¹⁸², навпаки, була майже втричі вище у тварин групи ВЧС (див. рис. 3.12).

Водночас, характерною для різних популяцій великої рогатої худоби є висока частота найбільш молекулярно «важких» алелів (VM1824¹⁸⁸⁻¹⁹⁰). Можливо, вони є більш специфічними для ВРХ.

Таким чином, характер розподілу алелів 12 мікросателітних локусів ДНК, який нами було використано для аналізу худоби таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи, може бути пояснений процесами інтеграції генофонду як зебу, так і різних порід ВРХ. Незважаючи на майже 50-річний генезис цієї породи, алелофонд як типу в цілому, так і окремих груп, характеризується підвищеними частотами алелів, притаманних зебу та *B. taurus* (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Алелі мікросателітних локусів, що можуть розглядатися як специфічні для зебу та ВРХ

<i>indicus</i> -специфічні алелі	<i>taurus</i> -специфічні алелі
TGLA227 ⁷⁷	<u>TGLA53</u> ¹⁵⁶ (лише для породи шароле)
<u>BM2113</u> ¹⁴¹⁻¹⁴³	ETH10 ²¹⁷⁻²¹⁹
ETH10 ²⁰⁹⁻²¹¹	TGLA122 ¹⁴³
<u>TGLA122</u> ¹⁴⁹	<u>INRA23</u> ²⁰² (лише для породи шароле)
<u>INRA23</u> ¹⁹⁴⁻¹⁹⁸	TGLA126 ¹¹⁵
TGLA126 ¹²³	<u>ETH225</u> ¹⁴⁸⁻¹⁵⁰
<u>ETH225</u> ¹⁵⁶⁻¹⁵⁸⁻¹⁶⁰	<u>BM1824</u> ¹⁸⁸⁻¹⁹⁰

Примітка. Підкреслено алелі (чи інтервали алелів), специфічність яких ще потребує підтвердження.

Раніше, алелі VM2113¹⁴² та ETH10²⁰⁹⁻²¹¹ вже зазначалися, як специфічні для зебу, проте як алелі VM1824¹⁸⁹ та ETH10²¹⁹ – як специфічні для *B. taurus* [180]. Х. П. Лірон зі співавторами [215] також розглядали алелі ETH225¹⁵⁷⁻¹⁵⁹ як діагностичні для *inducis/taurus*-диференціації. Р.Т.Лофтус із співавторами [115] вказували на значну інтрогресію генів зебу в породі Близького Сходу, при цьому, алелі ETH10²⁰⁷⁻²⁰⁹⁻²¹¹ та ETH225¹⁵³⁻¹⁵⁹ вони також використовували для оцінки ступеня цієї інтрогресії.

У тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи нами було відмічено дуже високий рівень мінливості за кількістю зафіксованих в популяції алелей – їх кількість варіювала від 7 (для локусу TGLA126) до 15 (для локусу TGLA227). В середньому на один локус припадає $10,5 \pm 0,83$ алелів.

Аналогічно, має місце дуже високий рівень мінливості за кількістю зафіксованих алелів як в межах різних локусів мікросателітів, так і серед різних популяцій зебу та ВРХ, використаних нами для порівняльного аналізу (табл. 4.6). Так, найменшу кількість алелів (три) було відмічено у локусі ETH10 в мексиканській популяції худоби породи шароле [245], а найбільшу (25) – у колумбійській популяції зебу [173].

Відрізнялися за алельним різноманіттям і окремі популяції. Так, найбільшу (в середньому) кількість алелів було відмічено в колумбійській популяції зебу – 13,1 алелів на один локус (Gomez et al., 2013), а найменшу – в популяції зебу з Індії – 5,9 алелів на локус (Kesvulu et al., 2009).

Найбільшу кількість алелів відмічено для локусів TGLA53 (12,5 алелів) та TGLA122 (11,8 алелів).

Досліджена нами популяція тварин південної м'ясної породи характеризується відносно високим рівнем алельного різноманіття – лише у двох локусах (із 12 використаних) кількість зафіксованих алелей для них була нижче, ніж в середньому для використаних в аналізі популяцій зебу та ВРХ.

Таблиця 4.6

Алельне різноманіття мікросателітних локусів різних популяцій зебу та ВРХ (на підставі літературних та власних даних)

Популяція ¹	Локус											В середньому
	TGLA227	BM2113	TGLA53	ETH10	SPS115	TGLA122	INRA23	TGLA126	ETH3	ETH225	BM1824	
Zebu-1	5	7	7	4	5	9	6	7	5	4	6	5,9
Zebu-2	12	10	-	9	8	15	10	10	-	11	8	10,3
Zebu-3	7	10	10	7	7	12	10	10	12	12	11	9,8
Zebu-4	7	8	9	5	10	11	12	9	6	8	5	8,2
Zebu-5	10	12	25	8	11	19	13	12	13	13	8	13,1
Char-31	-	8	13	3	-	-	13	-	-	-	6	8,6
Char-32	-	9	13	7	-	-	13	-	-	-	8	10,0
Char-33	-	9	14	5	-	-	13	-	-	-	8	9,8
Heref-1	10	8	11	5	6	11	7	6	4	5	7	7,3
Simm-1	11	9	14	7	6	9	11	6	6	7	6	8,4
KS	11	7	7	7	6	6	4	8	8	4	4	6,5
Sicilian cattle	15	12	17	9	10	23	15	8	12	10	5	12,4
Islandic cattle	7	8	9	6	5	7	6	6	4	5	5	6,2
Rhodope Shorthorn	11	8	13	7	7	12	11	6	10	9	5	9,0
Cika cattle	9	8	-	8	6	10	10	6	-	7	6	7,8
Південна м'ясна	15	10	13	9	8	9	10	7	13	13	8	10,5
В середньому	10,0	8,9	12,5	6,6	7,3	11,8	10,3	7,8	8,5	8,3	6,6	

Примітка. ¹ Позначення популяцій як у табл. 4.1-4.4.

Крім того, в середньому, кількість алелів у популяціях зебу була вищою, ніж у різних популяціях таурин – $9,4 \pm 0,53$ та $8,4 \pm 0,41$ алелів на локус, відповідно. Але ця різниця була невірною (критерій Стьюдента: $t_{st} = 1,62$; $p = 0,108$).

Ще однією характерною особливістю стану розподілу частот алелів досліджених нами локусів мікросателітів є наявність «провалів», тобто, ділянок, для яких не було відмічено алелів відповідної довжини або їх частота була дуже низькою (див. рис. 4.1-4.2).

Насамперед, це може бути пов'язано із наслідками генетико-автоматичних процесів, обумовлених низькою ефективною чисельністю досліджуваних популяцій. У цьому випадку, по-перше, алельне різноманіття може значно знижуватися внаслідок втрати рідкісних алелів та, по-друге, значно знижується рівень гетерозиготності більшості досліджених локусів [167, 242], з чим ми згодні.

Експериментально було встановлено, що за мікросателітними локусами у тварин різних груп таврійського внутрішньопородного типу відмічається певний дефіцит гетерозиготності: у представниць групи НЧС на 18,3 % ($H_o = 0,604 \pm 0,0621$; $H_e = 0,739 \pm 0,0191$), а в особин групи ВЧС – на 11,1 % ($H_o = 0,684 \pm 0,0591$; $H_e = 0,769 \pm 0,0194$). Найчастіше дуже низьким рівнем гетерозиготності характеризувалися локуси TGLA53, ETH3 та ETH225.

Характерно, що зазвичай для таких гіперваріабельних поліморфних молекулярно-генетичних маркерів, як мікросателіти ДНК, відмічається високий рівень гетерозиготності. Наприклад, у тварин породи Rhodope Shorthorn він складав $H_o = 0,751$ при $H_e = 0,786$ [222], проте як серед дослідженої нами популяції червоної степової породи ця характеристика мала, навпаки, дуже низьке значення: $H_o = 0,583$ (при $H_e = 0,708$).

Значне зниження рівня генетичного різноманіття локусів мікросателітів (насамперед, внаслідок дії ефекту «пляшкового горлечка») було відмічено в популяціях різних тварин роду *Bos*, але найчастіше статистично довести, що фактичний рівень генетичного різноманіття в дослідженій популяції зумовлений негативними наслідками певних генетико-автоматичних процесів, що мали місце в минулому, все ж таки вдається не завжди (табл. 4.7).

Таблиця 4.7

Випадки наявності/відсутності прояву ефекту «пляшкового горлечка» в різноманітних популяціях тварин роду *Bos*

Порода	Вид	Країна	Джерело
Ефект «пляшкового горлечка» встановлено			
Japanese Black cattle	<i>B. taurus</i>	Японія	[168]
Gangatiri cattle	<i>B. indicus</i>	Індія	[124]
Nellore	<i>B. indicus</i>	Бразилія	[239]
Бантенг	<i>B. javanicus</i>	Австралія	[216]
Ефект «пляшкового горлечка» не встановлено			
Sheko cattle	<i>B. taurus</i>	Ефіопія	[227]
Icelandic cattle	<i>B. taurus</i>	Ісландія	[122]
Istrian cattle	<i>B. taurus</i>	Хорватія	[174]
Anatolian Black, Anatolian Grey, South Anatolian Red, Native Southern Anatolian Yellow, East Anatolian Red, Zavot cattle	<i>B. taurus</i>	Турція	[232]
Thaprarkar	<i>B. indicus</i>	Індія	[220]
Kenkatha	<i>B. indicus</i>	Індія	[159]
Kherigarh	<i>B. indicus</i>	Індія	[179]
Grey cattle	<i>B. indicus</i>	Індія	[176]
Umblachery	<i>B. indicus</i>	Індія	[256]
Pulikulam cattle	<i>B. indicus</i>	Індія	[223]
Mithun	<i>B. frontalis</i>	Китай	[177]

Для дослідженої популяції таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи, було встановлено незначну імовірність ($p = 0,061$) того, що втрата генетичного різноманіття може бути пов'язана із наслідками ефекту «пляшкового горлечка» лише у тварин групи НЧС. Отримана нами оцінка ефективної чисельності дослідженої популяції таврійського типу південної м'ясної породи складала 131 голови (із 95 % довірчим інтервалом від 82 до 195 голів). У цілому, це – відносно негативне явище, оскільки відношення N_e/N , що встановлено під час експерименту, складає 0,682 (із 95 % довірчим інтервалом від 0,427 до 1,0), що може свідчити про можливість зменшення генетичної різноманітності популяції у майбутньому.

Водночас, слід зазначити, що стан генетичного різноманіття південної м'ясної породи, оцінений за поліморфізмом локусів мікросателітів, не є настільки загрозливим, як для більшості регіональних м'ясних порід ВРХ та зебу (табл. 4.8).

Поза межами вразливості (тобто, $N_e > 500$) знаходяться лише широко розповсюджені породи, такі як, шароле (Charolaise), лімузин (Limousine) та американський червоний ангус (American Red Angus). Навіть для такої поширеної в світі м'ясної породи, як герефорд (Hereford), оцінка ефективної чисельності складає лише 60-90 голів [142, 199], а для абердин-ангусів в США – навіть 30 голів [238].

Майже на межі зникнення ($N_e < 50$) знаходиться низка м'ясних порід ВРХ, що мають дуже обмежене поширення; такі як, Alentejana та Mertolenga в Португалії, регіональні м'ясні породи Іспанії, японська Japanese Black порода (див. табл. 4.8).

Але мабуть найбільш загрозливе становище серед порід ВРХ має молочна порода Wagyu cattle (у США), оцінка ефективної чисельності для якої складає лише 17 голів (із межами від 2 до 43 особин) [157].

Таблиця 4.8

Показники ефективної чисельності популяції (N_e) для різних популяцій м'ясних порід ВРХ та зебу, голів

Порода	Країна	N_e (min – max)	Джерело
Aberdeen Angus	США	30	[238]
Alentejana	Португалія	23	[139]
American Red Angus	США	429 (369-459)	[178]
Beef cattle breeds	Іспанія	58 (21-123)	[201]
Beef cattle breeds	Італія	129 (20-256)	[183]
Braunvieh	Австрія	109	[246]
Charolaise	Франція	501 (198-958)	[217]
Charolaise	країни Європи	432 (244-558)	[181]
Grauvieh	Австрія	72	[246]
Hereford	США	85	[142]
Hereford	Ірландія	64	[199]
Japanese Black	Японія	30 (13-52)	[228]
Limousine	Франція	376 (168-740)	[217]
Limousine	країни Європи	1490 (345-2459)	[181]
Mertolenga	Португалія	25	[139]
Nellore	Бразилія	200 (80-500)	[239]
Nellore	Бразилія	153 (101-245)	[200]
Pinzgauer	Австрія	232	[246]
Simmental	Австрія	258	[246]
Simmental	Ірландія	127	[199]
Південна м'ясна	Україна	131 (82-195)	власні дані

4.2. Генетичний поліморфізм і зв'язок з ознаками продуктивності ділянки гена гормону росту (bGH_ex5_C1241G)

Як вже вказувалося, південна м'ясна порода була створена з використанням генетичного матеріалу цілого ряду м'ясних порід худоби – шортгорн, санта-гертруда, герефорд, шароле і кубинського зебу [65]. Тому, особливого розгляду заслуговує питання про те, як проявляється поліморфізм bGH_ex5_C1241G у тварин «батьківських» порід. У таблиці 4.9 наведено

частоти алелів L та V серед найбільш поширених м'ясних порід ВРХ та зебу, що розводяться в різних країнах світу.

Таблиця 4.9

Частоти алелів гена *bGH* у різних м'ясних порід ВРХ та зебу

Порода	Країна	n	Частота алеля		Джерело
			L	V	
<i>Bos taurus</i>					
Aberdeen Angus	Бразилія	52	0,770	0,230	[171]
Aberdeen Angus	Японія	6	0,590	0,410	[197]
Aberdeen Angus	Бразилія	10	0,700	0,300	[248]
Aberdeen Angus	США	40	0,600	0,400	[133]
Aberdeen Angus	США	40	0,640	0,360	[133]
Aberdeen Angus	Україна	10	0,800	0,200	[51]
Charolais	Литва	-	0,850	0,150	[212]
Charolais	Бразилія	32	0,720	0,280	[207]
Charolais	Бразилія	36	0,736	0,264	[244]
Charolais	Бразилія	30	0,720	0,280	[166]
Charolais	Литва	-	0,850	0,150	[141]
Hereford	Литва	-	0,900	0,100	[212]
Hereford	-	-	0,800	0,200	[197]
Hereford	Литва	-	0,900	0,100	[141]
Limousin	Литва	-	0,639	0,361	[212]
Limousin	Індонезія	6	0,830	0,170	[237]
Limousin	Литва	-	0,639	0,361	[141]
Limousin	-	-	0,670	0,330	[136]
Південна м'ясна	Україна	21	0,810	0,190	[51]
Південна м'ясна	Україна	30	0,450	0,550	[65]
Південна м'ясна	Україна	190	0,771	0,229	власні данні
<i>Bos indicus</i>					
Nellore	Бразилія	63	1,000	0,000	[207]
Nellore	Бразилія	180	1,000	0,000	[221]
Nellore	Бразилія	189	0,920	0,080	[134]
Nellore	Бразилія	78	1,000	0,000	[248]
Nellore	Бразилія	79	1,000	0,000	[189]
Guzerá	Бразилія	25	1,000	0,000	[207]
Gyr	Бразилія	20	1,000	0,000	[207]
Gyr	Бразилія	39	1,000	0,000	[127]

Серед тварин породи абердин-ангус частота алеля L варіювала в межах 0,590-0,800, у той час як породи лімузин – 0,639-0,830, шароле – 0,720-0,850, а герефорд – 0,800-0,900. Варто відмітити, що у південноамериканського зебу частота цього алеля була значно вищою і з мінливістю в межах 0,920-1,000 (див. табл. 4.9).

Відповідно, можна очікувати, що частота алеля L у корів південної м'ясної породи займатиме проміжне положення, причому у групи ВЧС вона має бути вища. За нашими даними, частота цього алеля для усієї вибірки в цілому складала 0,771, а у корів групи ВЧС – 0,797 (див. табл. 3.17).

Таким чином, наші дані повністю узгоджуються з результатами, відміченими раніше для тварин цієї породи в роботі К.В. Копилової зі співавторами [51], хоча результати, отримані Ю.В. Вдовиченко та співавторами [65] дають більш занижені оцінки частоти даного алеля (0,450). Варто зазначити, що обидва ці дослідження було проведено на тваринах причорноморського внутрішньопородного типу з ТОВ «Зеленогірське» Одеської області, проте як в власних дослідженнях були використані тварини таврійського внутрішньопородного типу з ДП «ДГ Асканійське» Асканійської державної сільськогосподарської дослідної станції Інституту зрошуваного землеробства НААН Каховського району Херсонської області. В інших дослідженнях [248] частота алеля L серед гібридних тварин могла варіювати від 0,720 (1/2 абердин-ангус + 1/2 Nellore) до 1,000 (1/2 санта-гертруда + 1/2 Nellore).

У таблиці 4.10 наведено опубліковані в літературі результати аналізу зв'язку поліморфізму за геном гормону росту (*bGH*) з показниками живої маси різних порід ВРХ та зебу. Із наведених даних можна побачити, що в половині проаналізованих випадків такий зв'язок був виявлений, проте як в іншій – був відсутнім. Проте, навіть в тих дослідах, коли було виявлено вірогідний вплив генотипу гена ВРХ на показники живої маси тварин, мале місце підтвердження переважання генотипу LL над генотипом LV [150, 189], а

також, навпаки, таке явище, що найбільшою живою масою характеризувалася худоба з гетерозиготним генотипом цього локусу [129, 135, 191, 192].

Таблиця 4.10

Аналіз зв'язку живої маси різних порід ВРХ та зебу з поліморфізмом гена гормону росту (*bGH*)

Порода	Країна	Показник	Ефект генотипу	Джерело
1	2	3	4	5
Holstein-Friesian	Індія	жива маса при народженні	(LV = VV) > LL	[192]
Karan Fries	Індія	жива маса при народженні	LL > LV	[150]
Jersey	Індія	жива маса при народженні	ns	[192]
Canchim	Бразилія	жива маса при народженні	ns	[129]
Canchim	Бразилія	жива маса при народженні	ns	[190]
Karan Fries	Індія	жива маса в 3 міс.	LL > LV	[150]
Piemontese	Італія	жива маса в 5 міс.	ns	[153]
Piemontese	Італія	жива маса в 7 міс.	ns	[153]
Japanese black	Японія	жива маса в 10 міс.	(LL = LV) > VV	[203]
Piemontese	Італія	жива маса в 11 міс.	ns	[153]
Canchim	Бразилія	жива маса в 12 міс.	LV > LL	[129]
Canchim	Бразилія	жива маса в 12 міс.	ns	[190]
Holstein-Friesian	Польща	жива маса в 15 міс.	LV > (LL = VV)	[135]
Canchim	Бразилія	жива маса при відлученні	ns	[129]
Canchim	Бразилія	жива маса при відлученні	ns	[190]
Nelore, Canchim, Simmental x Nelore, Angus x Nelore	Бразилія	жива маса при забої	LL > LV	[189]

Продовження табл. 4.10

1	2	3	4	5
Alentejana, Marinhoa, Preta	Португалія	жива маса в різні періоди	LV > LL	[191]
Simmental	Словаччина	жива маса	(LL = LV) > VV	[243]

Примітка: > – відмінності між генотипами достовірні; ns – вплив генотипу не виявлений.

У всіх дослідях, коли тварини з генотипом VV були присутні в аналізі, їх жива маса була найменшою [203, 243].

Принципово інша залежність була встановлена нами при аналізі зв'язку між геном *bGH* та приростами живої маси різних порід ВРХ та зебу (табл. 4.11).

Таблиця 4.11

**Аналіз зв'язку приростів живої маси різних порід ВРХ та зебу з
поліморфізмом гена гормону росту (*bGH*)**

Порода	Країна	Показник	Ефект генотипу	Джерело
1	2	3	4	5
Karan Fries	Індія	середньодобовий приріст	LL > LV	[150]
Piemontese	Італія	середньодобовий приріст	ns	[153]
Zavot	Туреччина	середньодобовий приріст	ns	[119]
(Aberdeen Angus, Canchim, Simmental) × Nelore	Бразилія	середньодобовий приріст від народження до відлучення	LL > LV	[138]
(Aberdeen Angus, Canchim, Simmental) × Nelore	Бразилія	середньодобовий приріст від відлучення до 12 міс.	LL < LV	[138]
Nelore (зебу)	Бразилія	середньодобовий приріст від відлучення до 15 міс.	LL > LV	[134]

Продовження табл. 4.11

1	2	3	4	5
Nellore, Canchim, Simmental × Nellore, Angus × Nellore	Бразилія	приріст від постановки на відгодівлю до забою	LL > LV	[189]
Simmental	Германія	приріст	LV > (LL = VV)	[202]
Holstein-Friesian	Польща	приріст	LL > VV	[184]
Holstein-Friesian	Польща	приріст	(LL = LV) > VV	[253]

Примітка: > – відмінності між генотипами достовірні; ns – вплив генотипу не виявлений.

У переважній більшості випадків (у восьми з десяти) було відмічено вірогідний вплив гену гормону росту ВРХ на прирости живої маси в різні періоди росту (критерій знаків: $p = 0,05$). Причому, в даному випадку, однозначно можна стверджувати, що найвищою швидкістю росту характеризуються тварини з генотипом LL – в семи випадках з восьми вони вірогідно перевершували особин генотипу LV (критерій знаків: $p = 0,05$) (див. табл. 4.11).

Таким чином, виявлені закономірності для різних м'ясних порід ВРХ та зебу повністю узгоджуються з результатами, отриманими нами для популяції південної м'ясної породи [4].

4.3. Асоціація між поліморфізмом мікросателітів та ознаками продуктивності великої рогатої худоби

Нами було встановлено, що наявність в генотипі тварини певних алелів за локусами мікросателітів призводить до збільшення у неї показників живої маси при народженні та на різних етапах постнатального онтогенезу, а також підвищує її прирости. Так, наприклад, наявність алелей TGLA227⁸⁵, TGLA227⁹⁵, ETH10²²¹ чи BM1824¹⁷⁸ забезпечує те (з вірогідністю більше

95 %), що її жива маса при народженні буде найбільшою, проте як жива маса особин, що мають алелі TGLA122¹⁴⁹ чи BM1818²⁶⁰, буде, навпаки, найнижчою.

На початку 2000-х років дуже актуальним був напрямок, що пов'язаний із аналізом у геномі сільськогосподарських тварин (в тому числі й ВРХ м'ясного напрямку) ділянок, що пов'язані із кількісними ознаками. Так, на другій хромосомі (BTA2) тварин порід Hereford та помісей Angus × Brahman було знайдено ділянку, що впливає на ознаку «жива маса при народженні». Характерно, що в межах цього QTL були розташовані мікросателіти BM2113 та OarFCB11 [151, 188].

У цілому, було виявлено цілий ряд QTL, розташованих на різних хромосомах, що пов'язані із показниками живої маси тварин на різних етапах їх росту та фланковані локусами мікросателітів, використаних нами при аналізі тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (табл. 4.12).

Таблиця 4.12

QTL (та фланкуючі їх мікросателіти), що пов'язані із показниками живої маси при народженні та на різних етапах росту молодняку ВРХ різних м'ясних порід

Хромо-сома	Показник ¹	Порода (або вид)	Локуси мікросателітів, що фланкують ділянку QTL ²	Джерело
BTA2	M0	Hereford × composite	BM2113 - OarFCB11	[188]
BTA2	M0	Angus × Brahman	BM2113 - OarFCB11	[151]
BTA5	M0	Angus × Brahman	CSSM34 - RM500 - ETH10	[151]
BTA5	M12	Angus × Brahman	CSSM34 - RM500 - ETH10	[151]
BTA21	M0	Brahman × Angus	BMS2815 - TGLA337 - TGLA122	[198]
BTA21	M0	Angus × Brahman	TGLA337 - TGLA122 - CSSM18	[151]
BTA23	M0	<i>B. taurus</i> (line M1)	RM185 - BM1818	[195]

Примітки: ¹ M0 – жива маса при народженні; M12 – жива маса у віці 12 міс.

² Напівжирним шрифтом виділені ті локуси, що використані в даній роботі.

Наприклад, QTL, що вірогідно пов'язані із живою масою при народженні були розташовані на певних ділянках BTA2, BTA5, BTA21 та BTA23 і містили наступні локуси мікросателітів – BM2113, ETH10, TGLA122 та BM1818. Як виявляється, більшість з них знаходиться у тому переліку, що було встановлено нами при аналізі характеру росту молодняку піддослідної популяції південної м'ясної породи.

Разом із тим нами було встановлено, що показники приростів живої маси (як від народження до відлучення, так і на відгодівлі) також були тісно пов'язані із наявністю певних алелів за локусами TGLA227, BM1824, BM1818, INRA23 та TGLA122. Раніше вже було відмічено, що інтенсивність росту живої маси молодняку ВРХ була пов'язана із QTL, розташованими на п'ятій та 23-й хромосомах та фланкованими мікросателітами ETH10 та BM1818 (табл. 4.13).

Таблиця 4.13

QTL (та фланкуючі їх мікросателіти), що пов'язані із показниками інтенсивності росту живої маси молодняку ВРХ різних м'ясних порід

Хромо-сома	Показник ¹	Порода (або вид)	Локуси мікросателітів, що фланкують ділянку QTL ²	Джерело
BTA5	ADG1	<i>B. taurus</i> (line M1)	ETH10 - IGF1 - BM1819 - RM29	[254]
BTA23	ADG1	<i>B. taurus</i> (line M1)	RM185 - BM1818	[195]
BTA5	ADG2	<i>B. taurus</i> (line M1)	RM500 - BR2936 - BMS490 - ETH10	[254]

Примітки: ¹ ADG1 – приріст від народження до відлучення; ADG2 – приріст на відгодівлі.

² Напівжирним шрифтом виділені ті локуси, що використані в даній роботі.

Більш того, різними вченими досліджено наявність позитивної (або негативної) кореляції між окремими алелями (або генотипами) мікросателітів та показниками молочної, м'ясної та ін. продуктивності (табл. 4.14).

Так, алелі BM1500¹³⁶ є маркерами найвищого надою, а алелі BM1500¹³⁶⁻¹³⁸ пов'язані із підвищеним вмістом жиру в молоці [116, 214].

Аналогічно, тварини голштинської породи із генотипом BM6438^{268/268} характеризувалися найвищим надоєм, проте як худоба із генотипами BM6438^{256/258} та BM6438^{258/268} – навпаки, мали найнижчі показники молочної продуктивності [250].

Заслуговує на увагу і те [120], що худоба зебу із певними генотипами за локусами ILSTS005, ILSTS006, TGLA227, INRA035, BM2113, CSSM66 є найбільш резистентною до туберкульозу.

Деякі забійні та м'ясні якості, також, пов'язані із певними локусами мікросателітів. Так, наявність алеля BM2113¹⁴² забезпечує більший вихід чистого м'яса, а алель BM2113¹⁷¹ позитивно зв'язана із товщиною філейної частини туші у помісних тварин Grassland Red Cattle × Limousine [155]. Тварини із генотипом ETH10^{220/222} мали кращі характеристики мармуровості м'яса та більшу забійну масу [151].

Таблиця 4.14

Мікросателіти, що пов'язані із показниками продуктивності серед різних порід ВРХ та зебу

Локус	Порода (або вид)	Показник	Джерело
1	2	3	4
BM1500	Angus, Charolais, Hereford, Simmental	вміст жиру в молоці	[116]
BM1500	<i>B. indicus</i>	надій і вміст жиру в молоці	[214]
BM1818	<i>B. taurus</i>	товщина шпикую	[254]
BM1824	Grassland Red Cattle × Limousine	товщина філейної частини туші	[155]
BM2113	Dutch Holstein-Frisian	ширина грудної клітки	[260]
BM2113	Grassland Red Cattle × Limousine	вихід чистого м'яса	[155]
BM6438	Polish Holstein-Frisian	надій	[250]
<i>bGHR</i> -(TG) _n	<i>B. taurus</i>	жива маса при відлученні; вага туші	[147]
BMS1248	Bali cattle	жива маса	[145]
CSFM50	Hereford	жива маса при відлученні	[130]

Продовження табл. 4.14

1	2	3	4
ETH10	Angus	жива маса при відлученні	[169]
ETH10	Brahman × Angus	жива маса при народженні	[169]
ETH10	<i>B. taurus</i>	м'ясо м'яса	[151]
ETH10	<i>B. taurus</i>	забивна маса	[151]
ETH10	Hereford	жива маса при народженні	[128]
ETH10	<i>B. taurus</i>	товщина шпикю	[254]
ETH131	Piemontese	проміри тіла; прирости живої маси	[144]
IDVGA46	Piemontese × Chiniana	висота в холці, ширина і глибина грудей	[163]
ILSTS005, ILSTS006, TGLA227, INRA035, BM2113, CSSM66	<i>B. indicus</i>	стійкість до туберкульозу	[120]
MS-IGF1	<i>B. indicus</i> × <i>B. taurus</i>	жива маса при народженні і при відлученні	[126]
INRA5	Piemontese	жива маса в 250 та 350 днів; проміри тіла	[144]
INRA11	Piemontese	прирости живої маси	[144]
INRA64	Piemontese	проміри тіла; жива маса в 150 та 350 днів	[144]
SPS115	Angus × Brahman	співвідношення ваги жиру до ваги туші	[151]
5'UTR-GHSR1	Japanese Black	приріст живої маси за період експерименту	[170]

Низка локусів мікросателітів пов'язана і з екстер'єрними характеристикам будови тіла тварин. Позитивний зв'язок з основними промірами ВРХ (насамперед, висотою в холці, глибиною та шириною грудей, косою довжиною тулуба) встановлено для локусів BM2113, ETH131, IDVGA46, INRA5 та INRA64 (див. табл. 4.14).

Під суттєвим контролем з боку локусів мікросателітів знаходяться й показники росту та розвитку. Як і в нашому дослідженні, в роботі де Атлей із співавторами [169] було показано, що локус ETH10 був тісно пов'язаний із

живою масою при народженні (для помісних тварин Angus × Brahman) та при відлученні (для тварин породи Angus). У випадку дослідженої нами популяції південної м'ясної породи було встановлено позитивну асоціацію із алелем ETH10²²¹, проте як для результатів по породі Angus та їх помісям, найкращими показниками живої маси характеризувалися тварини із генотипом ETH10^{217/219} [169].

Худоба породи герефорд із генотипом CSFM50^{180/184} мала найвищу живу масу при відлученні, а присутність в їх генотипі алеля CSFM50¹⁷⁶, навпаки, призводила до значного падіння показника цієї ознаки [130]. Наявність алеля довжиною в 225 п.н. за локусом мікросателіта в межах гену *IGF1* позитивно корелювала із живою масою при народженні та відлученні помісних тварин *B. indicus* × *B. taurus*, у той час як наявність алеля довжиною 231 п.н., навпаки, маркірувала тварин із самими низькими значеннями цих ознак [126].

Відомі й приклади позитивного впливу наявності певних алелів за локусами мікросателітів на показники приросту. Так, тварини породи Japanese Black cattle, що мали алель (TG)₁₉ на ділянці 5'UTR гену *GHSR1*, характеризувалися найвищими приростами протягом періоду експерименту [170]. Також, аналогічну дію було встановлено для низки алелей локусів INRA11, INRA64 та ETH131 у тварин породи Piemontese [144].

Таким чином, нами встановлено для тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи, що особливості розподілу алелів за локусами мікросателітів ДНК пов'язані із процесами інтеграції генофонду зебу і різних вихідних порід ВРХ. На теперішній момент генезису південної м'ясної породи, її алелофонд характеризується підвищеними частотами алелів, що притаманні зебу (TGLA227⁷⁷, BM2113¹⁴¹⁻¹⁴³, ETH10²⁰⁹⁻²¹¹, TGLA122¹⁴⁹, INRA23¹⁹⁴⁻¹⁹⁸, TGLA126¹²³, ETH225¹⁵⁶⁻¹⁵⁸⁻¹⁶⁰) та ВРХ (TGLA53¹⁵⁶, ETH10²¹⁷⁻²¹⁹, TGLA122¹⁴³, INRA23²⁰², TGLA126¹¹⁵, ETH225¹⁴⁸⁻¹⁵⁰, BM1824¹⁸⁸⁻¹⁹⁰).

Поліморфізм гена гормону росту (*bGH_ex5_C1241G*) переважно пов'язаний з інтенсивністю росту тварин дослідженого таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи, ніж з абсолютними величинами їх живої маси в різні вікові періоди, а найвищі прирости відмічено для особин із генотипом LL.

Нами встановлено вірогідний зв'язок між наявністю/відсутністю певних алелей локусів мікросателітів та ступенем прояву показників росту та розвитку молодняка південної м'ясної породи: із живою масою при народженні були асоційовані алелі TGLA227⁸⁵, TGLA227⁹⁵, ETH10²²¹ і BM1824¹⁷⁸ (позитивно) та TGLA122¹⁴⁹ і BM1818²⁶⁰ (негативно); із живою масою при відлученні – TGLA227⁸³, BM1818²⁵⁸, BM1824¹⁷⁸ і BM1824¹⁸⁰ (позитивно) та INRA23²¹⁶ (негативно); із живою масою у 12-18 міс. – TGLA227⁸⁵, BM1818²⁵⁸ та BM1824¹⁷⁸ (позитивно) та INRA23²¹⁶ і BM2113¹⁴¹ (негативно).

Переважає більшість алелів, для яких встановлені вірогідні асоціації з ростовими показниками, є специфічними для тварин різних груп. Присутність в генотипі тварин алелів, характерних для її групи ВЧС, пов'язане з більш низькими оцінками показників живої маси або приростів, проте як наявність алелів, специфічних для групи НЧС – навпаки, з їх підвищенням.

Встановлені ідентифікаційні алелі внутрішньопородних груп південної м'ясної породи та її вихідних порід можуть бути використані у практичній селекції з подальшого удосконалення та підвищення консолідації новоствореної породи за збереження оптимального рівня її генетичної гетерогенності.

ВИСНОВКИ

1. За результатами аналізу генетичної мінливості та структури досліджених тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби з використанням ДНК-маркерів (гену гормону росту та 12 локусів мікросателітів) показано, що особини груп з різною часткою спадковості за зебу характеризуються специфічним алелофондом за мікросателітами, суттєво відрізняються за частотою їх розподілу та формують два відокремлених генних пули. Встановлено негативний вплив колишніх і діючих генетико-автоматичних процесів на рівень генетичного різноманіття у вибірках досліджених тварин. Визначені зв'язки між наявністю/відсутністю певних алелів із показниками живої маси та приростів молодняку на різних етапах постнатального розвитку можуть бути використані при проведенні маркер-допоміжної селекції в галузі м'ясного скотарства.

2. Встановлено високий рівень поліморфізму за 12 локусами мікросателітів ДНК у тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи (в середньому – 10,5 алелів на локус). Характер мінливості за кількістю зареєстрованих алелів відповідає покроковій мутаційній моделі.

3. Особливості розподілу алелів за локусами мікросателітів ДНК пов'язані із процесами інтеграції генофонду зебу і різних вихідних порід великої рогатої худоби. На теперішній момент генезису таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи, його алелофонд характеризується підвищеними частотами алелів, притаманних зебу (TGLA227⁷⁷, BM2113¹⁴¹⁻¹⁴³, ETH10²⁰⁹⁻²¹¹, TGLA122¹⁴⁹, INRA23¹⁹⁴⁻¹⁹⁸, TGLA126¹²³, ETH225¹⁵⁶⁻¹⁵⁸⁻¹⁶⁰) та великої рогатої худоби (TGLA53¹⁵⁶, ETH10²¹⁷⁻²¹⁹, TGLA122¹⁴³, INRA23²⁰², TGLA126¹¹⁵, ETH225¹⁴⁸⁻¹⁵⁰, BM1824¹⁸⁸⁻¹⁹⁰).

4. Доведено, що для деяких локусів (TGLA53, ETH3 та ETH225) характерне значне відхилення від стану генетичної рівноваги, зумовлене суттєвою нестачею гетерозигот. За кількістю алелів (у т.ч. унікальних) худоба групи НЧС та ВЧС практично не відрізняється між собою, а значення індексу генетичної диференціації ($F_{st} = 0,053 \pm 0,0133$) свідчить про наявність суттєвих генетичних відмінностей між ними за частотою алелів більшості локусів. Ступінь генетичної унікальності груп складає біля 86 %.

5. За результатами аналізу розподілу частот мультилокусних генотипів 12 мікросателітних локусів встановлено, що тварини таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи різних груп формують два чітко відокремлених генетичних пули, що зумовлено різним внеском генофондів вихідних порід великої рогатої худоби та зебу при їх створенні та наступній селекції.

6. Ефективна чисельність популяції таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи склала 131 голову ($\text{lim}_{N_e} = 82-195$ голів). Доведена негативна дія генетико-автоматичних процесів на масив тварин групи НЧС, що проявляється втратою рідкісних алелів та проявом ефекту «пляшкового горлечка», який може призводити до зниження генетичного різноманіття.

7. За характером розподілу частот алелів досліджених мікросателітних локусів худоба різних груп таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи формує єдиний генетичний пул, відокремлений від «батьківських» генофондів – червоної степової породи і зебу за збереження частки генетичної мінливості, притаманної зебу.

8. Частота алеля L гена гормону росту *bGH_ex5_C1241G* у тварин груп НЧС та ВЧС майже не відрізнялася і складала 0,747 та 0,797, відповідно. Встановлено, що поліморфізм гена гормону росту переважно пов'язаний з інтенсивністю росту телят таврійського внутрішньопородного типу південної

м'ясної породи, ніж з абсолютними величинами їх живої маси в різні вікові періоди, а найвищі прирости відмічено для особин з генотипом LL.

9. Встановлено вірогідний зв'язок між певними алелями локусів мікросателітів та ступенем прояву показників постнатального росту й розвитку молодняка таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи: із живою масою при народженні були асоційовані алелі TGLA227⁸⁵, TGLA227⁹⁵, ETH10²²¹ і BM1824¹⁷⁸ (позитивно) та TGLA122¹⁴⁹ і BM1818²⁶⁰ (негативно); із живою масою при відлученні – TGLA227⁸³, BM1818²⁵⁸, BM1824¹⁷⁸ і BM1824¹⁸⁰ (позитивно) та INRA23²¹⁶ (негативно); із живою масою у 12-18 міс. – TGLA227⁸⁵, BM1818²⁵⁸ і BM1824¹⁷⁸ (позитивно) та INRA23²¹⁶ і BM2113¹⁴¹ (негативно).

10. Переважна більшість алелів, для яких встановлені вірогідні асоціації з особливостями росту й розвитку у постнатальний період онтогенезу, є специфічними для дослідженої худоби різних генетичних груп. Присутність в геномі тварин алелів, характерних для групи ВЧС, пов'язана з більш низькими оцінками показників живої маси або приростів, проте як наявність алелів, специфічних для групи НЧС – навпаки, з їх підвищенням.

11. Встановлені ідентифікаційні *taurus/indicus*-алелі для тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи та його вихідних порід можуть бути використані у практичній селекції з подальшого удосконалення та підвищення консолідації новоствореної вітчизняної породи зі збереженням оптимального рівня її генетичної гетерогенності.

ПРОПОЗИЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Для скорочення матеріальних витрат на проведення племінної експертизи, оцінювання генетичних особливостей, моніторингу спадкової мінливості та розробки методів збереження племінних ресурсів тварин вітчизняної південної м'ясної породи великої рогатої худоби, використовувати мультилокусну панель з 12 мікросателітних локусів (TGLA227, BM2113, TGLA53, ETH10, SPS115, TGLA122, INRA23, TGLA126, BM1818, ETH3, ETH225, BM1824).

2. З метою збереження в південній м'ясній породі генетичних особливостей груп тварин із різною часткою спадковості за зебу, формування внутрішньопородних структур з поліпшеними продуктивними та адаптивними ознаками, проводити їх типування за ДНК-маркерами, притаманними зебу (TGLA227⁷⁷, BM2113¹⁴¹⁻¹⁴³, ETH10²⁰⁹⁻²¹¹, TGLA122¹⁴⁹, INRA23¹⁹⁴⁻¹⁹⁸, TGLA126¹²³, ETH225¹⁵⁶⁻¹⁵⁸⁻¹⁶⁰) та великій рогатій худобі (TGLA53¹⁵⁶, ETH10²¹⁷⁻²¹⁹, TGLA122¹⁴³, INRA23²⁰², TGLA126¹¹⁵, ETH225¹⁴⁸⁻¹⁵⁰, BM1824¹⁸⁸⁻¹⁹⁰).

3. Формування стад таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи з високими показниками живої маси виконувати з використанням ранньої діагностики особин генотипу LL локусу *bGH_ex5_C1241G* та мікросателітів ДНК – TGLA227⁸³, TGLA227⁸⁵, TGLA227⁹⁵, ETH10²²¹, BM1824¹⁷⁸, BM1824¹⁸⁰ і BM1818²⁵⁸.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Анализ 30 микросателлитных маркеров у шести локальных популяций крупного рогатого скота / [Т. Ю. Киселева, Б. Е. Подоба, Е. Е. Заблудовский и др.] // Сельскохозяйственная биология. — 2010. — № 6. — С. 20—25.
2. Аналіз генетичного поліморфізму за локусами мікросателітів худоби південної м'ясної породи / [О. С. Крамаренко, О. О. Гладир, В. О. Найдьонова, О. Л. Дубинський, Н. А. Зинов'єва] // Збірник наукових праць Подільського державного аграрно-технічного університету. — Кам'янець-Подільський : ПДАТУ, 2015. — Вип. 23. (у друці).
3. Аналіз залежності молочної продуктивності корів від поліморфізму окремих структурних генів / [М. І. Гиль, О. В. Городна, С. С. Крамаренко та ін.] // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України : Зб. наукових праць. Серія : Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. — К. : ВЦ НУБіП України, 2011. — Вип. 160 (2). — С. 285—293.
4. Анализ связи полиморфизма гена гормона роста (*bGH*) с ростовыми признаками коров южной мясной породы / [А. С. Крамаренко, М. И. Гиль, Е. А. Гладырь, В. А. Найдёнова, А. Л. Дубинский, Н. А. Зиновьева] // Наукотехнічний бюлетень № 113 / Інститут тваринництва НААН. — Х., 2015. — С. 112—119.
5. Аржанкова Ю. В. Генетические особенности черно-пестрого и помесного крупного рогатого скота по микросателлитным локусам / Ю. В. Аржанкова, И. А. Мосачихина, А. В. Харитонов // Известия Великолукской ГСХА. — 2015. — № 1. — С. 7—11.
6. Ассоциация STR-локусов крупного рогатого скота белорусской черно-пестрой породы с признаками молочной продуктивности /

[О. А. Епишко, Л. А. Танана, Н. А. Глинская и др.] // Сельское хозяйство – проблемы и перспективы: Сборник научных трудов. Т. 26: Зоотехния. — Гродно: ГГАУ, 2014. — С. 84—90.

7. Банникова А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А. А. Банникова // Журнал общей биологии. — 2004. — Т. 65. — № 4. — С. 278—305.

8. Белая Е. В. Комбинированные фенотипические эффекты полиморфных вариантов генов соматотропинового каскада (*bPit-1*, *bPrl*, *bGH*, *bGHR* и *bIGF-1*) на признаки молочной продуктивности у крупного рогатого скота голштинской породы / Е. В. Белая, М. Е. Михайлова, Н. В. Батин // Молекулярная и прикладная генетика. — Минск : Право и экономика, 2012. — С. 36—43.

9. Брем Г. Экспериментальная генетика в животноводстве / Г. Брем, Х. Кройслих, Г. Штранцингер. — М.: Изд-во Россельхозакадемии, 1995. — 326 с.

10. Вдовиченко Ю. В. Селекційно-генетичні процеси в популяції таврійського типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби при консолідації / Ю. В. Вдовиченко, Л. О. Омельченко, А. І. Яремчук // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2013. — № 6. — С. 118—125.

11. Вдовиченко Ю. Південна м'ясна порода ВРХ – в органічному агровиробництві / Ю. Вдовиченко, Л. Омельченко, О. Жукорський // Тваринництво України : науково-практичний журнал. — 2013. — № 10. — С. 2—6.

12. Вейр Б. Анализ генетических данных / Б. Вейр. — М.: Мир, 1995. — 399 с.

13. Вороненко В. І. Структура популяції таврійського типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби за антигенами груп крові / В. І. Вороненко, В. Г. Назаренко, Л. О. Омельченко // Науковий вісник

«Асканія-Нова» : науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2009. — № 2. — С. 13—23.

14. Генезис Липованської червоної острівної худоби / [Ю. В. Гузєєв, М. П. Демчук, О. М. Волошкевич та ін.] // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. Серія : Сільськогосподарські науки. — Вінниця: Вінниц. нац. аграр. ун-т, 2013. — Вип. 3 (73). — С. 68—75.

15. Генетическая характеристика голштинской породы с использованием микросателлитных маркеров / [Я. А. Хабибрахманова, Л. А. Калашникова, Т. Б. Ганченкова и др.] // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. — 2014. — Т. 3. — № 7. — С. 511—516.

16. Генетический мониторинг популяции серого украинского скота с использованием ДНК-маркеров / [Ю. В. Гузєєв, Е. А. Гладырь, Н. А. Зиновьева и др.] // Проблемы биологии продуктивных животных. — 2011. — № 1. — С. 17—19.

17. Генетический полиморфизм гена гормона роста (*bGH*) южной мясной породы скота / [А. С. Крамаренко, Е. А. Гладырь, В. А. Найдёнова, А. Л. Дубинский, Н. А. Зиновьева] // Вісник Сумського національного аграрного університету : науковий журнал. Серія «Тваринництво». — Суми : Сумськ. нац. аграр. ун-т, 2015. — Вип. 2 (27). — С. 51—55.

18. Генетична структура за поліморфізмом соматотропного гормону волинської м'ясної породи великої рогатої худоби / [В. М. Бочков, А. Е. Луньова, С. І. Тарасюк та ін.] // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України : Зб. наукових праць. Серія : Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. — К. , 2009. — Вип. 138. — С. 332—336.

19. Генетична структура м'ясних порід великої рогатої худоби південна м'ясна, симентальська та абердин-ангуська за різними типами ДНК-маркерів /

[М. Л. Добрянська, К. В. Копилов, Ю. В. Подоба та ін.] // Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій ім. С. З. Гжицького : науковий журнал. — Львів : ЛНУВМіБ ім. С. З. Гжицького, 2011. — Т. 13. — №4 (3). — С. 112—117.

20. Генетична структура різних порід великої рогатої худоби за молекулярно-генетичними маркерами / [К. В. Копилова, А. В. Шельов, О. В. Березовський та ін.] // Науково-технічний бюлетень. — Х. : Інститут тваринництва НААН, 2013. — № 110. — С. 76—83.

21. Генотипування коней української верхової породи з використанням панелі SSR-маркерів / [А. В. Шельов, В. Г. Спиридонов, М. Ф. Парій та ін.] // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. — К., 2009. — Т. 7. — С. 257—261.

22. Гиль М. І. Генетичний аналіз полігенно обумовлених та поліморфних ознак худоби молочних порід: автореф. дис... д-ра с.-г. наук: 06.02.01 / М.І. Гиль ; УААН. Ін-т розведення і генетики тварин. — с. Чубинське Київ. обл., 2008. — 41 с.

23. Гиль М. І. Поліморфізм сайтів рестрикції генів капа-казеїну і соматотропіну голштинської худоби різних екогенотипів / М. І. Гиль, І. А. Галушко // Вісник Луганського національного аграрного університету : Зб. наукових праць. — Луганськ, Луганськ. нац. аграр. ун-т, 2009. — № 100. — С. 241—246 .

24. Глинская Н. А. Анализ генетической дифференциации популяций крупного рогатого скота черно-пестрой породы белорусской селекции по STR-локусам / Н. А. Глинская // Веснік Палескага дзяржаўнага ўніверсітэта. Серыя прыродазнаўчых навук. — 2013. — № 2. — С. 21—26.

25. Глинская Н. А. Межпопуляционная дифференциация по микросателлитам ДНК крупного рогатого скота черно-пестрой породы / Н. А. Глинская // Сельское хозяйство – проблемы и перспективы: Сборник научных трудов. Т. 21: Зоотехния. — Гродно: ГГАУ, 2013а. — С. 12—17.

26. Глинская Н. А. Характеристика полиморфизма изученных STR-локусов крупного рогатого скота черно-пестрой породы / Н. А. Глинская, Л. А. Танана, О. Е. Епишко // Сельское хозяйство – проблемы и перспективы: Сборник научных трудов. Т. 21: Зоотехния. — Гродно: ГГАУ, 2013. — С. 18—24.

27. Городна О. В. Варіабельність ДНК-поліморфізму структурних генів гормону росту та лептину у корів різних типів формування організму / О. В. Городна, О. І. Каратєєва // Зб. наукових праць «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». — Біла Церква : Білоц. нац. аграр. ун-т, 2012. — Вип. 8 . — С. 23—26.

28. Гузєєв Ю. В. ДНК-технологии в изучении филогенетического родства популяции серого украинского скота / Ю. В. Гузєєв // Зб. наукових праць «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». — Біла Церква : Білоц. нац. аграр. ун-т, 2012. — Вип. 8. — С. 140—145.

29. Дзіцюк В. Мікросателітні ДНК-маркери у збереженні генетичного різноманіття коней / В. Дзіцюк, О. Мельник // Тваринництво України : науково-практичний журнал. — 2013. — № 12. — С. 7—10.

30. Димань Т. М. Молекулярна діагностика поліморфізму QTL-генів в української чорно-рябої молочної худоби / Т. М. Димань, О. В. Дубін, О. П. Плівачук // Зб. наукових праць «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». — Біла Церква : Білоц. нац. аграр. ун-т, 2014. — № 1. — С. 5—8.

31. ДНК технологии оценки сельскохозяйственных животных / [Л. А. Калашникова, И. М. Дубинин, В. И. Глазко и др.]. — Лесные поляны, Московская обл. : ВНИИплем, 1999. — 148 с.

32. ДНК-технологии и биоинформатика в решении проблем биотехнологий млекопитающих / [В. И. Глазко, Е. В. Шульга, Т. Н. Дымань и др.]. — Белая Церковь, 2001. — 488 с.

33. Добрянська М. Л. Генетична структура м'ясних порід великої рогатої худоби за різними типами ДНК-маркерів // Розведення і генетика тварин : міжвід. темат. наук. зб. — К. : Аграрна наука, 2014. — № 48 — С. 183—188.

34. Дослідження генофонду сірої української породи за генетичними маркерами та ембріотехнологічними підходами / [Б. Є. Подоба, К. О. Арнаут, С. І. Ковтун та ін.] // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України : Зб. наукових праць. Серія : Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. — К. : ВЦ НУБіП України, 2009. — Випуск 138. — С. 234—239.

35. Дроздов Е. В. Аллельный полиморфизм гена *PIT-1* в стадах крупного рогатого скота Брянской области и его связь с молочной продуктивностью / Е. В. Дроздов, В. В. Заякин, И. Я. Нам // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2011. — Т. 13. — Вып. № 5(3). — С. 235—239.

36. Дубін О. В. Генетична структура стада української чорно-рябої молочної породи великої рогатої худоби СТОВ “Агросвіт” за поліморфізмом QTL-генів / О. В. Дубін, Т. М. Димань // Зб. наукових праць «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». — Біла Церква : Білоц. нац. аграр. ун-т, 2013. — Вип. 9. — С. 5—8.

37. Епишко Т. И. Генетико-популяционный анализ крупного рогатого скота черно-пестрой породы по STR-локусам / Т. И. Епишко // Корми і кормовиробництво : міжвід. темат. наук. зб. — Вінниця : Інститут кормів УААН, 2012. — Вип. 73. — С. 204—211.

38. Животовский Л. А. Популяционная биометрия / Л. А. Животовский. — М.: Наука, 1991. — 271 с.

39. Залежність селекційних ознак у молочної худоби від каріотипової мінливості та поліморфізму генів (QTL) / [І. А. Рудік, С. О. Костенко,

К. В. Копилов та ін.] // Біологія тварин : науковий журнал. — Львів : Інститут біології тварин НААН, 2010. — Т. 12. — № 2. — С. 384—390.

40. Зв'язок поліморфізму за генами *κ-CN*, *TG5*, *LEP* з молочною продуктивністю корів українських молочних порід / [О. В. Березовський, Ю. П. Полупан, С. Ю. Рубан та ін.] // Розведення і генетика тварин : міжвід. темат. наук. зб. — К. : Аграрна наука, 2015. — Випуск 49. — С. 154—163.

41. Зиновьева Н. А. Оценка роли ДНК-микросателлитов в генетической характеристике популяции черно-пестрого скота / Н. А. Зиновьева, Н. И. Стрекозов, Л. А. Молофеева // Зоотехния. — 2009. — № 1. — С. 2—4.

42. Зиновьева Н. А. Генетическая экспертиза сельскохозяйственных животных: применение тест-систем на основе микросателлитов / Н. А. Зиновьева, Е. А. Гладырь // Достижения науки и техники АПК. — 2011. — № 9. — С. 19—20.

43. Идентификация мутаций генов *MSTN* и *RYR1*, связанных с мясной продуктивностью животных / [С. В. Тюлькин, Ф. М. Нургалиев, Т. М. Ахметов и др.] // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. — 2012. — Т. 212. — С. 390-395.

44. Изучение изменчивости микросателлитов при создании нового типа мясного скота Сибири // [Е. А. Гладырь, Г. М. Гончаренко, П. В. Горелов и др.] // Достижения науки и техники АПК. — 2011б. — № 10. — С. 30—32.

45. Использование метода ПЦР для генотипирования крупного рогатого скота по гену *CAPNI* с использованием генетических маркеров / [Д. Б. Косян, Е. А. Русакова, О. В. Кван и др.] // Вестник Оренбургского государственного университета. — 2012. — № 6. — С. 26—30.

46. Інтенсивність та енергія росту бугайців таврійського типу при консолідації південної м'ясної породи / [Л. О. Омельченко, В. О. Найдьонова, О. Л. Дубинський та ін.] // Науковий вісник «Асканія Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2013. — № 6. — С. 160—166.

47. Калашникова Л. А. Влияние полиморфизма генов молочных белков и гормонов на молочную продуктивность коров черно-пестрой породы / Л. А. Калашникова, Я. А. Хабибрахманова, А. Ш. Тинаев // Законность. — 2009. — № 3. — С. 49—52.

48. Календарь Р. Н. Типы молекулярно-генетических маркеров и их применение / Р. Н. Календарь, В. И. Глазко // Физиология и биохимия культурных растений. — 2002. — Т. 34. — С. 279—296.

49. Копилов К. В. Стан та перспективи використання генотипного маркування в селекції тварин / К. В. Копилов // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. — К., 2010. — Т. 8. — № 1. — С. 91—98.

50. Копилов К. В. Поліморфізм генів, асоційованих з господарсько корисними ознаками (QTL) у різних порід великої рогатої худоби / К. В. Копилов // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. — К., 2010. — Т. 8. — № 2. — С. 223—228.

51. Копилова К. В. Особливості генетичної структури різних порід великої рогатої худоби за локусами кількісних ознак (QTL) / К. В. Копилова, К. В. Копилов, К. О. Арнаут // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України : Зб. наукових праць. Серія : Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. — К. : ВЦ НУБіП України, 2009. — Вип. 138. — С. 239—246.

52. Костенко С. О. Прогноз продуктивності бугаїв м'ясних порід на основі цитогенетичних та молекулярно-генетичних маркерів / С. О. Костенко, Л. Ф. Стародуб // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України : Зб. наукових праць. Серія : Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. — К. : ВЦ НУБіП України, 2011. — Вип. 160 (2). — С. 266—273.

53. Крамаренко О. С. Плеїнна цінність бугаїв-плідників південної м'ясної породи різних типів методом BLUP / О. С. Крамаренко // Таврійський

науковий вісник : зб. наукових праць Херсонського ДАУ. — Херсон : Айлант, 2013. — Вип. 85. — С. 131—134.

54. Крамаренко О. С. Аналіз динаміки живої маси корів південної м'ясної породи різних типів методом BLUP / О. С. Крамаренко // Вісник аграрної науки Причорномор'я : зб. наукових праць Миколаївського національного аграрного університету. — Миколаїв : Микол. нац. аграр. ун-т, 2013. — Випуск 4 (75). — Т. 2. — Ч. 1. — С. 121—128.

55. Крамаренко О. С. Аналіз генетичної диференціації за локусами мікросателітів худоби південної м'ясної породи / О. С. Крамаренко // Зб. наукових праць «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». — Біла Церква : Білоц. нац. аграр. ун-т, 2015. — Вип. 1 (116). — С. 31—35.

56. Крамаренко О. С. Аналіз генетико-демографічних процесів в популяції худоби південної м'ясної породи / О. С. Крамаренко // Вісник аграрної науки Причорномор'я : зб. наукових праць Миколаївського національного аграрного університету. — Миколаїв : Микол. нац. аграр. ун-т, 2015. — Вип. 1 (82). — С. 203—209.

57. Крамаренко О. С. Аналіз генетичної диференціації за локусами мікросателітів худоби південної м'ясної породи / О. С. Крамаренко // Генетика, розведення та селекція тварин : актуальні проблеми та перспективи розвитку : матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 80-річчю від дня народження видатного вченого-селекціонера, доктора сільськогосподарських наук, професора, члена-кореспондента НААН Басовського Миколи Захаровича, м. Біла Церква, 10-11 червня 2015 року. — Біла Церква, 2015. — С. 12.

58. Крамаренко О. С. Генетична структура південної м'ясної породи на підставі мультилокусних генотипів за мікросателітами / О. С. Крамаренко // Зоотехнічна наука: історія, проблеми, перспективи : матеріали V міжнародної науково-практичної конференції, 21-22 травня 2015 року / за ред. професора

В.В. Іванишина / Подільський державний аграрно-технічний університет. — Кам'янець-Подільський : Видавець ПП Зволейко Д.Г., 2015. — С. 104—108.

59. Крамаренко С. С. Оценка воспроизводительных качеств свиней крупной белой породы с помощью метода BLUP / С. С. Крамаренко, О. С. Крамаренко // Таврійський науковий вісник: Зб. наукових праць Херсонського ДАУ. — Херсон : Айлант, 2011. — Вип. 76(2). — С. 100—104.

60. Кузнецов В. М. Методы племенной оценки животных с введением в теорию BLUP / В. М. Кузнецов. — Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2003. — 358 с.

61. Кузнецов В. М. Ассоциация групп крови с количественными признаками. MAS и геномная селекция [Електронний ресурс] / В. М. Кузнецов, 2010. — Режим доступу : http://vm-kuznetsov.ru/files/etude/13_blood_gs.pdf

62. Лозовая Г. С. Полиморфизм микросателлитных маркеров у чернопестрого скота различного происхождения и уровня молочной продуктивности / Г. С. Лозовая, Ю. В. Аржанкова // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. — 2010. — № 21. — С. 84—87.

63. Луговий С. І. Оцінка внутрішньопородної мінливості свиней породи дюрок за локусами мікросателітів ДНК / С. І. Луговий // Вісник Житомирського національного агроекологічного університету : наук.-теорет. зб. — Житомир: Вид-во ЖНАЕУ, 2013. — Вип. № 1. (35) — Т. 2 — С. 105—113.

64. Луговий С. І. Оцінка внутрішньопородної мінливості української м'ясної породи свиней за локусами мікросателітів ДНК / С. І. Луговий // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. Серія : Сільськогосподарські науки. — Вінниця : Вінниц. нац. аграр. ун-т, 2013. — Вип. 2 (72). — С. 109—114.

65. М'ясне скотарство в степовій зоні України / [Ю. В. Вдовиченко, В. І. Вороненко, В. О. Найдьонова та ін.] — Нова Каховка: ПИЕЛ, 2012. — 307 с.

66. Мельник О. В. Використання молекулярних маркерів у скотарстві / О. В. Мельник // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України : Зб. наукових праць. Серія : Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. — К. : ВЦ НУБіП України, 2011.— Вип. 160 (1). — С. 326—330.

67. Методические рекомендации по использованию метода полимеразной цепной реакции в животноводстве / [Н. А. Зиновьева, А. П. Попов, Л. К. Эрнст и др.] — Дубровицы: ВИЖ, 1998. — 47 с.

68. Методологічні основи створення високопродуктивного типу м'ясної худоби на основі міжвидової гібридизації / [В. І. Вороненко, Л. О. Омельченко, В. Г. Назаренко та ін.] // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПИЕЛ», 2008. — № 1. — С. 4—12.

69. Міжпородна диференціація м'ясної худоби за частотами алелей і генотипів гена калпаїну / [М. Л. Добрянська, П. П. Джус, Ю. В. Подоба та ін.] // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. — К., 2013. — Т. 11. — № 1. — С. 53—57.

70. Молекулярно-генетические маркеры в селекционной работе с разными видами сельскохозяйственных животных / [М. И. Селионова, Е. А. Гладырь, Т. И. Антоненко и др.] // Вестник АПК Ставрополя. — 2012. — № 2 (6). — С. 30—35.

71. Мохначова Н. Б. Застосування мікросателітних маркерів для генотипування великої рогатої худоби / Н. Б. Мохначова // Розведення і генетика тварин : міжвід. темат. наук. зб.— К. : Аграрна наука, 2008. — Вип. 42. — С. 198—203.

72. Мухина Ж. М. Молекулярные маркеры и их использование в селекционно-генетических исследованиях / Ж. М. Мухина, Е. В. Дубина [Электронный ресурс] // Научный журнал КубГАУ. — 2011. — №66 (02). — 11 с. — Режим доступа : <http://ej.kubagro.ru/2011/02/pdf/09.pdf>

73. Неравновесие по сцеплению микросателлитных локусов у шести локальных популяций крупного рогатого скота / [Т. Ю. Киселева, Дж. Кантанен, Н. И. Воробьев и др.] // Генетика. — 2014. — Т. 50. — № 4. — С. 464—473.

74. Омельченко Л. О. Популяційно-генетичні особливості успадкування масті у тварин південної м'ясної породи при міжвидовій гібридизації / Л. О. Омельченко // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2009. — № 2. — С. 78—83.

75. Омельченко Л. О. Формування м'ясної продуктивності у тварин таврійського типу південної м'ясної породи / Л. О. Омельченко, О. Л. Дубинський, А. М. Носкова // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2011. — № 4. — С. 122—126.

76. Омельченко Л. О. Успадкування альтернативних ознак у тварин південної м'ясної породи великої рогатої худоби / Л. О. Омельченко // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2013. — № 6. — С. 154—159.

77. Оптимизация протокола STR-маркирования крупного рогатого скота при установлении происхождения потомков / [Н. А. Глинская, Л. А. Танана, О. А. Епишко и др.] // Веснік Палескага дзяржаўнага ўніверсітэта. Серыя прыродазнаўчых навук. — 2014. — № 2. — С. 17—24.

78. Оценка генетического потенциала отечественного скота по признакам высокого качества мяса на основе ДНК-маркерных систем / [Г. Е. Сулимова, А. А. Федюнин, Е. А. Климов и др.] // Проблемы биологии продуктивных животных. — 2011. — № 1. — С. 62—64.

79. Оценка интродукции генофонда исходных видов у гибридов *Bos taurus* и *Poephagus grunniens* Монголии с использованием микросателлитов / [Т. В. Аль-Кейси, Н. А. Зиновьева, Е. А. Гладырь и др.] // Проблемы биологии продуктивных животных. — 2011. — № 1. — С. 6—8.

80. Оценка результативности тест-системы на основе микросателлитов в проведении ДНК-экспертизы крупного рогатого скота / [Е. А. Гладырь, П. В. Горелов, В. Н. Маурчева и др.] // Достижения науки и техники АПК. — 2011. — № 8. — С. 51—54.

81. Оценка связи живой массы коров костромской породы с генотипами гена гормона роста / [А. В. Перчун, С. Г. Белокуров, Г. Е. Сулимова и др.] // Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс на рубеже веков. — 2013. — № 1. — С. 119—123.

82. Оцінка структури алелофонду великої рогатої худоби південної м'ясної породи / [В. І. Вороненко, В. Г. Назаренко, Л. О. Омельченко та ін.] // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2010. — № 3. — С. 188—195.

83. Пасніченко М. М. Порівняльна характеристика продуктивних якостей корів внутрішньопородних типів південної м'ясної породи за аналогічних умов годівлі / М. М. Пасніченко // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. Серія : Сільськогосподарські науки. — Вінниця : Вінниц. нац. аграр. ун-т, 2012. — Вип. 3(61). — С. 122—125.

84. Південна м'ясна порода великої рогатої худоби — визначне селекційне досягнення в теорії та практиці аграрної науки / [М. В. Зубець, В. П. Буркат, Ю. Ф. Мельник та ін.] // Вісник аграрної науки : наук.-теорет. журн. — К. : Аграрна наука, 2009. — № 3. — С. 45—51.

85. Полиморфизм гена *POUIF1* у коров красной степной породы / [Л. В. Гетманцева, М. А. Леонова, А. Ю. Колосов и др.] // Аграрный вестник Урала. — 2014. — № 12 (130). — С. 23—25.

86. Полиморфизм генов *bGH*, *RORC* и *DGATI* у мясных пород крупного рогатого скота России / [И. Ф. Горлов, А. А. Федюнин, Д. А. Ранделин и др.] // Генетика. — 2014. — Т. 50. — № 12. — С. 1448—1454.

87. Полиморфизм генов гормона роста *bGH* и пролактина *bPRL* и изучение его связи с процентным содержанием жира в молоке у коров костромской породы / [И. В. Лазебная, О. Е. Лазебный, М. Н. Рузина и др.] // Сельскохозяйственная биология. — 2011. — № 4. — С. 46—51.

88. Полиморфизм генов лептина (*LEP*), тиреоглобулина (*TG*) и бета-казеина (*CSN2*) у голштинских коров / [М. А. Беган, Я. А. Хабибрахманова, Л. А. Калашникова и др.] // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. — 2014. — Т. 3. — № 7. — С. 487—491.

89. Поліморфізм мікросателітних маркерів ДНК двох порід великої рогатої худоби / [Н. М. Шкавро, А. Радко, Е. Слота та ін.] // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія : Біологія. — Харків: Вид-во ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2010. — Вип. 3. — № 905. — С. 120—126.

90. Прогноз продуктивності первісток української чорно-рябої молочної породи на основі цитогенетичних та молекулярно-генетичних маркерів / [С. О. Костенко, К. В. Копилов, Л. Ф. Стародуб та ін.] [Електронний ресурс] // Наукові доповіді НУБіП України. — 2010. — Вип. 6 (22). — 13 с. — Режим доступу : http://www.nbu.gov.ua/e-journals/Nd/2010_6/10ksomgm.pdf

91. Связь генетической гетерогенности с изменчивостью показателей молочной продуктивности коров различных генеалогических линий / [Н. Зиновьева, Н. Стрекозов, Е. Гладырь и др.] // Молочное и мясное скотоводство. — 2013. — № 1. — С. 12—13.

92. Сметана О. Ю. Аналіз генетичної структури голштинської худоби та її продуктивності за умов дії стабілізуючого відбору / О. Ю. Сметана // Зб.

наукових праць Вінницького національного аграрного університету. Серія : Сільськогосподарські науки. — Вінниця : Вінниц. нац. аграр. ун-т, 2011. — Вип. 10 (50). — С. 108—117.

93. Современные методы генетического контроля селекционных процессов и сертификации племенного материала в животноводстве / [Н. А. Зиновьева, П. М. Кленовицкий, Е. А. Гладырь и др.] // М.: РУДН. 2008. — 329 с.

94. Состояние всемирных генетических ресурсов животных в сфере продовольствия и сельского хозяйства. — М.: ВИЖ РАСХН, 2010. — 512 с.

95. Сравнительный анализ пород крупного рогатого скота *Bos taurus* и домашнего яка *Bos (Poephagus) grunniens* по микросателлитам / [Л. К. Эрнст, Н. А. Зиновьева, Е. А. Гладырь и др.] // Зоотехния. — 2009. — № 8. — С. 5—7.

96. Сулимова Г. Е. ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения / Г. Е. Сулимова // Успехи современной биологии. — 2004. — Т.124. — № 3. — С.260—271.

97. Танана Л. А. STR-локусы в контроле происхождения крупного рогатого скота белорусской черно-пестрой породы / Л. А. Танана, О. А. Епишко, Н. А. Глинская // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. — 2014. — Т. 2. — № 7. — С. 204—207.

98. Траспов А. А. Полиморфизм микросателлитных локусов крупного рогатого скота чёрно-пёстрой породы республики Башкортостан в связи с молочной продуктивностью / А. А. Траспов, И. Ю. Долматова, Н. А. Зиновьева // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. — 2012. — № 4 (24). — С. 49—52.

99. Уникальность костромской породы крупного рогатого скота с позиции молекулярной генетики / [Г. Е. Сулимова, И. В. Лазебная, А. В. Перчун и др.] // Достижения науки и техники АПК. — 2011. — № 9. — С. 52—54.

100. Філогенетичні зв'язки південної м'ясної породи на підставі поліморфізму за локусами мікросателітів / [О. С. Крамаренко, О. О. Гладир, М. І. Гиль, Н. А. Зинов'єва] // Таврійський науковий вісник : зб. наукових праць Херсонського ДАУ. — Херсон : Айлант, 2015. — Вип. 91. — С. 122—128.

101. Фурса Н. М. Фенотипова специфічність родин у стаді таврійського типу південної м'ясної породи племзаводу «Асканійське» / Н. М. Фурса // Науковий вісник «Асканія-Нова». — 2008. — № 1. — С. 44—51.

102. Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных / А. А. Халафян. — Москва: ООО «Бином-Пресс», 2007. — 512 с.

103. Характеристика аллелофонда башкирской популяции симментальского скота по микросателлитам / [И. Ю. Долматова, П. В. Горелов, А. Д. Ильясов и др.] // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. — 2012. — № 2. — С. 52—54.

104. Характеристика аллелофонда крупного рогатого скота некоторых мясных пород, разводимых на территории Южного Урала и Западной Сибири / [Е. А. Гладырь, Н. А. Зиновьева, Д. Б. Косян и др.] // Достижения науки и техники АПК. — 2013. — № 3. — С. 61—64.

105. Характеристика аллелофонда сычевской породы крупного рогатого скота по ДНК микросателлитам / [Д. Н. Кольцов, В. В. Волкова, Е. А. Гладырь и др.] // Достижения науки и техники АПК. — 2012. — № 8. — С. 56—58.

106. Характеристика аллелофонда якутского скота по микросателлитам / [Е. А. Гладырь, Я. Л. Шадрина, П. В. Горелов и др.] // Сельскохозяйственная биология. — 2011. — № 6. — С. 65—69.

107. Хлесткина Е. К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции / Е. К. Хлесткина // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2013. — Т. 17. — С. 1044—1054.

108. Шибаніна О. В. Практикум з біометрії: Методи непараметричної статистики / О. В. Шибаніна, С. С. Крамаренко, В. М. Ганганов. — Миколаїв: МДАУ, 2008. — 166 с.

109. Эрнст Л. К. Биологические проблемы животноводства в XXI веке / Л. К. Эрнст, Н. А. Зиновьева. — М.: РАСХН, 2008. — 501 с.

110. Яремчук А. І. Розвиток телиць таврійського типу південної м'ясної породи / А. І. Яремчук // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2013. — № 6. — С. 188—195.

111. Яремчук А. І. Вплив методу підбору на відтворювальну здатність телиць південної м'ясної породи / А. І. Яремчук // Науковий вісник «Асканія-Нова»: науково-теоретичний фаховий журнал. — Нова Каховка : ЧП «ПІЕЛ», 2014. — № 7. — С. 212—218.

112. A genetic linkage map for cattle / [M. D. Bishop, S. M. Kappes, J. W. Keele et al.] // *Genetics*. — 1994. — V. 136. — P. 619—639.

113. A genetic linkage map of the bovine genome / [W. Barendse, S. M. Armitage, L. M. Kossarek et al.] // *Nature Genetics*. — 1994. — V. 6. — P. 227—235.

114. A highly polymorphic bovine microsatellite locus: BM2113 / S. L. F. Sunden, R. T. Stone, M. D. Bishop et al.] // *Animal Genetics*. — 1993. — V. 24. — P. 69.

115. A microsatellite survey of cattle from a centre of origin: the Near East / [R. T. Loftus, O. Ertugrul, A. H. Harba et al.] // *Molecular Ecology*. — 1999. — V. 8. — P. 2015—2022.

116. A potential association between the BM1500 microsatellite and fat deposition in beef cattle / [C. J. Fitzsimmons, S. M. Schmutz, R. D. Bergen et al.] // *Mammalian Genome*. — 1998. — V. 9. — P. 432—434.

117. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics / [A. Vignal, D. Milan, M. SanCristobal et al.] // Genetics, Selection, Evolution. — 2002. — V. 34. — P. 275-305.

118. A set of 99 cattle microsatellite: characterization, syteny mapping and polymorphism / [D. Vaiman, D. Mercier, K. Moazami-Goudarzi et al.] // Mammalian Genome. — 1994. — V. 5. — P. 288—297.

119. Akcay A. Determination of the *AluI* polymorphism effect of bovine growth hormone gene on carcass traits in Zavot cattle with analysis of covariance / A. Akcay, B. Akyuz, D. Bayram // Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences. — 2015. — V. 39. — P. 16—22.

120. Ali A. A. Association between microsatellite markers and bovine tuberculosis in Chadian Zebu cattle / A. A. Ali, P. C. Thomson, H. N. Kadarmideen // Open Journal of Animal Sciences. — 2013. — V. 3. — P. 27—35.

121. Allele frequencies of microsatellite loci for genetic characterization of a Sicilian bovine population / [M. Cosenza, S. Reale, T. Lupo et al.] // Genetics and Molecular Research. — 2015. — V. 14. — P. 691—699.

122. Analysis of genetic diversity and population structure within the Icelandic cattle breed using molecular markers / [M. G. Asbjarnardottir, T. Kristjansson, M. B. Jonsson et al.] // Acta Agriculturae Scandinavica, Section A — Animal Science. — 2010. — V. 60. — P. 203—210.

123. Asbjarnardottir M. G. Genetic variation within the Icelandic cattle breed: Assessment using microsatellites and analysis of single nucleotide polymorphisms in the *Leptin* and *DGAT1* genes / M. G. Asbjarnardottir / MS thesis, Agricultural University of Iceland Faculty of Land and Animal Resources, 2008. — 93 p.

124. Assessment of genetic variability in Gangatiri cattle by microsatellite markers / [R. Sharma, A. K. Pandey, Y. Singh et al.] // Korean Journal of Genetics. — 2006. — V. 28. — P. 35—42.

125. Association analysis of thyroglobulin gene variants with carcass and meat quality traits in beef cattle / [Q. F. Gan, L. P. Zhang, J. Y. Li et al.] // Journal of Applied Genetics. — 2008. — V. 49. — P. 251—255.

126. Association of an insulin-like growth factor 1 gene microsatellite with phenotypic variation and estimated breeding values of growth traits in Canchim cattle / [P. C. Andrade, D. A. Grossi, C. C. P. Paz et al.] // Animal Genetics. — 2008. — V. 39. — P. 480—485.

127. Association of *bGH* and *Pit-1* gene variants with milk production traits in dairy Gyr bulls / [K. K. De Mattos, S. N. del Lama, M. L. Martinez et al.] // Pesquisa Agropecuaria Brasileira. — 2004. — V. 39. — P. 147—150.

128. Association of bovine chromosome 5 markers with birth and weaning weight in Hereford cattle raised under extensive conditions / [A. Rogberg-Munoz, L. Melucci, A. Prando et al.] // Livestock Science. — 2011. — V. 135. — P. 124—130.

129. Association of *GH* and *IGF-1* polymorphisms with growth traits in a synthetic beef cattle breed / [A. P. Pereira, M. M. Alencar, H. N. Oliveira et al.] // Genetics and Molecular Biology. — 2005. — V. 28. — P. 230—236.

130. Association of microsatellite CSFM50 with weaning weight gain in Hereford beef cattle / [R. M. C. Bressel, L. C. de Regitano, F. L. B. Toral et al.] // Proceedings of the World Conference on animal production. — Porto Alegre, 2003 — P. 241—244.

131. Association of *PIT1* genotypes with growth traits in Canchim cattle / [S. M. Carrijo, M. M. De Alencar, F. L. B. Torak et al.] // Scientia Agricola. — 2008. — V. 65. — P. 116—121.

132. Association of polymorphisms in the calpain I, calpain II and growth hormone genes with tenderness in bovine *M. longissimus* dorsi / [S. Costello, E. O'Doherty, D. J. Troy et al.] // Meat Science. — 2007. — Vol. 75. — P. 551—557.

133. Association of single nucleotide polymorphisms in the growth hormone and growth hormone receptor genes with blood serum insulin-like growth factor I concentration and growth traits in Angus cattle / [W. Ge, M. E. Davis, H. C. Hines et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2003. — V. 81. — P. 641—648.

134. Associations between growth hormone gene polymorphism and weight traits in Nellore bovines / [M. M. Unanian, C. C. Barreto, A. R. Freitas et al.] // *Revista Brasileira de Zootecnia*. — 2000. — V. 29. — P. 1380—1386.

135. Associations between polymorphism of some candidate genes and growth rates, feed intake and utilisation, slaughter indicators and meat quality in cattle / [J. Oprzadek, K. Flisikowski, L. Zwierzchowski et al.] // *Archiv fur Tierzucht*. — 2005. — V. 48. — P. 81—87.

136. Associations between polymorphism of the growth hormone gene and production traits of Limousine cattle / [A. Dybus, M. Kmiec, Z. Sobek et al.] // *Medycyna Weterynaryjna*. — 2003. — V.59. — P. 133—136.

137. Blott S. C. Genetic relations among European cattle breeds / S. C. Blott, J. L. Williams, C. S. Haley // *Animal Genetics*. — 1998. — V. 29. — P. 273—282. |

138. Candidate genes for growth traits in beef cattle crosses *Bos taurus* × *Bos indicus* / [D. D. Tambasco, C. C. Paz, M. D. Tambasco-Studart et al.] // *Journal of Animal Breeding and Genetics*. — 2003. — V. 120. — P. 51—56.

139. Carolino N. Indicators of genetic erosion in an endangered population: the Alentejana cattle breed in Portugal / N. Carolino, L. T. Gama // *Journal of Animal Science*. — 2008. — V. 86. — P. 47—56.

140. Cattle Breeds Microsatellite DNA Variation within and among European / [D. E. Machugh, R. T. Loftus, D. G. Bradley et al.] // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. — 1994. — V. 256. — P. 25—31.

141. Cattle growth hormone and leptin genes influence on fattening traits / [I. Miceikiene, N. Peciulaitiene, N. Makstutiene et al.] // *Cuban Journal of Agricultural Science*. — 2013. — V. 47. — P. 261—265.

142. Changes in inbreeding of U.S. Herefords during the twentieth century / [M. A. Cleveland, H. D. Blackburn, R. M. Enns et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2005. — V. 83. — P. 992—1001.

143. Chao A. Nonparametric estimation of the number of classes in a population / A. Chao // *Scandinavian Journal of Statistics*. — 1984. — V. 11. — P. 265—270.

144. Ciampolini R. DNA Microsatellites associated with morphological traits in beef cattle / R. Ciampolini, E. Mazzanti, D. Ciance // *Annali della Facoltà di Medicina Veterinaria*. — 2002. — V. LV. — P. 205—221.

145. Correlation analysis of microsatellite DNA markers with body size, length and height of Bali cattle / [I. K. Puja, I. N. Wandia, I. N. Sulabda et al.] // *Global Veterinaria*. — 2013. — V. 11. — P. 689—693.

146. Davis G. P. The impact of genetic markers on selection / G. P. Davis, S. K. DeNise // *Journal of Animal Science*. — 1998. — V. 76. — P. 2331—2339.

147. Decreased growth in Angus steers with a short TG-microsatellite allele in the P1 promoter of the growth hormone receptor gene / [C. S. Hale, W. O. Herring, H. Shibuya et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2000. — V. 78. — P. 2099—2104.

148. Dekkers J. C. M. Commercial application of marker- and gene-assisted selection in livestock: strategies and lessons / J. C. M. Dekkers // *Journal of Animal Science*. — 2004. — V. 82. — E-Supplement. — P. E313-E328.

149. Dekkers J. C. M. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations / J. C. M. Dekkers, F. Hospital // *Nature Reviews Genetics*. — 2002. — V. 3. — P. 22—32.

150. Detection of polymorphism of growth hormone gene for the analysis of relationship between allele type and growth traits in Karan Fries Cattle / [A. Pal, A. K. Chakravarty, T. K. Bhattacharya et al.] // *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*. — 2004. — V. 17. — P. 1334—1337.

151. Detection of quantitative trait loci for growth and beef carcass fatness traits in a cross between *Bos taurus* (Angus) and *Bos indicus* (Brahman) cattle / [J.-J. Kim, F. Farnir, J. Savell et al.] // Journal of Animal Science. — 2003. — V. 81. — P. 1933—1942.

152. Determination of ancestral proportions in synthetic bovine breeds using commonly employed microsatellite markers // [H. M. Bicalho, C. G. Pimenta, I. K. Mendes et al.] // Genetics and Molecular Research. — 2006. — V. 5. — P. 432—437.

153. Di Stasio L. Lack of association of *GHI* and *POU1F1* gene variants with meat production traits in Piedmontese cattle / L. Di Stasio, S. Sartore, A. Alberta // Animal Genetics. — 2002. — V. 33. — P. 61—64.

154. Dieringer D. MICROSATELLITE ANALYSER (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets / D. Dieringer, C. Schlötterer // Molecular Ecology Notes. — 2003. — V. 3. — P. 167—169.

155. Effect of microsatellite marker on bull meat traits / [G.-Z. Yang, C.-J. Yang, J. Ge et al.] // Journal of Animal and Veterinary Advances. — 2012. — V. 11. — P. 318—322.

156. Establishment of an individual identification system based on microsatellite polymorphisms in Korean Cattle (Hanwoo) / [D.-H. Yoon, H.-S. Kong, J.-D. Oh et al.] // Asian-Australasian Journal of Animal Sciences. — 2005. — V. 18. — P. 762—766

157. Estimation of inbreeding and effective population size of full-blood wagyu cattle registered with the American Wagyu Cattle Association / [E. Scraggs, R. Zanella, A. Wojtowicz et al.] // Journal of Animal Breeding and Genetics. — 2014. — V. 131. — P. 3—10.

158. Evaluation markers in selected genes for association with functional longevity of dairy cattle / [J. Szyda, M. Коpec, J. Komisarek et al.] [Электронный ресурс] // BMC Genetics. — 2011. — 12:30. — Режим доступа : <http://www.biomedcentral.com/content/pdf/1471-2156-12-30.pdf>

159. Evaluation of genetic variation in Kenkatha cattle by microsatellite markers / [A. K. Pandey, R. Sharma, Y. Singh et al.] // *Asian Australas Journal of Animal Science*. — 2006. — V. 19. — P. 1685—1690.

160. Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in *CAPNI* for association with meat tenderness in cattle / [B. T. Page, E. Casas, M. P. Heaton et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2002. — V. 80. — P. 3077—3085.

161. Evanno G. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // *Molecular Ecology*. — 2005. — V. 14. — P. 2611—2620.

162. Ewens W. J. The sampling theory of selectively neutral alleles / W. J. Ewens // *Theoretical Population Biology*. — 1972. — V. 3. — P. 87—112.

163. Exploitation of microsatellites as genetic markers of beef-performance traits in Piemontese × Chianina crossbred cattle / [F. Napolitano, P. Leone, S. Puppo et al.] // *Journal of Animal Breeding and Genetics*. — 1996. — V. 113. — P. 157—162.

164. Frankham R. Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses / R. Frankham, C. A. J. Bradshaw, B. W. Brook // *Biological Conservation*. — 2014. — V. 170. — P. 56—63.

165. Frankham R. Introduction to conservation genetics / R. Frankham, D. A. Briscoe, J. D. Ballou // Cambridge University Press, 2010. — 644 p.

166. Garcia M. C. Estudo da diversidade genética entre sete raças de bovinos pelo uso de marcadores microssatélites: PhD Thesis / Garcia Maria Cristina Cabral — Universidade Estadual Paulista, 2001.

167. Garza J. C. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci / J. C. Garza, E. G. Williamson // *Molecular Ecology*. — 2001. — V. 10. — P. 305—318.

168. Genealogical relationship between pedigree and microsatellite information and analysis of genetic structure of a highly inbred Japanese Black

Cattle strain / [S. Sasazaki, T. Honda, M. Fukushima et al.] // Asian Australasian Journal of Animal Sciences. — 2004. — V. 17. — P. 1355—1359.

169. Genetic analyses involving microsatellite ETH10 genotypes on bovine chromosome 5 and performance trait measures in Angus and Brahman-influenced cattle / [K. L. DeAtley, G. Rincon, C. R. Farber et al.] // Journal of Animal Science. — 2011. — V. 89. — P. 2031—2041.

170. Genetic association between *GHSR1a* 5'UTR-microsatellite and nt-7(C>A) loci and growth and carcass traits in Japanese Black cattle / [M. Komatsu, T. Itoh, Y. Fujimori et al.] // Animal Science Journal. — 2011. — V. 82. — P. 396—405.

171. Genetic characterization of Aberdeen Angus cattle using molecular markers / [L. P. Vasconcellos, D. Tambasco-Talhari, A. P. Pereira et al.] // Genetics and Molecular Biology. — 2003. — V. 26. — P. 133—137.

172. Genetic characterization of autochthonous cattle breeds, Cika and Busha, using microsatellites / [M. Simcic, M. Cepon, S. Horvat et al.] // Acta agriculturae Slovenica. — 2008. — Suppl. 2. — P. 71—77.

173. Genetic characterization of Colombian Brahman cattle using microsatellites markers / [Y. Gomez, M. Fernandez, D. Rivera et al.] // Russian Journal of Genetics. — 2013. — V. 49. — P. 737—745.

174. Genetic characterization of Istrian cattle using microsatellite markers / [A. Ivankovic, I. Silipetar, J. Ramljak et al.] // Proceedings of the 22nd International Scientific-Expert Conference of Agriculture and Food Industry, Sarajevo, 2011. — P. 38—40.

175. Genetic characterization of Latin-American Creole cattle using microsatellite markers / [J. V. Delgado, A. M. Martínez, A. Acosta et al.] // Animal Genetics. — 2012. — V. 43. — P. 2—10.

176. Genetic diversity and bottleneck analysis of indigenous grey cattle breeds of India based on microsatellite data / Deepika, R. K. Salar // DHR

International Journal of Biomedical and Life Sciences. — 2012. — V. 3. — P. 174—184.

177. Genetic diversity and bottleneck analysis of Yunnan mithun (*Bos frontalis*) using microsatellite loci / [K. X. Qu, S. N. Nguyen, Z. X. He et al.] // African Journal of Biotechnology. — 2012. — V. 11. — P. 2912—2919.

178. Genetic diversity and population structure of American Red Angus cattle / [G. C. Marquez, S. E. Speidel, R. M. Enns et al.] // Journal of Animal Science. — 2010. — V. 88. — P. 59—68.

179. Genetic diversity studies of Kherigarh cattle based on microsatellite markers / [A. K. Pandey, R. Sharma, Y. Singh et al.] // Journal of Genetics. — 2006. — V. 85. — P. 117—122.

180. Genetic diversity, introgression and relationships among West/Central African cattle breeds / [E. M. Ibeagha-Awemu, O. C. Jann, C. Weimann et al.] // Genetics Selection Evolution. — 2004. — V. 36. — P. 673—690.

181. Genetic structure of the European Charolais and Limousin cattle metapopulations using pedigree analyses / [A. Bouquet, E. Venot, D. Laloe et al.] // Journal of Animal Science. — 2011. — V. 89. — P. 1719—1730.

182. Genetic variability of the Zebu cattle breed (*Bos indicus*) in the department of Huila, Colombia using microsatellite molecular markers / [H. Escobar, O. Angel, O. Alfonso et al.] // Acta biologica Colombiana. — 2009. — V. 14. — P. 173—180.

183. Genetic variability of three Italian cattle breeds determined by parameters based on probabilities of gene origin / [P. C. Torrecillas, R. Bozzi, R. Negrini et al.] // Journal of Animal Breeding and Genetics. — 2002. — V. 119. — P. 274—279.

184. Genetic variation in stimulated *GH* release and in *IGF-I* of young dairy cattle and their associations with the leucine/valine polymorphism in the *GH* gene / [R. Grochowska, P. Sorensen, L. Zwierzchowski et al.] // Journal of Animal Science. — 2001. — V. 79. — P. 470—476.

185. Georges M. Polymorphic DNA markers in Bovidae / M. Georges, J. Massey // Geneva: World Intellectual Property Organization, 1992. (Patent application WO Publ. No. 92/13102.)

186. Goddard M. E. Genomic selection / M. E. Goddard, B. J. Hayes // Journal of Animal Breeding and Genetics. — 2007. — V. 124. — P. 323—330.

187. Goudet J. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics / J. Goudet // Journal of Heredity. — 1995. — V. 86. — P. 485—486.

188. Grosz M.D. Putative quantitative trait locus affecting birth weight on bovine chromosome 2 / M. D. Grosz, M. D. MacNeil // Journal of Animal Science. — 2001. — V. 79. — P. 68—72.

189. Growth and carcass traits associated with *GHI/Alu I* and *POU1F1/Hinf I* gene polymorphisms in Zebu and crossbred beef cattle / [R. A. Curi, D. A. Palmieri, L. Suguisawa et al.] // Genetics and Molecular Biology. — 2006. — V. 29. — P. 56—61.

190. Growth hormone 1 gene (*GHI*) polymorphisms as possible markers of the production potential of beef cattle using the Brazilian Canchim breed as a model / [L. G. Silveira, L. R. Furlan, R. A. Curi et al.] // Genetics and Molecular Biology. — 2008. — V. 31. — C. 874—879.

191. Growth hormone *AluI* polymorphism analysis in eight Portuguese bovine breeds / [C. Reis, D. Navas, M. Pereira et al.] // Archivos de Zootecnia. — 2001. — V. 50. — P. 41—48.

192. Growth hormone gene polymorphism and its effect on birth weight in cattle and buffalo / [T. K. Biswas, T. K. Bhattacharya, A. D. Narayan et al.] // Asian-Australasian Journal of Animal Sciences. — 2003. — V. 16. — P. 494—497.

193. Guo S.W. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles / S. W. Guo, E. A. Thompson // Biometrics. — 1992. — V. 48. — P. 361—372.

194. Hammer O. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — V. 4. — P. 1—9.

195. Identification and fine mapping of quantitative trait loci for growth traits on bovine chromosomes 2, 6, 14, 19, 21 and 23 within one commercial line of *Bos taurus* / [J. Kneeland, C. Li, J. Basarab et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2004. — V. 82. — P. 3405—3414.

196. Identification of a gene encoding an acyl CoA: diacylglycerol acyltransferase, a key enzyme in triglycerol synthesis / [S. Cases, S. J. Smith, Y. Zheng et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. — 1986. — V. 95. — P. 13018—13023.

197. Identification of DNA sequence variants for amino acid residues 127 of bovine growth hormone using the polymerase chain reaction method / [K. Chikuni, F. Terada, S. Kageyama et al.] // *Animal Science and Technology*. — 1991. — V. 62. — P. 660—666.

198. Identification of quantitative trait loci for growth and carcass composition in cattle / [E. Casas, J. W. Keele, S. D. Shackelford et al.] // *Animal Genetics*. — 2004. — V. 5. — P. 2—6.

199. Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations / [S. Mc Parland, J. F. Kearney, M. Rath et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2007. — V. 85. — P. 322—331.

200. In-depth pedigree analysis in a large Brazilian Nellore herd / [F. V. Brito, M. Sargolzaei, N. J. Braccini et al.] // *Genetics and Molecular Research*. — 2013. — V. 12. — P. 5758—5765.

201. Individual increase in inbreeding allows estimating effective sizes from pedigrees / [J. P. Gutierrez, I. Cervantes, A. Molina et al.] // *Genetics, Selection, Evolution*. — 2008. — V. 40. — P. 359—378.

202. Influence of growth-hormone genotypes on breeding values of Simmental bulls / [P. Schlee, R. Graml, O. Rottmann et al.] // Journal of Animal Breeding and Genetics. — 1994. — V. 111. — P. 253—256.

203. Interaction of *GH* polymorphism with body weight and endocrine functions in Japanese black calves / [K. Katoh, S. Kouno, A. Okazaki et al.] // Domestic Animal Endocrinology. — 2008. — V. 34. — P. 25—30.

204. Isolation and mapping of polymorphic microsatellites in cattle / [P. Steffen, A. Eggen, A. B. Dietz et al.] // Animal Genetics. — 1993. — V. 24. — P. 121—124.

205. Janik A. Identification of polymorphism at 11 microsatellite loci in Hereford cattle / A. Janik, T. Zabek, A. Radko // Medycyna Weterynaryjna. — 2002. — V. 58. — P. 867—870.

206. Kalinowski S. T. HP-Rare: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic diversity / S. T. Kalinowski // Molecular Ecology Notes. — 2005. — V. 5. — P. 187—189.

207. K-casein, b-lactoglobulin and growth hormone allele frequencies and genetic distances in Nelore, Gyr, Guzera, Caracu, Charolais, Canchim and Santa Gertrudis Cattle / [P. A. Kemenes, L. C. Regitano, A. J. Rosa et al.] // Genetics and Molecular Biology. — 1999. — V. 22. — P. 539—541.

208. Kimura M. The number of alleles that can be maintained in a finite population / M. Kimura, J. F. Crow // Genetics. — 1964. — V. 49. — P. 725—738.

209. Kimura M. Distribution of allelic frequencies in a finite population under stepwise production of neutral alleles / M. Kimura, T. Ohta // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. — 1975. — V. 72. — P. 2761—2764.

210. Kimura M. Stepwise mutation model and distribution of allelic frequencies in a finite population / M. Kimura, T. Ohta // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. — 1978. — V. 75. — P. 2868—2872.

211. Komisarek J. Impact of *LEP* and *LEPR* gene polymorphisms on functional traits in Polish Holstein-Friesian cattle / J. Komisarek // *Animal Science Papers and Reports*. — 2010. — V.10. — P.133—141.

212. Krasnopiorova N. Growth hormone gene polymorphism and its influence on milk traits in cattle bred in Lithuania / N. Krasnopiorova, L. Baltreinaite, I. Miceikiene // *Veterinary medicine and zootechnics*. — 2012. — V. 58. — P. 42—46.

213. Kundrat R. Hodnocení genetické diverzity u plemen skotu v ČR / R. Kundrat // MS thesis, Mendel University in Brno, Brno 2007. — 81 p.

214. Lali F. A. Microsatellite BM1500 polymorphism and milk production traits in Vechur and crossbred cattle of Kerala / F. A. Lali, K. A. Bindu // *Veterinarski Arhiv*. — 2001. — V. 81. — P. 35—42.

215. Liron J. P. Genetic characterization of Argentine and Bolivian Creole cattle breeds assessed through microsatellites / J. P. Liron, P. Peral-García, G. Giovambattista // *Journal of Heredity*. — 2006. — V. 97. — P. 331—339.

216. Low genetic diversity in the bottlenecked population of endangered non-native banteng in northern Australia / [C. J. A. Brasshaw, Y. Isagi, S. Kaneko et al.] // *Molecular Ecology*. — 2007. — V. 16. — P. 2998—3008.

217. Methods to estimate effective population size using pedigree data: Examples in dog, sheep, cattle and horse / [G. Leroy, T. Mary-Huard, E. Verrier et al.] *Электронный ресурс* // *Genetics, Selection, Evolution*. — 2013. — V. 45 (1). — Режим доступа : <http://www.gsejournal.org/content/45/1/1>

218. Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears / [D. Paetkau, W. Calvert, I. Sterling et al.] // *Molecular Ecology*. — 1995. — V. 4. — P. 347—354.

219. Microsatellite DNA polymorphism and its usefulness for pedigree verification in Simmental cattle from Serbia / [J. Stevanovic, Z. Stanmirovic, V. Dimitrijevic et al.] // *Acta Veterinaria*. — 2009. — V. 59. — P. 621—631.

220. Microsatellite DNA typing for assessment of genetic variability in Tharparkar breed of Indian zebu (*Bos indicus*) cattle, a major breed of Rajasthan / [M. Sodhi, M. Mukesh, B. Prakash et al.] // Journal of Genetics. — 2006. — V. 85. — P. 165—170.

221. Molecular characterization of a Nellore beef cattle sample using microsatellites and candidate genes / [D. D. Tambasco, M. M. Alencar, L. L. Coutinho et al.] // revista Brasileira de Zootecnia. — 2000. — V. 29. — P. 1044—1049.

222. Molecular characterization of Bulgarian livestock genetic resources, II: Microsatellite variation within and among Bulgarian cattle breeds / [A. Teneva, E. Todorovska, N. Tyufekchiev et al.] // Biotechnology in Animal Husbandry. — 2007. — V. 23. — P. 227—242.

223. Molecular characterization of Pulikulam cattle using microsatellite markers / [A. Barani, P. S. Rahumathulla, R. Rajendran et al.] // Indian Journal of Animal Research. — 2015. — V. 49. — P. 36—39.

224. Molecular genetic characterization of punganur cattle / [P. C. Kesvulu, G. N. Rao, A. S. Niyaz ahmed et al.] // Tamilnadu Journal of Veterinary & Animal Sciences. — 2009. — V. 5. — P. 179—185

225. Moody D. E. Restriction fragment length polymorphism in amplification products of the bovine *PIT1* gene and assignment of *PIT1* to bovine chromosome 1 / D. E. Moody, D. Pomp, W. Barendse // Animal Genetics. — 1995. — 26. — P.45—47.]

226. Nei M. Genetic distance between populations / M. Nei // American Naturalist. — 1972. — V. 106. — P. 283—392.

227. No evidence for a recent genetic bottleneck in the endangered Sheko cattle breed (African *Bos taurus*) revealed by microsatellite analysis / [H. Dai, J. Mwacharo, M. Tibbo et al.] [Электронный ресурс] // Nature Proceedings. Posted 30 Oct 2009. — Режим доступа : <http://proceedings.nature.com/documents/3925/version/1/files/npre20093925-1.pdf>

228. Nomura T. Inbreeding and effective population size of Japanese Black cattle / T. Nomura, T. Honda, F. Mukai // *Journal of Animal Science*. — 2001. — V. 79. — P. 366—370.

229. Novoa M. A. Population genetic analysis of the Brahman cattle (*Bos indicus*) in Colombia with microsatellite markers / M. A. Novoa, W. Usaquen // *Journal of Animal Breeding and Genetics*. — 2010. — V. 127. — P. 161—168.

230. Nucleotide sequence of the bovine growth hormone chromosomal gene / [D. F. Gordon, D. P. Quick, C. R. Erwin et al.] // *Molecular and Cellular Endocrinology*. — 1983. — V. 33. — P. 81—95.

231. Ohta T. A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population / T. Ohta, M. Kimura // *Genetical Research*. — 1973. — V. 22. — P. 201—204.

232. Özşensoy Y. Genetic diversity of native Turkish cattle breeds: Mantel, AMOVA and bottleneck analysis / Y. Özşensoy, E. Kurar // *Journal of Advanced Veterinary and Animal Research*. — 2014. — V. 1. — P. 86—93.

233. Peakall R. GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update / R. Peakall, P. E. Smouse // *Bioinformatics*. — 2012. — V. 28. — P. 2537—2539.

234. Peel D. NeEstimator: Software for estimating effective population size / D. Peel, J. R. Ovenden, S. L. Peel // Queensland Government, Department of Primary Industries and Fisheries, Queensland, Australia, 2004.

235. Piry S. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data / S. Piry, G. Luikart, J. M. Cornuet // *Journal of Heredity*. — 1999. — V. 90. — P. 502—503.

236. Physically mapped, cosmid derived microsatellite markers as anchor loci on bovine chromosomes / [S. S. Toldo, R. Fries, P. Steffen et al.] // *Mammalian Genome*. — 1993. — V. 4. — P. 720—727.

237. Polymorphism leu/val of growth hormone gene identified from limousin cross local cattle in Indonesia / [T. Hartatik, S. D. Volkandaria, M. P. Rachman et al.] // *Procedia Environmental Sciences*. — 2013. — V. 17. — P. 105—108.

238. Population structure and genetic variability of Angus and Nellore herds / [V. B. Falleiro, C. H. M. Malhado, A. C. M. Malhado et al.] // *Journal of Agricultural Science*. — 2014. — V. 6. — P. 276—285.

239. Population structure of Nellore cattle in northeastern Brazil / [A. C. B. Barbosa, C. H. M. Malhado, P. L. S. Carneiro et al.] // *Revista Brasileira de Zootecnia*. — 2013. — V. 42. — P. 639—644.

240. Pritchard J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // *Genetics*. — 2000. — V. 155. — P. 945—959.

241. Raymond M. GENEPOP Version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenicism / M. Raymond, F. Rousset // *Journal of Heredity*. — 1995. — V. 86. — P. 248—249.

242. Reliability of genetic bottleneck tests for detecting recent population declines / [M. Z. Peery, R. Kirby, B. N. Reid et al.] // *Molecular Ecology*. — 2012. — V. 21. — P. 3403—3418.

243. Relationships of growth hormone genotypes with meat production traits of Slovak Pied bulls / [P. Chrenek, J. Kmet, T. Sakowski et al.] // *Czech Journal of Animal Science*. — 1998. — V. 43. — P. 541—544.

244. Selection for breed-specific growth hormone and IGF-I alleles in a synthetic beef cattle cross, Canchim / [L. Regitano, J. Azevedo, R. Vencovsky et al.] // *Genetics and Molecular Biology*. — 1999. — V. 22. — P. 531—537.

245. Sifuentes-Rincon A. M. Assessment of genetic structure in Mexican charolais herds using microsatellite markers / A. M. Sifuentes-Rincon, H. Puentes-Montiel, G. M. Parra-Bracamonte // *Electronic Journal of Biotechnology*. — 2007. — V. 10. — P. 492—499.

246. Solkner J. Genetic variability of populations and similarity of subpopulations in Austrian cattle breeds determined by analysis of pedigrees / J. Solkner, L. Filipcic, N. Hampshire // *Animal Science*. — 1998. — V. 67. — P. 249—256.

247. Southern E. M. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis / E. M. Southern // *Journal of Molecular Biology*. — 1975. — V. 98. — P. 503—517.

248. Suguisawa L. Identificacao de genotipos superiores para crescimento e qualidade de carcaca em bovinos de corte submetidos ao modelo biologico superprecose: Tese (doutorado) / Liliane Suguisawa. — Universidade Estadual Paulista, 2005. — 105 p.

249. Technical Note: Direct genotyping of the double-muscling locus (*mh*) in Piedmontese and Belgian Blue cattle by fluorescent PCR / [S. C. Fahrenkrug, E. Casas, J. W. Keele et al.] // *Journal of Animal Science*. — 1999. — V. 77. — P. 2028—2230.

250. The association between microsatellite BM6438 and milk performance traits in Polish Holstein-Friesian cattle / [T. Zabolewicz, U. Czarnik, J. Strychalski et al.] // *Czech Journal of Animal Science*. — 2011. — V. 56. — P. 107—113.

251. The effect of breed, parity and stage of lactation on conjugated linoleic acid (CLA) in milk fat from dairy cows / [J. A. Kelsey, B. A. Corl, R. J. Collier et al.] // *Journal of Dairy Science*. — 2003. — V. 86. — P. 2588—2597.

252. The effect of genetic variation of the retinoic acid receptor-related orphan receptor C gene on fatness in cattle / [W. Barendse, R. J. Bunch, J. W. Kijas et al.] // *Genetics*. — 2007. — V. 175. — P. 843—853.

253. The effect of growth hormone (*GH*), κ -casein (*CASK*) and β -lactoglobulin (*BLG*) genotypes on carcass traits in Friesian bulls / [J. Oprzadek, E. Dymnicki, L. Zwierzchowski et al.] // *Animal Science Papers and Reports*. — 1999. — V. 17. — P. 85—92.

254. The identification of common haplotypes on bovine chromosome 5 within commercial lines of *Bos taurus* and their associations with growth traits / [C. Li, J. Basarab, W. M. Snelling et al.] // *Journal of Animal Science*. — 2002. — V. 80. — P. 1187—1194.

255. The use of genetic markers to measure genomic response to selection in livestock / [L. Gomez-Raya, H. G. Olsen, F. Lingaas et al.] // *Genetics*. — 2002. — V. 162. — P. 1381—1388.

256. Thiagarajan R. Genetic diversity and bottleneck analysis of umblachery cattle by microsatellite markers / R. Thiagarajan // *CIBTech Journal of Biotechnology*. — 2012. — V. 2. — P. 28—33.

257. Utilization of a 17 microsatellites set for bovine traceability in Czech cattle populations / [L. Putnova, I. Vrtkova, P. Srubarova et al.] // *Iranian Journal of Applied Animal Science*. — 2011. — V. 1. — P. 31—37.

258. Variants of somatotropine in cattle: Gene frequencies in major dairy breeds and associated milk production / [M. C. Lucy, S. D. Hauser, P. J. Eppard et al.] // *Domestic Animal Endocrinology*. — 1993. — V. 10. — P. 325—333.

259. Weir B. S. Estimating F-statistics for the analysis of population structure / B. S. Weir, C. C. Cockerham // *Evolution*. — 1984. — V. 38. — P. 1358—1370.

260. Whole genome scan to detect quantitative trait loci for conformation and functional traits in dairy cattle / [C. Schrooten, H. Bovenhuis, W. Coppieters et al.] // *Journal of Dairy Science*. — 2000. — V. 83. — P. 795—806.

261. Yeh F. C. PopGene. Microsoft Windows based freeware for population genetic analysis: Quick User Guide / F. C. Yeh, R. C. Yang, T. Boyle // University of Alberta, 1999. — 28 p.

262. Zhao Q. Associations of polymorphisms in the *Pit-1* gene with growth and carcass traits in Angus beef cattle / Q. Zhao, M. E. Davis, H. C. Hines // *Journal of Animal Science*. — 2004. — V. 82. — P. 2229—2233.

Додаток А

ЗАТВЕРДЖУЮ

Директор

ДП «ДГ Асканійське»

Асканійської державної сільськогосподарської дослідної станції

Інституту зрошуваного землеробства НААН України

Найдюнова В. О.

28 серпня 2015 р.



АКТ

про впровадження науки і передового досвіду

1. Місце впровадження: ДП «ДГ Асканійське» Асканійської державної сільськогосподарської дослідної станції Інституту зрошуваного землеробства НААН України Каховського району Херсонської області.
2. Назва впроваджуваної розробки: Удосконалення методів оцінки особливостей генетичної структури таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи великої рогатої худоби за різними видами ДНК-маркерів.
3. Якою науково-дослідною установою рекомендовано до впровадження: Миколаївський національний аграрний університет
4. Обсяг впровадження: 192 голови стада господарства (за 2013-2015 рр.).
5. Умови впровадження: шляхом проведення оцінки генетичної структури стада на підставі тестування за 12 мікросателітними локусам ДНК (що запропоновані ISAG) та геном гормону росту (*bGh*). Визначені зв'язки між наявністю/відсутністю певних алелів із показниками живої маси та приростів молодняка на різних етапах постнатального онтогенезу. Встановлені ідентифікаційні *taurus/indicus*-алелі для тварин таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи та його вихідних порід

Продовження додатку А

6. Оцінка результатів впровадження: результати розробки враховані при складанні перспективного плану селекційно-племінної роботи зі стадом південної м'ясної породи ДП «ДГ Асканійське» Асканійської державної сільськогосподарської дослідної станції Інституту зрошуваного землеробства НААН України Каховського району Херсонської області на основі розвитку власного кращого генофонду маточного поголів'я.

Доход (виручка) від використання молодняку південної м'ясної породи за рахунок ДНК-генотипування буде становити 204,4 тис. грн., а з розрахунку на одну голову – 2044 грн.; на 1 кг маси туші – 6,76 грн. і на 1 ц згодованих кормових одиниць – 57,4 грн.

7. Відповідальні виконавці:

від МНАУ
аспірант



Крамаренко О.С.

від ДП «ДГ Асканійське» АДСДС ІЗЗ НААН
головний зоотехнік



Дубинський О.Л.

Додаток Б

МІНІСТЕРСТВО
ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

МИКОЛАЇВСЬКИЙ
НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ



MINISTRY OF EDUCATION
AND SCIENCE OF UKRAINE

MYKOLAYIV
NATIONAL AGRARIAN
UNIVERSITY

Україна, 54020, м. Миколаїв,
вул. Паризької комуні, 9,
тел.: 34-10-82; факс: (0512) 34-31-46
e-mail: rector@mnau.edu.ua

Ukraine, 54020, Mykolayiv,
vul. Paryzkoyi komuny, 9
tel.: 34-10-82; fax: (0512) 34-31-46
e-mail: rector@mnau.edu.ua

28.08.15 № 1451

На № _____ від _____

ДОВІДКА

Видана аспіранту Миколаївського національного аграрного університету Крамаренку О.С. (спеціальність 03.00.15 – «Генетика») про те, що ним на підставі виконання дисертаційної роботи впродовж 2013-2015 років, на тему «Особливості формування генетичної структури таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи за ДНК-маркерами» під керівництвом д.с.-г.н., професора Гиль М.І., підготовлено матеріали з генетики великої рогатої худоби, які використовуються у навчальному процесі під час викладання студентам освітніх спеціальностей 6.090102 – «ТВПШТ», 8.09010201 – «ТВПШТ», 8.09010203 – «Розведення та селекція тварин» при викладанні дисциплін: «Генетика з біометрією», «Спеціальна генетика», «Популяційна генетика» та «Спеціалізоване м'ясне скотарство» та науково-дослідній роботі у фахових наукових гуртках.

Ректор

В.С. Шебанін

Виконавець:
Трибрат Р.О.
тел. 0512-343057



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
 ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
 вул. Пантелеймонівська, 13, м. Одеса, 65012. Тел.784-57-32. Факс 37-19-27. E-mail:
 ogsi@te.net.ua

«28» 08 2015 р. № 01-14/29-1155 На № _____ від «__» _____ 2015 р.

ДОВІДКА
про впровадження результатів дисертаційного дослідження

Матеріали дисертаційного дослідження Крамаренка Олександра Сергійовича на тему: «Особливості формування генетичної структури таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи за ДНК-маркерами» на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.15 – «Генетика» впроваджено у навчальний процес Одеського державного аграрного університету.

Одержані в результаті досліджень дані використовуються при вивченні дисциплін «Генетика з біометрією» (тема «Типи ДНК-маркерів»), «Спеціальна генетика» (тема «Маркер-допоміжна селекція в тваринництві»), «Популяційна генетика» (тема «Популяційно-генетичні процеси та їх наслідки»), «Спеціалізоване м'ясне скотарство» (тема «Спеціальна генетика великої рогатої худоби») студентами напряму підготовки, спеціальностей 6.090102, 7.090102 та 8.090102 – «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва».

Результати дисертаційної роботи Крамаренка Олександра Сергійовича на тему: «Особливості формування генетичної структури таврійського внутрішньопородного типу південної м'ясної породи за ДНК-маркерами» дають змогу поглибити теоретично-методичні основи, ознайомити студентів з сучасними методами досліджень молекулярно-генетичної мінливості худоби та на підставі маркер-допоміжної селекції (MAS) створення вітчизняних порід високопродуктивних тварин і, в кінцевому підсумку, - підвищити якість підготовки фахівців з спеціальності «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва».

Ректор



С.С. Корлюк

Підготував
 Сусол Р.Л.
 067-919-84-82

Додаток Д

**Частоти алелей мікросателітних локусів серед корів таврійського
внутрішньопородного типу південної м'ясної породи у розрізі груп**

Локус	Алель (п.н.)	Група		Локус	Алель (п.н.)	Група		
		НЧС	ВЧС			НЧС	ВЧС	
TGLA227	75	0,006	0,014	ETH10	209	0,195	0,304	
	77	0,351	0,428		211	0,205	0,266	
	79	0,000	0,007		213	0,015	0,065	
	81	0,026	0,130		215	0,040	0,016	
	83	0,130	0,065		217	0,300	0,130	
	85	0,000	0,022		219	0,145	0,179	
	87	0,019	0,036		221	0,095	0,033	
	89	0,247	0,109		223	0,000	0,005	
	91	0,006	0,007		225	0,005	0,000	
	93	0,013	0,036		SPS115	244	0,010	0,000
	95	0,013	0,014			248	0,365	0,435
	97	0,182	0,094			250	0,245	0,245
	99	0,000	0,007			252	0,095	0,174
	101	0,000	0,029			254	0,025	0,016
103	0,006	0,000	256	0,175		0,098		
BM2113	125	0,515	0,158		258	0,080	0,027	
	127	0,000	0,011		260	0,005	0,005	
	129	0,086	0,147	TGLA122	135	0,095	0,103	
	131	0,030	0,000		141	0,000	0,005	
	133	0,005	0,011		143	0,450	0,179	
	135	0,141	0,337		145	0,025	0,125	
	137	0,111	0,103		149	0,040	0,288	
	139	0,101	0,114		151	0,235	0,152	
	141	0,005	0,043		153	0,045	0,049	
	143	0,005	0,076		161	0,025	0,054	
TGLA53	154	0,000	0,038			169	0,085	0,043
	156	0,491	0,212		INRA23	194	0,030	0,114
	158	0,035	0,077	196		0,000	0,092	
	160	0,105	0,106	198		0,020	0,076	
	162	0,018	0,221	202		0,360	0,103	
	164	0,237	0,183	206		0,050	0,060	
	166	0,018	0,087	208		0,130	0,065	
	168	0,018	0,000	210		0,040	0,016	
	170	0,026	0,029	212		0,010	0,033	
	172	0,018	0,019	214		0,350	0,402	
	174	0,018	0,010	216		0,010	0,038	
	178	0,009	0,019					
	184	0,009	0,000					

Продовження додатку Д

Локус	Алель (п.н.)	Група		Локус	Алель (п.н.)	Група	
		НЧС	ВЧС			НЧС	ВЧС
TGLA126	109	0,091	0,000	ETH225	136	0,042	0,000
	115	0,273	0,333		138	0,125	0,000
	119	0,000	0,083		140	0,000	0,125
	121	0,091	0,000		142	0,104	0,167
	123	0,500	0,417		144	0,000	0,083
	125	0,000	0,167		146	0,021	0,021
	127	0,045	0,000		148	0,188	0,271
	258	0,177	0,022		150	0,125	0,042
BM1818	260	0,035	0,142	152	0,042	0,042	
	262	0,116	0,355	154	0,000	0,104	
	264	0,268	0,082	156	0,167	0,021	
	266	0,086	0,219	158	0,104	0,104	
	268	0,227	0,158	160	0,083	0,021	
	270	0,076	0,016	BM1824	178	0,170	0,038
	272	0,015	0,000		180	0,530	0,293
	274	0,000	0,005		182	0,160	0,522
ETH3	101	0,006	0,000	184	0,010	0,000	
	103	0,006	0,006	186	0,010	0,005	
	109	0,000	0,006	188	0,040	0,120	
	113	0,000	0,006	190	0,000	0,005	
	115	0,065	0,289	192	0,080	0,016	
	117	0,441	0,313				
	119	0,118	0,066				
	121	0,224	0,187				
	123	0,006	0,012				
	125	0,082	0,084				
	127	0,012	0,018				
129	0,018	0,012					
131	0,024	0,000					