

**Національний університет біоресурсів
і природокористування України**

С. Ю. Рубан, В. О. Даншин

СУЧАСНІ МЕТОДИ СЕЛЕКЦІЇ У ТВАРИННИЦТВІ

Київ – 2019

УДК 636.2.083/084

Р 82

Рекомендовано до друку Вченою радою факультету тваринництва та водних біоресурсів Національного університету біоресурсів і природокористування України (протокол за № 10 від 20 червня 2019 року)

Автори: **С.Ю. Рубан**, доктор сільськогосподарських наук, професор, член-кореспондент НААН України;

В.О. Даншин, кандидат сільськогосподарських наук,

Національний університет біоресурсів і природокористування України

Рецензенти:

Т. М. Димань – проректор з освітньої, виховної та міжнародної діяльності Білоцерківського національного аграрного університету, доктор сільськогосподарських наук, професор.

О. О. Катеринич – директор Державної станції птахівництва НААН України, старший науковий співробітник, доктор сільськогосподарських наук.

К. В. Копилов – головний науковий співробітник Інституту розведення і генетики тварин ім. М. В. Зубця НААН, доктор сільськогосподарських наук, професор.

А. А. Гетя - професор кафедри генетики, розведення та біотехнології тварин Національного університету біоресурсів і природокористування України, доктор сільськогосподарських наук.

Спеціальність 204 – Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. С. Ю. Рубан, В. О. Даншин. Сучасні методи селекції у тваринництві. Підручник. К.: ЦП «КОМПРИНТ», 2019, – с. 434

ISBN

У підручнику висвітлено сучасні підходи щодо організації племінної справи, використання методів оцінки генетичної цінності та цілеспрямованого підбору при формуванні нових генерацій сільськогосподарських тварин під запити ринку. Враховано кращий досвід ведення такої комплексної роботи в ряді країн світу. Розраховано на науковців, студентів закладів вищої освіти 2–4 рівнів акредитації зі спеціальності «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва» та фахівців у галузі тваринництва.

УДК 636.2.083/084

ББК 46.0

Присвячено

доктору сільськогосподарських наук, професору,
заслуженому працівнику освіти України,
дійсному члену Нью-Йоркської академії наук
Рубану Юрію Дмитровичу

ЗМІСТ

Вступ.....	10
1. Генетичні ресурси тваринництва у світі (філогенез, сучасний стан).....	11
2. Історія розвитку методів селекції	47
3. Застосування статистичних методів до аналізу кількісних ознак	67
3.1. Класифікація ознак тварин.....	67
3.2. Описова статистика кількісних ознак.....	69
3.3. Нормальний розподіл кількісних ознак.....	74
3.4. Статистичні показники зв'язку між кількісними ознаками.	76
3.5. Дисперсійний аналіз.....	81
3.5.1. Загальне описання.....	81
3.5.2. Однофакторний дисперсійний аналіз.....	82
3.5.3. Двофакторний дисперсійний аналіз.....	85
4. Методи розведення тварин.....	90
4.1. Відбір.....	90
4.2. Розведення із застосуванням інбридингу.....	99
4.3. Схрещування та оцінка ефекту гетерозису	112
4.4. Системи підбору.....	125
5. Базова модель генетичної цінності тварини.....	135
6. Методи оцінки генетичної цінності.....	157
6.1. Загальні властивості оцінок племінної цінності.....	157
6.2. Оцінка за фенотипом.....	161
6.3. Селекційний індекс.....	165
6.4. Найкраще лінійне незміщене передбачення (BLUP).....	168
6.4.1. «Модель плідника».....	171
6.4.2. «Модель тварини».....	173
6.4.2.1. «Модель тварини» для однієї ознаки з одним вимірюванням.....	174
6.4.2.2. «Модель тварини» для ознак, що повторюються.....	175
6.4.2.3. «Модель тварини» для декількох ознак.....	177
6.4.2.4. «Модель тварини» з включенням материнських ефектів.....	177
6.4.2.5. «Модель тварини» при наявності декількох порід.....	179

6.4.2.6. «Модель тварини» з включенням неадитивних ефектів.....	180
6.4.2.7. «Модель тварини» з випадковою регресією....	181
6.5. Генетична оцінка за тривалістю продуктивного життя.....	183
6.6. Генетична оцінка за ознаками, які виражені категоріями..	186
6.7. Генетична оцінка на основі використання маркерів.....	189
6.8. Економічні селекційні індекси.....	191
7. Генетичний прогрес і селекційні програми.....	201
8. Використання генетичних маркерів у розведенні тварин.....	214
8.1. Структура ДНК, збереження та реалізація спадкової інформації.....	214
8.2. Типи генетичних маркерів.....	220
8.3. Селекція з використанням маркерів.....	222
8.4. Геномна селекція.....	227
8.4.1. Історія.....	227
8.4.2. Методологія.....	230
8.4.3. Результати.....	233
8.4.4. Перспективи.....	234
9. Використання біоінформатики в генетиці тварин.....	242
9.1. Біоінформатика і генетика тварин.....	243
9.2. Секвенування геному.....	246
9.3. Вирівнювання послідовностей ДНК в біоінформатиці.....	249
9.4. Регуляція експресії генів.....	256
9.5. Обробка геномних даних.....	256
9.6. Принципи використання ІТ технологій на основі Bioconductor	257
9.7. Перспективи біоінформатики в генетиці тварин.....	258
10. Використання методів репродуктивної і біологічної технологій в розведенні.....	262
10.1. Штучне осіменіння	262
10.2. Множинна овуляція і пересадка ембріонів.....	263
10.3. Екстракорпоральне запліднення.....	266
10.4. Сорткування сперми за статтю.....	268
10.5. Клонування.....	269
10.6. Генна інженерія.....	271

10.7. Редагування геному.....	273
11. Особливості розведення основних порід різних видів тварин (чисельність та продуктивність, селекційні ознаки, спадкові аномалії, програми селекції).....	276
11.1. Молочне скотарство.....	276
11.2. М'ясне скотарство.....	315
11.3. Свинарство.....	338
11.4. Вівчарство і козівництво.....	342
11.5. Птахівництво.....	356
11.6. Конярство.....	363
11.7. Кінологія.....	373
12. 12. Експериментальне обґрунтування оцінки ефективності конверсії корму в молочному скотарстві.....	382
13. Фотографування великої рогатої худоби.....	403
14. Глосарій термінів.....	409
15. Рекомендована література.....	416
16. Інтернет-ресурси.....	418
ДОДАТКИ.....	421

Вступ

Сучасне аграрне виробництво базується на постійному використанні **інновацій** (від англ. **innovation** – **новаторство або нововведення**), що забезпечує не тільки зростання ефективності робочих процесів, а й отримання продукції певної якості під запит ринку. Такий процес носить **перманентний** (від латин. **permaneo** – **постійний, безперервний**) характер та базується на високому володінні сучасними знаннями в тій чи іншій галузі людської діяльності.

Запропонований підручник орієнтований на підготовку студентів освітнього ступеня «Магістр» за спеціальністю «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва» в галузі знань «Сільське господарство». Автори підручника розширили обсяг запропонованої інформації щодо дисципліни «Сучасні методи селекції у тваринництві», взявши за основу принцип послідовності та повноти викладення матеріалу. На нашу думку високий рівень знань сучасного магістра, назва якого походить від латинського **magister**, що означає наставник або учитель, безперечно пов'язана з широкими та успішними можливостями таких фахівців як на виробництві, так і в науковій сфері. Не випадково серед студентів престижного Гарвардського університету популярний вислів: «The level of education is in direct correlation with your salary» – твоя зарплата пропорційна рівню твоєї освіти.

Запропонований в монографії матеріал може бути корисним як для науковців, так і представників виробничих структур, оскільки основна його частина базується на реальному досвіді успішного тваринництва та застосуванні сучасних підходів генетики, розведення та біотехнології в різних країнах світу. Певна частина даних отримана авторами під час власної виробничої та наукової діяльності як на теренах України, так і з її кордоном.

Таким чином, представлена монографія має на меті підготовку справжніх майстрів в напрямках селекції та розведення тварин на основі використання сучасних та пошуку нових й оригінальних підходів. Впевнені, високий рівень знань – основа успішного рішення тих задач, які постійно ставить перед нами життя.

Сергій Рубан
Віктор Даншин

Київ, 2019 рік

1. Генетичні ресурси тваринництва у світі (філогенез, сучасний стан)

Життя людства, за всю історію його існування, було постійно пов'язане з пошуком ефективних способів виробництва продуктів харчування рослинного і тваринного походження. Розглядаючи **філогенез** (від грець. **phylon** – **плем'я, раса та genetikos** – **народження**) як процес історичних змін організмів від предків до потомків, що приводить до появи нових морфологічних, функціональних та генетичних характеристик, ми взяли точкою такого відліку період **доместикації** тварин (від лат. **domesticus** – **домашній**) або той період, при якому впродовж багатьох поколінь вони утримувались в ізолюваному від диких форм стані та удосконалювались шляхом штучного відбору в залежності від географічних центрів їх походження (рис.1).

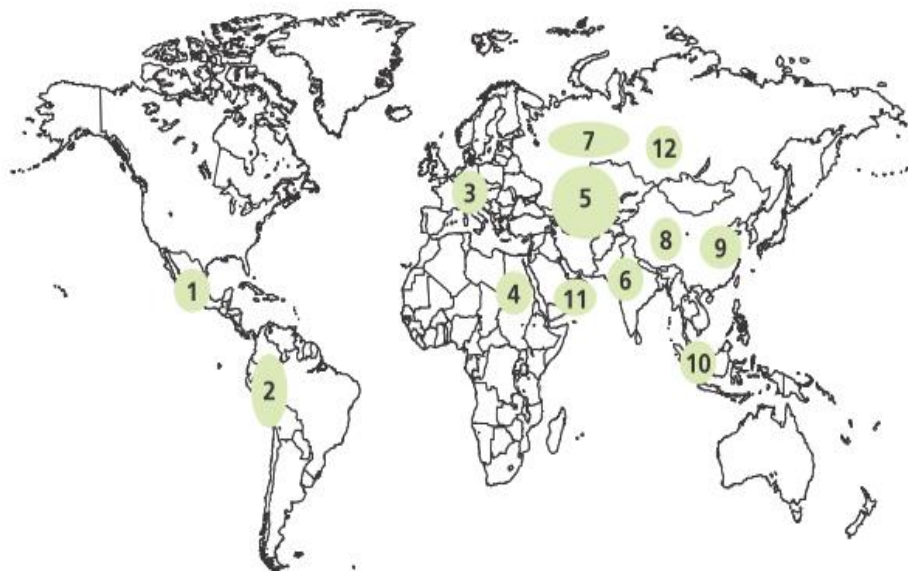


Рис.1.1. Основні центри одомашнення сільськогосподарських тварин, визначені на основі археологічної і молекулярно-генетичної інформації [15]

(1) індики, (2) морська свинка, лама, альпака, (3) свиня, крізь, (4) велика рогата худоба, осел, (5) велика рогата худоба, свиня, коза, вівця, двогорбий верблюд, (6) велика рогата худоба, коза, кури, річковий буйвол, (7) кінь, (8) як, (9) свиня, болотний водний буйвол, кури, (10) кури, свині, балійська рогата худоба, (11) верблюд, дромадер, (12) північний олень

Аргументована система світових центрів походження культурних рослин і домашніх тварин після численних наукових експедицій була запропонована їх організатором і генетиком М. І. Вавиловим [1,2,3]. М. М. Колісник у своїй роботі, яка датована 1949 роком [4], відтворює карту світових центрів походження домашніх тварин, не вказуючи імені М. І. Вавилова, оскільки в сорокових роках минулого століття видатний генетик сільськогосподарської науки був арештований і оголошений «ворогом народу». М. І. Вавилов загинув у сталінській в'язниці в 1943р.

Ю. Д. Рубану вдалося встановити істину, у чому допоміг М.М. Колісник, який в ті часи працював у відділі генетики і еволюції домашніх тварин Інституту генетики АН СРСР. У цьому відділі [5] було розроблене вчення про світові центри походження домашніх тварин на основі розробок М. І. Вавилова [1].

М. І. Вавилов виділив п'ять головних центрів одомашнювання тварин і сім додаткових. Головними центрами (перші п'ять в переліку) є:

1. **Китайсько-малайський** (на території сучасних держав – В'єтнаму, Східного Китаю, Лаосу, Камбоджі, Таїланду). Тут були одомашнені південно-китайська і північно-китайська свині, індійська свиня, курка, качка, китайський гусак, шовковичний шовкопряд, тутовий шовкопряд, айлантовий шовкопряд, бджола, восковий червець, золота рибка, собака, короп.
2. **Індійський** (Індія, Північний Пакистан, Бірма, Непал). Одомашнені: зебу, гаял, бантенг (балійська худоба), буйвіл азійський, павич, курка, індійська кішка, собака, бджола.
3. **Південно-західноазійський** (північний схід Туреччини, північний схід Сирії, Іран, Ірак, Афганістан). Одомашнені: велика рогата худоба, кінь східного типу, вівця, коза, свиня, одnogорбий верблюд, голуб, бджола, онагр (підвид кулана).
4. **Середземноморський** (північний схід Іспанії, південний схід Франції, Італія, Швейцарія, Югославія, Болгарія, Греція, Албанія, південний захід

Туреччини, південний захід Сирії, Йорданія, АРС). Одомашнені: короткорога худоба, кінь західного типу і кінь лісового типу, вівця, коза, свиня, качка, гусак, кролик, бджола, гусак нільський, антилопа, газель та ін.

5. **Андійський** (Еквадор, Перу, південний захід Болівії). Одомашнені: лама, альпака, мускусна качка, морська свинка, собака.
6. **Тибетсько-памірський** (Західний Китай). Одомашнено яка.
7. **Східно-туркестанський** (південний захід Узбекистану, західний Таджикистан, північний захід Киргизії). Одомашнено двогорбого верблюда.
8. **Східно-суданський** (Східний Судан). Одомашнено одnogорбого верблюда.
9. **Південно-аравійський** (Саудівська Аравія, Ємен). Одомашнено одnogорбого верблюда.
10. **Абіссинський** (Ефіопія). Одомашнені нубійський осел і бджола.
11. **Південно-мексиканський** (Південна Мексика, Гватемала, Гондурас). Одомашнено індика і кошеніль (комахи ряду напівтвердокрилих).
12. **Саяно-Алтайський** (Саяни й Алтай Росії). Одомашнено курдючну вівцю і північного оленя.

Усі основні центри походження домашніх тварин розташовані в субтропічній і частково тропічній зонах переважно північної півкулі. Усе це свідчить про те, що розглянуті центри тісно пов'язані з первинними зонами культур стародавньої людини.

Приручення й одомашнювання тварин проходило в різних місцях не одночасно [6]. В епоху палеоліту, що тривав понад 150 тис. років і закінчився 12–14 тис. років тому, людина тільки винищувала тварин. В епоху мезоліту (перехідна до неоліту епоха, продовжувалася 8 тис. років) і раннього неоліту (тривав 4 тис. років) починається приручення людиною диких тварин. Вже в неоліті були приручені майже всі основні види сучасних домашніх тварин. Вископні кісткові залишки великої рогатої худоби, овець, кіз, свиней, виявлені в

неолітичних відкладеннях Північної Африки (VI–V тисячоріччя до н.е.), Передньої і Середньої Азії (місто Анау біля столиці Туркменістану-Ашхабад, IV–III тисячоліття до н.е. та поселеннях трипільської культури, III тисячоліття до н.е.). Такі епохи людської історії як мезоліт та ранній неоліт в різних географічних зонах наступили не одночасно: у Південно-Західній Азії і Північній Африці – раніш, а у Середній і Північній Європі – пізніше. Тому в різних географічних регіонах приручення диких тварин не збігалось за часом. В епоху мезоліту були створені умови для приручення тварин (осілість і деякий надлишок продовольства). Вважають, що велика рогата худоба була приручена спочатку в Азії (близько 9 тис. років тому), потім у Європі (6 тис. років тому). В таблиці 1.1 наведені дані про час і місце доместикації основних видів тварин [18].

Таблиця 1.1.

Час і місце доместикації основних видів сільськогосподарських тварин

Вид	Латинська назва	Час доместикації	Місце доместикації
Велика рогата худоба	<i>Bos primigenius</i> <i>Taurus</i>	8000 років до нашої ери	Індія, Середній Схід, Північна Африка
Вівці	<i>Ovis orientalis aries</i>	11000 – 9000 років до нашої ери	Південно-західна Азія
Свині	<i>Sus scrofa domestica</i>	9000 років до нашої ери	Ближній Схід, Китай, Німеччина
Кози	<i>Capra aegagrus hircus</i>	8000 років до нашої ери	Іран
Кури	<i>Gallus gallus domesticus</i>	6000 років до нашої ери	Індія і південно-східна Азія
Качки	<i>Anas platyrhynchos domesticus</i>	4000 років до нашої ери	Китай
Гуси	<i>Anser anser domesticus</i>	3000 років до нашої ери	Єгипет
Коні	<i>Equus ferus caballus</i>	4000 років до нашої ери	Євразія
Медоносні бджоли	<i>Apis</i>	4000 років до нашої ери	В багатьох місцях
Собаки	<i>Canis lupus familiaris</i>	більше 30 000 років до нашої ери	Євразія

Основними засобами виробництва тваринницької продукції є породи домашніх тварин. **Порода** – група домашніх тварин одного філогенетичного кореню, які мають схожий фенотип (**від грецьк. *phaino* - являю, представляю та *typos* – зразок або зовнішній вигляд**), функціональні особливості (**від лат. *function* – реалізація величин та залежність між ними**), що відрізняє їх від інших особин того ж виду. Сучасні породи розвиваються шляхом реалізації цілеспрямованих селекційних вимог, здійснюваних людьми під впливом ринку або культурно-естетичних запитів. В нашому випадку термін «функціональні особливості» вказує на мінливість та взаємозалежність як господарсько-корисних ознак, так біолого-генетичних та поведінкових характеристик у тварин.

Незважаючи на центральну ідею «породи», яка зафіксована в багатьох підручниках, не існує єдиного визначення цього терміну. Отже, порода не може бути підтверджена новою біологічною класифікацією, а затверджується під певною назвою лише фіксуєчи рівень своєї виробничої або користувальної необхідності для людства групою тваринників (породні асоціації, генетичні компанії, компанії з штучного осіменіння, приватні особи тощо), які брали участь у розведенні сільськогосподарських або домашніх тварин певних видів [16]. Таким чином, породи тварин створюються людиною шляхом цілеспрямованого відбору та підбору кращих з кращими (див розділ 2) відповідно до економічних або користувально-культурних вимог конкретної епохи. Основні види та породи тварин які використовуються людьми в теперішні часи для задоволення певних потреб та виробництва продукції наведено на рис. 1.2,1.3.,1.4.

Для встановлення фенотипових особливостей та центрів походження великої рогатої худоби багато вчених використовували **краніологічний (від грецьк. *kranion* – череп, та *logos* – слово, вчення)** метод [7, 8, 9]. Ю. Д. Рубан [10, 11, 12, 13] на основі краніологічних досліджень світового генофонду порід великої рогатої худоби виділив 9 таких центрів . Так, за породами худоби типу *Bos taurus primigenius* встановлено чотири центри:

1. **Східноєвропейський**, в якому сформувалася худоба слов'янських племен («первісна лісова худоба»). Ця худоба започаткувала великоросійську породу – предок холмогорської та ярославської порід.

2. **Західноєвропейський**. Тут бере свій початок худоба племен фризів і батавів (древньо-германські племена), від якої започатковано голландську породу, що стала родоначальником багатьох порід світу, у тому числі голштинської США та Канади.

3. **Центральноєвропейський**, у якому з'явилася червона худоба кельтів, готів і саксів (племена центральної Європи, тепер це схід та північ Франції). Ця худоба стала родоначальником багатьох порід сучасної червоної худоби. Пізніше худоба поширилася по Європейській рівнині, від неї бере початок ангельнська і червона датська (фюненська) худоба.

4. **Причорноморський**, звідки походять прямі нащадки європейського тура – родоначальника сірої довгорогої степової породи. За породами худоби краніологічного типу *Bos taurus frontosus* встановлений один центр походження.

5. **Північноєвропейський**, у якому сформувалася вихідна форма лобатої худоби племен готів і бургундів, що дала початок бернській і фрейбургській породам. Бернська порода стала основою для виведення симентальської породи. Предки сименталів були завезені у Швейцарію в 443 р. нашої ери при вторгненні бургундів і готів із Скандинавії.

6. **Середземноморський**, де сформувалася вихідна форма короткогої худоби пальових поселень Швейцарії (родоначальник швіцької і тірольської порід) та короткогої худоби Європи (родоначальник ольдернейської, бушської, білої античної і червоно-рябої альпійської порід). Найбільш поширена думка, що пальові поселення утворилися на початку III тисячоріччя до нашої ери.

За азійською худобою краніологічного типу *Bos taurus turano-mongolicus* установлені три центри:

7. **Південно-західноазійський**, в якому утворилися лівійська, казахська та киргизька породи.

8. **Центральноазійський**, у якому сформувалися монгольська, сибірська, якутська, маньчжурська і калмицька породи.

9. **Східно-азійський.** Походять численні породи, поєднані загальною назвою хуан-ню (жовта худоба)



Рис. 1.2. Фото тварин, які були одомашнені людиною :

1) буйвол, *Bubalus*; 2) двогорбий верблюд, *Camelus bactrianus*; 3) одногорбий верблюд, *Camelus dromedarius*; 4) зебу, *Bos taurus indicus*; 5) лама, *Lama glama*; 6) альпака, *Vicugna pacos*; 7) Казуар, *Casuarius*; 8) індик, *Meleagris gallopavo* Linnaeus



Рис. 1.3. Основні види свійських тварин, які були приручені людиною та використовуються для виробництва продукції або користувальних цілей:

1) собака породи акіта-іну; 2) коні верхової породи; 3) свиня породи ландрас; 4) кріль породи сірий велетень; 5) коза зааненської породи; 6) вівці романівської породи; 7) кури породи брама; 8) гуси великої сірої породи; 9) кури породи род айленд



Рис. 1.4. Основні світові (транскордонні) породи великої рогатої худоби:

1) айрширська (Фінляндія, скандинавські країни); 2) симентальська (Швейцарія, Німеччина, Австрія, Україна, країни Європи); 3) джерсейська (Данія, США, Нова Зеландія) 4) ангуська м'ясна (США, Канада, Україна); 5) голштинська (США, Канада, країни Європи, південної Америки, Африки); 6) швіцька (Австрія, Германія, США).

Як вказує В. О. Шнірельман [13], первинні осередки одомашнювання були тісно поєднані з вторинними осередками (центрами), на що впливало переміщенням народів, з передачею домашньої худоби від одних іншим. Зазначене було характерним і для порід інших видів.

Первинні осередки утворення порід худоби, як і других видів тварин, досить добре простежуються. Надалі, з інтенсифікацією галузей тваринництва і застосуванням ефективних селекційних методів і прийомів, первинні осередки «розмиваються», а породи потрапляють у інші і часто зовсім нові кліматичні і природно-економічні умови.

Аналіз матеріалів з еволюції порід великої рогатої худоби [14, 104] засвідчує, що залежно від соціальних вимог епохи змінювався напрям призначення порід, що розводились. Зокрема до 500-х років н.е. людина вела роботу з початкового поліпшення великої рогатої худоби. Найбільш успішно її вели слов'янські племена з первісною лісовою худобою, племена фризів і батавів – з предками голландської худоби, племена кельтів, готів і саксів – з червоною худобою Центральної Європи, племена готів і бургундів – з північноєвропейською худобою, численні племена, що проживають на території Азії – з нащадками азійського тура.

На сучасний стан чисельності та географічного розміщення генетичних ресурсів тваринництва вплинула велика кількість факторів, до яких можна віднести: 1) зміни в чисельності та міграцію народів; 2) природні (кліматичні) коливання; 3) війни та епідемії; 4) формування попиту на продукти харчування та ринкові вимоги в високоорганізованих суспільствах. Це далеко на повний перелік, але саме останній пункт в ньому відіграє в теперішні часи основну роль. Так, відомий історик Альфред Кросбі [17] ввів термін «колумбовий обмін» щоб охарактеризувати види тварин, рослин та навіть захворювань, які були завезені з Європейського континенту (Старий світ) до Америки (Новий світ) і навпаки, після відкриття Нового світу у 1492 році Христофором Колумбом (табл.1.2).

Короткий перелік результатів «колумбового обміну»
(Crosby Alfred, 1972)

Вид	Зі Старого до Нового світу	З Нового до Старого світу
Тварини	Корова, коза, кінь, кішка, курка, свиня, кріль	Альпака, індичка, лама, ондатра, нутрія
Рослини	Абрикос, кавун, капуста, кава, морква, пшениця,	Картопля, кукурудза, томати, какао, арахіс, амарант
Хвороби	Чума, віспа, тиф, туберкульоз, малярія, холера	Фрамбезія (тропічне захворювання шкіри, кісток, суглобів)

Такий обмін базувався на міграції людей, як правило з Європи до Нового світу та певними інтересами переселенців щодо виживання в нових умовах і успішного ведення бізнесу та торгівлі. Така ситуація сприяла розповсюдженню різних видів як рослин, так і тварин на двох континентах.

Для повної оцінки сучасного стану генетичних ресурсів у тваринництві необхідно розглянути їх стан згідно запропонованої класифікації, викладеної у виданні всесвітньої організації FAO (англ. Food and Agriculture Organization – організація по продовольству і сільському господарству) «Состояние мировых генетических ресурсов животных в сфере продовольствия и сельского хозяйства» [15] або її англomовній версії «The State of The World's Animal Genetics Resources for Food and Agriculture». Така класифікація складається з чотирьох основних груп **популяцій (популяція від лат. *populatio* – населення або сукупність організмів одного виду, які довгий час перебували на певній території та були ізольовані в процесі їх розведення від інших), а саме:**

1) **дикі популяції**: представлені дикими родичами домашньої худоби та птиці, а також тими дикими популяціями, які використовуються для виробництва продовольства та сільського господарства або знаходяться на етапі доместикації;

2) **здичавілі популяції**: групи тварин, віднесені до диких, у випадках, коли вони або їх предки були доместиковані, але на даний час живуть незалежно від людей в умовах дикої природи (дикі кролі або одnogорбі верблюди в Австралії, дикі коні (мустанги) в північній Америці або чорнобильській зоні, дикі кролі на японському острові Окунасіма);

3) **місцеві (локальні) породи**: породи домашніх тварин, які зустрічаються тільки в одній країні;

4) **транскордонні породи**: породи, які зустрічаються більше ніж в одній країні та розподіляються на дві підгрупи:

4.1) **регіональні транскордонні породи** – породи, які зустрічаються в одному з таких регіонів як Азія, Африка, Європа та Кавказ, Латинська Америка та Карибський басейн, Ближній та Середній Схід, Північний Схід, Північна Америка, Південно-західна частина Тихого океану.

4.2) **міжнародні транскордонні породи** – породи, які зустрічаються в декількох регіонах з зазначеного переліку в п.4.1.

Кількість зареєстрованих місцевих порід, які виконують певну прикладну або господарську функцію, свідчить про їх важливість в людському житті (табл. 1.3–1.8). Так, перше місце по чисельності порід посідає такий вид, як домашні вівці (*Ovisaries*), потім велика рогата худоба (*Bos taurus*), коні (*Equus*), свині домашні (*Susscrofa domesticus*), кури (*Gallus gallus domesticus*), качки (*Anas platyrhynchos domesticus*).

Таблиця 1.3.

Кількість зареєстрованих місцевих порід по видах ссавців

Види *	Африка	Азія	Європа і Кавказ	Латинська Америка і Карибський басейн	Ближній та Середній Схід	Північна Америка	Південно- західна частина тихого океану	Світ в цілому
Буйвол	2	88	11	11	8	0	2	122
ВРХ**	154	239	277	129	43	29	26	897
Як	0	26	1	0	0	0	0	27
Коза	86	182	170	26	34	3	11	512
Вівця	109	265	458	47	50	31	35	995
Свиня	49	229	165	67	1	18	12	541
Осел	17	39	40	21	16	4	3	140
Кінь	36	141	269	65	14	23	22	570
Одногорбий верблюд	44	13	1	0	23	0	2	83
Кріль	11	16	125	14	5	0	0	171
Разом	508	1 246	1 519	380	194	108	113	4068

*В таблиці не враховані породи, які зникли. Не наведенні дані про такі види, як альпака, північний олень, гібрид дромадер×бактріан, гуанако, морська свинка, лама, вікун'я.

**ВРХ- велика рогата худоба.

Таблиця 1.4.

Кількість зареєстрованих місцевих порід по видах птиці

Види*	Африка	Азія	Європа і Кавказ	Латинська Америка і Карибськи й басейн	Ближній та Середній Схід	Північна Америка	Південно- західна частина тихого океану	Світ в цілому
Кури	89	243	608	84	24	12	17	1077
Качки	14	76	62	22	4	1	7	186
Індики	11	11	29	11	3	11	2	78
Гуси	10	39	100	5	2	0	2	158
Мускусні качки	7	10	10	3	1	0	3	34
Куріпка	2	8	3	0	0	0	0	13
Фазани	0	7	5	6	0	0	0	18
Голуби	7	12	30	7	8	1	2	67
Страус	6	2	4	0	0	0	1	13
Разом	146	408	851	138	42	25	34	1644

*В таблиці не враховані породи, які зникли. Не наведенні дані про види: казуар, гібрид качка× мускусна качка (мулард), ему, цесарка, нанду, павич, перепели, ластівка

Таблиця 1.5.

Кількість зареєстрованих регіональних транскордонних порід по видах ссавців

Види*	Африка	Азія	Європа і Кавказ	Латинська Америка і Карибський басейн	Ближній та Середній Схід	Північна Америка	Південно-західна частина тихоого океану	Світ в цілому
Буйвол	0	8	1	1	0	0	0	10
ВРХ	35	19	28	8	0	3	0	93
Коза	15	11	13	2	0	5	1	47
Вівця	27	13	79	2	4	6	3	134
Свиня	2	2	17	3	0	1	0	25
Осел	4	3	2	1	0	0	0	10
Кінь	7	10	38	5	0	3	0	63
Одногорбий верблюд	2	1	0	0	0	0	0	3
Південноамериканські мозолоногі(лама,,альпака)				6				6
Олень		1	1					2
Кріль	3	0	32	1	0	0	0	36
Морська свинка				1				1
Разом	95	68	211	30	4	18	4	430

*В таблиці не враховані породи, які зникли.

Таблиця 1.6.

Кількість зареєстрованих регіональних транскордонних порід по видах
птиці

Види*	Африка	Азія	Європа і Кавказ	Латинська Америка і Карибський басейн	Північна Америка	Світ в цілому
Кури	6	2	45	1	1	55
Качки	0	2	12	0	0	14
Індики	0	0	7	0	0	7
Гуси	0	1	7	0	0	8
Перепели	0	1	0	0	0	1
Разом	6	6	71	1	1	85

*В таблиці не враховані породи, які зникли.

Таблиця 1.7.

Кількість зареєстрованих міжнародних транскордонних порід по видах ссавців

Види*	Кількість порід
Буйвол	5
ВРХ	112
Коза	40
Вівця	100
Свиня	33
Осел	6
Кінь	66
Двогорбий верблюд	2
Одногорбий верблюд	2
Олень	10
Кріль	23
Всього	399

*В таблиці не враховані породи, які зникли.

Таблиця 1.8.

Кількість зареєстрованих міжнародних транскордонних порід по видах птиці

Види*	Кількість порід
Кури	101
Качки	12
Індики	16
Гуси	15
Мускусні качки	1
Цесарки	5
Голуби	1
Казуари	1
Страуси (нанду)	5
Разом	157

*В таблиці не враховані породи, які зникли.

Серед країн світу Україна посідає важливе місце за основних умов щодо традицій ведення тваринництва та географічного (природо-кліматичного) розташування. Але на сучасний стан тваринництва впливає велика кількість чинників. Аналіз даних табл. 1.9. свідчить, що за останні 18 років поголів'я всіх видів сільськогосподарських тварин в Україні суттєво скоротилося.

Так, поголів'я корів зменшилось майже вдвічі і склало 2,04 млн. корів. Єдина галузь, яка прогресує по чисельності – це птахівництво. Так, чисельність

птиці порівняно з показниками 2001 року зросла на 81,1 тис. голів. Зазначена динаміка є сталою і не залишає шансів на прогноз щодо можливостей збільшення поголів'я, особливо корів.

Тенденція до скорочення спостерігається і по інших галузях. Так, поголів'я свиней скоротилось на 27%, а загальна чисельність овець та кіз – до 30% в порівнянні з періодами 2001–2011 років.

Станом на 01.01.2018 року за даними Державного реєстру суб'єктів племінної справи в якому фіксують стан племінного тваринництва України, налічувалось 122 349 голів племінних корів, що складало 6% від загальної їх чисельності.

Таблиця 1.9.

Поголів'я худоби та птиці в Україні за ряд років
(за даними Державної служби статистики, ukrstat.gov.ua).

Рік	Велика рогата худоба, тис. голів		Свині, тис. голів	Вівці та кози, тис. голів		Птиця всіх видів, млн. шт
	Усього	у т. ч. корови		усього	у т. ч. кози	
2001	9423,7	4958,3	7652,3	1875,0	701,2	123,7
2011	4494,4	2631,2	7960,4	1731,7	414,2	203,8
2014	4534,0	2508,8	7922,2	1735,2	354,2	230,2
2014*	4397,7	2343,0	7764,4	1500,2	350,4	220,6
2015*	3884,0	2262,7	7350,7	1371,1	316,8	213,3
2016*	3750,3	2166,6	7079,0	1325,3	305,8	203,9
2017*	3682,3	2108,9	6669,1	1314,8	**	201,7
2018*	3573,7	2040,5	6108,6	1315,2	**	204,8

*Дані наведено без урахування тимчасово окупованих територій

**дані відсутні

Середня продуктивність підконтрольного поголів'я склала 6961 кг молока з вмістом жиру в молоці – 3,76% та білка – 3,28% (табл. 1.10). В групі найбільш продуктивних знаходяться швіцька порода з середнім надоєм 8401 кг молока, вмістом білка – 3,44%, жиру – 3,88%, що пов'язано зі створенням крупного репродукторного стада швіцької породи в «ТОВ МВК «Екатеринославський» Дніпровської області, а також така транскордонна порода, як голштинська (відповідно – 8299кг, 3,82% та 3,23%). Вітчизняні породи, які входять до

категорії локальних, дещо поступаються за показниками продуктивності зазначеним вище, хоча вміст жиру та білка в молоці знаходиться на відносно високому рівні в порівнянні з іншими породами. Невелике підконтрольне поголів'я корів розподіляється між 13 породами молочного та комбінованого напрямів продуктивності, що в окремих випадках практично унеможливлює реалізацію програм оцінки плідників. Так, на початок 2018 року найчисельнішими породами в підконтрольній частині були: українська чорно-ряба молочна (53,7%), українська червоно-ряба молочна (18%) та голштинська (16,1%) породи. Чисельність інших, як правило вітчизняних локальних порід, коливається на рівні 0,5–5%, що складає основну проблему успішності ведення селекційного процесу (табл.1.10).

Таблиця 1.10.

Племінне поголів'я великої рогатої худоби по Україні станом на 01.01.2018 року, (за даними Державного реєстру суб'єктів племінної справи у тваринництві, <http://www.minagro.gov.ua/node/25487>)

№	Породи	Поголів'я, гол			Надій, кг	Відсоток	
		всього	у т. ч. корів	%, корів		жиру	білка
1	Айрширська	994	523	0,4	6595	3,87	3,08
2	Англерська	628	261	0,2	4288	4,27	2,68
3	Білоголова українська	770	300	0,2	4682	3,82	0,00
4	Голштинська	48720	19717	16,1	8299	3,82	3,23
5	Лебединська	1550	640	0,5	5770	3,99	3,19
6	Симентальська	11529	4344	3,6	6320	3,91	3,23
7	Українська бура молочна	317	170	0,1	4442	4,10	3,24
8	Українська червона молочна	12983	5793	4,7	6295	3,88	3,19
9	Українська червоно-ряба молочна	48392	22030	18,0	6528	3,78	3,28
10	Українська чорно-ряба молочна	161256	65661	53,7	6934	3,71	3,26
11	Червона польська	305	126	0,1	3358	3,99	3,31
12	Червона степова	4098	1609	1,3	4298	3,91	3,40
13	Швіцька	3377	1168	1,0	8401	3,88	3,44
Всього		294919	122349	100	6961	3,76	3,28

Поширення поголів'я спеціалізованих високопродуктивних порід призвело до різкого скорочення місцевих порід, які є носіями цінних спадкових ознак. Так, поголів'я корів таких порід, як білоголова українська, лебединська, українська бура молочна, червона польська, червона степова складає менше 4% від загальної кількості, що становить загрозу їх переходу до категорії зникаючих.

Значну частину тварин різних видів в Україні утримують в присадибних господарствах (табл. 1.10.). Так, станом на 01.01.2018р. у господарствах населення, які характеризуються як правило екстенсивним способом ведення виробництва, знаходилось 77,2% корів від їх загальної чисельності. Аналогічна ситуація склалася і по інших видах тварин, коли в такого типу господарствах знаходилось 46% свиней, 85,8% овець та кіз, 95% коней, 45% птиці всіх видів. Дещо проблематичною залишається організація ведення племінного обліку та селекційної справи саме в цій категорії господарств, оскільки потребує великих фінансових та організаційних витрат.

Чисельність підконтрольного поголів'я різних видів тварин, яке в основному знаходиться в сільськогосподарських підприємствах, в середньому коливається на рівні 1–6% від загальної чисельності (табл. 1.11). Для порівняння наведено чисельність підконтрольного поголів'я корів, що задіяне в програмах селекції у ряді країн світу (табл. 1.12). Зрозуміло, що неспівставні цифри по кількості та продуктивних показниках тварин свідчать як про стан, так і певні можливості розвитку ринку племінних ресурсів в Україні. Відповідь на можливі напрями реалізації ефективних програм селекції викладено в розділі щодо особливостей розведення основних порід різних видів тварин (розділ 11) і особливо цікавим досвід тих країн де кількість саме підконтрольного (племінного) поголів'я тварин є невеликою. Зрозуміло, що реалізувати такі завдання неможливо без використання сучасних методів селекції та генетики.

На рис. 1.5 наведено динаміку змін чисельності і породного складу в скотарстві, які відбулись в Україні за останні 200 років. Основні чинники, які вплинули на таку динаміку, це: 1) зміни вимог ринку споживання продукції, 2) інтенсифікація виробництва, 3) міграція людей, 4) зміни в соціальній політиці.

Історичний період	Чисельність корів за період, млн гол.	Домінуючі породи	Фото тварин домінуючих порід
1815–1914	5,0–4,1	Сіра українська Червона німецька	
1915–1949	4,1–6,2	Червона німецька Симентальська Сіра українська	 
1950–1980	6,2–9,2	Червона степова Симентальська Чорно-ряба (остфризи)	 
1981–2000	9,2–4,9	Українські молочні: Чорно-ряба Червоно-ряба	  
2001–2014	4,9–2,5	Українські молочні: Чорно-ряба Червоно-ряба	  
2015 - 2019	2,5 - 2,0	Голштинська ?	

Рис. 1.5. Еволюційні зміни домінуючих порід в Україні за останні 200 років (скотарство).

Таблиця 1.11.

Загальна чисельність сільськогосподарських тварин в різних категоріях господарств України (тис. гол., станом на 01.01.2018р.)

Вид тварин	Усі категорії господарств, тис. голів	В т. ч.		Чисельність підконтрольного поголів'я	
		сільсько-господарські підприємства	господарства населення	голів	% до загальної чисельності
Корови	2040,5	465,3	1575,2	122,349	5,99
Свині	6108,6	3303,7	2804,9	176,9	2,89
Вівці та кози	1315,2	187,0	1128,2	7,421	5,64
Коні	307,8	17,1	290,7	3,273	1,06
Птиця всіх видів	204751,5	112512,3	92239,2	3313,3	1,61

Прикладом впливу ринкових факторів може слугувати Німеччина, яка жорстко орієнтована на ринок ближнього та дальнього сходу, євразійські

країни тощо. Достатньо навести середні ціни на племінних нетелей та бичків, які коливаються в межах 1,5–2,5 тис. євро за одну голову.

Таблиця 1.12.

Поголів'я і продуктивність корів молочних порід у країнах світу

Країна	Корів, тис. гол	Підконтрольне поголів'я				
		корів, тис. гол	%	продуктивність		
				надій, кг	вміст у молоці, %	
					жиру	білка
США	9233,0	4414,2	47,8	10459	3,73	3,11
Канада	959,1	730,1	76,1	9780	3,85	3,22
Франція	3644,0	2505,9	69,0	8429	3,90	3,35
Німеччина	4190,5	3593,6	85,8	8132	4,12	3,42
Україна	2040,5	122,349	6,0	6961	3,76	3,28

За таких умов щорічні грошові надходження в Німеччині від племінного продажу по цих групах тварин складає 450–500 млн. євро. Наведені дані щодо кількості плідників, записаних в каталог бугаїв молочних і молочно-м'ясних порід для відтворення в Україні у 2018 році, вказують на тенденцію наростаючої конкуренції з боку голштинської породи північноамериканської селекції (табл. 1.13).

Таблиця 1.13.

Кількість записаних в каталог бугаїв молочних і молочно-м'ясних порід для відтворення у 2018 році в Україні, гол. *

Країна	Породи**							
	Голшт.	Сим.	УЧерМ	УЧРМ	УЧМ	Джерс.	Інші	Всього
США	375 (144)***					31 (6)	8 (3)	414 (153)
Канада	178 (50)					4 (1)	11 (2)	193 (53)
Німеччина	124(32)	10 (3)					11 (1)	145 (36)
Нідерланди	53 (20)							53 (20)
Франція	34(17)	3						37 (17)
Польща	18 (9)							18 (9)
Україна	70	50	68	94	43	1	23	349
Інші	42 (14)	13		3	8	1 (1)*	6 (2)	66 (17)
Разом	894 (286)	76 (3)	68	97	51	37 (8)*	59 (8)	1275 (305)

Примітки: * Без резервного генофонду; ** - Голшт – голштинська, Сим. – симентальська, УЧерМ – українська червоно-ряба молочна, УЧРМ – українська чорно-ряба молочна, УЧМ – українська червона молочна, Джерс. – джерсейська; ***геномна оцінка (GEBV).

Тенденція скоріше закономірна, ніж випадкова, адже дана порода ринково приваблива і постійно удосконалюється в напрямках уникнення певних

вад та недоліків, які притаманні будь-якій породі. Для цього використовується як чисельний потенціал підконтрольної частини, так і сучасні методи оцінки племінної цінності (геномна оцінка (GEBV), див. розділи 6.7 і 8.4) з прийомами тиражування необхідного генетичного матеріалу (ембріопересадка, екстракорпоральне запліднення, розподіл гамет за статтю) (див. розділ 10).

Породний склад інших видів тварин у племінних господарствах України наведено у табл. 1.14 – 1.19.

М'ясне скотарство – одна з перспективних галузей в тваринництві України. Враховуючи той факт, що станом на 1 січня 2017 року загальний земельний фонд нашої держави склав 60,3 млн. га, з яких рілля займала 78,4%, а відповідно: перелоги – 0,6%; багаторічні насадження – 2,1%; сіножаті – 5,8%; пасовища – 13,1%, можна констатувати можливості розвитку саме скотарства за рахунок площ пасовищ. Так, пасовища займають загальну територію у 7,8 млн. га. Середня врожайність одного гектара на таких площах, навіть при екстенсивному використанні, може скласти в межах 10 тон зеленої маси.

Таблиця 1.14.

Породний склад племінного поголів'я великої рогатої худоби м'ясного напрямку продуктивності станом на 01.01.2018 року

№	Породи	Поголів'я, гол			Середня жива маса корів після III отелення і старше, кг	Молочність корів	
		всього	у т. ч. корів	%, корів		за I отеленням	за III отеленням і старше
1	Абердин-ангуська	6520	2877	28,5	620	225	225
2	Волинська м'ясна	4010	1836	18,1	598	220	246
3	Герефордська	198	108	1,0	530	217	222
4	Лімузин	1172	496	5,1	581	230	263
5	Південна м'ясна	2889	1079	10,6	602	210	240
6	Поліська м'ясна	3252	1463	14,5	605	228	255
7	Поліська м'ясна знам'янський тип	719	338	3,5	585	208	220

Продовження таблиці 1.14

8	Сіра українська	954	351	3,6	605	183	196
9	Світла аквітанська	100	43	0 5	565	205	207
10	Симентальська м'ясна	1680	667	6,6	620	225	245
11	Українська м'ясна	767	259	3,0	579	215	221
12	Шароле	1410	613	5,0	720	235	249
Всього		23671	10130	100	720	235	263

При споживанні дорослою твариною за добу 65–70 кг зеленої маси на пасовищі та при подовженості такого періоду у 120–130 днів можна зробити слідуєчі розрахунки:

1) визначити потреби в зеленій масі на весь період пасовищного утримання на одну дорослу тварину (корова або бугай), $70\text{кг} \times 120 \text{ днів} = 8400 \text{ кг}$ або 8,4 тони);

2) визначити кількість (щільність) тварин в розрахунку на гектар пасовища в залежності від його врожайності, 10 тон врожайності: 8,4тонн потреби на одну голову=1,19 голів на один га;

3) визначити потенціал пасовищ України для м'ясного скотарства, $7800000 \text{ га пасовищ} \times 1,19\text{гол.} = \mathbf{9282000 \text{ гол.!!!}}$

Таким чином, тільки на 13,1 % площах земельних угідь України, які займають пасовища, при самих песимістичних умовах реалізації таких напрямів, можна утримувати 9,2 млн худоби м'ясного або комбінованого напрямку продуктивності.

Традиційною для України залишається галузь свинарства, де основною передумовою розвитку є зростання промислового виробництва. Племінний (породній) склад дає повну можливість отримувати необхідну кількість чистопорідного та помісного молодняку для товарних господарств промислового типу (див. табл 1.15).

Таблиця 1.15.

Породний склад племінного поголів'я свиней станом на 01.01.2018 року

№	Породи	Поголів'я, гол			Жива маса у 12 міс., кг	
		всього	у т. ч. основних свиноматок	%, свиноматок по породах	кнурці	свиноматки
1	Велика біла	98254	9940	58,0	220	197
2	Велика біла (англійської селекції)	1730	130	0,8	250	222
3	Дюрок	4510	325	1,9	213	190
4	Ландрас	53602	5087	30,0	235	220
5	Миргородська	2757	150	0,87	269*	190*
6	П'єтрєн	2254	294	1,7	210	190
7	Полтавська м'ясна	2544	210	1,2	188	182
8	Уельська	1530	180	1,0	217	180
9	Українська м'ясна	5948	460	2,6	248	174
10	Українська степова біла	638	144	0,8	234	172
11	Українська степова ряба	105	22	0,13	231	182
12	Червона білопояса	3050	187	1,0	196	185
Всього		176922	17129	100	222	190,4

*– Жива маса у 24 міс., кг

Породний склад по інших видах тварин представлено в табл. 1.16–1.19.

Головною метою розвитку практично всіх галузей тваринництва залишається їх перетворення в інвестиційно привабливий сегмент агропромислового виробництва, де основним залишається не виробництво продукції, а збут та пошук нових ринків її реалізації. За таких обставин важливим залишається зменшення сукупних витрат на продукцію, що можливо лише за умов крупнотоварного виробництва та динамічного розвитку кооперативних стосунків в мережі фермерських, особистих селянських господарств і особливо при виробництві як ексклюзивної продукції, так продукції яка, відповідає вимогам стандартів органічного виробництва. Відповідно для кожного з цих напрямів виробництва в Україні є певний племінний потенціал, як порід інтенсивного використання, а це як правило транскордонні породи, так й місцеві-локальні породи, представники яких наведено на рис. 1.6–1.10.

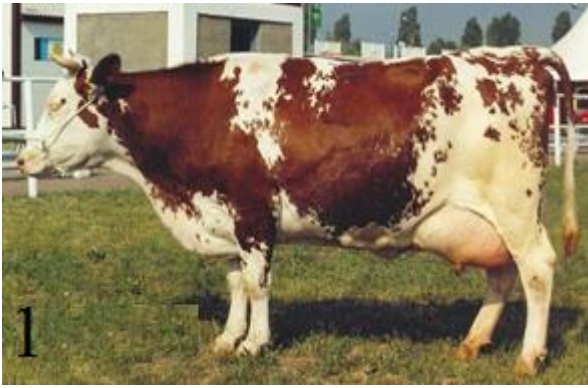


Рис. 1.6. Фото основних локальних (л) та транскордонних (тк) порід великої рогатої худоби України: 1 – українська червоно-ряба молочна(л); 2 – українська чорно-ряба молочна(л); 3 – білоглолова українська(л); 4 – бура карпатська(л); 5 – симментальська(тк); 6 – лебединська(л); 7 – червона-стєпова(л); 8 – червона молочна(л)



Рис. 1.7. Фото основних місцевих, локальних (л) та транскордонних(тк) порід великої рогатої худоби м'ясного напрямку продуктивності в Україні; 1 – південна м'ясна порода(л); 2 – поліська м'ясна порода(л); 3 – волинська м'ясна(л); 4 – абердин-ангуська порода(тк); 5 – порода лімузин(тк); 6 шароле(тк)



Рис. 1.8. Фото основних місцевих, локальних (л) та транскордонних (тк) порід свиней України: 1 – українська степова біла (л); 2 – миргородська (л); 3 – дюрок (тк); 4 – українська степова ряба (л); 5 – ландрас (тк); 6 – червона білопояса (л); 7 – уельська (тк); 8 – п'єтрен (тк)



Рис. 1.9. Фото основних місцевих, локальних (л) та транскордонних(тк) порід коней України: 1–гуцульська порода коней гнідої масті (л) ; 2 – українська верхова порода коней каракової масті (л); 3 – новоолександрівський ваговоз рижої масті (л); 4 – орловська рисиста сірої масті (л); 5 – чистокровна верхова вороної масті (тк); 6 – тракененська вороної масті (тк)

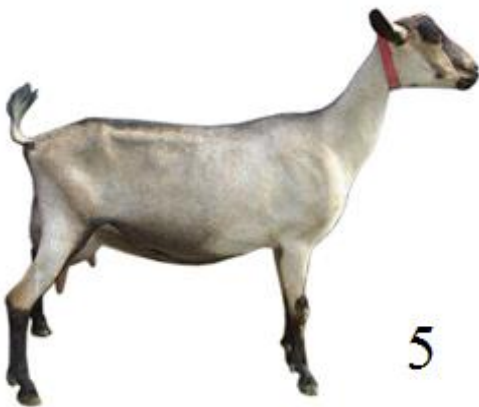


Рис. 1.10. Фото основних місцевих, локальних (л) та транскордонних (тк) порід овець та кіз України: 1 – сокільська (л); 2 – українська гірськокарпатська (л); 3 – прекос (л); 4 – романівська (тк); 5 – альпійська або альпіна (тк); 6 – зааненська (тк).



Рис. 1.11. Фото основних місцевих, локальних (л) та транскордонних (тк) порід та кросів птиці в Україні: 1 –бройлерний крос „Кобб 500”(тк); 2 –бройлерний крос „Росс 308”(тк); 3 –яєчний крос Ломанн браун (тк);4-гуси сірої української породи(л); 5 – крос качок «Благоварський»(тк); 6 – японський перепел(тк).

Таблиця 1.16.

Породний склад племінного поголів'я та м'ясна продуктивність овець всіх порід (без каракульських і смушкових) на
01.01.2018 року

Породи	Поголів'я, гол			Середня жива маса, кг			
	всього	у т. ч. вівцематок і ярок старше року	%, вівцематок і ярок по породах	баранів- плідників	вівцематок	ярок	ягнят при відлученні
Асканійська м'ясо-вовнова з кросбредною вовною	2499	1990	16,0	97	63	53	27
Асканійська м'ясо-вовнова з кросбредною вовною (буковинський тип)	1624	1214	9,8	98	57	48	18
Асканійська м'ясо-вовнова з кросбредною вовною (дніпропетровський тип)	779	445	3,6	90	63	54	
Асканійська м'ясо-вовнова з кросбредною вовною (одеський тип)	2348	1748	14,2	99	56	51	33
Асканійська тонкорунна (таврійський тип)	4592	2635	21,4	103	70	68	27
Мериноландшаф	1526	1000	8,1	140	59	46	
Північно-кавказська	184	120	1,0	99	60	43	23
Прекоз	1441	932	7,6	106	58	45	24
Придніпровська м'ясна порода (дніпропетровський тип)	935	721	5,8	86	55	43	23
Романівська	1257	596	4,8	82	55	44	16
Темноголова латвійська	120	83	1,0	93	55	43	18
Українська гірськокарпатська	1118	824	6,7	61	42	30	17
Всього	18423	12308	100	96,2	57,8	47,3	22,6

Таблиця 1.17.

Породний склад племінного поголів'я овець смушкових порід на 01.01.2018 року

№	Порода	Поголів'я, гол			Одержано каракулів і смушків, штук	
		всього	у т. ч. вівцематок і ярок старше року	%, вівцематок і ярок по породах	усього	першого сорт
1	Асканійська каракульська	5902	3822	98.4	1983	1342
2	Сокільська	97	59	1,6	-	-
Всього		5999	3881	100		

Таблиця 1.18.

Породний склад племінного поголів'я коней всіх порід станом на 01.01.2018 року

№	Порода	Поголів'я, гол			Одержано лоша- т усього, гол	Вихід лоша- т на 100 конематок, гол.
		всього	у т. ч. конематок	%, конематок по породах		
1	Вестфальська	90	66	5,26	42	66
2	Ганноверська	180	42	3,4	19	42
3	Гуцульська	104	51	4,07	41	79
4	Новоолександрівська ваговозна	199	77	6,1	60	75
5	Орловська рисиста	577	193	15,4	130	67
6	Російська рисиста	406	159	12.7	88	55
7	Тракененська	32	11	0,87	7	70
8	Українська верхова	893	367	29,3	184	53
9	Французька рисиста	40	15	1,2	8	80
10	Чистокровна верхова	752	272	21,7	116	42
Всього		3273	1253	100	695	57

Породний склад птиці всіх видів, наведено табл. 1.19, за даними якої можна констатувати повну перевагу промислових кросів і особливо в м'ясному птахівництві.

Таблиця 1.19.

Поголів'я птиці різних видів в Україні станом на 01.01.2018 року

№	Порода або крос	Середнє поголів'я птиці, тис. штук	Відсоток від загальної чисельності	Використання яєць на племінні цілі від валового виробництва, %	Вивід молодняку, %
М'ясо-яєчні та яєчні кури					
1	Білий плімутрок(м'ясо-яєчні)	0,7	0.02	50	78
2	Бірківська барвіста	0,6	0,018	50	85
3	Крос "Ломанн" (яєчні)	87,1	2,63	92	78
4	Хай-Лайн" W-36	57,7	1.74	-	
5	Крос Ломан Браун - Лайт	89,4	2.78	-	81
6	Крос Ломанн ЛСЛ - Класік	47,2	1,42	-	80
М'ясні кури					
7	Крос «Кобб-500»	2458,5	74.1	98	87
8	Крос "Росс-308"	478	14,1	97	80
	Усього курей	3219,2	96,7		
	в.т.ч. яєчних	282,7	8,5		
	в.т.ч м'ясних	2936,5	88,2		
Качки					
9	Крос "STAR-53 Н.У	7,8	0,22	92	75
10	Крос «Башкірські кольорові»	2,8	0,08	75	77
11	Крос «Благоварський»	16,6	0,50	-	-
12	Пекінська	11,5	0.30	94	73
	Усього качок	38,7	1,10	-	-

Продовження таблиці 1.19.

Гуси					
13	Італійська біла	3,0	0,09		80
14	Велика сіра	18,4	0,55	75	74
15	Горківська	9,5	0,28	5	69
16	Кубанська сіра	2,8	0,08		72
17	Легарт	3,1	0,09	97	61
Гуси всього		36,8	1.90		
Водоплавна птиця всього		75,5	3,00		
18	Японський (яєчні) перепели	9,0	0,27	12	74
19	Чорний африканський страус	0,2	0,006	96	59
Усього птиці		3303,9	100		

Загальний аналіз даних щодо породного складу племінних ресурсів різних видів сільськогосподарських тварин в Україні (табл. 1.14 – 1.19) дає можливість зробити наступні висновки:

1. Чисельність підконтрольного (племінного) поголів'я різних видів тварин в Україні знаходиться на низькому рівні відносно загальної їх чисельності.

2. Разом із зменшенням загальної чисельності тварин спостерігається збільшення кількості транскордонних порід та відповідне зменшення чисельності місцевих (локальних) порід.

3. Основним фактором впливу на зазначену ситуацію (п.п. 1, 2) є жорстка конкуренція на ринку племінних ресурсів, де використання інновацій в селекційній роботі дає можливість розвитку певних порід та їх більш широкого розповсюдження в країнах світу.

Питання

1. Дати пояснення терміну «доместикація».
2. Назвати основні центри одомашнення різних видів тварин.
3. Вказати час і місце доместикації основних видів тварин.
4. Дати визначення терміну «порода» .
5. Навести приклади результатів «колумбового обміну».
6. Навести класифікацію порід тварин за вимогами FAO.
7. Вказати чисельність основних видів сільськогосподарських тварин в Україні.
8. Вказати кількість (відсоток) племінного поголів'я сільськогосподарських тварин та особливості ведення племінної роботи в Україні.
9. Вказати основні фактори впливу на зміни чисельності та породного складу в скотарстві України за останні 200 років.
10. Назвати основні локальні та транскордонні породи сільськогосподарських тварин України.

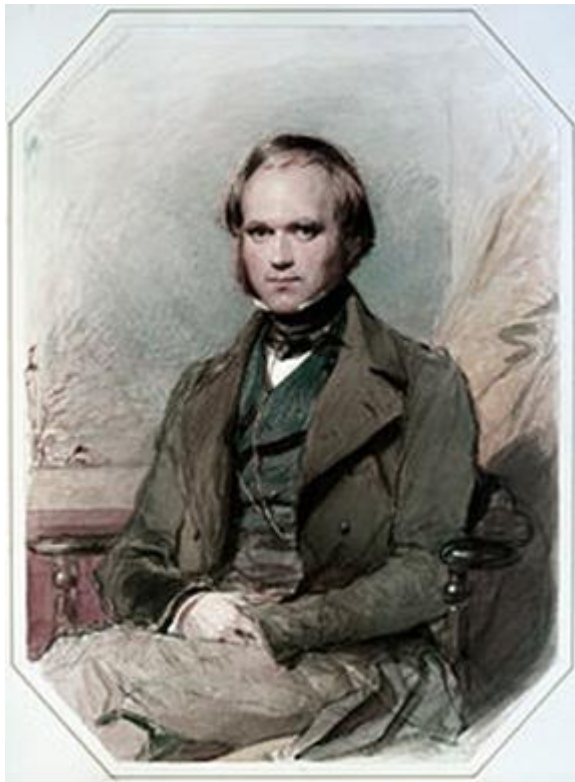
Перелік посилань

1. Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений. – Л: Наука, 1987. – 440 с.
2. Боголюбский С.Н. О путях овладения эволюцией домашних животных // Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 7–52.
3. Рядом с Н. И. Вавиловым. Сборник воспоминаний / под ред. Н. А. Майсурына. Москва : Сов. Россия, 1973. 253 с.
4. Колесник Н.Н. Эволюция крупного рогатого скота / Н.Н. Колесник. – Душанбе, 1949.
5. Лус Я.Я. Современное состояние отдаленной гибридизации животных и перспективы дальнейшей работы // Известия Академии наук. Серия биол. – 1938. – № 4. – С. 775–852
6. Богданов Е. А. Происхождение домашних животных. Изд. 2 переработано и дополнено С. Н. Боголюбским / Е. А. Богданов // М.: Сельхозгиз, 1937. — 335 с.
7. Дюрст И. Основы разведения крупного рогатого скота. – М.: Сельхозгиз, 1936. – С. 292–350.
8. Келлер К. Естественная история домашних животных / К. Келлер // М.: Основа, 1910. — 320 с.
9. Рубан Ю.Д. Методология развития и организации высшего образования по специальности «Зооинженерия» / Ю.Д. Рубан. – К. : Аграрна наука, 2000. – 219 с.
10. Рубан Ю.Д. Происхождение крупного рогатого скота и селекционный процесс. – К.: Аграрна наука, 2003. – 292 с.
11. Рубан Ю.Д. Эволюция жвачных в селекции скота в третьем тысячелетии / Ю. Д. Рубан // Международный сельскохозяйственный журнал. – 1992. – № 4. С. 46–53.

12. Рубан Ю.Д. Эволюция крупного рогатого скота в современной и будущей селекции / Ю. Д. Рубан. – Киев : Аграрная наука, 2000. – 240 с.
13. Шнирельман В. А. Происхождение скотоводства (культурно-историческая проблема). – М.: Наука, 1980. – 336 с
14. Рубан Ю.Д. Научная методология Н. И. Вавилова и животноводство / Ю. Д. Рубан. –Киев : Аграрная наука, 2005. – 256 с.
15. Состояние всемирных генетических ресурсов животных в сфере продовольствия и сельского хозяйства. ФАО,2010, ВИЖ РАСХН, Рим-Москва,512с.
16. The Genetics of Populations. By Jay L. Lush. Edited by Arthur B. Chapman and Robert R. Shrode, with an addendum by James F. Crow. Iowa State University. 1994. Available from R. Willham, 239 Kildee, Iowa State University, Ames, IA 50011-3150. 900 pages.
17. Crosby, Alfred W. The Columbian Exchange: Biological and Cultural Consequences of 1492, Westport, Conn.: GreenwoodPress, 1972 ,Pp.XV.268.
18. van der Waaij K.O.L. 2014. Animal Breeding and Genetics for BSc Students. Centre for Genetic Resources and Animal Breeding and Genomics Group, Wageningen University and Research Centre, the Netherlands.

2. Історія розвитку методів селекції

Перший системний підхід щодо ролі селекції в зміні популяцій диких та домашніх тварин був зроблений випускником Кембріджського університету Чарльзом Дарвіном за результатами його подорожі в якості натураліста на кораблі «Бігль» та описаної в праці «Походження видів шляхом природного відбору» [1]. Саме в цій роботі Ч.Дарвін висвітлив важливість мінливості та спадковості в процесі еволюції як рослин, так і тварин.



Чарльз Дарвін (1809 - 1882)

Значну частину своїх висновків щодо спрямованих змін у рослин і тварин Ч.Дарвін зробив на основі спостережень результатів ведення племінної роботи у фермерських господарствах Англії. В ті часи англійський селекціонер Роберт Беквел вперше використовував індивідуальний облік походження та продуктивності тварин, записуючи ці дані в племінні книги, на основі чого відбирав кращих тварин. Він вперше ввів у практику оцінку за якістю потомства і принцип підбору **«breed the best to the best»** (від англ. «парування

кращого з кращим»). Практика такої роботи застосовувалась ним при виведенні породи овець Нью Лейсістер (New Leicester) і при покращенні великої рогатої худоби лонгхорнської (Longhorn) породи.



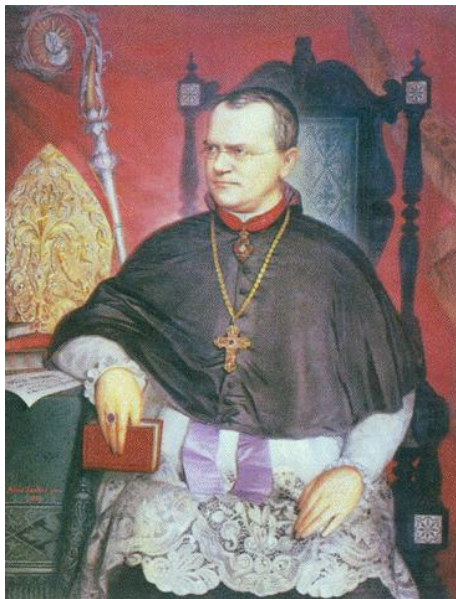
Роберт Беквелл (1725 – 1795) та малюнок корови лонгхорнської породи, в якій він проводив методичний відбір.

Окрім Роберта Беквела велику популярність отримали апробовані на практиці підходи братів Чарльза та Роберта Коллінгів, які дали обґрунтування покращуючого підбору із застосуванням інбридингу (див. розд. 4.2) на прикладі м'ясної худоби, що дало їм змогу вивести відому шортгорнську породу, яка характеризувалась в ті часи високими приростами та якістю м'яса.



Чарльз (1751 - 1836) та Роберт (1749 - 1820) Коллінги

Детальне наукове обґрунтування закономірностей моногенного успадкування (**успадкування моногенних ознак**) було вперше зроблено монахом-августинцем, біологом та ботаніком Грегором Менделем, роботи якого стали основою сучасної генетики. **Моногенне успадкування** – це успадкування однієї ознаки яке здійснюється на основі домінування, рецесивним або аутосомним типом, зчепленням зі статтю, ядерним або мітохондріальним типами успадкуванням.



Грегор Йоган Мендель (1822 - 1884)

В 1900 році відбулося друге відкриття законів Г.Менделя такими генетиками як Х'юго де Фриз, Карл Корренс і Еріх фон Чермак, і до 1915 року принципи менделівської моделі були застосовані до різних видів організмів. За період до 1925 року завдяки Т.Моргану і його послідовникам ця модель була визнана багатьма вченими світу. Паралельно з експериментальними роботами математики розробляли статистичні основи популяційної генетики, що дало змогу дати генетичне пояснення процесу еволюції.

Після пере-відкриття законів Менделя були зроблені спроби застосувати їх до ознак із неперервною мінливістю, зокрема в спеціальній роботі Ф. Гальтона [11] по вивченню лінійної регресії росту людини на ріст її батьків.

Полігенна менделівська модель була вперше запропонована Г.Юлом [44]. Після робіт К. Пірсона, Г.Юла і Вайнберга, ця модель («модель нескінченно малих ефектів») була повністю представлена Р.А.Фішером [9]. Його дисперсійний аналіз **(математичний метод, спрямований на пошук значущих розбіжностей між співставляємими групами по підконтрольних ознаках)** дав змогу розділити генетичну дисперсію на адитивну, домінантну та епістатичну компоненти (див. розд. 3).



Рональд А. Фішер
(1890 - 1962)

С. Райт на цей час на основі методу шляхових коефіцієнтів (див. розд. 4.2) запропонував способи розрахунку коефіцієнтів інбридингу і спорідненості [43].



Сьюал Г. Райт
(1889 - 1988)

Після цих базових розробок Дж. Л. Лаш [5, 33] значно розвинув і поширив розведення тварин як науку. Дж.Л.Лаш цікавився тим, як максимально швидко поліпшити сільськогосподарських тварин певних видів та порід. Він уперше використав термін **«успадкоуваність»** (англ. **heritability**) як співвідношення адитивної генетичної дисперсії до фенотипової дисперсії, а також термін **«точність»** стосовно передбачення племінної цінності для порівняння альтернативних селекційних програм (див. розд. 4.1).



Джей Л. Лаш (1896 - 1982)

Вирішальне значення має розроблене Дж. Л. Лашем **рівняння селекціонера** (англ. **breeder's equation**) для передбачення відповіді на відбір за допомогою селекційного диференціалу:

$$R = h^2 \cdot SD, \quad (2.1)$$

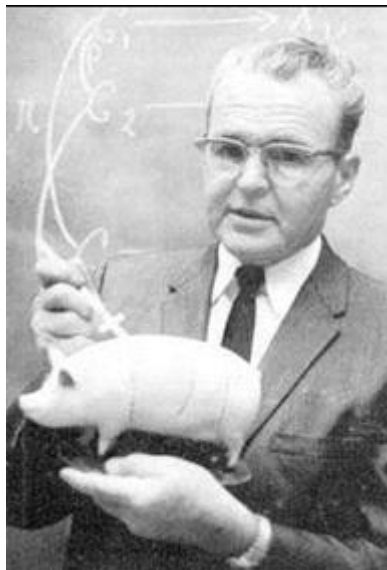
де R – відповідь на відбір;

h^2 – коефіцієнт успадковуваності;

SD – селекційний диференціал.

Це рівняння було використано в його книзі «Animal breeding plans»; перше видання якої вийшло у 1937 році, а останнє – 1945 році [27, 28]. Дж. Л. Лаш розглядав такі практичні питання, як відносна точність відбору тварин за продуктивністю нащадків [26]. Разом із Л. Н. Хейзелем він розробив принципи селекційного індексу для оптимального використання даних.

Л.Н.Хейзель [17] запровадив ідею генетичних кореляцій і пояснив, як застосовувати їх для отримання селекційних індексів, які включали декілька ознак, а Дж.Л.Лаш [29] показав, як отримати оптимальні селекційні ваги для власної продуктивності і продуктивності **сибсів (від англ. siblings – нащадки одного батька і матері, тобто брати і сестри)**. Разом із колегами Дж.Л.Лаш вивчав проблему досягнення компромісу між високою точністю оцінки за нащадками і більш коротким генераційним інтервалом під час відбору за власною продуктивністю.



Леной Хэйзель (1911 - 1992)

Л. Хейзель і Дж. Лаш[16] провели аналітичне порівняння трьох методів відбору за комплексом ознак (відбір за індексом, відбір при незалежних рівнях бракування і тандемний відбір) і показали перевагу індексної селекції (див. розд. 4.1).

У книзі «Animal breeding plans» [28] Дж.Л.Лаш розглянув питання про вплив відбору на мінливість у популяції. Він довів, що незважаючи на прояви меншої фенотипічної та, до деякого ступеня, генетичної мінливості у відібраних тварин, у подальших поколіннях ця мінливість відновлюється.

У 1940-і роки принципи кількісної генетики стосовно до селекції рослин і тварин розроблювались й іншими вченими. К.Мазер зі своїми колегами в Бірмінгемі (Великобританія) займались проектуванням та інтерпретацією

кросів рослин і висновками стосовно пошуку кращих сполучень батьківських ліній. За результатами проведених досліджень була написана книга «Біометрична генетика» [30].

І.М.Лернер і Є.Р.Демпстер в університеті штату Каліфорнія (Берклі) проводили теоретичні й експериментальні дослідження, використовуючи домашню птицю як модельний, так і комерційний об'єкт. Вони запропонували та експериментально підтвердили використання даних про продуктивність сибсів курей-несучок за неповний рік, щоб замінити ними оцінку за потомством півнів з метою скорочення **генераційного інтервалу (від. англ. generation – покоління, інтервал між поколіннями)** і підвищення інтенсивності відбору.

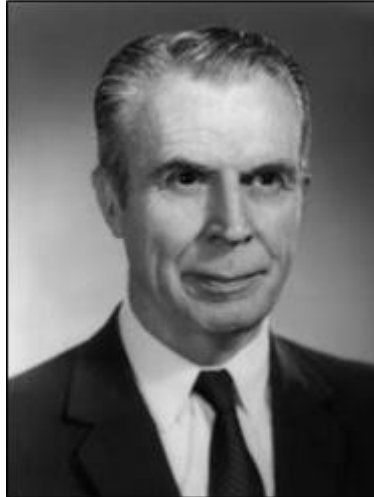
У книзі «Популяційна генетика і поліпшення тварин» І.М.Лернер [25] наводить принципи и практику популяційної і кількісної генетики.

У 1950 році Дж. М. Рендель і А. Робертсон [35] представили загальні формули розрахунку генетичного прогресу у разі наявності поколінь, що перекриваються (змішані покоління), з різною інтенсивністю відбору батьків і матерів (див. розд. 7). Використовуючи ці розробки, автори порівнювали темпи генетичного прогресу молочної худоби за традиційного відбору в одному стаді та нових можливостей оцінки за нащадками в декількох стадах, що виникли після впровадження штучного осіменіння, коли дочки одного бугая можуть знаходитись в багатьох стадах. А.Робертсон розробив метод порівняння з ровесницями для генетичної оцінки бугаїв-плідників, що зберігав своє значення до часу розробки Ч.Хендерсоном методу **найкращого лінійного незміщеного передбачення (англ. Best Linear Unbiased Prediction, аббревіатура BLUP)**.

Велике значення для розповсюдження і практичного застосування принципів кількісної генетики відіграла книга Д. С. Фалконера «Уведення в кількісну генетику», яка вперше вийшла у 1960 році [8].

Головний внесок у передбачення племінної цінності зробив Ч. Хендерсон, який виділив фіксовані ефекти, такі як стадо або сезон, котрі необхідно враховувати, і випадкові ефекти, що становлять вибірку з певного розподілу. У класичній теорії селекційних індексів Л. Н. Хейзеля і Дж. Л. Лаша

припускалось, що середовищні ефекти однакові для всіх тварин (див. розд. 6.3), але у випадку оцінки бугаїв-плідників, які, завдяки штучному осіменінню, мають тисячі дочок, нерівномірно розподілених по великій кількості стад, ця умова не виконується.



Чарльз Рой Хендерсон (1911 – 1989)

Методологія, запропонована Ч. Хендерсоном, була формалізована у вигляді найкращого лінійного незміщеного передбачення (**BLUP**) і вперше з'явилась у його докторській дисертації [18], а потім була розвинена в ряді його робіт, зроблених в Корнельському університеті і в кінцевому виді викладена в книзі, яка вийшла в 1984 році [21]. Ч. Хендерсон запропонував систему рівнянь змішаної лінійної моделі, котра значно спростила розрахунки (див. розд. 6.4).

Спочатку моделі BLUP використовувались для оцінки бугаїв-плідників. Проте повний аналіз потребує застосування «моделі тварини» [20], яка включає племінні цінності всіх тварин, по яких є дані про походження, і враховує всі родинні зв'язки між ними (див. розд. 6.4.2). Ці зв'язки виражаються у вигляді чисельників коефіцієнтів спорідненості за С. Райтом.

Метод BLUP дає змогу порівнювати тварин різного віку, з різним об'ємом інформації про них самих і їх родичів, а також проводити оцінку одночасно за декількома ознаками. Цей метод також дає можливість оцінювати ефективність селекції за рахунок отримання **генетичного тренду** (англ. **trend** –

напрямок, тенденція, в нашому випадку – генетичні зміни), який не залежить від умов середовища.

Завдяки гнучкості і практичності метод BLUP і «модель тварини» отримали широке розповсюдження в сучасній селекції. У подальшому можливості методу були розширені за рахунок включення материнського ефекту (вплив матері на масу теляти при народженні [42]), ефектів конкуренції (напр., вплив швидкості росту та ваги теляти на його ровесників [3]), випадкової регресії для таких ознак, як жива маса в різному віці [37], у тому числі з використанням коваріаційної функції [22], неадитивних ефектів [38], (див. розд. 6.4). Пізніше були розроблені методи включення геномної інформації, що привело до формування **геномного методу BLUP (Genomic BLUP, GBLUP)**.

Ч.Хендерсон [19] також розробив методи оцінки компонент дисперсій і коваріанс, які використовувались до появи методу обмеженої (остаточної) максимальної правдоподібності, REML [34]. Метод REML є стандартним в області кількісного генетичного аналізу, крім нього використовуються також байєсовські методи [39].

Серед вітчизняних вчених великий внесок у розвиток методів селекції зробив професор Федір Федорович Ейснер.



Федір Федорович Ейснер
(1916 – 1986)

Сферою його наукових інтересів були системи оцінки плідників з використанням сучасних математичних моделей, системи збору та обробки даних з використанням обчислювальної (пізніше комп'ютерної) техніки. За його участю була сформована потужна школа селекціонерів-практиків, до якої увійшли В. П. Буркат, Б. А. Агафонов, С. Ю. Рубан, В. О. Даншин та багато інших. Після встановлення типів успадкування багато біологів зайнялись вивченням фізичної природи гена. В 1940-х і на початку 1950-х років дослідження були спрямовані на вивчення ДНК як складової частини хромосом, які включають гени. В 1953 році була відкрита структура ДНК у вигляді подвійної спіралі, що обумовило перехід до ери молекулярної генетики.

В наступні роки провідні біохіміки розробляли техніку визначення послідовності нуклеотидів в нуклеїнових кислотах і амінокислот у білках і в той же час вивчався зв'язок між цими двома типами біологічних молекул – генетичний код. В 1960-х роках головною ціллю досліджень була регуляція експресії гена; в 1970-х роках експресію гена вже можна було регулювати, використовуючи генну інженерію. На протязі останнього десятиріччя багато біологів були задіяні у великомасштабних проектах по **секвенуванню (від англ. Sequence – послідовність, визначення послідовності нуклеїнових кислот)** цілих геномів різних видів організмів.

Селекціонери сподівались підвищити ефективність відбору за рахунок виявлення генетичних маркерів та їх подальшого використання в **селекції з використанням маркерів (англ. Marker-Assisted Selection, MAS)**, в рамках якої проводиться відбір молодих тварин, по яких відсутні дані про власну продуктивність, на основі генетичних маркерів (див. розділ 8).

Як перші маркери використовувались групи крові, що стали доступними в 1950-х роках. Вони могли б стати важливими індикаторами, якщо б безпосередньо впливали на кількісні ознаки або були б зчеплені з генами, котрі детермінують такі ознаки. Однак групи крові маркували незначну частину геному, і лише локус H курей (головний комплекс гістосумісності) виявився пов'язаним із хворобою Марека [4] і нині залишається важливим маркером.

Аналіз зчеплення для визначення **локусів кількісних ознак** (англ. **Quantitative Trait Loci, скорочено – QTL**) став давати результати тільки після того, як стали доступні більшість маркерів типу мікросателітів і розроблені методи передбачення для інбредних кросів ліній [1], пізніше розширені для аналізу кросів аутбредних популяцій [23]. Була проведена велика робота по оптимізації таких досліджень. Зокрема, був розроблений так званий «*план онучки*» («*grand-daughter design*») для молочної худоби, за яким QTL, які **сегрегують (розходяться в процесі мейозу)** у діда, оцінюються при оцінці за нащадками його синів на основі даних про велику кількість онучок [41].

Було проведено багато досліджень по аналізу зчеплення [40] і виявлені сотні QTL, деякі з них мають значний ефект (база даних локусів кількісних ознак основних видів сільськогосподарських тварин розташована на сайті www.animal.genome.org). Однак відтворення результатів цих досліджень було невисоким і, крім того, був виявлений так званий «ефект Бівіса» [2], коли оцінки статистично вірогідних ефектів виявляються завищеними. Дійсно, були досягнуті конкретні позитивні результати (наприклад, у випадку синдрому стресу у свиней [10], гена міостатину, який обумовлював «подвійну м'язевість» у м'ясної худоби [13], гена DGAT1, що впливає на молочну продуктивність корів [12].

Однак локуси кількісних ознак описували невелику частину їх генетичної мінливості і, крім того, ті з них, котрі можна було легше за все виявити, зазвичай впливали на ознаки з високою спадковістю (швидкість росту, вміст жиру в молоці та ін.), а не на ознаки, що слабо успадковуються, де користь від їх використання була б значно більша. Таким чином, з точки зору генетичного прогресу ефект від використання визначених QTL виявився незначним [7].

Розвиток ДНК-технологій і доступність тисяч **SNP-маркерів** (англ. **Single Nucleotide Polymorphism – поліморфізм окремих нуклеотидів**) зробили можливим перехід від картування на основі зчеплення (англ. **Linkage Mapping**) до картування зв'язків на основі нерівноваги за зчепленням (Linkage

Disequilibrium Association Mapping), що підвищило точність виявлення і локалізації QTL [32].

Аналіз, проведений ще в 1990-х роках, показав, яких результатів можна досягти, якщо використати генетичну мінливість, детерміновану всіма локусами [24]. На рисунку 2.1 наведено графік, який відображає ефекти тисяч SNP-маркерів на надій молока в **референтній групі (окрема група, яка може слугувати стандартом для всієї популяції)** голштинської породи США.

Адитивне генетичне
стандартне відхилення

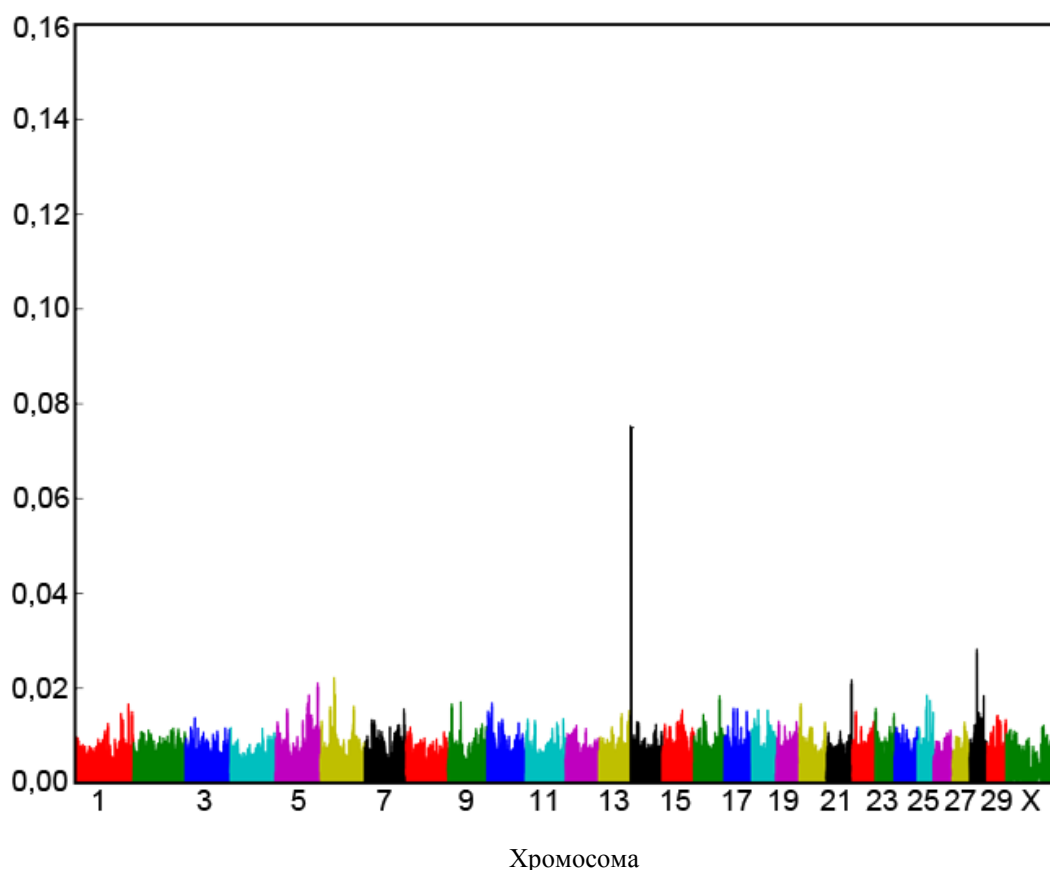


Рис. 2.1. Розподіл ефектів SNP-маркерів по хромосомах корів голштинської породи на кількість молочного жиру [6]

Рисунок відображає загальну закономірність для більшості господарсько-корисних ознак, коли велика кількість хромосомних сегментів детермінує загальний ефект геному тварини на певну ознаку. Цим пояснюється успіх

традиційної селекції, яка базувалась на моделі нескінченно малих ефектів успадковування кількісних ознак.

У своїй фундаментальній статті Т. Х. Меувіссен, Б. Дж. Хейс і М. Е. Годдард [31] показали, що повно-геномні маркерні дані можуть бути ефективно використані у відборі за полігенними ознаками.



Т. Х. Меувіссен

Б. Дж. Хейс

М. Е. Годдард

Сучасна підготовка студентів освітнього ступеню «магістр» в більшості університетів по напрямку «розведення і генетика тварин» базується на розумінні і використанні методу BLUP для оцінки племінної цінності тварин, використанні різних типів родинних зв'язків, включенні і використанні ДНК-маркерів в геномній селекції. Студенти також навчаються можливостям аналізувати ефекти різних підходів у розведенні (чистопорідне розведення і схрещування), застосовувати статистичні методи до аналізу кількісних ознак, вивчають методи відбору і підбору, визначення генетичного прогресу, особливості селекційних програм, отримуючи при цьому базові знання для продовження досліджень в цій сфері.

Прикладом організації та ведення такої роботи є **Норвезький університет наук про життя (Norwegian University of Life Sciences)**, де ця робота проводиться за участю професора Теодоруса Меувіссена (рис. 2.2).



Рис. 2.2. Учасники робочої зустрічі в Норвезькому університеті наук про життя (**Norwegian University of Life Sciences**). Справа наліво: професор університету Теодорус Меувіссен, викладач курсу загального розведення, професор С.Ю.Рубан, НУБіП України, Амунд Муклебуст, консультант українсько-норвезького проекту, М.І.Башенко, академік НААН України, Трюгве Р. Солберг, представник компанії «Гено Глобал»,

Після розробок Т.Меувіссна з співавторами Л.Р. Шефе [36] на прикладі молочної худоби продемонстрував можливий вплив використання генетичних маркерів, які розподілені по всьому геному тварин, на темпи генетичного прогресу, і згодом ці ідеї знайшли практичне застосування у такому інноваційному напрямі, як геномна селекція [15].

Таким чином, у нас є можливість узагальнити історію розвитку методів селекції у наступній послідовності:

Перший етап: пошук різних варіантів відбору та підбору тварин на основі власної інтуїції або первинних облікових записів (Р.Беквел, Чарльз та Роберт Коллінги);

Другий етап: обґрунтування підходів щодо застосування генетичних основ спадковості та мінливості в процесі селекції рослин та тварин (Ф.Гальтон, К. Пирсон, Р. А. Фішер, С. Г. Райт);

Третій етап: використання математичних моделей для обґрунтування ефективних схем відбору та аналізу особливостей спадковості і мінливості селекційних ознак (Дж. Л. Лаш, Л. Хейзель, Ч. Р. Хендерсон);

Четвертий етап: становлення селекції з використанням маркерів;

П'ятий етап: використання повно-геномної інформації в селекційних програмах удосконалення домашніх та сільськогосподарських тварин (Т. Х. Меувіссен, Б. Дж. Хейєс, М. Е. Годдард).

Питання

1. Назвати основні фактори, які вплинули на процес еволюції в рослинному і тваринному світі за Ч.Дарвіном.
2. Вказати основні підходи, які використовували такі селекціонери, як Роберт Беквел та брати Коллінги.
3. Назвати основних вчених, роботи яких визначили розвиток селекції тварин як науки.
4. Дайте визначення поняття «успадковуваність».
5. Навести і дати пояснення «рівняння селекціонера».
6. Який внесок зробив Ч.Хендерсон в методологію оцінки племінної цінності тварин?
7. В чому полягають переваги методу найкращого лінійного незміщеного передбачення (BLUP)?
8. Яка закономірність щодо генетичної детермінації кількісних господарсько-корисних ознак була встановлена на основі використання SNP-маркерів?
9. Дайте пояснення терміну-референтна група.
10. Назвіть основні етапи становлення та розвитку селекції.

Перелік посилань

1. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Изд во АН СССР. Москва, 1939. С.832.
2. Beavis, W. D. 1998. QTL analyses: power, precision, and accuracy, pp. 145-162 in Molecular Dissection of Complex Traits, edited by A. H. Paterson. CRC Press, New York.
3. Bijma, P., W.A. Muir, and J.A.M. Van Arendonk. 2007. Multilevel selection 1: quantitative genetics of inheritance and response to selection. //Genetics 175: 277-288.
4. Briles, W. E., and C. P. Allen. 1961. B blood group system of chickens. 2. Effects of genotype on livability and egg production in 7 commercial inbred lines. //Genetics 46: 1273-1293.
5. Chapman, A. B., 1987 Jay Laurence Lush 1896-5/22/82, in Biographical Memoirs of Members of the National Academy of Sciences. Available at: <http://www.nasonline.org/publications/biographical-memoirs/memoir-pdfs/lush-jay-l.pdf>.
6. Cole J. B., VanRaden P. M., O'Connell J. R., VanTassell C. P., Sonstegard T. S., Schnabel R. D., Taylor J. F., Wiggans G. R. Distribution and location of genetic effects for dairy traits. //J. Dairy Sci. 2009, vol. 92, p. 2931.
7. Dekkers, J. C. M. 2004. Commercial application of marker- and gene-assisted selection in livestock: strategies and lessons. //J. Anim. Sci. 82: E313-E328.
8. Falconer, D. S. 1960. Introduction to Quantitative Genetics. Oliver & Boyd, London.
9. Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. R. Soc. 52: 399-433.
10. Fujii, J., K. Otsu, F. Zorzato, S. DeLeon, V. K. Khanna et al, 1991 Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hypothermia. //Science 253: 448-451.

11. Galton, F. 1889. Natural Inheritance. Macmillan, London.
12. Grisart, B., W. Coppieters, F. Farnir, L. Karim, C. Ford et al. 2002. Positional candidate cloning of a QTL in dairy cattle: identification of a missense mutation in the bovine DGAT1 gene with major effect on milk yield and composition. //Genome Res. 12: 222-231.
13. Grobet, L., L. J. R. Martin, D. Poncelet, D. Pirottin, B. Brouwers et al. 1997. A deletion in the bovine myostatin gene causes the double-muscling phenotype in cattle. //Nat. Genet. 17: 71-74.
14. Haley, C. S., and S. A. Knott. 1992. A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers. //Heredity 69: 315-324.
15. Hayes B.J., P. J. Bowman, A.C. Chamberlain, K. Verbyla and M.E. Goddard. 2009. Accuracy of genomic breeding values in multi-breed dairy cattle populations. //Genet. Sel. Evol. 41: 51.
16. Hazel L.N., Lush J.L. The efficiency of three methods of selection. //J.Hered., 1942, V.33, p.393.
17. Hazel, L.N., 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. //Genetics 28, 476-490.
18. Henderson, C. R. 1948 Estimation of general, specific and maternal combining abilities in crosses among inbred lines of swine. Ph.D. Thesis, Iowa State University, Ames, Iowa.
19. Henderson, C. R. 1953 Estimation of variance and covariance components. //Biometrics 9: 226-252.
20. Henderson, C. R. 1976 A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. Biometrics 32: 69-83.
21. Henderson, C. R. 1984 Applications of Linear Models in Animal Breeding. Univ. Guelph, Guelph, Ontario.

22. Kirkpatrick M., D. Lofsvold and M. Bulmer. 1990. Analysis of the Inheritance, Selection and Evolution of Growth Trajectories. //Genetics, Vol.124, pp.979-993.
23. Knott, S. A., J. M. Elsen, and C. S. Haley. 1996. Methods for multiple-marker mapping of quantitative trait loci in half-sib populations. //Theor. Appl. Genet. 93: 71-80.
24. Lande R. and R. Thompson. Efficiency of Marker-Assisted Selection in the Improvement of Quantitative Trait. //Genetics, 1990, 124: 743-756.
25. Lerner, L M. 1950. Population Genetics and Animal Improvement. University Press, Cambridge, UK.
26. Lush, J. L. 1935. Progeny test and individual performance as indicators of an animal's breeding value. //J. Dairy Sci. 18: 1-8,16-19.
27. Lush, J. L. 1937. Animal Breeding Plans, Collegiate Press Inc, Ames, IA.
28. Lush, J. L. 1945. Animal Breeding Plans, Ed. 3. Iowa State University Press, Ames, LA.
29. Lush, J. L. 1947. Family merit and individual merit as bases for selection. //Am. Nat. 81: 241-261, 362-379.
30. Mather, K. 1949 Biometrical Genetics. Methuen, London.
31. Meuwissen T. H. E., Hayes B. J. Goddard M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. //Genetics. 2001, vol. 157, p. 1819.
32. Meuwissen, T. H. E., Goddard M. E. 2000. Fine mapping of quantitative trait loci using linkage disequilibria with closely linked marker loci. //Genetics 155: 421-430.
33. Ollivier, L. 2008. Jay Lush: reflections on the past. Lohmann Inf. 43: 3-12.
34. Patterson, H. D., and R. Thompson. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. //Biometrika 58: 545-554.
35. Rendel, J. M., and A. Robertson. 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. //J. Genet. 50: 1-8.

36. Schaeffer L. R. Strategy for applying genome-wide selection in dairycattle. //J. Anim. Breed. Genet. 2006, vol. 123, p. 218.
37. Schaeffer, L. R., and Dekkers J. C. M. 1994. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. Proceedings of the 5th World Congr. Genet. Applied to Livestock Production, Univ. Guelph, Ontario, Canada, Vol. 18, pp. 443-446.
38. Smith, S. P., and Mäki-Tanila A. 1990. Genotypic covariance matrices and their inverses for models allowing dominance and inbreeding. //Genet. Sel. Evol. 23: 65-91.
39. Sorensen, D., and Gianola D. 2002. Likelihood, Bayesian and MCMC Methods in Quantitative Genetics. Springer-Verlag, New York.
40. Weller, J. I. 2009. Quantitative Trait Loci Analysis in Animals, Ed. 2. CABI, Wallingford, Oxford.
41. Weller, J. I., Y. Kashi, and M. Seller. 1990. Power of daughter and granddaughter designs for determining linkage between marker loci and quantitative trait loci in dairy cattle. //J. Dairy Sci. 73:2525-2537.
42. Willham, R. L. 1963. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. //Biometrics 19: 138-141.
43. Wright S. Coefficients of inbreeding and relationship.//An.nat., 1922, 56, pp.330-338.
44. Yule, G. U. 1902. Mendel's laws and their probable relation to intra-racial heredity. //New Phytol. 1: 192-207, 222-238.

3. Застосування статистичних методів до аналізу кількісних ознак

3.1. Класифікація ознак тварин

Всі ознаки тварин можуть бути розділені на два типи: **якісні ознаки** (англ. **qualitative traits**), які виражені певними категоріями, і **кількісні ознаки** (англ. **quantitative traits**), які виражені числами (рис. 3.1). Якісні ознаки в свою чергу діляться на номінальні, які являють собою взаємно виключні неупорядковані категорії (наприклад стать – чоловіча або жіноча) і ординальні, виражені також взаємно виключними, але впорядкованими категоріями (наприклад, вгодованість тварин за звичай оцінюється візуально і виражається балами: 1, 2, 3 і т.д.). Кількісні ознаки діляться на дискретні або виражені цілими числами (наприклад, число лактацій: 1, 2, 3, і т.д.) і безперервні, виражені безперервними числами (наприклад, надій молока корови може дорівнювати 7358 кг, 7643 кг і таке інше).

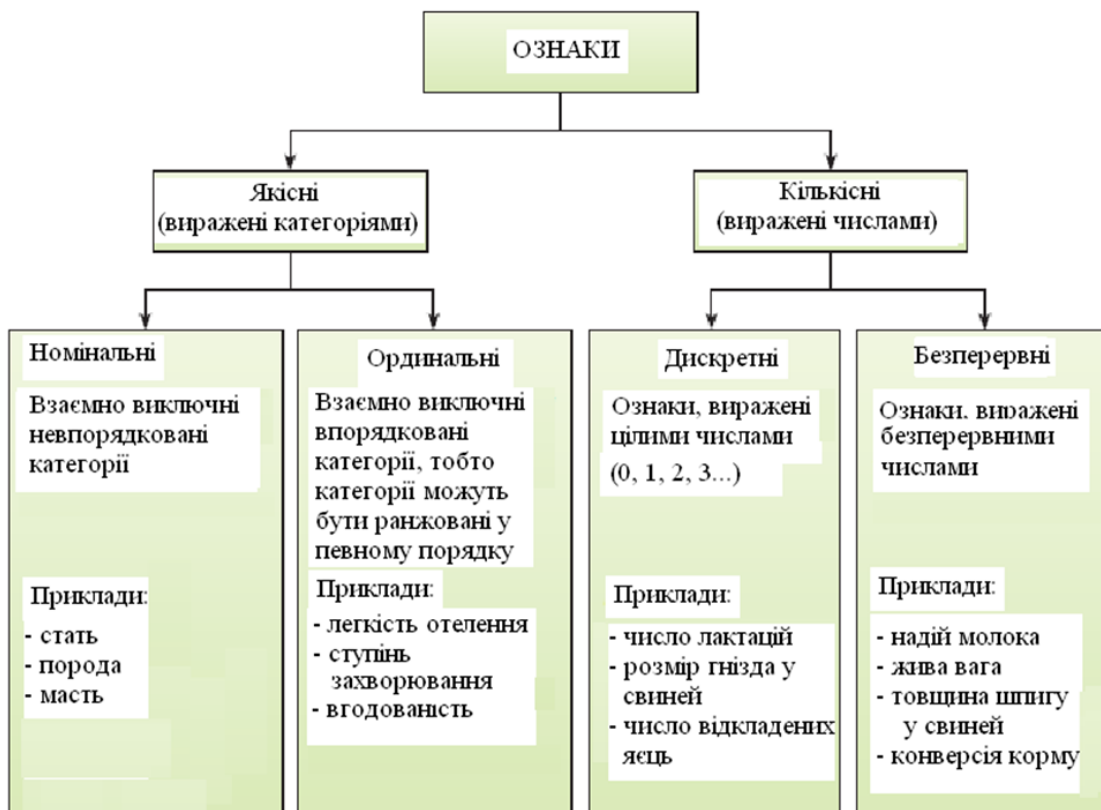


Рис. 3.1. Класифікація ознак тварин[3]

Основним типом ознак, з яким мають справи селекціонери, є кількісні ознаки.

Розподіли кількісних ознак обумовлені впливом багатьох генів і середовищних факторів. З цієї причини кількісні ознаки часто називають **комплексними або складними ознаками (англ. complex traits)**. Складні ознаки, також відомі як кількісні ознаки, які не ведуть себе згідно з простими законами менделівського успадкування. Їх успадкування не можна пояснити генетичною **сегрегацією** одного гена (**від лат. segregatio- обмеженість, виділення, частковість**). Прояв цих ознак свідчить про безперервний діапазон варіацій під постійним впливом як екологічних, так і великого комплексу генетичних факторів. У порівнянні зі строго менделівськими ознаками, складні ознаки є більш поширені в селекційній практиці, оскільки можуть бути полігенними, і вивчаються за допомогою статистичних методів до яких в останній час відносять картування QTL (див розділ 8.4.). Приклади прояву та варіацій (змін) складних ознак можуть включати кінетику ферментів (кінетика ферментних реакцій залежить від умов їх протікання, на що суттєво впливають каталізатори – хімічні речовини, пришвидшувачі) або прояв та хід багатьох захворювань. Однією з основних цілей генетичних досліджень сьогодні є краще розуміння молекулярних механізмів, а саме через які генетичні варіанти вони впливають на прояв складних (комплексних) ознак.

3.2. Описова статистика кількісних ознак

Основними характеристиками розподілу кількісної ознаки є **середнє значення** (англ. **mean**) і **дисперсія** (англ. **variance**). Середнє значення (μ) розраховується за формулою:

$$\mu = \frac{\sum y}{N} = \frac{y_1 + y_2 + \dots + y_N}{N} \quad (3.1)$$

де $y_1, y_2, \dots, y_n$ – значення кількісної ознаки;

N – число тварин (спостережень);

$\sum$ – знак суми.

Дисперсія кількісної ознаки (σ^2) характеризує її мінливість і розраховується за формулою:

$$\sigma^2 = \frac{\sum (y - \mu)^2}{N} \quad (3.2)$$

де y – значення кількісної ознаки;

μ – середнє значення кількісної ознаки;

N – число тварин (спостережень);

$\sum$ – знак суми.

Квадратний корінь з дисперсії, σ , називається **стандартним відхиленням** (англ. **standard deviation**).

Базовими поняттями в статистиці кількісних ознак є поняття **генеральної сукупності** (англ. **population**) і **вибірки** (англ. **sample**). Наприклад, всі тварини певної породи можуть розглядатись як генеральна сукупність, а тварини окремого стада або регіону, які належать до цієї породи – як вибірка (рис.3.2).

У більшості випадків немає можливості проводити статистичні підрахунки по всій генеральній сукупності, тому висновки щодо її

статистичних показників, таких як середнє значення і дисперсія, базуються на відповідних показниках вибірки.



Рис. 3.2. Схема вибірки з генеральної сукупності[3]

Для того, щоб ці висновки були коректними, вибірка має бути репрезентативною, тобто вона повинна адекватно представляти генеральну сукупність. Найпростішим способом досягнення цієї мети є використання **випадкової або рандомізованої вибірки** (англ. **random sample**), коли тварин до вибірки відбирають випадково, незалежно від будь-яких їх характеристик.

Маючи репрезентативну вибірку, ми можемо отримати оцінки статистичних показників генеральної сукупності. Оцінкою середнього значення кількісної ознаки генеральної сукупності є вибіркове середнє значення (M), яке розраховується за формулою, подібною до формули 3.1:

$$M = \frac{\sum y}{N} = \frac{y_1 + y_2 + \dots + y_n}{N} \quad (3.3)$$

де $y_1, y_2, \dots, y_n$ – значення кількісної ознаки вибірки;

N – число тварин (спостережень) у виборці;

Σ – знак суми.

Оцінкою дисперсії кількісної ознаки у генеральній сукупності є вибіркова дисперсія, яка розраховується за формулою:

$$S^2 = \frac{\Sigma(y - M)^2}{n - 1} \quad (3.4)$$

де y – значення кількісної ознаки у виборці;

M – вибіркове середнє значення кількісної ознаки;

n – число тварин (спостережень) у виборці;

Σ – знак суми.

Квадратний корінь з дисперсії, S , називається **вибірковим стандартним відхиленням (англ. sample standard deviation)**.

Додатковим показником мінливості є **коефіцієнт варіації (англ. coefficient of variation, позначається C_v)**, який розраховується за формулою:

$$C_v = \frac{S}{M} \cdot 100\%. \quad (3.5)$$

Перевагою коефіцієнта варіації є те, що він не залежить від одиниці вимірювання і може бути використаний для порівняння мінливості різних кількісних ознак.

На основі вибіркового стандартного відхилення розраховується **стандартна помилка (англ. standard error, позначається Se)** вибіркового середнього значення ознаки:

$$Se = \frac{S}{\sqrt{n}} \quad (3.6)$$

Величина стандартної помилки показує, наскільки точно вибіркове середнє значення кількісної ознаки відображає її середнє значення у генеральній сукупності. Чим більше розмір вибірки (число тварин або

спостережень), тим менше буде стандартна помилка вибіркового середнього значення.

На основі стандартної помилки можна отримати **довірчий інтервал** (англ. **confidence interval**), в межах якого з заданою імовірністю знаходиться середнє значення кількісної ознаки генеральної сукупності:

$$M - t_{p,v} \cdot Se \leq \mu \leq M + t_{p,v} \cdot Se, \quad (3.7)$$

де $t_{p,v} = (M - \mu) / Se$ – критерій вірогідності, який має розподіл Стюдента

з $v = n - 1$ ступенями свободи (див. [1], стор. 456, таблиця 5);

P – імовірність того, що середнє значення генеральної сукупності знаходиться в межах даного довірчого інтервалу.

ПрикладN1. Нехай ми маємо вибірку 5 корів з наступними значеннями надою молока за першу лактацію:

№ корови	Надій молока, кг	№ корови	Надій молока, кг
1	7350	4	8320
2	8100	5	7030
3	7690		

Вибіркове середнє значення надою буде дорівнювати:

$$M = \frac{7350 + 8100 + 7690 + 8320 + 7030}{5} = 7698 \text{ кг}$$

Вибіркова дисперсія буде дорівнювати:

$$S^2 = \frac{(7350-7698)^2 + (8100-7698)^2 + (7690-7698)^2 + (8320-7698)^2 + (7030-7698)^2}{5 - 1}$$

$$= 278970 \text{ кг}^2$$

Вибіркове стандартне відхилення буде дорівнювати:

$$S = \sqrt{278970} = 528,2 \text{ кг}$$

Стандартна помилка вибіркового середнього значення буде дорівнювати:

$$Se = 528,2/\sqrt{5} = 236,2 \text{ кг}$$

Коефіцієнт варіації складе:

$$Cv = \frac{528,2}{7698} 100\% = 6,9\%.$$

На основі отриманих вибірових показників (вибірове середнє значення і його стандартна помилка) ми можемо побудувати довірчий інтервал для середнього значення генеральної сукупності.

При числі ступенів свободи $\nu = 5-1 = 4$ критерій вірогідності для 95%-го довірчого інтервалу (див. додаток 1) буде дорівнювати $t_{95,4} = 2,1318$. Тоді 95%-ний довірчий інтервал для середнього значення генеральної сукупності буде:

$$7698,0 - 2,1318 \cdot 236,2 \leq \mu \leq 7698,0 + 2,1318 \cdot 236,2$$

Таким чином, ми можемо стверджувати, що з 95%-ною імовірністю середнє значення надою за першою лактацією у генеральній сукупності знаходиться в межах від 7194,5 кг до 8201,5 кг.

3.3. Нормальний розподіл кількісних ознак

Більшість безперервних кількісних ознак мають так званий **нормальний розподіл** (англ. normal distribution), при якому частота певного значення кількісної ознаки визначається за формулою Гаусса:

$$f(y) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2}(y - \mu)^2\right), \quad (3.8)$$

де μ – середнє значення кількісної ознаки;

σ^2 – дисперсія кількісної ознаки;

$\pi = 3,1416$ (математична постійна, яка дорівнює відношенню довжини кола до його діаметра).

Таким чином, нормальний розподіл кількісної ознаки є функцією двох параметрів: середнього значення (μ) і дисперсії (σ^2).

Нормальний розподіл має наступну властивість: 68% тварин (спостережень ознак цих тварин) знаходиться в межах $\mu \pm \sigma$, 95%; в межах $\mu \pm 2\sigma$ і 9,7% ; в межах $\mu \pm 3\sigma$ (рис. 3.3).

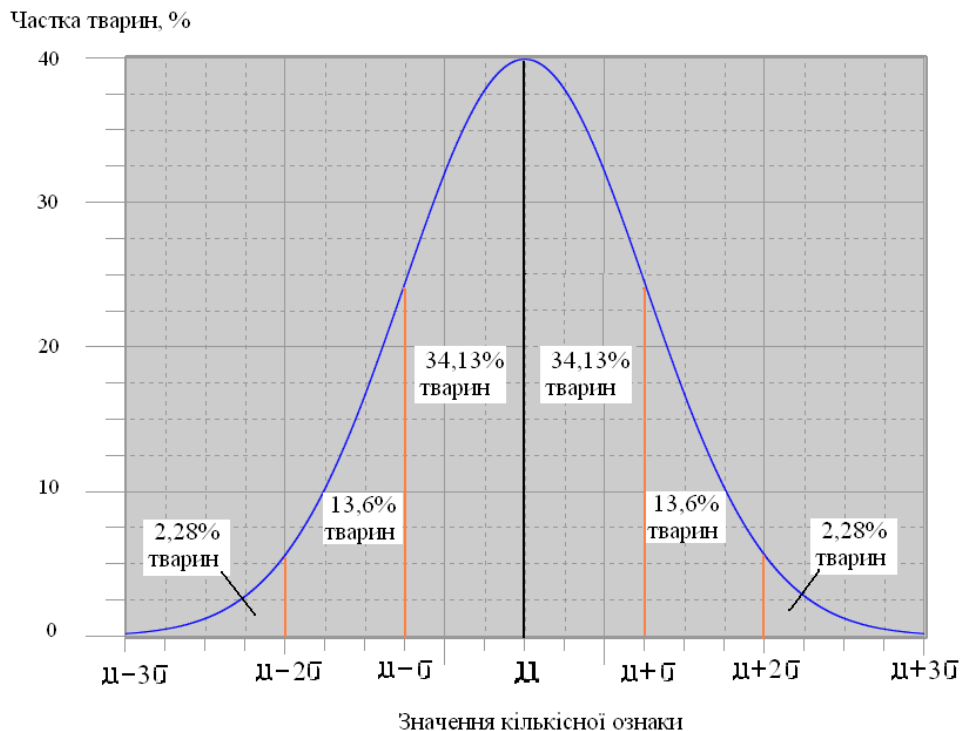


Рис. 3.3. Нормальний розподіл кількісної ознаки

(μ - середнє значення кількісної ознаки, σ - стандартне відхилення)

Середнє значення кількісної ознаки визначає положення кривої нормального розподілу відносно шкали величин ознаки, а дисперсія (стандартне відхилення) – форму кривої (рис. 3.4).

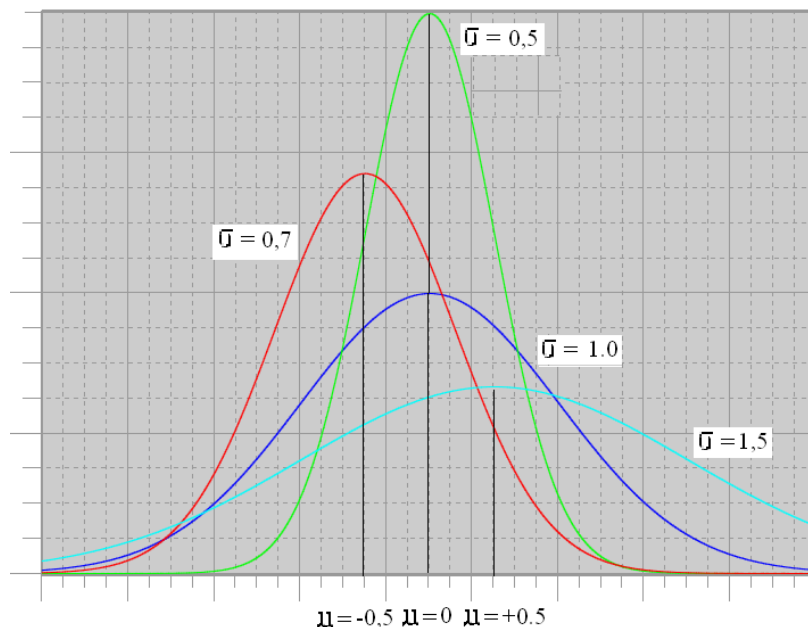


Рис. 3.4. Різні форми кривої нормального розподілу кількісної ознаки в залежності від її середнього значення і стандартного відхилення

Як видно з рисунка, зі збільшенням середнього значення кількісної ознаки крива нормального розподілу переміщується вправо відносно шкали значень ознаки, а при збільшенні дисперсії (і відповідно стандартного відхилення) крива становиться більш широкою і одночасно більш низькою.



Карл Фрідріх Гаусс (1777-1855)

Методологія таких підходів була розроблена талановитим німецьким математиком, фізиком, астрономом та механіком- К. Ф. Гауссом.

3.4. Статистичні показники зв'язку між кількісними ознаками

При аналізі зв'язку між кількісними ознаками використовують такі показники, як коефіцієнт кореляції і коефіцієнт регресії.

Коефіцієнт кореляції (англ. coefficient of correlation) – це статистичний показник, який вказує на ступінь і напрямок (позитивний або негативний) зв'язку між двома кількісними ознаками. Коефіцієнт кореляції між кількісними ознаками X і Y (r_{XY}) розраховується за формулою:

$$r_{XY} = \frac{cov_{XY}}{S_X \cdot S_Y}, \quad (3.9)$$

де cov_{XY} – коваріанса між ознаками X і Y ;

S_X і S_Y - стандартні відхилення ознак X і Y , відповідно.

Коваріанса (англ. covariance) між ознаками X і Y розраховується за формулою:

$$cov_{XY} = \frac{\sum (X - M_X) \cdot (Y - M_Y)}{n - 1}, \quad (3.10)$$

де M_X і M_Y – середні значення ознак X і Y , відповідно;

n - число тварин (спостережень).

Коефіцієнт кореляції приймає значення від -1 до +1. Якщо коефіцієнт кореляції більше 0, зв'язок між ознаками є позитивним, тобто більшому значенню однієї ознаки відповідає більше значення другої; якщо коефіцієнт кореляції менше 0, зв'язок між ознаками є негативним, тобто більшому значенню однієї ознаки відповідає менше значення іншої; при нульовому коефіцієнті кореляції зв'язок відсутній (рис. 3.5).

Стандартна помилка коефіцієнта кореляції ($m_{r_{xy}}$) розраховується за формулою:

$$m_{r_{xy}} = \sqrt{\frac{1 - r_{xy}^2}{n - 2}}, \quad (3.11)$$

де r – коефіцієнт кореляції;

n – розмір вибірки.

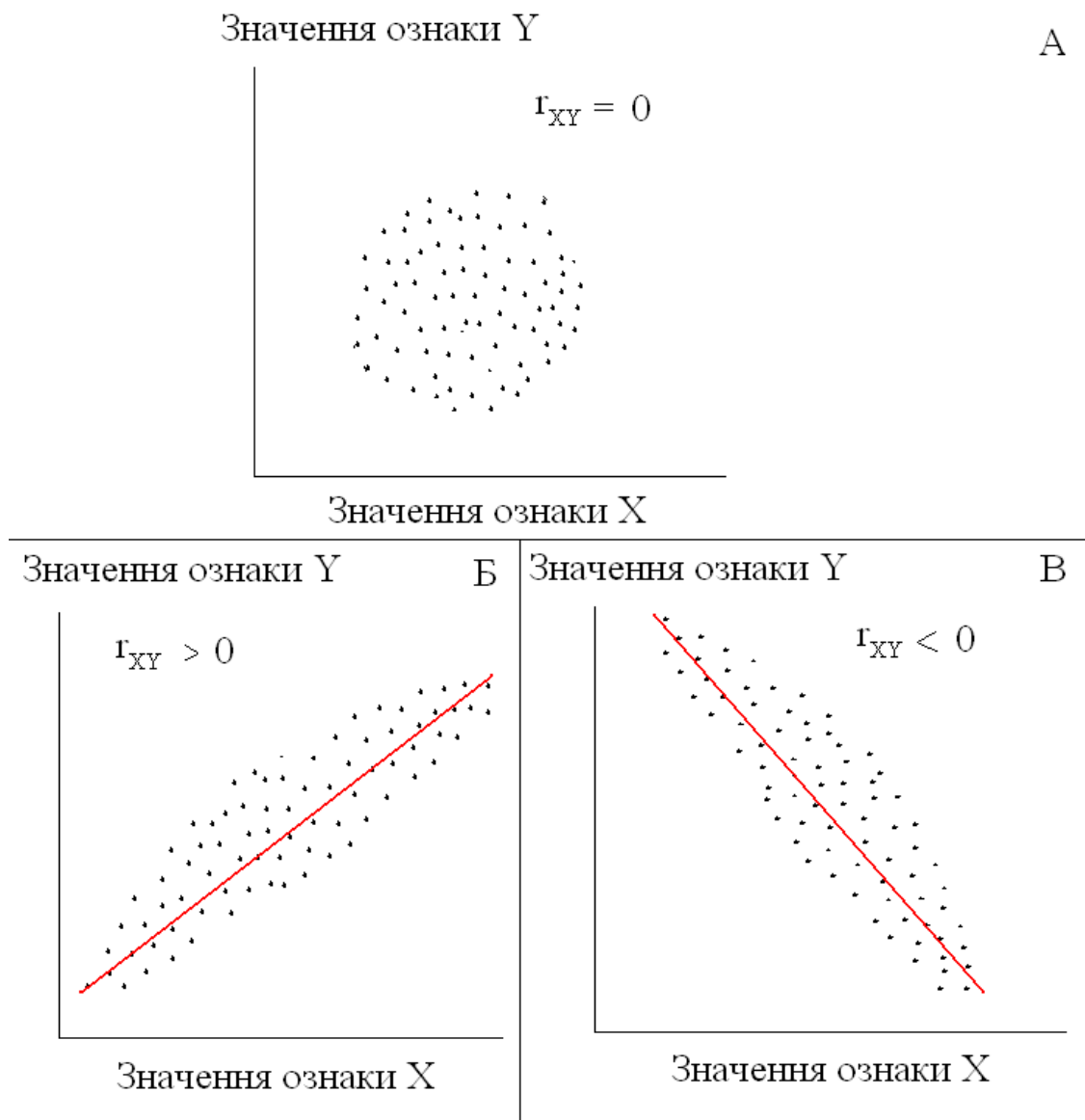


Рис. 3.5. Розподіл значень двох кількісних ознак в залежності від корелятивного зв'язку між ними.

Коефіцієнт регресії(англ. **coefficient of regression**) – це статистичний показник, який дає оцінку зміни однієї кількісної ознаки при зміні іншої кількісної ознаки на одиницю її вимірювання. Коефіцієнт регресії між кількісними ознаками X і Y (b_{XY})розраховується за формулою:

$$b_{XY} = r_{XY} \frac{S_X}{S_Y^2}, \quad (3.12)$$

де r_{XY} – коефіцієнт кореляції між ознаками X і Y;
 S_X і S_Y - стандартні відхилення ознак X і Y, відповідно.

Коефіцієнт регресії являє собою коефіцієнт нахилу прямої лінії, яка описує зв'язок між двома кількісними ознаками (рис.3.5 Б і В).

Стандартна помилка коефіцієнта регресії розраховується за формулою:

$$m_{b_{XY}} = \sqrt{\frac{(1 - r_{XY}^2) S_X^2}{\sum (Y - M_Y)^2}} \quad (3.13)$$

ПрикладN2. Нехай ми маємо вибірку 5 корів (з прикладуN1) з наступними значеннями надою молока за першу і другу лактації:

N корови	Надій молока, кг		N корови	Надій молока, кг	
	перша лактація	друга лактація		перша лактація	друга лактація
1	7350	7980	4	8320	8540
2	8100	9060	5	7030	8100
3	7690	8300			

Вибіркове середнє значення надою за другу лактацію буде дорівнювати:

$$M = \frac{7980 + 9060 + 8300 + 8540 + 8100}{5} = 8396 \text{ кг}$$

Вибіркова дисперсія надою за другу лактацію буде дорівнювати:

$$S^2 = \frac{(7980-8396)^2 + (9060-8396)^2 + (8300-8396)^2 + (8540-8396)^2 + (8100-8396)^2}{5 - 1}$$

$$= 182880 \text{ кг}^2$$

Вибіркове стандартне відхилення надою за другу лактацію буде дорівнювати:

$$S = \sqrt{182880} = 427,6 \text{ кг}$$

Коваріанса між значеннями надою за першу і другу лактації буде дорівнювати:

$$\text{COV}_{XY} = \frac{(7350-7698)(7980-8396) + (8100-7698) \cdot (9060-8396) + (7690-7698)(8300-8396)}{5 - 1}$$

$$+ \frac{(8320-7698)(8540-8396) + (7030-7698)(8100-8396)}{5 - 1} = 174940 \text{ кг}^2$$

Тоді коефіцієнт кореляції між значеннями надою за першу і другу лактації буде дорівнювати:

$$r_{XY} = \frac{174940}{528,2 \cdot 427,6} = 0,77.$$

Стандартна помилка коефіцієнта кореляції буде дорівнювати:

$$m_{r_{XY}} = \sqrt{\frac{1 - 0,77^2}{5 - 2}} = 0,37.$$

Коефіцієнт регресії надою за другу лактацію на надій за першу лактацію буде дорівнювати:

$$b_{XY} = 0,77 \frac{174940}{278970} = 0,6271 \text{ кг/кг.}$$

Стандартна помилка коефіцієнта регресії буде дорівнювати:

$$m_{b_{XY}} = \sqrt{\frac{(1 - 0,77^2) \cdot 182880}{1115880}} = 0,26.$$

Графік лінійного зв'язку між надоями за першу і другу лактації представлений на рис. 3.6.

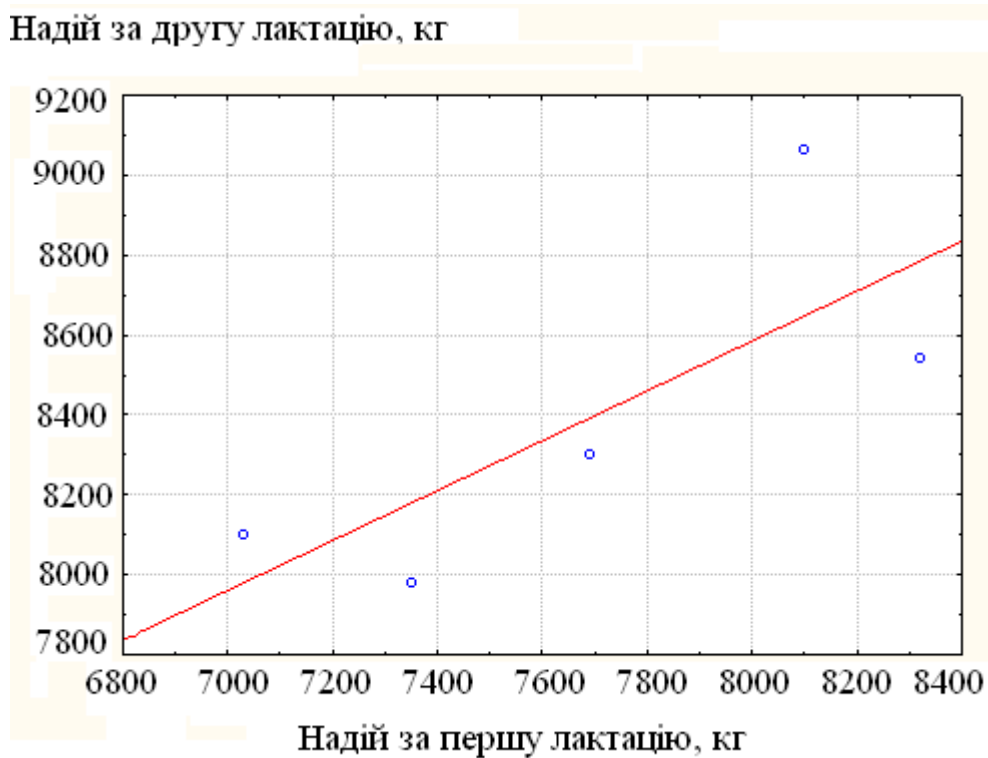


Рис.3.6. Лінійний зв'язок між надоями за першу і другу лактації

На рисунку відображено лінію лінійної регресії, яка, виходячи з наявних даних, найбільш точно описує зв'язок між надоями корів за першу і другу лактації. Коефіцієнт регресії b_{XY} визначає кут нахилу цієї лінії.

3.5. Дисперсійний аналіз

Дисперсія походить від лат.**dispersio** – розсіювання або розкид **величин**, що характеризує мінливість генеральної сукупності або окремої вибірки за певними ознаками.

3.5.1. Загальне описання

Часто виникає потреба оцінити вплив певних факторів на мінливість кількісної ознаки для чого використовують **дисперсійний аналіз** (англ. **analysis of variance**, скорочено **ANOVA**). На рисунку 3.7 наведено загальну схему такого аналізу.

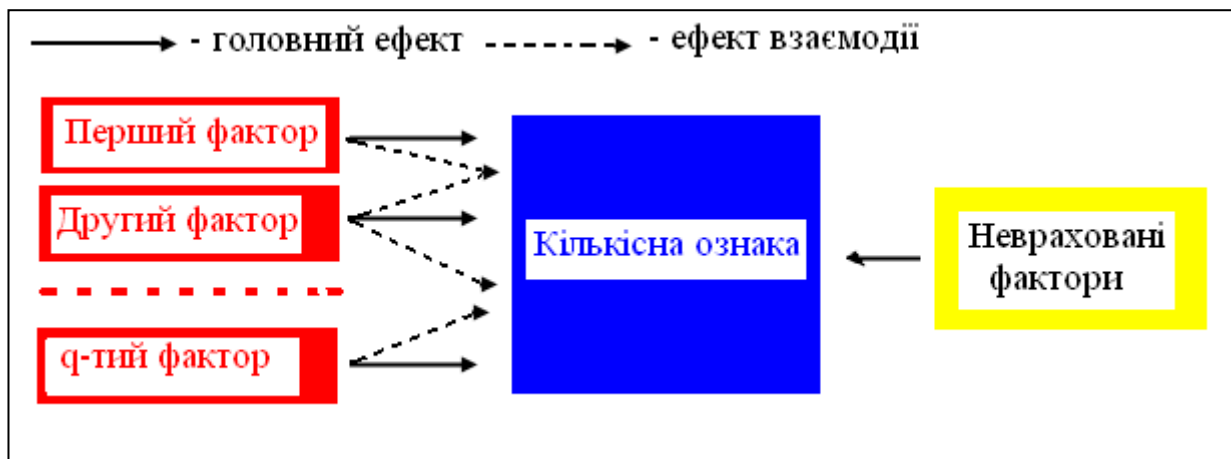


Рис. 3.7. Загальна схема дисперсійного аналізу

Дисперсійний аналіз базується на загальній лінійній моделі, яка має вигляд[1]:

$$y_{ij,k} = \mu + a_{1i} + a_{2j} \dots + a_{qk} + e_{ij,k}, \quad (3.14)$$

де $y_{ij,k}$ - значення кількісної ознаки тварини;

μ – популяційне середнє;

a_{1i} – ефект впливу i -го рівня першого фактора;

a_{2j} – ефект впливу j -го рівня другого фактора;

a_{qk} – ефект впливу k -го рівня q -го фактора;

q – число факторів;

$e_{ij,k}$ – вплив неврахованих факторів.

Сутність цієї моделі полягає в отриманні оцінок впливу рівнів всіх факторів, що входять до моделі, і розрахунку відповідних дисперсій.

Залежно від числа факторів розрізняють одно-факторний, двох-факторний і так далі дисперсійні аналізи.

3.5.2. Однофакторний дисперсійний аналіз

При одно-факторному дисперсійному аналізі проводиться вивчення впливу на кількісну ознаку лише одного фактора. Загальна лінійна модель при цьому має вигляд:

$$y_{ij} = M + A_i + e_{ij}, \quad (3.15)$$

де y_{ij} - значення кількісної ознаки тварини;

M – загальне середнє;

A_i – ефект впливу i -го рівня фактора A ;

e_{ij} – вплив неврахованих факторів.

Розрахунки проводяться згідно таблиці 3.1.

Таблиця 3.1.

Схема розрахунків при одно-факторному дисперсійному аналізі[1]

Джерело дисперсії	Сума квадратів відхилень, SS	Число ступенів свободи	Середній квадрат відхилень, MS	Критерій вірогідності Р.Фішера
Фактор А	$SS_A = \sum n_i (M_i - M)^2$	$\nu_A = \ell - 1$	$MS_A = SS_A / \nu_A$	$F = MS_{\Phi} / MS_H$
Невраховані фактори	$SS_H = \sum \sum (y_{ij} - M_i)^2$	$\nu_H = n - \ell$	$MS_H = SS_H / \nu_H$	
Повна дисперсія	$SS_{\Pi} = \sum \sum (y_{ij} - M)^2$	$\nu_{\Pi} = n - 1$		

Примітка: M – загальне середнє значення кількісної ознаки; ℓ – число рівнів фактора A ; n – загальне число спостережень; M_i – середнє значення ознаки для i -го рівня фактора A ; n_i – число спостережень в межах i -го рівня; y_{ij} – значення кількісної ознаки для j -го спостереження в межах i -го рівня фактора.

Вірогідність впливу фактора визначають на основі значення критерію Р.Фішера з урахуванням чисел ступенів свободи (див. додатки 2, 3 і 4).

Окрім вірогідності впливу можна розрахувати ступінь впливу фактора на кількісну ознаку, наприклад, за методом Н.А.Плохінського [2]:

$$\eta^2 = (SS_A / SS_{\Pi}) \cdot 100\%. \quad (3.16)$$

Як приклад проведемо дисперсійний аналіз впливу бугайів-плідників на надої молока їх дочок на основі таких даних:

Бугай-плідник	Надої молока дочок	Середні значення надоїв по бугаях-плідниках
Б1	7560	7880
	8200	
Б2	7010	7405
	7800	
Б3	7250	7517
	7900	
	7400	
Загальне середнє значення	7589	-

Відповідно до таблиці 3.1. отримуємо наступні значення:

$$SS_A = 2 \cdot (7880,0 - 7589,0)^2 + 2 \cdot (7405,0 - 7589,0)^2 + 3 \cdot (7517,0 - 7589,0)^2 = 252626,0 \text{ кг}^2$$

$$SS_H = (7560,0 - 7880,0)^2 + (8200,0 - 7880,0)^2 + (7010,0 - 7405,0)^2 + (7800,0 - 7405,0)^2 + (7250,0 - 7517,0)^2 + (7900,0 - 7517,0)^2 + (7400,0 - 7517,0)^2 = 748517,0 \text{ кг}^2$$

$$SS_{\Pi} = (7560,0 - 7589,0)^2 + (8200,0 - 7589,0)^2 + (7010,0 - 7589,0)^2 + (7800,0 - 7589,0)^2 + (7250,0 - 7589,0)^2 + (7900,0 - 7589,0)^2 + (7400,0 - 7589,0)^2 = 1001287,0 \text{ кг}^2$$

$$v_A = 3 - 1 = 2$$

$$v_H = 7 - 3 = 4$$

$$v_{\Pi} = 7 - 1 = 6$$

$$MS_A = 252626,0 / 2 = 126313,0 \text{ кг}^2$$

$$MS_H = 748517,0 / 4 = 187129,0 \text{ кг}^2$$

В результаті отримуємо наступне значення критерію Р.Фішера:

$$F = 126313,0 / 187129,0 = 0,68$$

При числах ступенів свободи $\nu_A = 2$ і $\nu_H = 4$ критичне значення критерію Р.Фішера для 95%-го рівня вірогідності дорівнює 6,9443 (див. додаток 2). Оскільки отримане нами значення значно нижче, ми не можемо стверджувати про вірогідний вплив бугаїв-плідників на надої молока їх дочок.

Ступінь впливу бугаїв-плідників на надої дочок за методом Н.А.Плохінського дорівнює:

$$\eta^2 = (252626,0 / 1001287,0) \cdot 100\% = 25,2\%.$$

При використанні підходів дисперсійного аналізу необхідно притримуватись наступних вимог

- 1) нормальний розподіл значень підконтрольної ознаки в генеральній сукупності без явищ асиметрії або ексцеса;
- 2) рівність дисперсій в порівнюваних генеральних сукупностях;
- 3) випадковий та незалежний характер вибірки.

Таким чином генеральну сукупність або вибірку необхідно перевіряти на відповідність існуючим вимогам.

3.5.3. Двофакторний дисперсійний аналіз

При двофакторному дисперсійному аналізі проводиться вивчення впливу на кількісну ознаку двох факторів. При цьому може вивчатися не тільки вплив кожного фактора окремо (головні ефекти), але й ефект взаємодії цих двох факторів. Загальна лінійна модель при цьому має вигляд:

$$y_{ijm} = M + A_i + B_j + (AB)_{ij} + e_{ijm}, \quad (3.17)$$

де y_{ijm} – значення кількісної ознаки тварини;

M – загальне середнє;

A_i – головний ефект впливу i -го рівня фактора A ;

B_j – головний ефект впливу j -го рівня фактора B ;

$(AB)_{ij}$ – ефект взаємодії i -го рівня фактора A і j -го рівня фактора B ;

e_{ijm} – вплив неврахованих факторів.

Розрахунки проводяться згідно таблиці 3.2.

Таблиця 3.2.

Розрахунки при двофакторному дисперсійному аналізі
(при рівному числі спостережень по сполученнях рівнів факторів A і B)[1]

Джерело дисперсії	Сума квадратів відхилень	Число ступенів свободи	Середній квадрат відхилень	Критерій вірогідності Р.Фішера
Фактор А	$SS_A = L_A k \sum (M_{Ai} - M)^2$	$v_A = L_A - 1$	$MS_A = SS_A / v_A$	$F_A = MS_A / MS_H$
Фактор Б	$SS_B = L_B k \sum (M_{Bj} - M)^2$	$v_B = L_B - 1$	$MS_B = SS_B / v_B$	$F_B = MS_B / MS_H$
Взаємодія факторів А і Б	$SS_{AB} = k \sum \sum (M_{AiBj} - M_{Ai} - M_{Bj} + M)^2$	$v_{AB} = (L_A - 1) \cdot (L_B - 1)$	$MS_{AB} = SS_{AB} / v_{AB}$	$F_{AB} = MS_{AB} / MS_H$
Невраховані фактори	$SS_H = \sum \sum \sum (y_{ijm} - M_{AiBj})^2$	$v_H = L_A L_B (k - 1)$	$MS_H = SS_H / v_H$	
Повна дисперсія	$SS_{\Pi} = \sum \sum \sum (y_{ijm} - M)^2$	$v_{\Pi} = n - 1$		

Примітка: M – загальне середнє значення кількісної ознаки; k – число спостережень по сполученнях рівнів факторів A і B ; M_{Ai} – середнє значення ознаки для i -го рівня фактора A ; M_{Bj} – середнє значення ознаки для j -го рівня фактора B ; M_{AiBj} – середнє значення ознаки для сполучення i -го рівня фактора

A і j-го рівня фактора Б; L_A – число рівнів фактора А; L_B – число рівнів фактора Б.

Для прикладу, проведемо двох-факторний дисперсійний аналіз впливу стада і бугаїв-плідників на надой молока корів на основі таких даних:

Стадо (фактор А)	Бугай-плідник (фактор Б)	Надій молока, кг
А1	Б1	7500
		7200
	Б2	7850
		7340
А2	Б1	8340
		9120
	Б2	8600
		9010

Маємо наступні показники згідно з таблицею 3.2:

$$M = 8120,0 \text{ кг}$$

$$k = 2$$

$$M_{A1} = 7472,5 \text{ кг}$$

$$M_{A2} = 8767,5 \text{ кг}$$

$$M_{B1} = 8040,0 \text{ кг}$$

$$M_{B2} = 8200,0 \text{ кг}$$

$$M_{A1B1} = 7350,0 \text{ кг}$$

$$M_{A1B2} = 7595,0 \text{ кг}$$

$$M_{A2B1} = 8730,0 \text{ кг}$$

$$M_{A2B2} = 8805,0 \text{ кг}$$

$$L_A = 2$$

$$L_B = 2$$

$$SS_A = 2 \cdot 2 \cdot ((7472,5 - 8120,0)^2 + (8767,5 - 8120,0)^2) = 3354050,0 \text{ кг}^2$$

$$v_A = 2 - 1 = 1$$

$$MS_A = 3354050,0 / 1 = 3354050,0 \text{ кг}^2$$

$$SS_B = 2 \cdot 2 \cdot ((8040,0 - 8120,0)^2 + (8200,0 - 8120,0)^2) = 51200,0 \text{ кг}^2$$

$$v_B = 2 - 1 = 1$$

$$MS_B = 51200,0 / 1 = 51200,0 \text{ кг}^2$$

$$\begin{aligned} SS_{AB} &= 2 \cdot ((7350,0 - 7472,5 - 8040,0 + 8120,0)^2 \\ &+ (7595,0 - 7472,5 - 8200,0 + 8120,0)^2 + (8730,0 - 8767,5 - 8040,0 + 8120,0)^2 \\ &+ (8805,0 - 8767,5 - 8200,0 + 8120,0)^2) \\ &= 14450,0 \text{ кг}^2 \end{aligned}$$

$$v_{AB} = (2 - 1) \cdot (2 - 1) = 1$$

$$MS_{AB} = 14450,0 / 1 = 14450,0 \text{ кг}^2$$

$$\begin{aligned} SS_H &= (7500,0 - 7350,0)^2 + (7200,0 - 7350,0)^2 + (7850 - 7395,0)^2 \\ &+ (7340 - 7395,0)^2 + (8340,0 - 8730,0)^2 + (9120,0 - 8730,0)^2 \end{aligned}$$

$$+(8600,0 - 8805,0)^2 + (9010,0 - 8805,0)^2 \\ = 643300,0 \text{ кг}^2$$

$$v_H = 2 \cdot 2 \cdot (2 - 1) = 4$$

$$MS_H = 643300,0 / 4 = 160825,0 \text{ кг}^2$$

$$SS_{II} = (7500,0 - 8120,0)^2 + (7200,0 - 8120,0)^2 + (7850,0 - 8120,0)^2 \\ + (7340,0 - 8120,0)^2 + (8340,0 - 8120,0)^2 + (9120,0 - 8120,0)^2 \\ + (8600,0 - 8120,0)^2 + (9010,0 - 8120,0)^2 \\ = 3983000,0 \text{ кг}^2$$

В результаті отримуємо наступні значення критерію Р.Фішера:

$$F_A = 3354050,0 / 160825,0 = 20,86$$

$$F_B = 51200,0 / 160825,0 = 0,32$$

$$F_{AB} = 14450,0 / 160825,0 = 0,09$$

При числах ступенів свободи $v_A = 1$ і $v_H = 4$ критичне значення критерію Р.Фішера для 97,5%-го рівня вірогідності дорівнює 12,218, а для 99,0%-го рівня вірогідності 21,198 (див. додаток 4). Таким чином, ми можемо стверджувати, що вплив фактора стада у нашому випадку є вірогідним при 97,5%-му рівні довіри. Що стосується фактору бугая-плідника і взаємодії факторів стада і бугая-плідника, то їх вплив не є вірогідним.

Ступені впливу факторів стада (η_A^2), бугая-плідника (η_B^2) і взаємодії цих факторів (η_{AB}^2) на надої дочок за методом Н.А.Плохінського дорівнюють:

$$\eta_A^2 = (3354050,0 / 3983000,0) \cdot 100\% = 84,2\%.$$

$$\eta_B^2 = (51200,0 / 3983000,0) \cdot 100\% = 1,3\%.$$

$$\eta_{AB}^2 = (14450,0 / 3983000,0) \cdot 100\% = 0,4\%.$$

Таким чином виявлено вплив кожного з цих факторів на величину та мінливість надою в процентах. При такому аналізі фактор бугая-плідника (η_B^2) можна віднести до генетичного фактору і розрахувати можливі зміни в стаді по надою за таких умов.

Питання

1. Навести класифікацію ознак тварин. Навести приклади різних типів ознак.
2. Навести статистичні показники, які характеризують розподіл кількісної ознаки.
3. Навести основні характеристики нормального розподілу кількісних ознак.
4. Дати визначення коефіцієнта кореляції. Навести формулу, за якою він розраховується.
5. Дати визначення коефіцієнта регресії. Навести формулу, за якою він розраховується.
6. Дати загальне описання дисперсійного аналізу.
7. Дати описання одно-факторного дисперсійного аналізу
8. Дати описання дво-факторного дисперсійного аналізу

Перелік посилань

1. Афифи А., С. Эйзен Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. Москва, «Мир», 1982, С.488.
2. Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970.
3. Okut H. Applications of statistics in quantitative traits. In: KhatibH. Molecular and Quantitative Animal Genetics. JohnWiley&Sons, Inc., 2015, 331 pp.

4. Методи розведення тварин

4.1. Відбір

Головною рушійною силою селекції є відбір. **Відбір** (англ. **selection**) визначається як диференційоване (від англ. **difference** – розбіжність, різниця; в нашому випадку це різниця між генотипами або групами тварин які належать до різних груп за походженням) відтворення генотипів, тобто переважне розмноження тварин, які мають певні особливості [4]. Результатом відбору є зміни частот алелей, що веде до зміни середнього значення ознаки (ознак), за якою ведеться відбір. Розрізняють **критерій відбору** (англ. **selection criterion**) – ознаку (або комплекс ознак), за якою безпосередньо ведеться відбір, і **ціль розведення** (англ. **breeding objective**) - ознаку (або комплекс ознак), значення яких в результаті відбору має бути змінене у бажаному напрямі. Критерій відбору і ціль розведення не завжди співпадають, так у молочному скотарстві часто ціль розведення передбачає зниження частоти захворюваності на мастит, а критерієм відбору слугує концентрація соматичних клітин в молоці, яка тісно пов'язана із захворюваністю на мастит, та є більш зручною з точки зору племінного обліку. **Селекційний диференціал** (англ. **selection differential, SD**) – різниця між середнім значенням цілі розведення відібраних батьків і середнім значенням цілі розведення всього батьківського покоління.

Результат відбору виражається величиною, яку називають відповіддю на відбір. **Відповідь на відбір** (англ. **response to selection, R**) – це різниця між середнім значенням цілі розведення потомків відібраних батьків і середнім значенням цілі розведення всього батьківського покоління:

$$R = M_O - M_P, \quad (4.1)$$

де M_O – середнє значення цілі розведення потомків відібраних батьків;

M_P – середнє значення цілі розведення всього батьківського покоління.

На рис. 4.1 наведено загальну схему такого відбору.

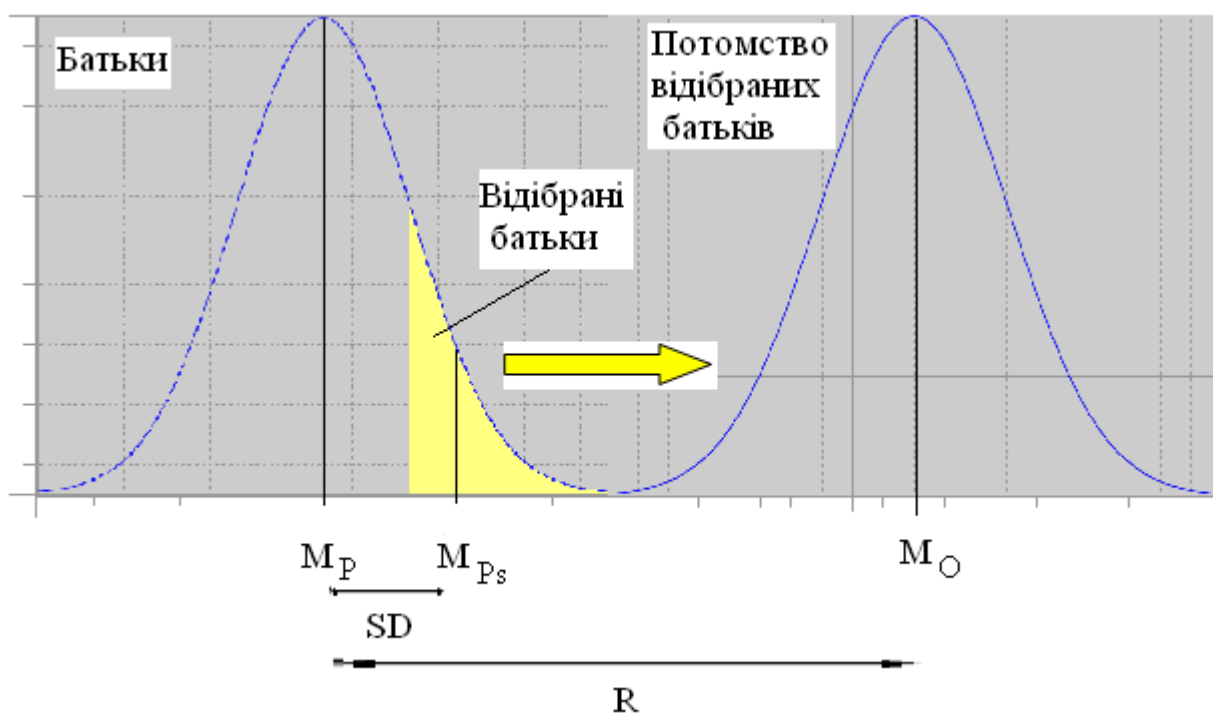


Рис. 4.1. Загальна схема відбору (M_P – середнє значення цілі розведення всього батьківського покоління, M_{Ps} – середнє значення цілі розведення відібраних батьків, M_O – середнє значення цілі розведення потомків відібраних батьків, SD – селекційний диференціал, R – відповідь на відбір)

Можна показати, що відповідь на відбір дорівнює генетичній перевазі відібраних батьків перед всім батьківським поколінням за значенням цілі розведення [23]. Вона може бути передбачена на основі стандартного рівняння лінійної регресії:

$$\hat{g}^* = g + b_{gI} (\bar{I}^* - \bar{I}), \quad (4.2)$$

де $\hat{g}^*$ – передбачена середня генетична цінність відібраних батьків за ціллю розведення;

g – середня генетична цінність всього батьківського покоління за ціллю розведення;

$\bar{I}^*$ – середнє значення критерію відбору відібраних батьків;

$\bar{I}$ – середнє значення критерію відбору всього батьківського покоління;

b_{gI} – коефіцієнт регресії генетичної цінності за ціллю розведення на критерій відбору.

Величину $b_{gI}(\bar{I}^* - \bar{I})$ називають **генетичною перевагою** (англ. **genetic superiority**) відібраних батьків:

$$S = b_{gI} (\bar{I}^* - \bar{I}). \quad (4.3)$$

Інтенсивність відбору (англ. **selection intensity**, позначається літерою «i») визначається як різниця між середніми значеннями критерію відбору відібраних батьків і всього батьківського покоління в одиницях стандартного відхилення (σ_I):

$$i = (\bar{I}^* - \bar{I})/\sigma_I, \quad (4.4)$$

звідки

$$(\bar{I}^* - \bar{I}) = i \sigma_I. \quad (4.5)$$

Інтенсивність відбору залежить від частки відібраних батьків, p , та при нормальному розподілі значень критерію відбору розраховується за формулою:

$$i = z/p, \quad (4.6)$$

де z – ордината кривої нормального розподілу, яка відповідає точці відсікання x (рис. 4.2); вона дорівнює:

$$z = \frac{\exp(-\frac{1}{2} x^2)}{\sqrt{2\pi}} \quad (4.7)$$

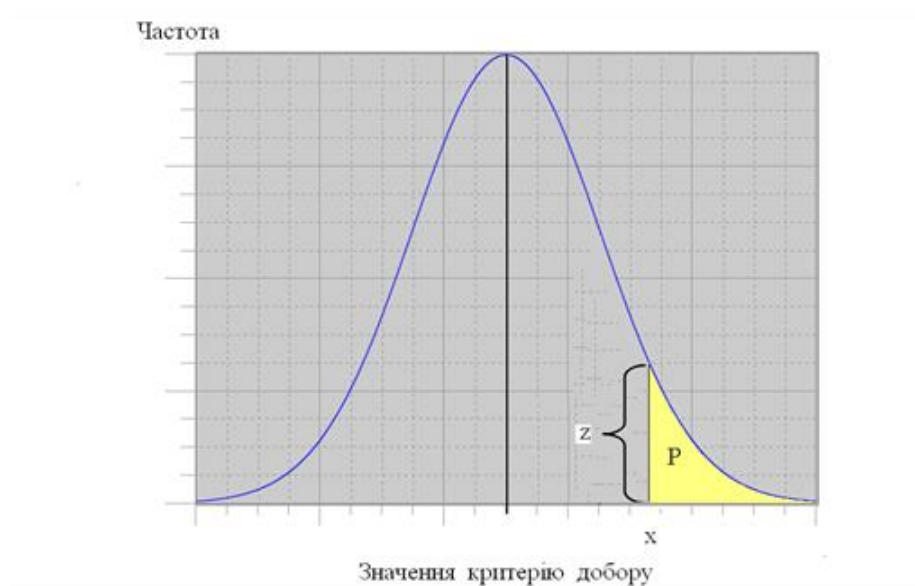


Рис.4.2. Зв'язок між часткою відібраних тварин (p), точкою перерізу (x) і ординатою кривої нормального розподілу (z).

На рисунку 4.3 показано зв'язок між інтенсивністю відбору і часткою відібраних тварин.

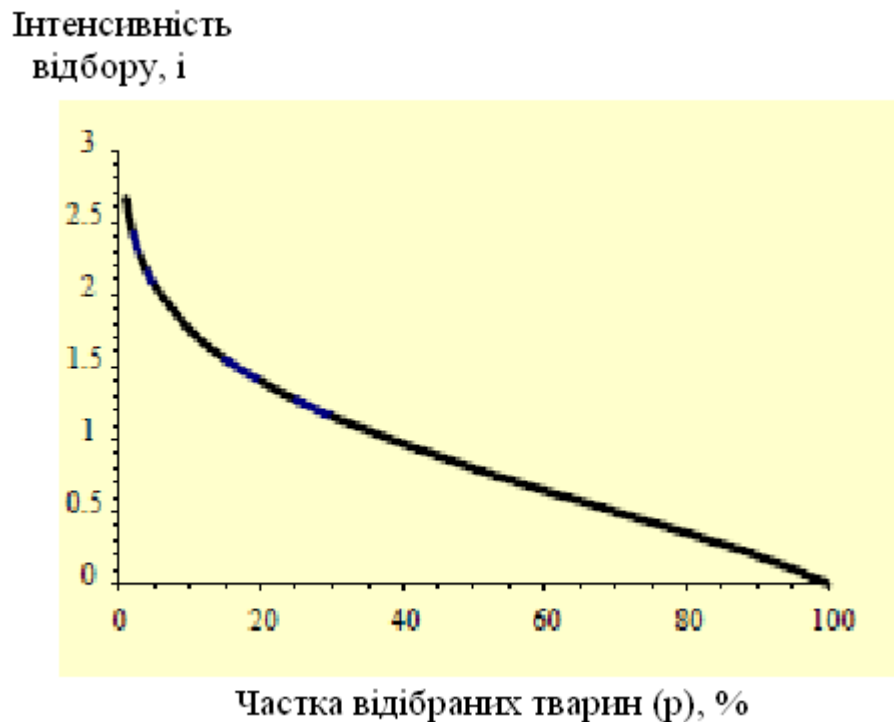


Рис. 4.3. Зв'язок між інтенсивністю відбору і часткою відібраних тварин

Підставивши формулу 4.5 у формулу 4.3 отримуємо:

$$S = b_{gI} i \sigma_I. \quad (4.8)$$

Згідно з теорією регресійного аналізу (див. розд. 3)

$$b_{gI} = r_{gI} \frac{\sigma_g}{\sigma_I} \quad (4.9)$$

де r_{gI} - коефіцієнт кореляції між критерієм відбору і ціллю розведення;
 σ_g і σ_I - стандартні відхилення цілі і критерію відбору, відповідно.

Тоді

$$S = r_{gI} \frac{\sigma_g}{\sigma_I} i \sigma_I. \quad (4.10)$$

Таким чином, оскільки $R = S$, отримуємо наступну формулу відповіді на відбір за одне покоління:

$$R = i r_{gl} \sigma_g. \quad (4.11)$$

де i – інтенсивність відбору;

r_{gl} – коефіцієнт кореляції між критерієм відбору і ціллю розведення;

σ_g – стандартне відхилення цілі розведення.

Коефіцієнт кореляції між критерієм відбору і ціллю розведення називають **точністю відбору (англ. selection precision)**.

Формула 4.11 визначає величину відповіді на відбір за одне покоління. Інтервал між поколіннями дуже різниться у різних видів тварин, і навіть в межах одного виду він може бути різним у різних категорій тварин. Наприклад, у молочної худоби інтервал між поколіннями батьків бугаїв може сягати 7 – 8 років, тоді як у дочок корів – на рівні 4 років. Інтервал між поколіннями називають генераційним інтервалом. **Генераційний інтервал (англ. generation interval)** визначається як середній вік батьків, в якому народжується їх потомство.

Якщо параметри відбору (інтенсивність, точність, генераційний інтервал) однакові для самців і самиць, то відповідь на відбір за один рік може бути передбачена за формулою:

$$R = \frac{i r_{gl} \sigma_g}{L}. \quad (4.12)$$

де i – інтенсивність відбору;

r_{gl} – точність відбору;

σ_g – стандартне відхилення цілі розведення;

L – генераційний інтервал.

Як приклад розглянемо стадо молочних корів розміром 1000 голів з середнім надоєм молока 7000 кг і стандартним фенотипічним відхиленням (σ_y) надою молока 1400кг. Припустимо, що 10% корів з найнижчим надоєм молока

вибраковуюють, тобто частка корів, яких відбирають для відтворення стада, дорівнює 0,9 (100% - 10% = 90%), і інтенсивність відбору згідно з формулою 4.6 дорівнює 0,2. При відборі за фенотипом точність відбору дорівнює квадратному кореню з коефіцієнта успадкованості - h (див. розд. 6.2). Тоді при коефіцієнті успадкованості надою молока (h^2) 0,25 величина h буде дорівнювати 0,5. Стандартне генетичне відхилення надою молока буде дорівнювати $\sigma_g = h \cdot \sigma_y = 0,5 \cdot 1400 = 700$ кг. Генераційний інтервал молочних корів дорівнює 4 рокам. Таким чином, згідно з формулою 4.12 отримуємо наступне значення відповіді на відбір:

$$R = \frac{0,2 \times 0,5 \times 700}{4} = 17,5 \text{ кг.}$$

Слід зазначити, що на практиці відбір за різними категоріями тварин ведеться з різною інтенсивністю, точністю відбору і при різних значеннях генераційного інтервалу, що дещо ускладнює розрахунки (див. розд. 7).

З точки зору критерію можна виділити три типи відбору:

- відбір за фенотипом (масовий відбір) коли відбір тварин ведеться за фенотиповим значенням ознаки (ознак), це найбільш простий але і найменш ефективний тип відбору (див. розд. 6.2);
- відбір за селекційним індексом, коли відбір ведеться за значенням селекційного індексу – рівняння лінійної регресії, в якому комбінується інформація з різних джерел, до яких відносять власні дані тварини і дані про її родичів (батьків, сибсів, напівсибсів, нащадків), що дозволяє суттєво підвищити точність відбору (див. розд. 6.3);
- відбір за оцінкою племінної цінності, отриманою з використанням методу BLUP – найбільш точний тип відбору, оскільки цей метод забезпечує оптимальне використання всієї наявної інформації (дані про тварину і всіх її родичів) при одночасному корегуванні цих даних на можливий вплив середовищних факторів (див. розд. 6.4).

На рис. 4.4., 4.5 і 4.6 наведено схеми цих трьох підходів при відборі за двома ознаками.



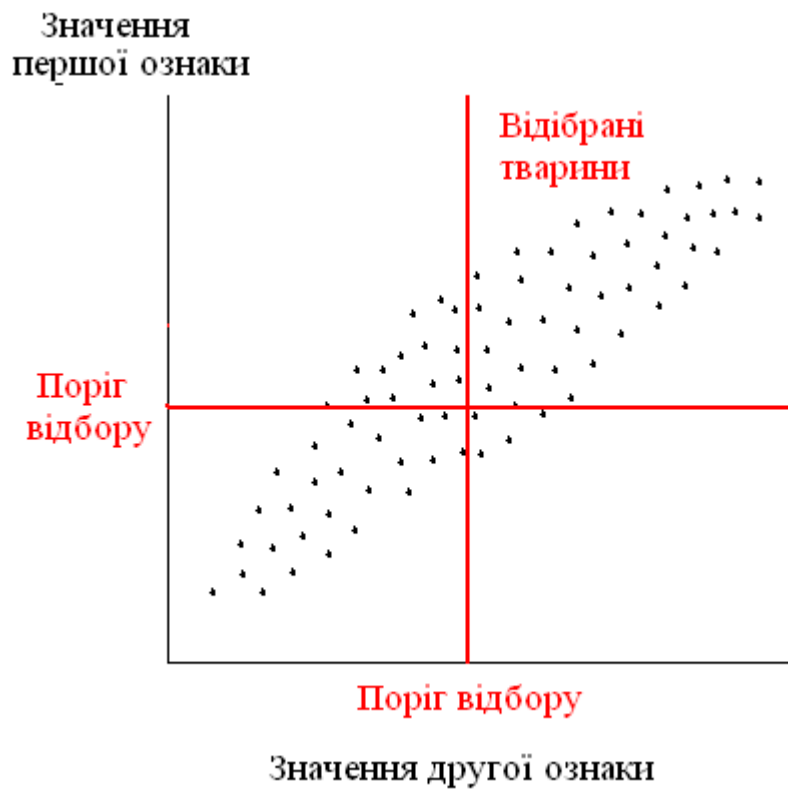


Рис. 4.5. Схема при незалежних рівнях бракування за двома ознаками.

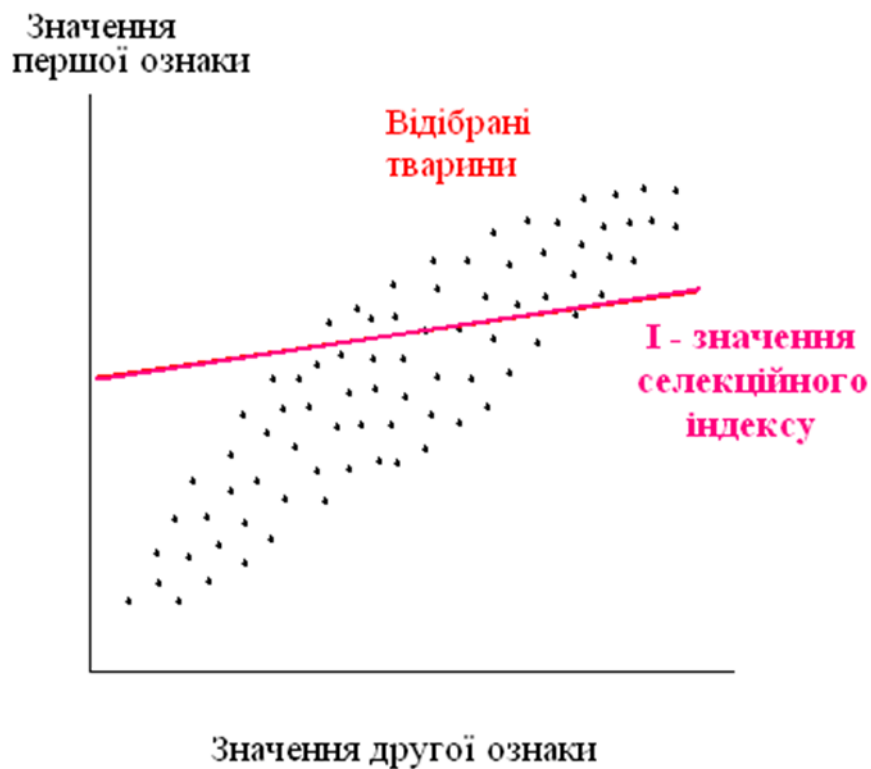


Рис. 4.6. Схема відбору за двома ознаками з використанням селекційного індексу.

Л.Хейзель і Дж.Лаш [26] провели порівняння цих трьох підходів і показали, що відбір при незалежних рівнях бракування більш ефективний, ніж тандемний відбір, але найбільш ефективним виявився відбір за економічним селекційним індексом. Вони також довели, що при відборі за економічним селекційним індексом відповідь на відбір за кожною окремою ознакою в $\sqrt{n}$ разів менше, ніж він може бути при відборі лише за цією однією ознакою. Проте прибутковість тварин завжди залежить від комплексу ознак, тому відбір за економічним селекційним індексом став стандартним підходом в селекції.

У сучасному тваринництві використовують два методи відбору:

- відсікаючий відбір, коли всіх тварин розподіляють за рангами відповідно до значень критерію добору і відбирають тих, значення критерію відбору яких перевищує певний поріг ;
- поетапний відбір, коли тварин відбирають у декілька етапів; при цьому тварини, які не були відібрані на певному етапі (тобто були вибраковані), не можуть бути відібрані на наступному етапі; наприклад, в традиційних селекційних програмах у молочному скотарстві молодих бугайців відбирають за середнім значенням племінної цінності їх батьків, після чого оцінюють якість сперми, енергію росту, екстер'єр, а потім проводять оцінку за потомством і після отримання даних про молочну продуктивність і інші ознаки їх дочок проводять остаточний відбір. Сперму кращих бугаїв використовують для осіменіння кращого маточного поголів'я для отримання максимального ефекту відповідь на відбір (див **response to selection**) у тварин наступного покоління. Саме цим і забезпечується прогрес в селекції.

4.2. Розведення із застосуванням інбридингу

Інбридинг (від англ. **inbreeding**) – це схрещування споріднених між собою тварин. Інбридинг неможливо уникнути в популяціях обмеженого розміру, але він має місце також при цілеспрямованому схрещуванні родичів. Інбридинг призводить до зменшення числа гетерозигот і в кінцевому рахунку спричинює повну гомозиготність [4, 38].

Для оцінки ступеню спорідненості окремих тварин може бути використаний метод визначення рядів предків, запронований А. Шапоружем.

А. Шапоруж – німецький вчений, який у 1909 році запропонував метод оцінки спорідненості **пробанда** (від англ. **proband**) – особини, яка слугує відправною точкою при дослідженні родоводу та у якої в родоводі повторюється один і той же предок. Для цього римськими цифрами позначають ряд загального предка спочатку з материнського боку родоводу, а потім з батьківського. Приклад застосування метода Шапоружа наведено в таблиці 4.1.

Таблиця 4.1.

Родовід корови Альфи

Альфа (засновник родоводу-пробанд)				
I ряд	М Біла		Б Вектор	
II ряд	ММ Білка	БМ Варяг	МБ Алая	ББВітязь
III ряд	МММБелуга	МБМВеселий	ММБАстра	БББВаряг

У наведеному родоводі корови Альфи видно, що інбридинг здійснено на плідника **Варяга**. Ліву частину родоводу ми позначаємо цифрою II, а праву, де також знаходиться загальний предок **Варяг** – цифрою III. Таким чином, загальна ступінь спорідненості пробанда, яким є **Альфа**, ми записуємо в співвідношенні II-III на **Варяга**.

Для отримання кількісної оцінки рівня гомозиготності використовується коефіцієнт інбридингу, який був запронований С.Райтом [68].

Коефіцієнт інбридингу(англ. **coefficient of inbreeding**, позначається літерою **F**) – це вірогідність того, що два алелі в будь-якому локусі тварини

ідентичні за походженням (отримані від одного предка) відносно базової популяції [4, 38]. Коефіцієнт інбридингу відображає рівень гомозиготності особини. Коефіцієнт інбридингу тварини за С.Райтом розраховується за формулою [68]:

$$F = \sum 0,5^{n_1 + n_2 + 1} (1 + F_a) \quad (4.13)$$

де n_1 і n_2 – число поколінь від тварини-пробанда до загального предка по батьківській і материнській сторонам родоводу, відповідно;

F_a – коефіцієнт інбридингу загального предка;

$\sum$ – знак суми, тобто спочатку проводяться розрахунки величин $0,5^{n_1 + n_2 + 1}$ (їх називають частковими коефіцієнтами інбридингу) по кожному загальному предку, а потім отримані величини підсумовують.

Таблиця 4.2.

Визначення коефіцієнта гомозиготності за формулою $(\frac{1}{2})^n$ в залежності від кількості рядів предків між пробандом та твариною на яку допущено інбридинг.

$\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n^2+1}$	Коефіцієнт зростання гомозиготності		$\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n^2+1}$	Коефіцієнт зростання гомозиготності	
	в відсотках	в долях одиниці		в відсотках	в долях одиниці
$\left(\frac{1}{2}\right)^1$	50	0,5000	$\left(\frac{1}{2}\right)^6$	1,56	0,0156
$\left(\frac{1}{2}\right)^2$	25	0,2500	$\left(\frac{1}{2}\right)^7$	0,78	0,0078
$\left(\frac{1}{2}\right)^3$	12,5	0,1250	$\left(\frac{1}{2}\right)^8$	0,39	0,0039
$\left(\frac{1}{2}\right)^4$	6,25	0,0625	$\left(\frac{1}{2}\right)^9$	0,20	0,0020
$\left(\frac{1}{2}\right)^5$	3,13	0,0313	$\left(\frac{1}{2}\right)^{10}$	0,10	0,0010

Примітка: 50% коефіцієнта гомозиготності можливо при самозапиленні рослин

На рисунках 4.7 – 4.9 наведено приклади розрахунку коефіцієнта інбридингу тварин.

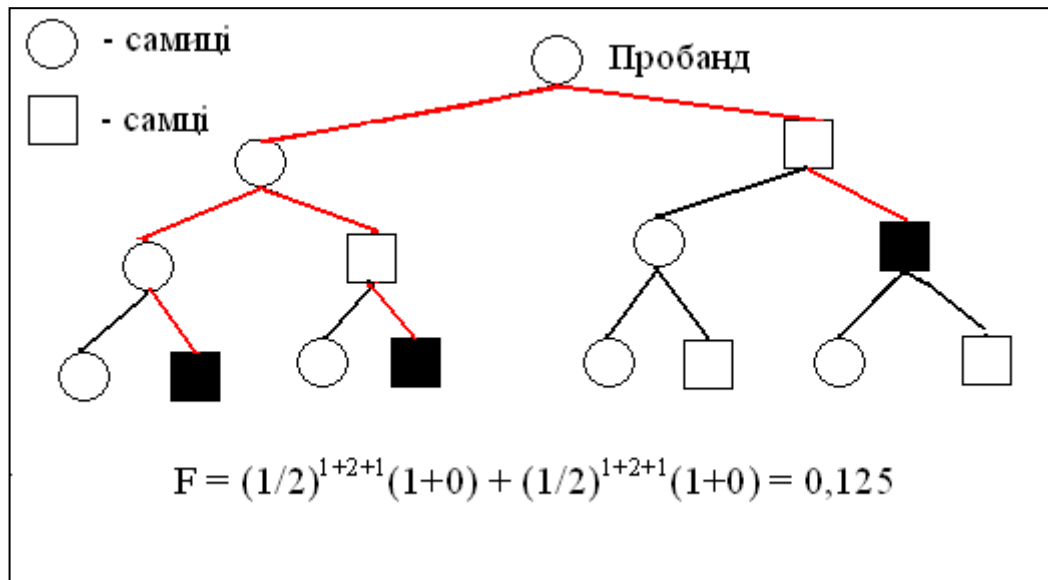


Рис.4.7. Приклад N1 розрахунку коефіцієнта інбридингу (F) пробанда (чорним квадратом позначено загального предка батька і матері).

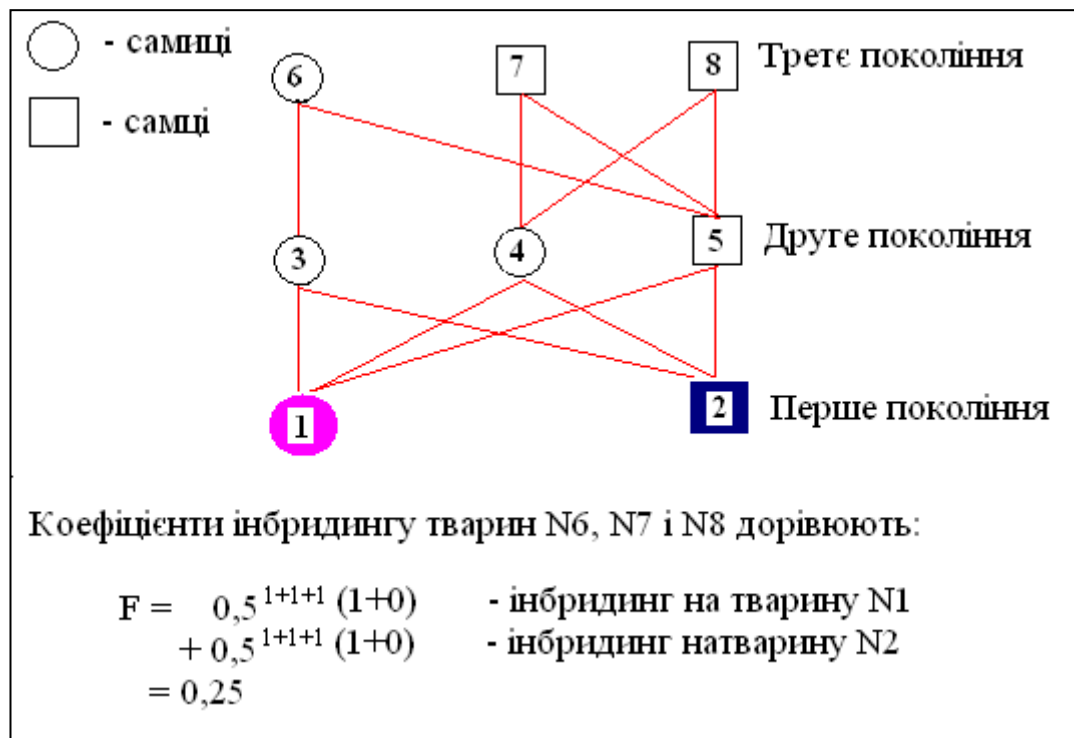


Рис.4.8. Приклад N2 розрахунку коефіцієнта інбридингу (F).

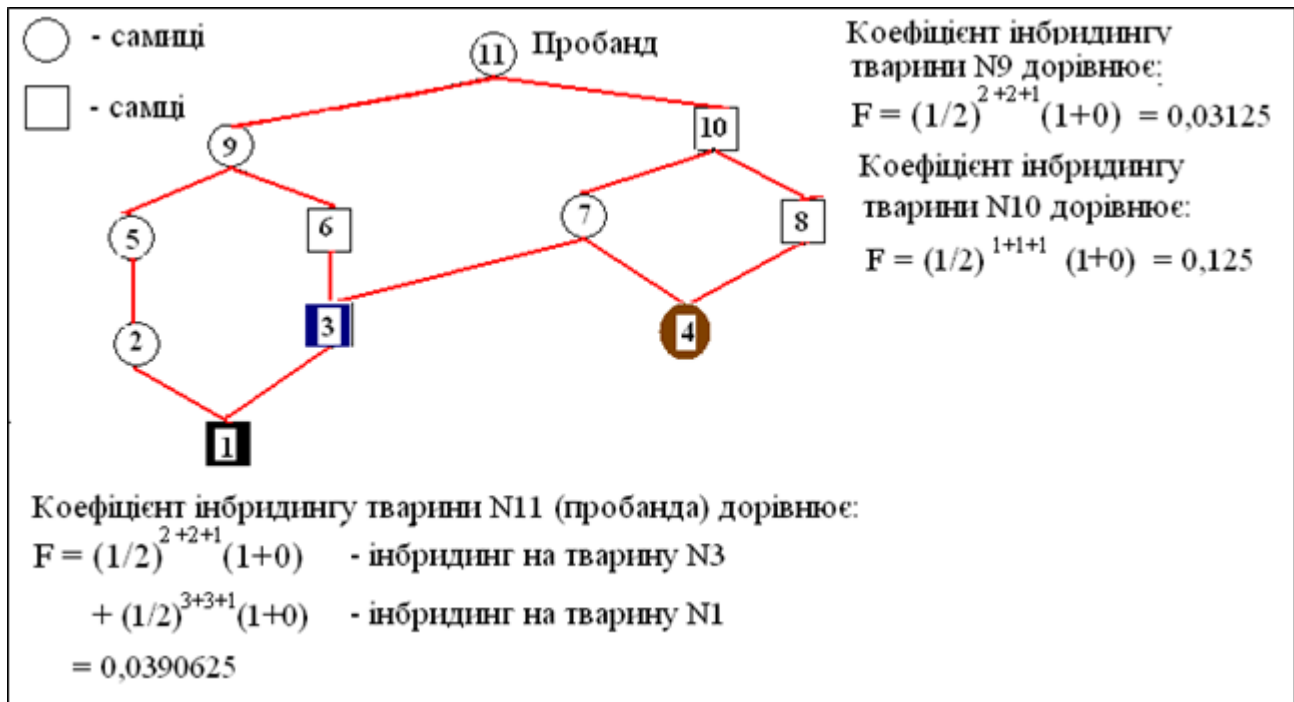


Рис.4.9. Приклад N3 розрахунку коефіцієнта інбридингу (F).

Коефіцієнт інбридингу тварини залежить від ступеня спорідненості її батьків, який виражається коефіцієнтом спорідненості за С.Райтом. Коефіцієнт спорідненості (R_{XY}) між тваринами X і Y розраховується за формулою [68]:

$$R_{XY} = \sum 0,5^{n_1+n_2} \frac{1 + F_a}{\sqrt{((1 + F_X) \cdot (1 + F_Y))}} \quad (4.14)$$

де n_1 і n_2 – число поколінь від тварин X і Y до загального предка, відповідно;

F_a – коефіцієнт інбридингу загального предка;

F_X і F_Y – коефіцієнти інбридингу тварин X і Y, відповідно;

$\sum$ – знак суми, тобто розрахунки проводяться по кожному загальному предку, а потім отримані величини підсумовують.

Коефіцієнт інбридингу тварини дорівнює половині коефіцієнту спорідненості її батьків:

$$F = \frac{1}{2} R_{XY}. \quad (4.15)$$

Фактичний рівень інбридингу є відносним стосовно деякої базової популяції, члени якої вважаються не спорідненими і не інбредними. На практиці базовою є популяція, з якої починається облік родоводів, тобто. батьки членів якої невідомі. Відповідно, популяції, в яких записи родоводів ведуться в ряді великої кількості поколінь, мають, як правило, найвищий рівень інбридингу.

З інбридингом тісно пов'язане явище, відоме як генетичний дрейф.

Генетичний дрейф (англ. **genetic drift**) – це випадкові зміни частот алелів в ряді поколінь у результаті кінцевого розміру популяції [12]. Як наслідок, дрейф призводить до втрати певних алелів. Теоретично інбридинг може спостерігатися і за відсутності дрейфу, а саме у популяції нескінченного розміру, при наданні переваги схрещуванню родичів. Проте не буває генетичного дрейфу без інбридингу, оскільки у популяції обмеженого розміру неможливо уникнути схрещування родичів. Наслідки як дрейфу (випадкові зміни частот алелів), так і інбридингу (перерозподіл генотипів) можуть бути виміряні з використанням коефіцієнта інбридингу.

Окрім зміни середнього значення ознаки, інбридинг також призводить до змін генетичної дисперсії. Зв'язок між рівнем інбридингу і генетичною дисперсією складний і результат залежить від генетичного контролю ознаки. В кінцевому результаті інбридинг обумовлює зменшення адитивної генетичної дисперсії в результаті фіксації певних алелів.

Можна виділити два типи інбридингу: інбридинг, який є наслідком цілеспрямованого підбору споріднених тварин з метою збільшення у генотипах потомства частки генів певного предка, і інбридинг, обумовлений обмеженістю розміру популяції. Другий тип інбридингу не може бути повністю подоланий.

Швидкість росту інбридингу (ΔF) в популяції визначається як [4]:

$$\Delta F = \frac{\bar{F}_t - \bar{F}_{t-1}}{1 - \bar{F}_{t-1}}, \quad (4.16)$$

де t – номер покоління;

F_t і F_{t-1} – середні коефіцієнти інбридингу відповідно в t -му і $t-1$ -му поколіннях.

За відсутності відбору швидкість росту інбридингу залежить від числа батьків і матерів та визначається за формулою [4]:

$$\Delta F = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f} \quad (4.17)$$

де N_m і N_f – відповідно число батьків і матерів.

Часто швидкість росту інбридингу виражається через показник, іменований як ефективна чисельність популяції (N_e) та визначається за формулою [4]:

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F} \quad (4.18)$$

Треба враховувати, що ефективна чисельність популяції не пов'язана з фактичним числом тварин у популяції, вона лише відображає швидкість росту інбридингу в іншій шкалі. Наприклад, у глобальній (всесвітній) популяції голштинської худоби, яка нараховує десятки мільйони корів, швидкість росту інбридингу (ΔF) становить близько 1% на покоління (у формулі позначена як 0,01), тому її ефективна чисельність дорівнює $N_e = \frac{1}{2 \cdot 0,01} = 50$ тварин.

За наявності відбору рівняння (4.17) не може бути застосоване, оскільки внески батьків із різною племінною цінністю в майбутні покоління будуть різними. У такому випадку швидкість росту інбридингу виражається функцією генетичних внесків батьків [66]:

$$\Delta F = \frac{1}{4N^2} \sum_{i=1}^N r_i^2 \quad (4.19)$$

де r_i – довгостроковий генетичний внесок i -го предка;

N – число батьків в поточному поколінні популяції.

Підсумовування проводиться по всіх батьках у даному поколінні, таким чином, сума внесків дорівнює 1.

З інбридингом пов'язаний феномен, відомий як інбредна депресія. **Інбредна депресія** (англ. **inbreeding depression**) – негативний вплив

інбридингу на рівень продуктивності, відтворення, життєздатності та інші ознаки тварин. Інбредну депресію досліджував і обговорював ще Ч.Дарвін [1,2]. Інбредну депресію було виявлено як у домашніх тварин [5, 53, 60, 62–65], так і в популяціях диких тварин [16, 22, 33]. В таблиці 4.3 наведено оцінки величини інбредної депресії для ряду ознак молочної худоби [53].

Таблиця 4.3.

Оцінки величини інбредної депресії для ряду ознак молочної худоби при збільшенні коефіцієнта інбридингу на 1% [53].

Ознака	Величина інбредної депресії
Вік при першому отеленні, днів	+0,6
Тривалість продуктивного життя, днів	-6,0
Зажиттєвий надій молока, кг	-177,2
Зажиттєва кількість молочного жиру, кг	-6,0
Зажиттєва кількість молочного білка, кг	-5,5

Відбір на зниження негативного впливу інбридингу відіграє, очевидно, головну роль в еволюції систем генетичної само-несумісності у рослин, що самозапилюються [13, 59] і певних поведінкових механізмів, що перешкоджають схрещуванню близькоспоріднених тварин [48]. Такі адаптації ілюструють важливість інбридингу як еволюційної сили.

Прискорений ріст рівня інбридингу в популяціях сільськогосподарських тварин визначається рядом факторів. По-перше, найбільш важливим є те, що направлений відбір обумовлює підвищення рівня інбридингу у порівнянні з випадковим відбором, оскільки відбір за спадковою ознакою збільшує вірогідність потрапляння родичів до групи відібраних тварин, у порівнянні з випадковим відбором. По-друге, такі репродуктивні технології, як штучне осіменіння і пересадка ембріонів, прискорили процес селекції. Це призвело до зменшення числа відібраних батьків і збільшило дисперсію репродуктивного успіху (розмір сімей, тобто число сибсів та напівсібсів) і, відповідно, підвищило рівень інбридингу [46]. По-третє, у порівнянні з відбором за фенотипом відбір за селекційними індексами, які містять інформацію про

родичів, призводить до збільшення відповіді на відбір, та одночасно до підвищення рівня інбридингу в силу більш вищої кореляції між значеннями критерію відбору у родичів [8]. Особливо це стосується відбору із застосуванням найкращого лінійного незміщеного передбачення (BLUP), за якого рівень інбридингу, у порівнянні з відбором за фенотипом, підвищується в ряді випадків у 3 рази [58]. Таким чином, розробка більш точних систем відбору загострила необхідність ефективного контролю рівня інбридингу.

Селекційні програми розробляються з метою створення генетичного прогресу в популяціях і контролю інбридингу. Оскільки інбридинг має негативні наслідки, що спонукає до пошуку балансу, коли відповідь на відбір компенсує негативний ефект інбридингу. Запропоновані для цього підходи (наприклад, обмеження числа відібраних синів від одного плідника) не є оптимальними. Тривала розробка статистичних інструментів, репродуктивних і молекулярних технологій сприяє подальшому прискоренню генетичного прогресу та одночасно підвищенню рівня інбридингу.

Ефективним методом контролю рівня інбридингу є відбір на основі оптимальних внесків [42, 67]. Цей метод оптимізує внески кандидатів на відбір для досягнення максимальної відповіді на відбір за одночасного обмеження рівня інбридингу.

Безліч питань, що стосуються наслідків інбридингу, не можуть бути належним чином враховані на основі теоретичних моделей або результатів, отриманих у популяціях сільськогосподарських тварин. Ця проблема може бути в значній мірі вирішена шляхом використання модельних тварин, таких як *Drosophila* та лабораторні миші.

Зміна середнього значення ознаки (S), детермінованої n - біалельними локусами (тобто локусами, для яких існує лише два алелі), внаслідок інбридингу (тобто інбредна депресія), за відсутності епістазу оцінюється як [4]:

$$S = 2F \sum_{i=1}^n p_i q_i d_i \quad (4.20)$$

де F – коефіцієнт інбридингу;

p_i і q_i – частоти алелей;

d_i – домінантне відхилення i -го локусу.

Таким чином, інbredна депресія має місце тільки за наявності домінування, при цьому рівень інbredної депресії залежить від частот алелей. Локуси з високим ступенем гетерозиготності ($P_i \approx q_i \approx 0,5$) дають більший вклад в інbredну депресію, ніж локуси з одним рідким алелем. Оскільки генетичний дрейф обумовлює варіювання частот алелей між популяціями, інbredна депресія має бути популяційно-специфічною.

Генетична основа інbredної депресії пояснюється двома головними гіпотезами. **Перша – гіпотеза неповного (часткового) домінування** [11, 18, 29, 32] пояснює інbredну депресію впливом шкідливих рецесивних алелей у гомозиготних особин: оскільки інбридинг призводить до збільшення частот гомозигот, шкідливі рецесивні алелі, які не проявляються у гетерозигот, проявляються в гомозиготному стані. **Друга – гіпотеза наддомінування** [11, 18], коли гетерозиготи переважають над обома гомозиготами, а зменшення частоти гетерозигот у результаті інбридингу призводить до зниження прояву наддомінування [13].

Ці дві гіпотези мають різні наслідки для еволюції. За неповного домінування відбір і дрейф повинні неминуче елімінувати всю мінливість, якщо тільки нові мутації не будуть її відновлювати. У випадку наддомінування відбір буде сприяти гетерозиготному стану більшості локусів, оскільки навіть за відсутності мутацій генетична мінливість буде зберігатись.

Гіпотези мають також різні наслідки для розведення тварин. За умови наддомінування помісне потомство повинно переважати обидві батьківські лінії. За неповного домінування чиста лінія, у генотипі якої поєднуються усі сприятливі алелі, буде краще ніж помісі.

Є свідчення, які підтверджують вірність обох гіпотез, хоча наявності частково рецесивних шкідливих мутацій достатньо для пояснення більшості прикладів інbredної депресії [17]. Дослідження по картуванню локусів

кількісних ознак (QTL) підтверджують обидві гіпотези [31,36]. Необхідно, проте, зазначити, що дві запропоновані гіпотези не є взаємовиключними: для одних локусів може мати місце неповне домінування, для інших – наддомінування.

Інбридинг не в однаковому ступені впливає на різні ознаки. Головним чином інбредна депресія притаманна ознакам, пов'язаним з пристосованістю, наприклад, життєздатність, плодючість, стійкість до захворювань [4, 19], в той час як інші ознаки, наприклад, розмір тіла в дорослому стані або число щетинок у дрозофіли [15, 19, 35], ознаки типу будови тіла у молочної худоби [43] слабо залежать від рівня інбридингу. М.А.ДеРоуз і Д.А.Рофф [19] дійшли висновку, що різниця між ознаками пристосованості та іншими ознаками є наслідком того, що останнім мало чи взагалі не властиві ефекти домінування. Однією з причин цього може бути те, що природний відбір за ознаками пристосованості більш ефективний, ніж за іншими ознаками.

Ознаки, які залежать від інбридингу, можуть взаємодіяти таким чином, що загальна пристосовуваність і економічна ефективність значно знижуються, як це простежується на прикладі овець [64, 65] і молочної худоби [53]. Комплементарний відносно до інбредної депресії феномен гетерозису [4] виявляє подібний характер в експериментах по схрещуванню молочної худоби, коли спостерігається значний ефект гетерозису по економічній ефективності, в той час як по ознаках, які визначають цю ефективність, він значно менший [14]. Цей феномен можна пояснити тим, що ознаки – компоненти пристосовуваності чи економічної ефективності поєднуються не адитивно, а мультиплікативно. Наприклад, розглянемо розмір гнізда свиней (кількість поросят в приплоді) і їх виживання від народження до відлучення. Якщо за відсутності інбридингу середній розмір гнізда дорівнює 10 головам при 90% виживаності, то відлученню підлягають 9 поросят. Якщо інбридинг спричинює зниження обох ознак на 10 %, таким чином розмір гнізда становитиме 9 голів, а виживаність 81 % , тоді до відлучення в гнізді буде в середньому 7,3 поросяти, тобто

зниження становитиме 19 %. Як наслідок ефект інбридингу в цілому буде більше, ніж для окремих ознак.

Складність механізму інбредної депресії, окрім іншого, проявляється в її залежності від умов зовнішнього середовища. В декількох лабораторних і польових дослідженнях було показано, що рівень інбредної депресії значно залежить від умов середовища, а саме, що вона сильніше виявляється в нових чи більш суворих умовах [10, 20, 22, 30, 34, 51] (рис. 4.10).

Однією з причин цього феномена є те, що в нових або стресових умовах починають виявлятися шкідливі алелі, які не виявляються у звичних (сприятливих) умовах [9, 49, 52, 57].

Експериментальні дослідження виявили суттєві відмінності за рівнем інбредної депресії між популяціями, між родинами всередині популяцій і між тваринами всередині родин [16, 21, 27, 33, 34, 37, 40, 43, 45, 50], що відповідає формулі 4.20, згідно з якою величина інбредної депресії залежить від частот алелей.

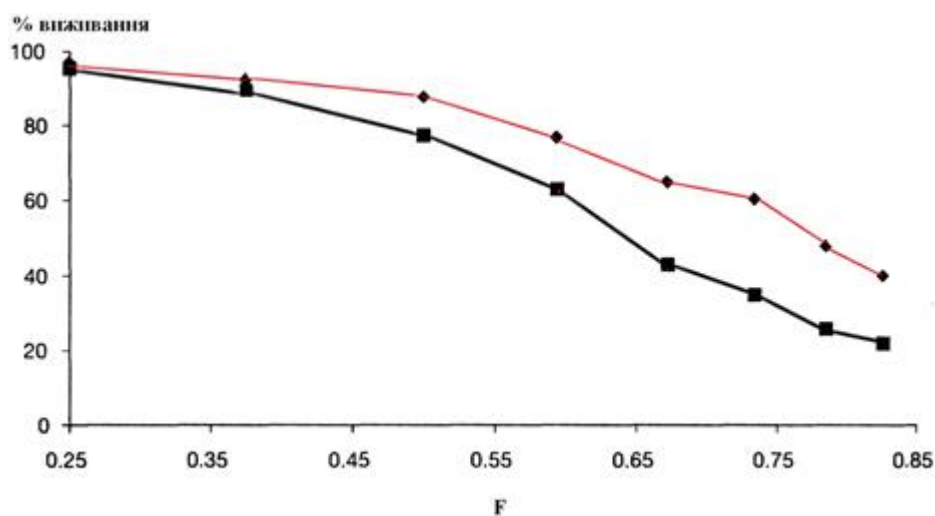


Рис. 4.10. Вживаність ліній *Drosophila melanogaster* в залежності від коефіцієнту інбридингу (F) у сприятливих (-) і стресових (додавання сульфату міді до їжі(-)) умовах [51].

Селекціонери іноді використовують терміни «старий» і «новий» інбридинг. Вважається, що «старий» інбридинг викликає інбредну депресію в

меншому ступеню, ніж «новий». «Старий» інбридинг повільно накопичується в ряді поколінь, в той час як «новий» є результатом близькоспорідненого спаровування (брат-сестра, батьки і їх потомство). Феномен, коли малі популяції, в яких інбридинг має місце в ряду декількох поколінь, зберігають значення ознаки, вперше спостерігав Ч.Дарвін (1876) на рослинах *L. romola*. Нині для описання цього явища використовується термін «послаблення генетичного тиску». Цей феномен пояснює, чому «старий» інбридинг виявляється не настільки шкідливим, як «новий»: спостерігається природний відбір, спрямований проти шкідливих алелей, що виявляються в результаті інбридингу. Результат послаблення ілюструється прикладом, наведеним на рис. 4.11, де порівнюються три лінії *Drosophila melanogaster*: аутбредна і дві інбредні, в яких досягнутий однаковий рівень інбридингу ($F \approx 0,67$), але з різною швидкістю ($\Delta F = 0,125$ и $\Delta F = 0,25$). У другій інбредній лінії інбредна депресія виявилась сильнішою [47].

Послаблення інбредної депресії найбільш ефективно при виконанні чотирьох умов. По-перше, коли середній ефект шкідливих мутацій сильний відносно ефективної чисельності популяцій (N_e). По-друге, за відсутності сильної взаємодії між локусами. По-третє, коли інбридинг накопичується повільно в ряді поколінь (рис. 4.11), так що природний відбір може протидіяти збільшенню частот гомозигот за алелями, яке обумовлює інбредну депресію. По-четверте, коли популяція в достатньому ступеню ізольована, так що шкідливі алелі не можуть проникати в неї в результаті міграції. Ці чотири умови часто виконуються відносно популяцій сільськогосподарських тварин.

Послаблення інбредної депресії за рахунок відбору має свої слабкі місця. По-перше, воно потребує високої інтенсивності відбору, що може сповільнювати генетичне покращення господарсько-корисних ознак. По-друге, важко елімінувати шкідливі алелі зі слабким ефектом.

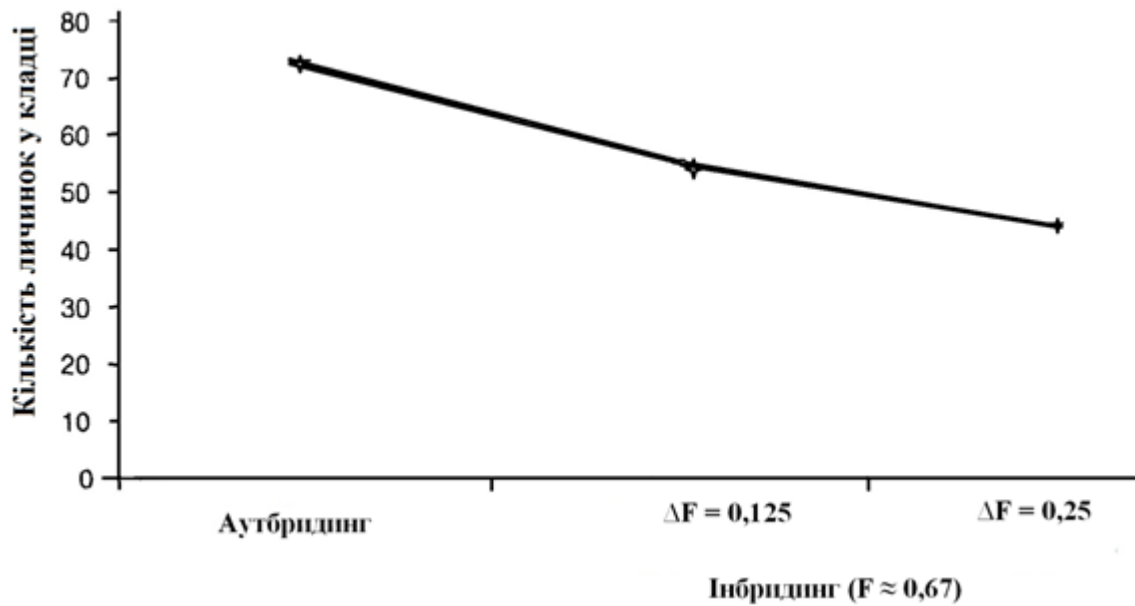


Рис. 4.11. Плодючість аутбредних особин ($F \approx 0$) *Drosophila melanogaster* порівняно з інбредними ($F \approx 0,67$) при різній швидкості зростання рівня інбридингу ($\Delta F = 0,125$ і $0,25$) [47].

Слід відмітити, що в будь-якому випадку найбільш ефективним шляхом запобігання (або в крайньому випадку послаблення) інбредної депресії є мінімізація швидкості збільшення інбридингу.

Наприклад, у США оцінки племінних цінностей бугаїв-плідників молочних порід корегують на очікуваний майбутній коефіцієнт інбридингу з врахуванням інбредної депресії. Це певною мірою обмежує ріст рівня інбридингу [56].

Для інбредних популяцій, які мають складнощі через інбредну депресію, прийнятним рішенням може бути схрещування, яке дає змогу послабити інбредну депресію і збільшити величину генетичної дисперсії. Прикладом може слугувати червона датська порода молочної худоби. В 1960–1970-х рр. саме в цій породі мали місце серйозні проблеми, пов'язані з інбредною депресією, які були поступово вирішені шляхом схрещування з іншими породами, включаючи буру швіцьку породу [7].

4.3. Схрещування та оцінка ефекту гетерозису

Важливу роль у розведенні тварин відіграє **міжпородне (міжлінійне) схрещування (англ. crossbreeding)**, тобто схрещування тварин, які належать до різних порід (ліній). Використання схрещування дозволяє досягати таких цілей:

- поєднати бажані властивості вихідних порід (ліній) у помісних тварин;
- отримати додаткову продукцію за рахунок ефекту гетерозису;
- знизити рівень інбридингу у помісних тварин порівняно з вихідними породами (лініями).

Однією з головних мотивацій використання міжпородного схрещування є отримання ефекту гетерозису. **Гетерозис (англ. heterosis), або гібридна сила (англ. hybrid vigour)** – феномен, коли потомство має вищі показники за окремими кількісними ознаками, ніж батьки, за рахунок їхньої гетерозиготності за генами, які впливають на ці ознаки (рис. 4.12).

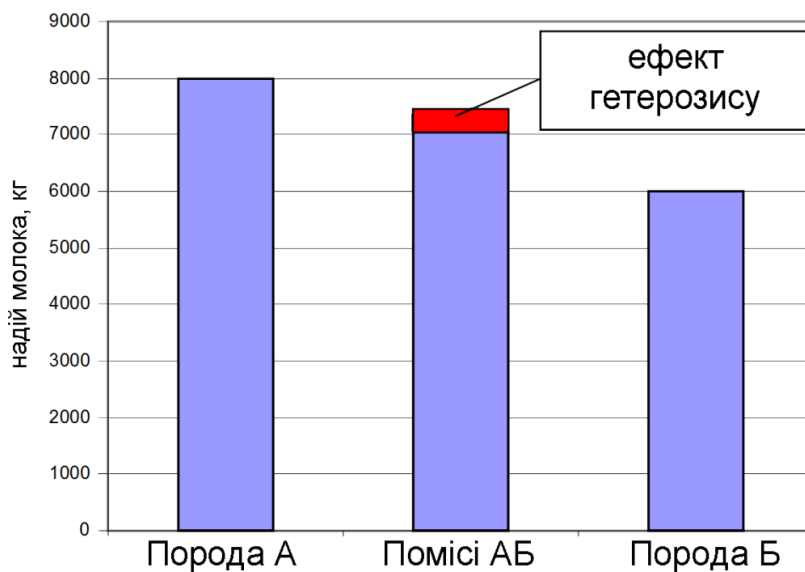


Рис. 4.12. Приклад можливого ефекту гетерозису за надоем у нащадків міжпородного схрещування в молочному скотарстві [3]

Ефект гетерозису обумовлений неадитивною дією генів, які детермінують кількісну ознаку, а саме домінуванням, і залежить від різниць між частотами алелей цих генів у вихідних породах. У першому поколінні помісних тварин ефект гетерозису (H_{F1}) дорівнює [4]:

$$H_{F1} = \sum d(p_1 - p_2), \quad (4.21)$$

де d – ефект домінування;

p_1 і p_2 – частоти ідентичних алелей вихідних порід (ліній).

У помісей другого покоління, тобто у тварин, отриманих в результаті схрещування помісей першого покоління, ефект гетерозису зменшується у два рази внаслідок зниження рівня гетерозиготності за алелями вихідних порід (ліній), і в подальший поколіннях він «затухає».

Ефект гетерозису у помісей першого покоління, отриманих в результаті схрещування порід (ліній) А і В, може бути оцінений як різниця між значенням ознаки у помісей і середнім арифметичним значенням вихідних порід (ліній):

$$\hat{H}_{F1} = M_{AB} - \frac{(M_A + M_B)}{2}, \quad (4.22)$$

де M_{AB} – значення ознаки у помісей першого покоління;

M_A і M_B – значення ознаки у вихідних порід (ліній).

Слід зазначити, що оскільки значення кількісних ознак значною мірою обумовлені середовищними факторами, для отримання більш точних оцінок ефекту гетерозису слід використовувати більш складні статистичні методи, наприклад метод BLUP (див. розд. 6.4.2.5).

Можна виділити такі види міжпородного схрещування:

Увідне схрещування (англ. **introgression**) або прилиття крові – схрещування тварин породи А с тваринами породи В з метою введення певних ознак породи В в породу А, після чого проводять **зворотне схрещування** (англ. **backcross**): помісей першого і наступних поколінь схрещують з тваринами породи А при одночасному відборі за бажаними ознаками породи В з метою їх закріплення (рис. 4.13).

Промислове схрещування (англ. **terminal crosses**) – коли тварин різних порід схрещують з метою отримання потомства, у якого поєднуються бажані

ознаки вихідних порід, а також проявляється ефект гетерозису. Одержаних таким чином помісних тварин використовують для отримання продукції певної якості, але не для відтворення. Розрізняють двох-, трьох- і чотирьох-порідне промислове схрещування (рис. 4.14, 4.15 і 4.16). Використовується переважно у свинарстві і птахівництві.



Рис. 4.13. Схема увідного схрещування

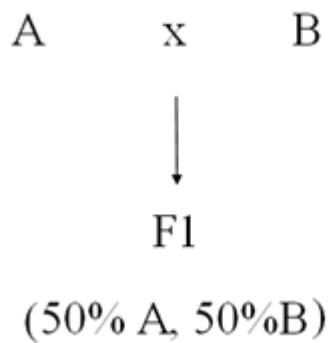


Рис. 4.14. Схема двох-породного промислового схрещування

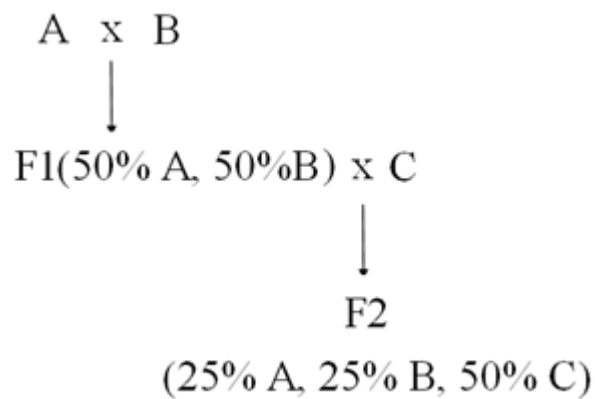


Рис. 4.15. Схема трьох-породного промислового схрещування

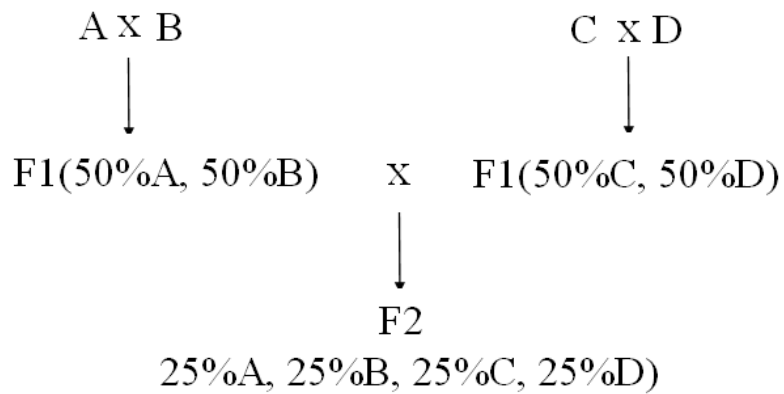


Рис. 4.16. Схема чотирьох-породного промислового схрещування

Перемінне або ротаційне схрещування (англ. rotational crossbreeding)

– тварин породи А схрещують з тваринами породи В. Помісних тварин першого і наступних поколінь схрещують по чергові з вихідними породами (рис. 4.17). Таке схрещування дозволяє зберігати високий рівень гетерозиготності за генами вихідних порід в ряду поколінь і за рахунок цього отримувати сталий ефект гетерозису (на рівні 86% від рівня гетерозису помісей першого покоління).

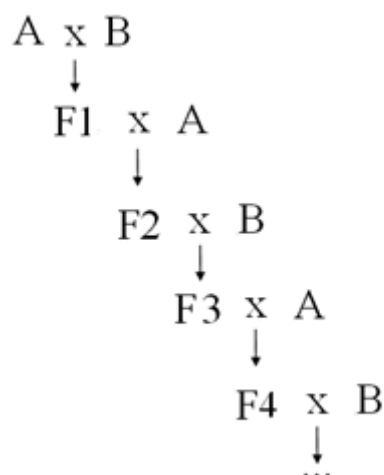


Рис. 4.17. Схема перемінного схрещування

Поглиналильне схрещування (англ. *grading-up*) – тварин породи А схрещують з тваринами породи В. Помісних тварин першого і наступних поколінь схрещують з тваринами породи В (рис. 4.18). Ціллю поглинального схрещування є повне заміщення генів породи А генами породи В.

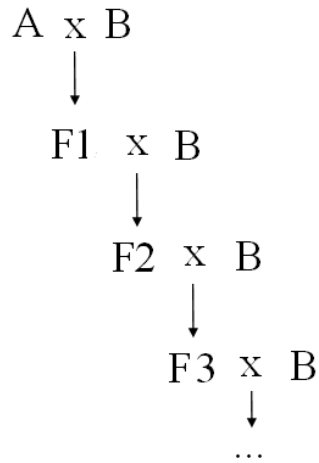


Рис. 4.18. Схема поглинального схрещування

Прикладом поглинального схрещування є схрещування корів місцевої чорно-рябої худоби Західної Європи з бугаями голштинської породи Північної Америки (рис. 4.19), яке почалось у 1970-х роках і закінчилось формуванням сучасних європейських голштинських порід [55].

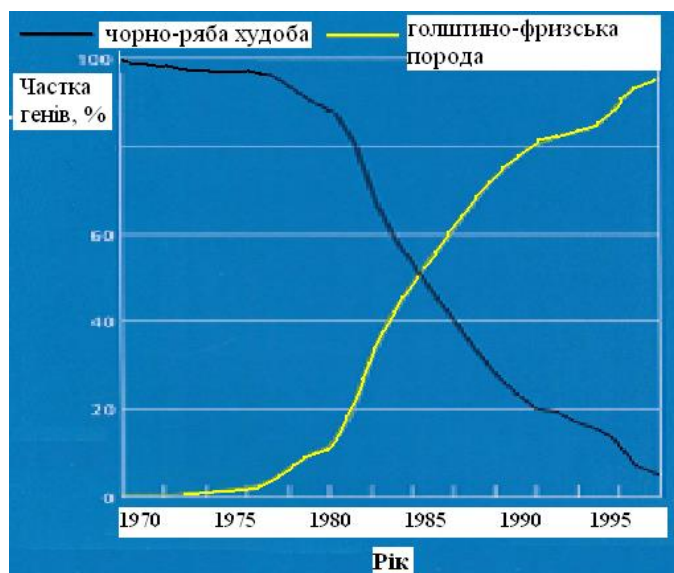


Рис. 4.19. Зміни часток генів місцевої чорно-рябої худоби Західної Європи і голштинської породи Північної Америки в ході поглинального схрещування [55].

Відтворне (комбінаційне) схрещування – тварин двох (просте) або більше (складне) порід схрещують за певною схемою для одержання потомства, яке поєднує їхні позитивні особливості. Зазвичай відтворне схрещування використовують при виведенні нових порід. При створенні нових порід помісей, які відповідають встановленим вимогам, розводять «у собі», тобто помісних маток покривають помісними плідниками.

На рис. 4.20 наведено схему відтворного схрещування, яка використовувалась при виведенні української червоно-рябої молочної породи.

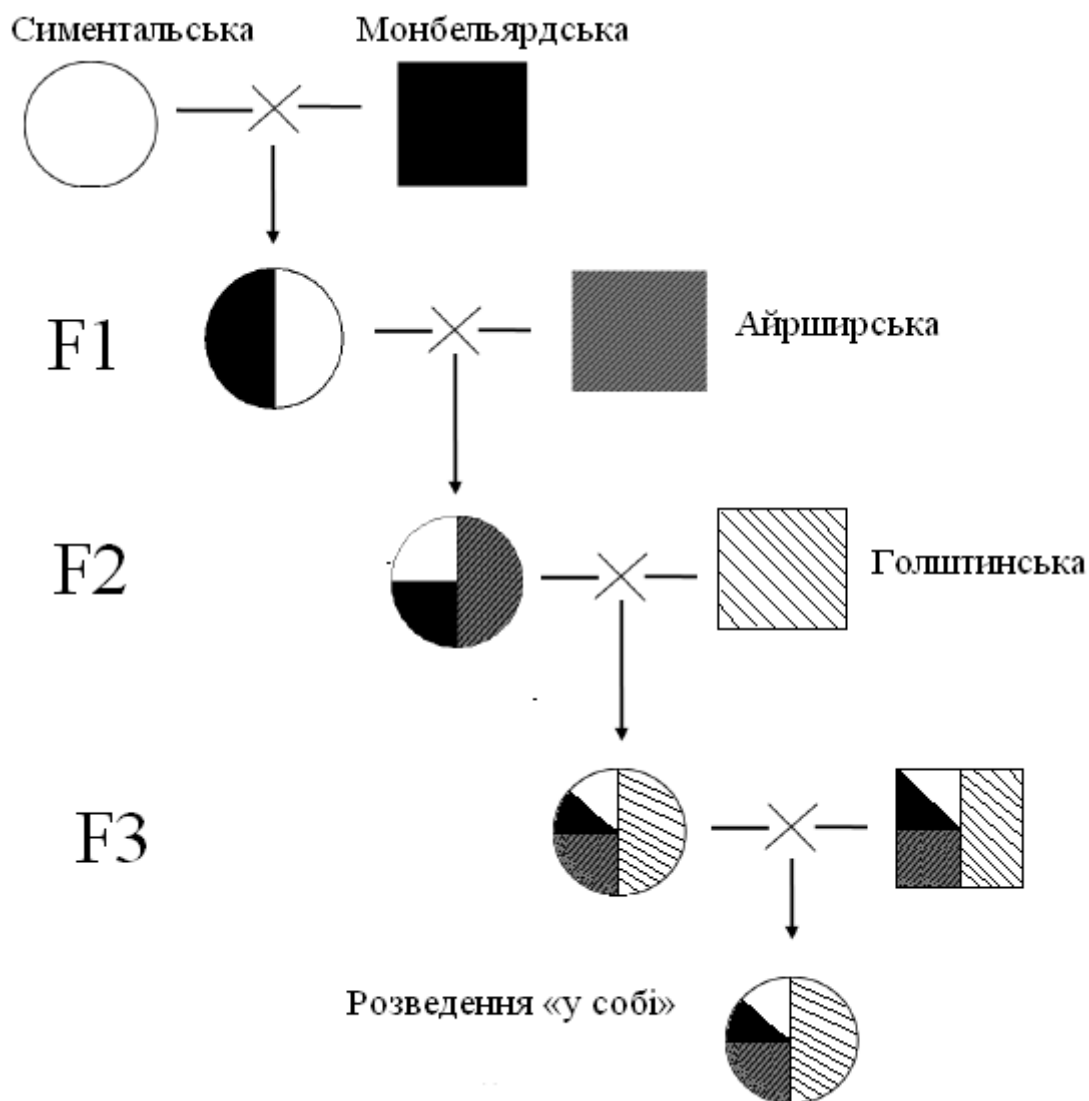


Рис. 4.20. Схема виведення української червоно-рябої молочної породи

Схрещування за схемою «Procross» (www.procross.info) було започатковане і використовується низкою комерційних структур ряду країн (США, Нідерланди, Данія, Німеччина, Іспанія, Португалія, Швеція, Фінляндія). Ця схема який передбачає використання голштинів шляхом їх схрещування з плідниками інших порід за певною схемою (рис. 4.21).

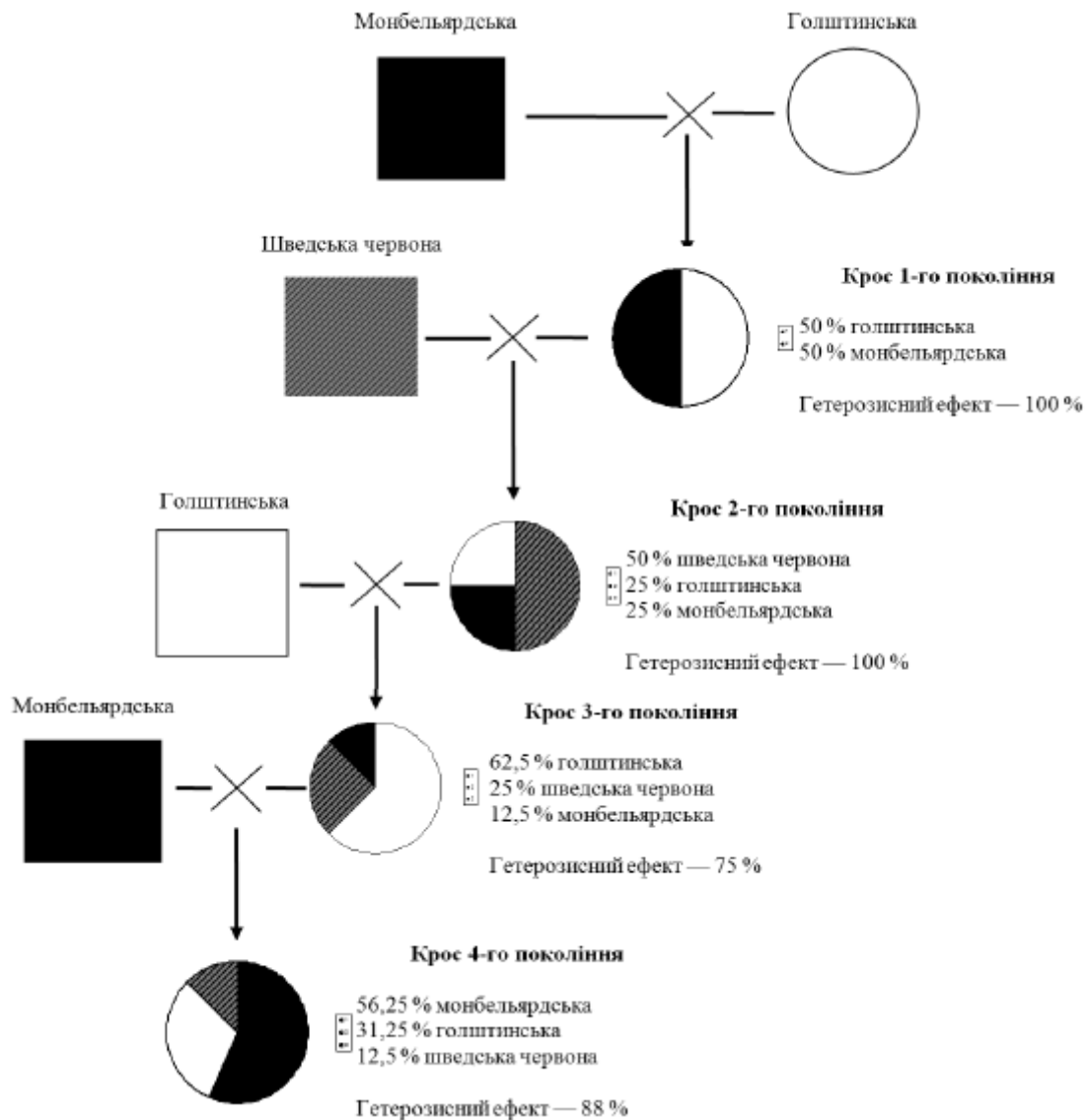


Рис. 4.21. Схема програми «Procross», розрахованої на 10 років [24].

Ця схема передбачає використання кращих генетичних ресурсів ряду світових генетичних компаній. Так, одна з крупних європейських племінних компаній – Viking Genetics, власниками якої є більше 20 тис. фермерів Данії, Швеції і Фінляндії, щорічно проводить геномну оцінку (див. розд. 6.7 і 8.4) більше 6 тис. плідників. Оцінка проводиться на трьох об'єднаних популяціях: Viking Holstein (Голштинська); Viking Red (об'єднана популяція Фінської айрширської, Шведської червоної і Червоної датської порід); Viking Jersey (джерсейська порода). За результатами оцінки тільки 290 плідників використовуються в селекційній програмі.

Корови, отримані за схемою «Procross», мають наступні переваги перед чистопородними голштинськими коровами:

1. **Відтворення.** Завдяки залученню шведської червоної і монбельярдської порід зменшується число осіменінь, необхідне для запліднення корів. Також зменшується кількість корів, яких вибраковують через проблеми з відтворенням, внаслідок чого знижується потреба у ремонтних телицях.
2. **Ефективність використання корму.** Корови, отримані за схемою «Procross», мають більш стабільну живу масу на протязі лактації, ніж голштини. Голштинські корови починають лактацію при високому рівні вгодованості і потребують значних витрат енергії для конверсії жиру тіла у молоко, в той час як тварини, отримані за схемою «Procross», ефективніше продукують молоко з корму.
3. **Соматичні клітини.** Корови шведської червоної і монбельярдської порід характеризуються гарним здоров'ям вимені. Корови монбельярдської породи мають велике вим'я з гарною структурою. Корови шведської червоної породи виділяються більш низькою концентрацією соматичних клітин в молоці і рідше хворіють на мастит, ніж голштини. Як наслідок, корови «Procross» потребують менше витрат на антибіотики.
4. **Продуктивне довголіття.** Число лактації у корів «Procross» на одну лактацію більше, ніж у голштинів, що знижує потребу у ремонтних телицях.

5. **Витрати на ветеринарне обслуговування.** Корови «Procross» мають краще здоров'я, ніж голштини, що обумовлене ефектом гетерозису. Витрати на ветеринарне обслуговування у них нижче на 30–40%, ніж у голштинів.
6. **Рівень продуктивності.** Надій молока за першу лактацію у корів «Procross» майже такий же, як у голштинів, а по наступних лактаціях вони навіть перевершують голштинських корів.
7. **Витрати праці.** Внаслідок кращого здоров'я корови «Procross» потребують менше уваги, ніж голштини.

У США програми міжпородних схрещувань зазнали розвитку та здобули популярність. У Каліфорнії на початку ХХІ ст. монбельярди Франції інтенсивно використовувались для схрещування з голштинською породою. Отримані результати свідчать на користь помісей, для яких відзначено збільшення прибутку від помісних тварин порівняно з голштинами, в межах 30–36 %, зменшення витрат на ветеринарні препарати на 9,4 %, зменшення сервіс-періоду на 26 днів, збільшення продуктивного довголіття на 26%.

За даними Б.Хайнса зі співавторами [25], незначна втрата величини надою помісей порівняно з чистопородними голштинами компенсується певними перевагами щодо якості молока, вмісту білка та жиру, скорочення сервіс-періоду та підвищення виживаності телят (табл. 4.4).

Таблиця 4.4.

Результати реалізації програми з кросбридингу в Каліфорнії (США) [25]

Показники	Порода, помісі		
	Голштинська	Монбельярдська х Голштинська	Скандинавська червона х Голштинська
Корів, гол	380	494	328
Надій за першу лактацію, кг	9891	9202	9309
Надій за другу лактацію, кг	11965	10681	10782
Надій за третю лактацію, кг	12311	11361	11400
Вміст білка, %	3,09	3,18	3,19

Продовження таблиці 4.4.

Вміст жиру, %	3,58	3,71	3,70
Сервіс-період, днів	147	124	131
Вживаність телят до 20 місяців, %	71	84	79

Таким чином, за останні роки в молочному скотарстві, а також інших галузях тваринництва низки країн світу ефективно використовується метод міжпородного схрещування, який забезпечує отримання додаткової продукції.

На рисунках 4.22 – 4.27 наведені фото корів зарубіжних порід, рекомендованих для схрещування з вітчизняними породами України.



Рис. 4.22. Корова голштинської породи (США)



Рис. 4.23. Корова голштинської породи червоної масті (США)



Рис. 4.24. Корова швіцької породи



Рис. 4.25. Корова айрширської породи



Рис. 4.26. Корова монбельярдської породи (Франція)



Рис. 4.27. Корова джерсейської породи (США, Німеччина, Австрія)

Аналіз еволюції пріоритетів щодо напрямів селекції голштинської худоби США за період 1971–2019 рр. свідчить, що відбувається не лише збільшення кількості ознак, за якими ведеться оцінювання і відбір бугаїв-плідників, але й змінились економічно значущі пріоритети добору (див. розд. 11.1). Якщо у 1971 році індекс оцінки племінної цінності на 52% складався з надою і на 48% з молочного жиру, то наразі економічне значення надою стало від'ємною величиною. Водночас збільшується економічна значимість функціональних ознак – продуктивне довголіття, кількість соматичних клітин, ознаки будови тіла, показники відтворення.

Так, починаючи із 2000 р. фахівцями лабораторії удосконалення тварин (Animal Improvement Programs Laboratory), стратегічні розробки якої фінансуються Міністерством сільського господарства США, проведено оцінювання різних порідних поєднань молочних порід, яких розводять у Сполучених Штатах Америки.

До аналізу було залучено 41131 кросбредну та 726344 чистопорідних голштинських корів, які лактували впродовж 1960–1991 рр. Загальний ефект гетерозису при схрещуванні голштинських корів із бугаями айрширської, швіцької, джерсейської, гернзейської та молочної шортгорнської порід становив

за надоем 3,4%, вмістом жиру – 4,4, вмістом протеїну – 4,1%. Натомість ефект рекомбінації генів (утворення нових окремих ділянок ДНК у геномі при схрещуванні) коливався за зазначеними продуктивними ознаками від 2,2 до 1,9%. Підсумувавши ефективність такого схрещування на загал було оцінено генетичний ефект у доларовому еквіваленті. Якщо за ознаками абсолютної молочності голштини займали перше місце (всі помісі поступалися цій породі), то за ознаками, пов'язаними з якістю молока або загальною прибутковістю (Net Merit), на перше місце вийшли помісі зі швіцькою та джерсейською породами.

До певної міри це стимулювало як розвиток швіцької та джерсейської порід у США, так і популярність їх схрещування з голштинськими коровами. Ці напрями були широко підхоплені службою впровадження наукових розробок (англ. Extension) у практику виробництва США. Значну частину таких робіт із впровадження було успішно проведено у штаті Вірджинія, де фермери істотно відчували за результатами схрещування певний ефект від використання помісей за такими ознаками, як якість молока та рівень відтворення. За даними Б.Хайнса зі співавторами [25], основний ефект при схрещуванні голштинської породи з низкою європейських. спостерігається за ознаками відтворення та виживаності телят. З економічної точки зору, поліпшення саме цих ознак ставить помісних тварин у більш вигідне положення.

В останні часи великий досвід зі схрещування американської голштинської породи з плідниками таких європейських порід, як монбельярдська (Франція), шведська червона (Швеція), нормандська (Франція), джерсейська (США), накопичено в штатах Каліфорнія та Вісконсін, а найбільш характерні помісні тварини представлені на рис.4.28. Більшість фермерів та фахівців з розведення молочної худоби ставлять закономірне питання про необхідність використання кроссбридингу як альтернативи чистопорідному розведенню.



Рис. 4.28. Результати схрещування корів голштинської породи з плідниками нормандської породи (фото 1), шведської червоної (фото 2), монбельярдської (фото 3) і помісей голштин х джерсей з плідниками шведської червоної породи (фото 4).

Більшість даних свідчить про певні переваги за показниками виходу молочного білка та жиру саме трипорідних помісей порівняно із двопорідними. За даними багатьох авторів [3], за використання трипородних схем схрещування спостерігається максимальний ефект гетерозису, після чого систему підбору плідників треба орієнтувати знову на основну породу, в даному випадку – голштинську.

4.4. Системи підбору

Важливе значення в розведенні тварин відіграє **підбір** батьківських пар (**англ. mating - запаровування**). Роль підбору в удосконаленні порід сільськогосподарських тварин першим усвідомив Роберт Беквел, який використовував принцип «парування кращого з кращим» (див. розд 2).

З точки зору подібності батьків за певними ознаками можна виділити такі типи підбору:

- **випадковий підбір (англ. random mating)**, коли парування самців і самиць відбувається незалежно від значень ознак; такий підбір має місце у великих стадах тварин, наприклад у стадах м'ясної худоби, яка знаходиться на випасі;
- **асортативний підбір (англ. assortative mating)**, коли самців підбирають до самиць залежно від значень певних селекційних ознак; розрізняють **позитивний асортативний підбір (англ. positive assortative mating)** і **негативний асортативний підбір (англ. negative assortative mating)**.

При позитивному асортативному підборі самців і самиць підбирають одне до одного за принципом «подібне до подібного», тобто самців і самиць розподіляють за значенням певних критеріїв підбирають відповідно до їх рангів. Позитивний асортативний підбір веде до збільшення генетичного і фенотипового різноманіття за критерієм підбору.

При негативному асортативному підборі здійснюється зворотна процедура, тобто кращих за критерієм підбору самців підбирають до гірших самок і навпаки. Негативний асортативний підбір веде до зменшення генетичного і фенотипового різноманіття.

Схематично на рисунку 4.29. вказано три типи підбору та їх вплив на ступінь мінливості.

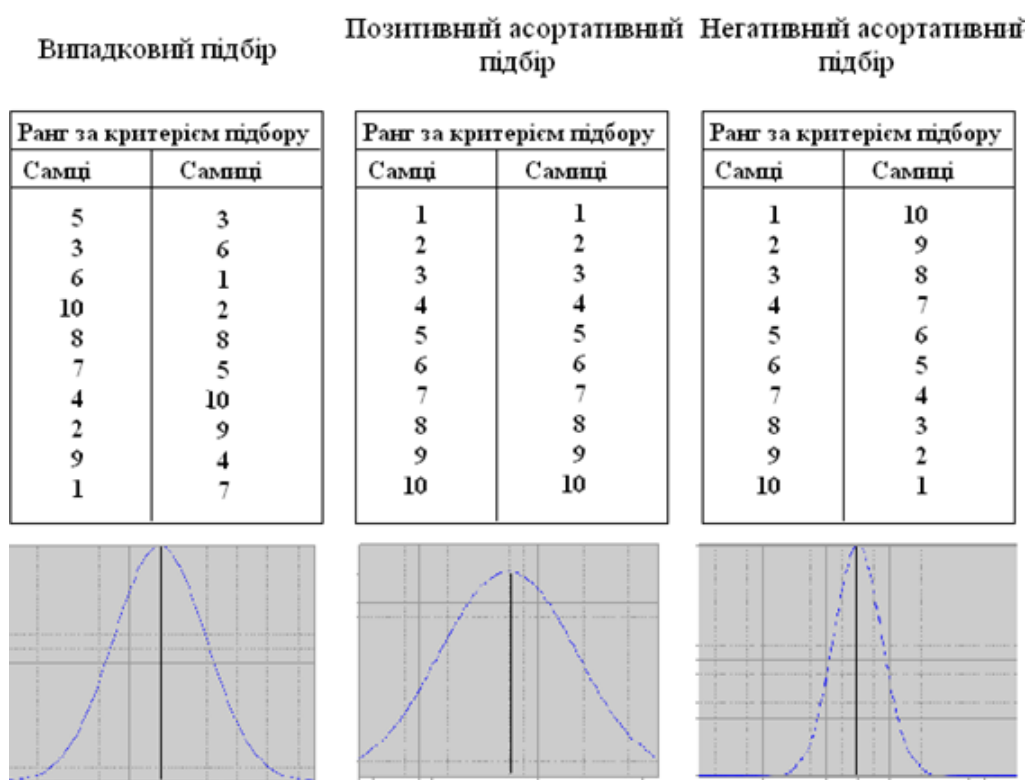


Рис. 4.29. Типи підбору і їх вплив на мінливість критерію підбору

Сучасні системи підбору передбачають досягнення наступних цілей:

- запобігання переходу шкідливих рецесивних алелей в гомозиготний стан, що викликає прояв спадкових захворювань (синдромів), таких, наприклад, як **BLAD** (англ. **Bovine Leucocyte Adhesion Deficiency** – дефіцит адгезії лейкоцитів у великої рогатої худоби);
- нівелювання певних недоліків матерів або батьків [55], наприклад, вад екстер'єру (компенсаторний, або коригуючий підбір);
- контроль рівня інбридингу з урахуванням коефіцієнту спорідненості між потенційними батьком і матір'ю (формула 4.15); при цьому часто використовують комп'ютеризовані програми підбору [61].
- збільшення прибутковості потомства за рахунок використання неадитивних генетичних ефектів [54], приклад такого застосування наведено на рис. 5.4 розділу 5, коли підбір бугаїв з генотипом АА до корів з генотипом КК (або навпаки) дозволяє підвищити кількість молочного жиру у потомства за рахунок ефекту домінування.

Питання

1. Дати визначення відбору. Дати визначення понять «критерій відбору» і «ціль розведення».
2. Дати визначення відповіді на відбір. Вказати чинники, які визначають її величину.
3. Навести типи відбору.
4. Навести методи відбору, які використовують у сучасному тваринництві.
5. Дати визначення інбридингу і генетичного дрейфу. Вказати, як вони пов'язані між собою.
6. Дати визначення коефіцієнта інбридингу і навести формулу його розрахунку.
7. Навести формулу розрахунку коефіцієнта спорідненості між тваринами і вказати його зв'язок з коефіцієнтом інбридингу.
8. Дати визначення ефективної чисельності популяції.
9. Дати визначення інбредної депресії. Навести гіпотези, які пояснюють її причини і вказати методи її послаблення.
10. Дати визначення міжпородного (міжлінійного) схрещування. Вказати цілі його використання у тваринництві.
11. Дати визначення гетерозису. Вказати чинники, від яких залежить величина ефекту гетерозису. Навести формулу його розрахунку.
12. Навести види міжпородного схрещування.
13. Охарактеризувати основну мету і принципи програми «Procross».
14. Описати типи підбору.
15. Навести цілі, які можуть бути досягнуті при використанні сучасних систем підбору.

Перелік посилань

1. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Изд-во АН СССР. Москва, 1939. С.832.
2. Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света. Изд-во АН СССР. Москва, 1935. С.606.
3. Рубан С.Ю., Федота О.М., Даншин В.О., Мітіогло Л.В., Турчин В.Я. Кросбридинг як елемент високопродуктивного молочного скотарства. // Біологія тварин, 2016, т.18, №2. С.94-104.
4. Фалконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
5. Abplanalp, H. 1990. Inbreeding. In *Poultry breeding and genetics* (ed. R.D. Crawford), pp. 955-984. Elsevier, Amsterdam.
6. AlilooH., J. E. Pryce, O. Gonzalez-Recio, B. G. Cocks, M. E. Goddard, and B. J. Hayes. 2017. Including nonadditive genetic effects in mating programs to maximize dairy farm profitability. //J. Dairy Sci. Vol. 100, pp.1203–1222.
7. Andersen, B.B., Jensen, B., Nielsen, A., Christensen, L.Q. and Liboriussen, T. 2003. *Rod Dansk Malke race – avlsm&ssigtogkulturhistorisk belyst*. Report no. 50 in animal husbandry from the Danish Institute of Agricultural Sciences.
8. Belonsky, G.M. and Kennedy, B.W. 1988. Selection on individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd. *Journal of Animal Science* 66:1124-1131.
9. Bijlsma, R., Bundgaard, J. and Boerema, A.C. 2000. Does inbreeding affect the extinction risk of small populations?: predictions from *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 502-514.
10. Bijlsma, R., Bundgaard, J. and Van Putten, W.F. 1999. Environmental dependence of inbreeding depression and purging in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 12:1125-1137.
11. Bruce, A.B. 1910. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 32: 627-628.

12. Buri, R. 1956. Gene frequency in small populations of mutant *Drosophila*. *Evolution* 10: 367-402.
13. Charlesworth, D. and Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
14. Christensen, L.G. and Pedersen, J. 1988. [Crossbreeding of dairy cattle.] Report no. 650 from the National Institute of Animal Science, Denmark, Copenhagen.
15. Clayton, G.A., Morris, J.A. and Robertson, A. 1957. An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term responses to selection. *Journal of Genetics* 55:131 -151.
16. Crnokrak, P. and Roff, D.A. 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83: 260-270.
17. Crow, J.F. 1993. Mutation, mean fitness, and genetic load. In *Oxford surveys in evolutionary biology* (ed. D. Futuyma and J. Antonovics), pp. 3-42. Oxford University Press, NY
18. Davenport, C.B. 1908. Degeneration, albinism, and inbreeding. *Science* 28: 454-455.
19. DeRose, M.A. and Roff, D.A. 1999. A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals. *Evolution* 53:1288-1292.
20. Dudash, M.R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (*Gentianaceae*): A comparison in three environments. *Evolution* 44: 1129-1139.
21. Fowler, K. and Whitlock, M.C. 1999. The variance in inbreeding depression and the recovery of fitness in bottlenecked populations. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 266: 2061-2066.
22. Frankham, R., Ballou, J.D. and Briscoe, D.A. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.

23. Gibson J.P. and J.C.M. Dekkers. Design and Economics of Animal Breeding Strategies. Animal breeding and genetics unit. University of New England, Armidale. 2006. 298 p.
24. Hansen L. B. CoopexMontbeliarde — Montbeliarde X Holstein. CoopexMontbeliarde — LaMontbeliarde. Web. 08 Oct. 2010. www.coopex.com/croisement-montbeliarde-xholsteinen.php.
25. Heins B., Hansen L., Seykora T. The California experience of mating Holstein cows to A.I. sires from the Swedish Red, Norwegian Red., Montbeliarde and Normande breeds. University of Minnesota, 2006, 18 p.
26. Hazel L.N., Lush J.L. The efficiency of three methods of selection. //J.Hered., 1942, V.33, p.393.
27. Hedrick, P.W. and Kalinowski, S.T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:139-162.
28. Heins B., Hansen L., Seykora T. (2007, July). The California experience of mating Holstein cows to. Retrieved October 5, 2010, from University of Minnesota, Department of Animal Science: <http://www.ansci.umn.edu/research/California%20update%202007kg.pdf>.
29. Jones, D.F. 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* 2: 466-479.
30. Joron, M. and Brakefield, P.M. 2003. Captivity masks inbreeding effects on male mating success in butterflies. *Nature* 424:191-194.
31. Karkkainen, K., Kuittinen, H., Treuren, R. van, Vogl, C., Oikarinen, S. and Savolainen, O. 1999. Genetic basis of inbreeding depression in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution* 53: 1354-1365.
32. Keeble, F. and Pellew, C. 1910. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas *Pisum sativum*. *Journal of Genetics* 1:869-876.
33. Keller, L.F. and Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 230-241.

34. Kristensen, T.N., Dahlgaard, J. and Loeschcke, V. 2003. Effects of inbreeding and environmental stress on fitness-using *Drosophila buzzatii* as a model organism. *Conservation Genetics* 4: 453-465.
35. Kristensen, T.N., Sorensen, A.C., Sorensen, D., Pedersen, K.S., Sorensen, J.G. and Loeschcke, V. 2005. A test of quantitative genetic theory using *Drosophila* - effects of inbreeding and rate of inbreeding on heritabilities and variance components. *Journal of Evolutionary Biology*.
36. Li, Z.K., Luo, L.J., Mei, H.W., Wang, D.L., Shu, Q.Y., Tabien, R., Zhong, D.B., Ying, C.S., Stansel, J.W., Khush, G.S. and Paterson, A.H. 2001. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. *Genetics* 158:1737-1753.
37. Lynch, M. 1988. Design and analysis of experiments on random drift and inbreeding depression. *Genetics* 120: 791-807.
38. Lynch, M. and Walsh, B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
39. Malecot, P. 1948. *Les mathematiques de l'heredite*. Masson, Paris.
40. Man, W.Y.N., James, J.W. and Nicholas, F.W. 2002. Effect of inbreeding contribution from particular ancestors: a preliminary analysis of first lactation milk yields from Holstein Friesians in Australia. *Proceedings of the seventh world congress on genetics applied to livestock production, Montpellier, CD-ROM communication*[23-01].
41. Meagher, S., Penn, D.J. and Potts, W.K. 2000. Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 3324-3329.
42. Meuwissen, T.H.E. 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. *Journal of Animal Science* 75: 934-940.
43. Miglior, F., Burnside, E.B. and Hohenboken, W.D., 1994. Heterogeneity among families of Holstein cattle in inbreeding depression for production traits. *Proceedings of the fifth world congress on genetics applied to livestock production, Guelph, vol. 18*, pp. 479-482.

44. Misztal, I., Lawlor, T.J. and Gengler, N., 1997. Relationships among estimates of inbreeding depression, dominance and additive variance for linear traits in Holsteins. *Genetics, Selection, Evolution* 29:319-326.
45. Montgomery, M.E., Ballou, J.D., Northen, R.K., England, P.R., Briscoe, D.A. and Frankham, R. 1997. Minimizing kinship in captive breeding programs. *Zoo Biology* 16: 377-389.
46. Nicholas, F. W., and Smith, C. 1983. Increased rates of genetic change in dairy cattle by embryo transfer and splitting. *Animal Production* 36: 341-353.
47. Pedersen, K.S., Kristensen, T.N. and Loeschcke, V. 2005. Effects of inbreeding and rate of inbreeding in *Drosophila melanogaster* - Hsp70 expression and fitness. *Journal of Evolutionary Biology* In press.
48. Pusey, A. and Wolf, M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 201 -206.
49. Queitsch, C., Sangster, T.A. and Lindquist, S. 2002. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. *Nature* 417: 618-624.
50. Ralls, K. and Ballou, J. 1983. Extinction: lessons from zoos. In *Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations* (ed. S.M. Schonewald-Cox, B. Chambers, B. MacBryde and L Thomas), pp. 164-184. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
51. Reed, D.H., Lowe, E.H., Briscoe, D.A. and Frankham, R. 2003. Inbreeding and extinction: effects of rate of inbreeding. *Conservation Genetics* 4: 405-410.
52. Rutherford, S. L. and Lindquist, S. 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 336-342.
53. Smith, L.A., Cassell, B.G. and Pearson, R.E. 1998. The effects of inbreeding on the lifetime performance of dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 81: 2729-2737.
54. Sun C., P. M. VanRaden, J. R. O'Connell, K. A. Weigel, and D. Gianola. 2013. Mating programs including genomic relationships and dominance effects. *J. Dairy Sci.*, 96 :8014–8023.

55. van der Waaij K.O.L. 2014. Animal Breeding and Genetics for BSc Students. Centre for Genetic Resources and Animal Breeding and Genomics Group, Wageningen University and Research Centre, the Netherlands.
56. VanRaden P.M. and Smith L.A. Slection and mating considering expected inbreeding of future progeny. *J.Dairy Sci.* 1999, 82: 2771-2778.
57. Vermeulen, C. J. and Bijlsma, R. 2004. Characterization of conditionally expressed mutants affecting age-specific survival in inbred lines of *Drosophila melanogaster*: Lethal conditions and temperature sensitive periods. *Genetics*, 167:1241-1248.
58. Verrier, E., Colleau, J.J. and Foulley, J.-L. 1993. Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. *Theoretical and Applied Genetics*.87: 446-454.
59. Waller, D.M. 1993. The statics and dynamics of mating systems. In *The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives* (ed. N. W. Thornhill), pp.97-117. University of Chicago Press, Chicago.
60. Wang, S., Hard, J.J. and Utter, F. 2002. Salmonid inbreeding: a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11: 301-319.
61. Weigel, K. A., and S. W. Lin. 2000. Use of computerized mate selection programs to control inbreeding of Holstein and Jersey cattle in the next generation. *J. Dairy Sci.* 83:822-828.
62. Wiener, G., Lee, G.J. and Woolliams, J.A. 1992. Effects of rapid inbreeding and of crossing of inbred lines on the body weight growth of sheep. *Animal Production* 55: 89-99.
63. Wiener, G., Lee, G.J. and Woolliams, J.A. 1992. Effects of rapid inbreeding and of crossing of inbred lines on the growth of linear body dimensions of sheep. *Animal Production* 55:101-114.
64. Wiener, G., Lee, G.J. and Woolliams, J.A. 1992c. Effects of rapid inbreeding and of crossing of inbred lines on conception rate, prolificacy and ewe survival in sheep. *Animal Production* 55: 115-121.

65. Wiener, G., Lee, G.J. and Woolllams, J.A. 1994. Consequences of inbreeding for financial returns from sheep. *Animal Production* 59: 245-249.
66. Wray N. R., Thompson R. Prediction of rates of inbreeding in selected populations .Genet. Res., Camb., 1990, 55, pp.41-54.
67. Wray, N.R. and Goddard, M.E. 1994. Increasing long-term response to selection. *Genetics, Selection, Evolution* 26: 431-451.
68. Wright S. Coefficients of inbreeding and relationship // An.nat., 1922, 56, pp.330-338
69. Wright, S., 1931 Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

5. Базова модель генетичної цінності тварини

Кількісні ознаки детерміновані багатьма генами і середовищними факторами. У цьому контексті корисною і загально вживаною моделлю при вивченні кількісних ознак є модель, яка базується на такій формулі [1]:

$$P = G + E, \quad (5.1)$$

де P – фенотип тварини;

G - генетична цінність тварини;

E – ефект середовища.

Компонента G цієї базової генетичної моделі відноситься до сумарного ефекту всіх генів тварини, які впливають на кількісну (селекційну) ознаку.

Для кожної тварини компонента G виражається як відхилення від середнього значення ознаки в популяції, тобто тварини з більш високою генетичною цінністю мають позитивне значення G , а тварини з низькою генетичною цінністю – негативне. За звичай для кількісних (комплексних) ознак значення G мають нормальний розподіл.

Компонента E базової генетичної моделі являє собою сумарний ефект всіх середовищних факторів, які впливають на фенотипове значення ознаки. Наприклад, тварин вирощують в різних стадах (фермах) і вони народжуються у різні роки і сезони року, і це може вплинути на їх подальшу продуктивність, позитивно або негативно. Навіть якщо ми порівнюємо тварин з одного стада, народжених в одному році і сезоні, завжди будуть мати місце певні відмінності в умовах середовища, в яких проявляються їх фенотипи. Всі ці ефекти комбінуються у компоненту E базової генетичної моделі. Тварини, що знаходяться у більш сприятливих умовах середовища, мають позитивне значення E , а ті, що знаходяться у несприятливих – негативне. Як і у випадку компоненти G вважається, що компонента E має нормальний розподіл з нульовою середньою.

Генетична компонента базової генетичної моделі може бути, в свою чергу, розкладена на адитивну і неадитивну генетичні цінності. **Адитивна генетична цінність** тварини (від. лат. **additives** – отриманий шляхом додавання та **effectus** – дія) дорівнює сумі адитивних генетичних ефектів алелей всіх генів, які детермінують кількісну ознаку. Адитивні ефекти алелей не залежать від дії алелей інших генів і є спадковими, тобто передаються від батьків потомству. Адитивну генетичну цінність тварини називають також її **племінною цінністю** (англ. **breeding value**). Неадитивна генетична цінність залежить від сполучень генів і включає ефекти взаємодії алелей в межах одного гена - **домінантний ефект** (англ. **dominance effect**) і /або ефекти взаємодії алелей різних генів, що відносять до епістатичного ефекту. **Епістаз** (від грецьк. **epistasis** – зупинка, перепона) – взаємодія генів, коли активність одного гена знаходиться під контролем іншого гена. Таким чином, базова генетична модель кількісної ознаки (формула 5.1) може бути розширена і представлена у вигляді рівняння[1]:

$$P = A + C + E, \quad (5.2)$$

де P – фенотип тварини;

A – адитивна генетична (племінна) цінність тварини;

C – неадитивна генетична цінність тварини;

E – ефект середовища.

На рисунках 5.1 – 5.3 наведено схеми адитивного, домінантного та епістатичного типів успадкування кількісної ознаки.

У випадку адитивного успадкування (рис. 5.1) положення гетерозигот за значенням кількісної ознаки є строго проміжним між двома гомозиготами, тоді як при домінантному типі успадкування (рис. 5.2) гетерозиготи за значенням кількісної ознаки займають вище або нижче положення по відношенню до середнього значення гомозигот. За наявності епістазу (рис. 5.3) значення кількісної ознаки за одним локусом впливає на її значення за іншим локусом.

Неадитивна генетична цінність тварини (C) дорівнює різниці між її генетичною цінністю (G) і її племінною цінністю (A), тобто $C = G - A$.

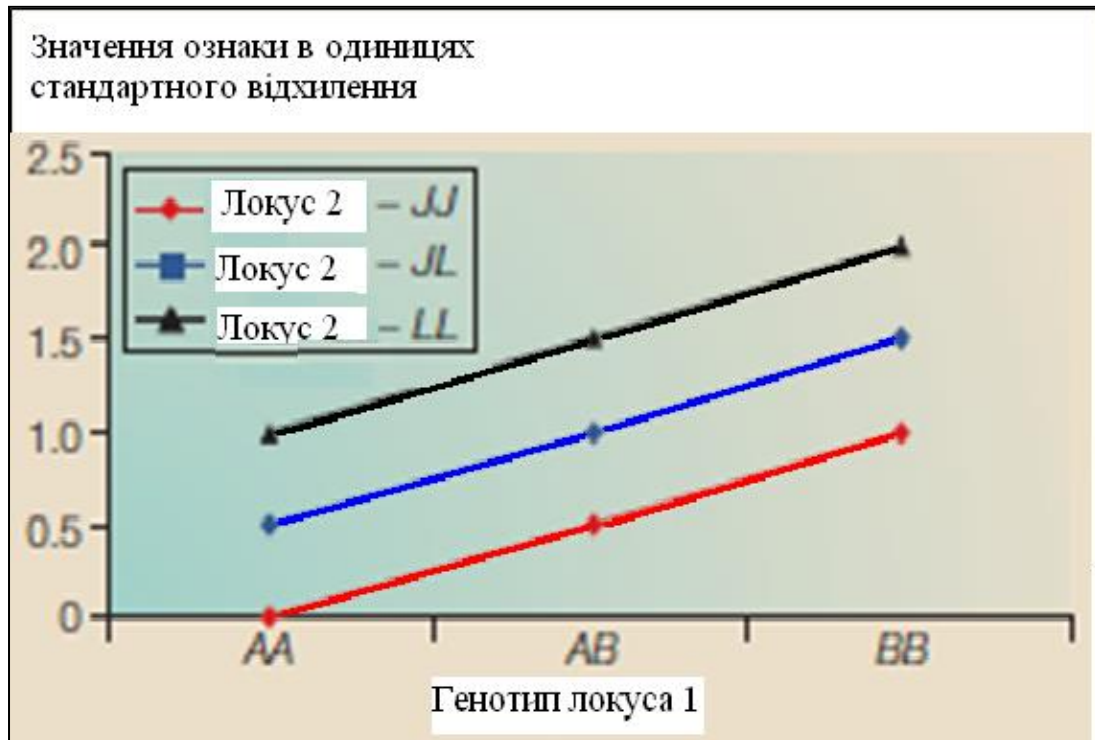


Рис. 5.1. Схема адитивного типу успадкування кількісної ознаки за локусом 1 і локусом 2 [4]

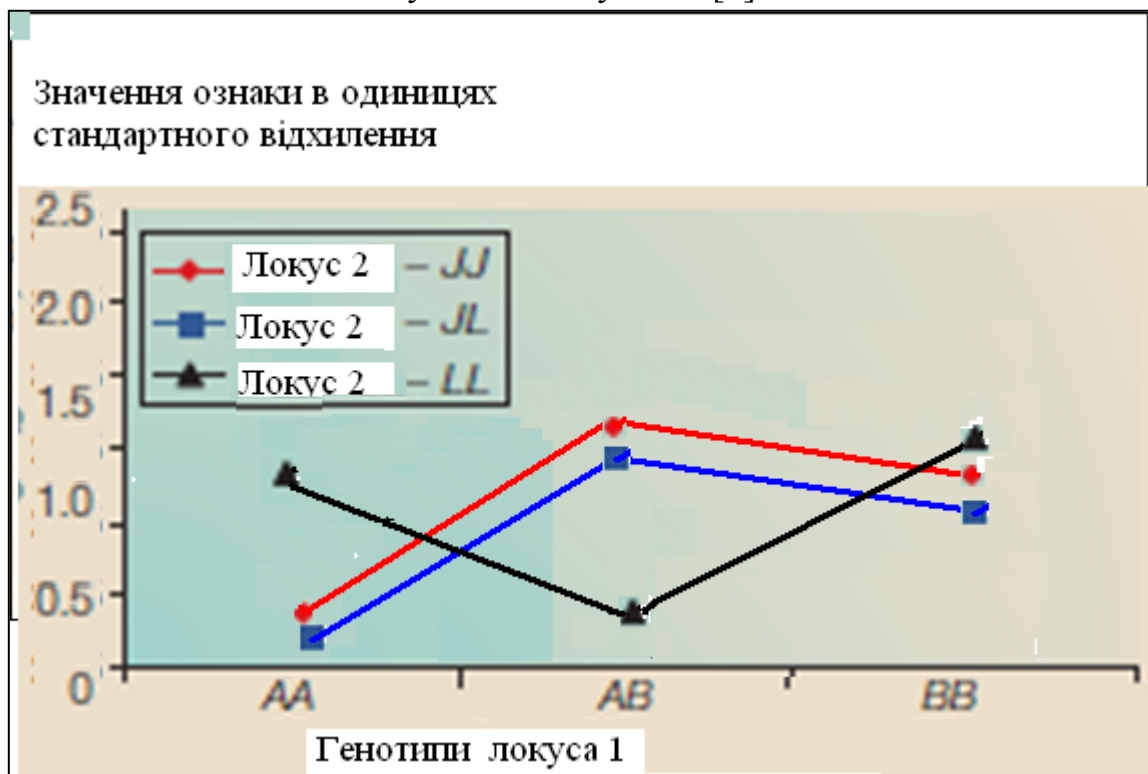


Рис. 5.2. Схема домінантного типу успадкування кількісної ознаки за локусом 1 і локусом 2 [4]

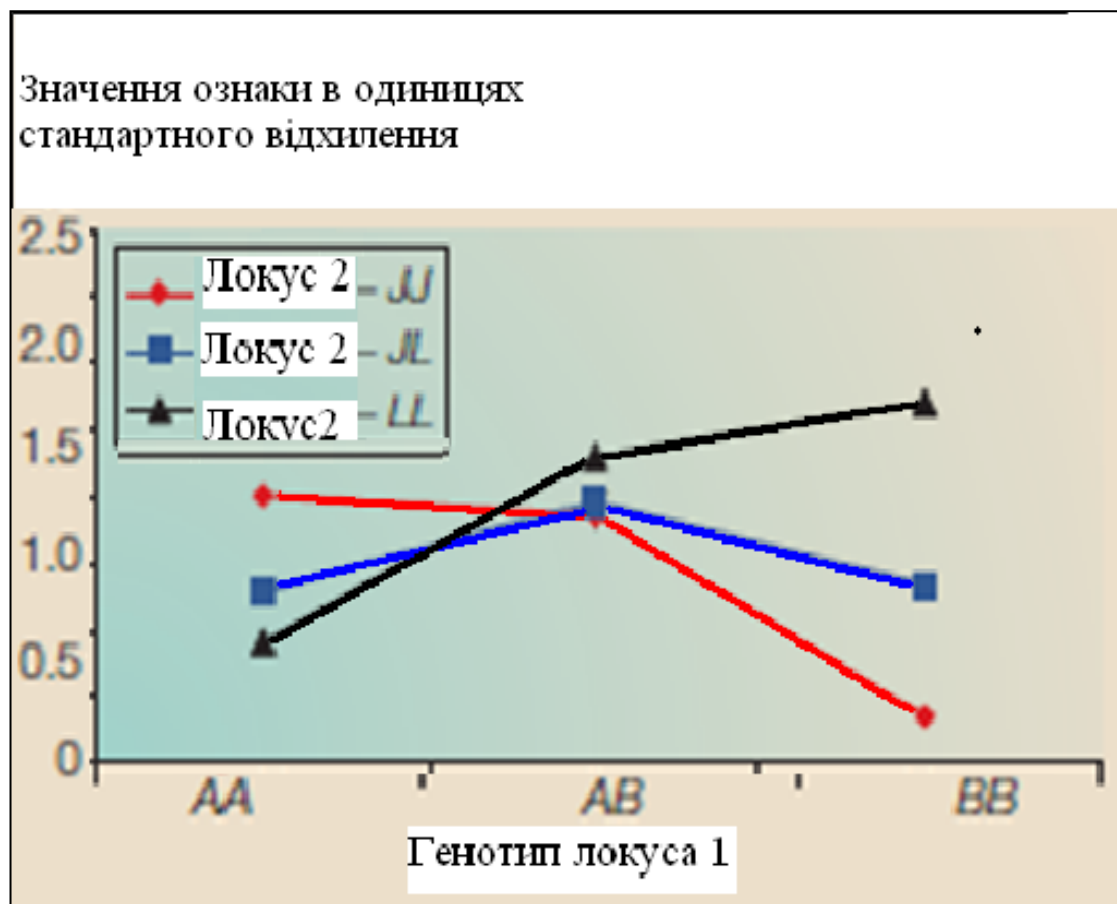


Рис. 5.3. Схема епістатичного типу успадкування кількісної ознаки за локусом 1 і локусом 2 [4]

Оскільки ця компонента включає взаємодію між алелями, а лише один алель надходить до потомка від одного з батьків, неадитивні ефекти не передаються від батьків до потомства.

На рисунку 5.4 наведено прояв ефекту домінування на прикладі впливу мутації гену DGAT1 (англ. diacylglycerolacyl transferase) на кількість молочного білка у корів джерсейської породи [27].

Ген DGAT1 має два алельні варіанти: А і К. Алель А кодує амінокислоту лізін, алель К – аланін. Відповідно можливі три генотипи: АА, АК і КК. Корови з різними генотипами за локусом DGAT1 різняться за рівнем молочної продуктивності, а саме за надоем молока і вмістом в молоці жиру і білка [14].

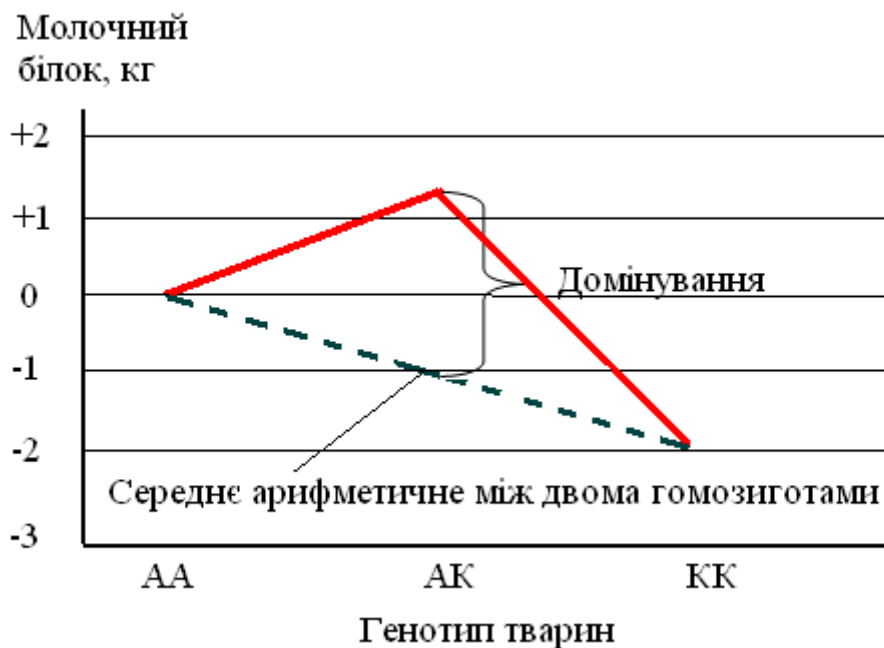


Рис. 5.4. Прояв ефекту домінування на прикладі впливу мутації гену DGAT1 на кількість молочного білка у корів джерсейської породи [27].

У наведеному прикладі у корів джерсейської породи з генотипом АК (гетерозигот) кількість молочного білка була вище, ніж у обох гомозигот (AA і КК), тобто спостерігався домінантний ефект.

Таким чином, в той час як середня племінна цінність популяції може бути змінена за рахунок відбору найкращих тварин, неадитивна генетична компонента може бути використана лише шляхом специфічних систем підбору.

В математичній формі модель кількісної ознаки тварини має вигляд:

$$y = \mu + g + e, \quad (5.3)$$

де y – значення кількісної ознаки тварини;

μ – популяційне середнє;

g – загальна генетична цінність тварини;

e – ефект середовища.

Рівняння 5.3 базується на **моделі нескінченно малих ефектів** (англ. **infinitesimal model**), яка була запропонована Р.А.Фішером і містить такі положення [7]:

- ознаки контролюються нескінченно великим числом генів, які незчеплені між собою;
- ефект кожного гена є нескінченно малим.

Якщо кількісна ознака тварини вимірюється декілька разів (наприклад, надій за декілька лактацій), то у наведене рівняння вводиться додаткова величина – постійний середовищний ефект (p), яка відображає вплив середовища, яке є індивідуальним для кожної тварини, але зберігається на протязі всього її життя, і тоді модель кількісної ознаки приймає вигляд:

$$y = \mu + g + p + e, \quad (5.4)$$

де y – значення кількісної ознаки тварини;

μ – популяційне середнє;

g – загальна генетична цінність тварини;

p – постійний середовищний ефект;

e – середовищний ефект, специфічний для даного вимірювання кількісної ознаки.

За відсутності кореляції між компонентами моделі кількісної ознаки (g , p і e) її дисперсія буде дорівнювати сумі дисперсій відповідних компонент:

$$\sigma_y^2 = \sigma_g^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2, \quad (5.5)$$

де σ_y^2 – загальна фенотипічна дисперсія кількісної ознаки;

σ_g^2 – загальна генетична дисперсія;

σ_p^2 – дисперсія постійних середовищних ефектів;

σ_e^2 – дисперсія специфічних середовищних ефектів.

Загальна генетична цінність може бути далі розкладена на адитивну компоненту (частина генетичної цінності, обумовлена адитивною дією генів, яку успадковують потомки) і компоненти взаємодії генів (домінантну та епістатичну, до якої відносять адитивно-адитивну, адитивно-домінантну, домінантно-домінантну і т.д.) [1], а загальна генетична цінність тварини (g) має вид:

$$g = a + d + (aa) + (ad) + (dd) + \dots \quad (5.6)$$

Відповідним чином розкладається і загальна генетична дисперсія:

$$\sigma^2_g = \sigma^2_a + \sigma^2_d + \sigma^2_{aa} + \sigma^2_{ad} + \sigma^2_{dd} + \dots \quad (5.7)$$

На основі цих компонент дисперсії визначаються генетичні параметри:

коефіцієнт успадковуваності «в широкому сенсі» (англ. broad sense heritability):

$$H^2 = \sigma^2_g / (\sigma^2_g + \sigma^2_p + \sigma^2_e), \quad (5.8)$$

коефіцієнт успадковуваності «у вузькому сенсі» (англ. narrow sense heritability):

$$h^2 = \sigma^2_a / (\sigma^2_g + \sigma^2_p + \sigma^2_e), \quad (5.9)$$

коефіцієнт повторюваності (англ. repeatability):

$$r_w = (\sigma^2_g + \sigma^2_p) / (\sigma^2_g + \sigma^2_p + \sigma^2_e). \quad (5.10)$$

Значення успадковуваності в вузькому сенсі для селекції:

- 1) визначає ступінь схожості між спорідненими тваринами;
- 2) визначає частку різниці між значеннями кількісних ознак тварин, яка обумовлена генотипом; наприклад, якщо різниця між надоем молока двох корів дорівнює 2000 кг, то при успадковуваності 0,25 лише 500 кг цієї різниці є генетично обумовленою;
- 3) визначає ефективність відбору: чим вище успадковувність, тим більшою буде відповідь на відбір; при нульовій успадковуваності відбір не дає жодних результатів.

Для оцінки коефіцієнта успадковуваності в вузькому сенсі використовують статистичні показники зв'язку між значеннями кількісної ознаки родичів. Найбільш поширеними є наступні методи оцінки[1]:

- регресія значення кількісної ознаки потомка на значення цієї ознаки одного з батьків:

$$h^2 = 2 \cdot b_{OP}, \quad (5.11)$$

де b_{OP} – коефіцієнт регресії значення кількісної ознаки потомка на значення кількісної ознаки одного з батьків.

- регресія значення кількісної ознаки потомка на середнє значення кількісної ознаки батьків:

$$h^2 = b_{OPa}, \quad (5.12)$$

де b_{OPa} – коефіцієнт регресії значення кількісної ознаки потомка на середнє значення кількісної ознаки батьків.

- зв'язок між значеннями кількісної ознаки повних сибсів:

$$h^2 = 2 \cdot \sigma_{FS}^2 / \sigma_y^2, \quad (5.13)$$

де σ_{FS}^2 - дисперсія кількісної ознаки, обумовлена впливом батька і матері;

σ_y^2 - загальна фенотипічна дисперсія кількісної ознаки.

- зв'язок між значеннями кількісної ознаки напівсибсів за батьком:

$$h^2 = 4 \cdot \sigma_{HS}^2 / \sigma_y^2, \quad (5.14)$$

де σ_{HS}^2 - дисперсія кількісної ознаки, обумовлена впливом батька;

σ_y^2 - загальна фенотипічна дисперсія кількісної ознаки.

В таблиці 5.1 наведено значення коефіцієнтів успадковуваності і часток неадитивних компонент генетичної дисперсії в загальній фенотиповій дисперсії селекційних ознак сільськогосподарських тварин.

Родинні зв'язки між тваринами обумовлюють генетичні коваріанси між їх генетичними цінностями. За умов рівноваги Харді-Вайнберга загальна генетична коваріанса між тваринами X і Y дорівнює [5]:

$$\begin{aligned} \sigma_{GXY} &= \sum_{i=0}^m \sum_{j=0}^m (a_{xy})^i (d_{xy})^j \sigma_{ij}^2 = \quad , \quad (5.15) \\ &= a_{XY} \sigma_{10}^2 + d_{XY} \sigma_{01}^2 + a_{XY} d_{XY} \sigma_{11}^2 + a_{XY}^2 \sigma_{20}^2 + \\ &\quad + d_{XY}^2 \sigma_{02}^2 + \dots + a_{XY}^m d_{XY}^m \sigma_{mm}^2 . \end{aligned}$$

де m – максимальний рівень взаємодії генетичних ефектів, що враховуються;

a_{XY} – адитивний генетичний зв'язок між тваринами X і Y;

d_{XY} – домінантний генетичний зв'язок між тваринами X і Y;

σ_{ij}^2 – відповідна компонента генетичної дисперсії:

$\sigma_{10}^2 = \sigma_a^2$ - адитивна генетична дисперсія;

$\sigma_{01}^2 = \sigma_d^2$ - домінантна генетична дисперсія;

$\sigma_{11}^2 = \sigma_{ad}^2$ - дисперсія адитивно-домінантної взаємодії;

$\sigma_{20}^2 = \sigma_{aa}^2$ - дисперсія адитивно-адитивної взаємодії;

$\sigma_{02}^2 = \sigma_{dd}^2$ - дисперсія домінантно-домінантної взаємодії тощо.

Адитивний генетичний зв'язок (англ. additive genetic relationship) між тваринами (a_{xy}) визначається як імовірність того, що два випадково взяті алеля з випадково взятого локусу двох тварин ідентичні за походженням (тобто отримані від одного загального предка).

Домінантний генетичний зв'язок (англ. dominance genetic relationship) між тваринами (d_{xy}) визначається як імовірність того, що генотипи цих тварин у випадково взятому локусі ідентичні, тобто включають два ідентичних за походженням алеля.

Адитивна генетична цінність, тобто власне племінна цінність тварини, при ігноруванні неадитивних ефектів, дорівнює середній адитивній генетичній цінності її батьків плюс випадкове відхилення, обумовлене вибірковістю гамет - так званий **ефект вибіркової Менделя (англ. mendelian sampling)**:

$$a = 0,5a_s + 0,5a_D + m, \quad (5.16)$$

де a – племінна цінність тварини;

a_s - племінна цінність батька тварини;

a_D – племінна цінність матері тварини;

m – випадковий ефект вибіркової гамет (ефект Менделя).

Відповідно дисперсія адитивної генетичної цінності тварини з урахуванням того, що величина m не залежить від a_s і a_D , буде дорівнювати:

$$\text{var}(a) = 0,25\text{var}(a_s) + 0,25\text{var}(a_D) + 0,5\text{cov}(a_s, a_D) + \text{var}(m). \quad (5.17)$$

де $\text{var}(a)$ – дисперсія адитивної генетичної цінності тварини;

$\text{var}(a_s)$ – дисперсія адитивної генетичної цінності батька тварини;

$\text{var}(a_D)$ – дисперсія адитивної генетичної цінності матері тварини;

$\text{cov}(a_S, a_D)$ – коваріанса між адитивними генетичними цінностями батька і матері тварини;

$\text{var}(m)$ – дисперсія випадкового ефекту вибіркової гамет (ефекту Менделя), що обумовлений рекомбінацією генів внаслідок кросинговеру і незалежної сегрегації (розходження) батьківських і материнських хромосом при мейозі.

За відсутності родинних зв'язків між батьком і матір'ю тварини коваріанса між їхніми адитивними генетичними цінностями дорівнює 0.

Дисперсія адитивної генетичної цінності тварини прямо пропорційна її коефіцієнту інбридингу [1]:

$$\begin{aligned}\text{var}(a) &= (1 + F)\sigma_a^2, \\ \text{var}(a_S) &= (1 + F_S)\sigma_a^2, \\ \text{var}(a_D) &= (1 + F_D)\sigma_a^2, \\ \text{cov}(a_S, a_D) &= a_{SD}\sigma_a^2 = 2F\sigma_a^2,\end{aligned}$$

де F , F_S і F_D – коефіцієнти інбридингу тварини, її батька і матері, відповідно;
 a_{SD} – коефіцієнт адитивного генетичного зв'язку між батьками тварини.

Таким чином:

$$\begin{aligned}\text{var}(a) &= (1 + F)\sigma_a^2 \\ &= 0,25(1 + F_S)\sigma_a^2 + 0,25(1 + F_D)\sigma_a^2 + F\sigma_a^2 + \text{var}(m),\end{aligned}\tag{5.18}$$

звідки

$$\text{var}(m) = 0,5(1 - 0,5(F_S + F_D))\sigma_a^2,\tag{5.19}$$

тобто дисперсія випадкового ефекту вибіркової гамет (ефекту Менделя) залежить від коефіцієнтів інбридингу батьків: чим вони вище, тим менше значення цієї дисперсії; якщо батько і мати є аутбредними, тобто F_S і F_D дорівнюють 0, то $\text{var}(m) = 0,5\sigma_a^2$.

В таблиці 5.1. наведено оцінки часток адитивної і неадитивних компонент генетичної дисперсії в загальній фенотиповій дисперсії селекційних ознак основних видів сільськогосподарських тварин.

Таблиця 5.1.

Оцінки часток адитивної (h^2_a) і неадитивних (домінантної (h^2_d) і адитивно-адитивної епістатичної (h^2_{aa})) компонент генетичної дисперсії в загальній фенотипічній дисперсії селекційних ознак основних видів сільськогосподарських тварин

Вид тварин	Порода	Ознака	Компоненти генетичної дисперсії			Посилання
			h^2_a	h^2_d	h^2_{aa}	
1	2	3	4	5	6	7
Велика рогата худоба	Симен-тали + помісі бурою швицкою породою	Надій молока	0,13 - 0,20	0,03 - 0,11	0,04 - 0,33	[8]
		% жиру	0,38 - 0,58	0,02 - 0,24	0 - 0,02	
		% білка	0,50 - 0,70	0,05 - 0,13	0 - 0,01	
		МОП ¹	0,02	0,02	0,05	
		ПД ²	0,13	0,25	0,01 - 0,30	
	Симен-тальська	МОП	0,02 - 0,03	0,02 - 0,04	0,05 - 0,06	[9]
		Надій молока	0,19	-	0,17	[24]
		Мол. жир	0,23	-	0,32	
		Мол. білок	0,27	-	0,11	
	Голштин-ська	Надій молока	0,40	0,06		[30]
		Мол. жир	0,32	0,24		
		Тип	0,10 - 0,29	0,03 - 0,16		[18, 31]
		Сервіс-період	0,02	0,02	0,01	[11]
		Надій молока	0,32	0,12		[13]
		Надій молока		0,04		[33]
		Мол. жир		0,03		
		SCC ³	0,17	0,01	0,03	[16]
		SCC ³	0,16	0,013		[17]
		Надій молока	0,44	0,06		[19]
		Мол. жир	0,43	0,07		
		Мол. білок	0,41	0,05		
		Тип	0,20 - 0,45	0,05 - 0,10		

Продовження таблиці 5.1.

1	2	3	4	5	6	7
		Надій молока	0,34	0,05		[32]
		Мол. жир	0,34	0,05		
		Мол. білок	0,31	0,05		
		SCS ⁴	0,17	0,01		
		ПД ²	0,12	0,06		
		Надій молока	0,34	0,04		[12]
		Мол. жир	0,31	0,03		
		Мол. білок	0,27	0,04		
		SCS ⁴	0,10	0,01		
		ПД ²	0,03	0,00		
		РСД ⁵	0,04	0,01		
		РЗК ⁶	0,05	0,01		
		РЗТ ⁷	0,01	0,00		
		Вік телиць при першому осіменінні	0,10	0,18	0,16	[23]
		Рівень неповернення телиць	0,005	0,007	0,005	
		Рівень неповернення корів	0,11	0,006	0,003	
		Число днів від отелення до першого осіменіння у корів	0,07	0,07	0,06	
		Надій молока	0,26	0,004		[2]
		Мол. жир	0,19	0,01		
		Мол. білок	0,18	0,001		
		МОП ¹	0,02	0,01		
		Надій молока	0,29	0,004		[28]
		Вміст жиру	0,47	0,006		
		Вміст білка	0,49	0,008		
		Мол. жир	0,25	0,03		
		Мол. білок	0,22	0,04		
		ПД ²	0,04	0,005		
		РСД ⁵	0,06	0,00		
		SCS ⁴	0,09	0,01		

Продовження таблиці 5.1.

1	2	3	4	5	6	7
	Джерсей-ська	Надій молока Вміст жиру Вміст білка Мол. жир Мол. білок ПД ² РСД ⁵ SCS ⁴	0,34 0,54 0,56 0,21 0,25 0,07 0,03 0,10	0,05 0,006 0,02 0,06 0,06 0,02 0,00 0,01		[28]
	Лімузин	Середньодобовий приріст	0,21	0,10		[10]
	Помісі джерсеев, ангусов і сименталів	Жива вага при народженні Жива вага у віці 205 днів	0,49 0,27	0,18 0,29	0,076 0,001	[25]
Свинні	Йоркширська	Розмір гнізда при народженні Маса гнізда на 21 день Вік досягнення живої ваги 104,5 кг Товщина шпигу	0,09 0,08 0,33 0,44	0,02 0,06 0,10 0,05		[6]
	Ландрас	Число дійок Товщина шпигу Середньодобовий приріст від народження до досягнення живої ваги 120 кг	0,31 0,47 0,22	0,04 0,10 0,16		[15]
		Число живих поросят при народженні Вага гнізда на 21-й день Інтервал між опоросами	0,10 0,10 0,02	0,07 0,02 0,01		[22]

Продовження таблиці 5.1.

	Дюрок	Число живих поросят при народженні	0,08	0,04		[20]
		Вага гнізда на 21-й день	0,07	0,02		
		Інтервал між опоросами	0,02	0,025		
		Число живих поросят при народженні	0,17	0,10		[3]
		Вага при народженні	0,17	0,16		
		Число поросят при відлученні	0,37	0,05		
		Вага поросят при відлученні	0,15	0,15		
	Велика біла	Число дійок	0,31	0,11		[15]
		Товщина шпигу	0,35	0,15		
	Пьетрен	Середьодобовий приріст від народження до досягнення живої ваги 120 кг	0,20	0,13		[15]
		Товщина шпигу	0,39	0,06		
		Середьодобовий приріст від народження до досягнення живої ваги 120 кг	0,24	0,20		

Продовження таблиці 5.1.

1	2	3	4	5	6	7
Кури	Білий Леггорн	Яйценоскість	0,10 - 0,50	0,10 - 0,20		[34]
		Вага яйця	0,40 - 0,60	0,01 - 0,13		
		Жива вага в 18 тижнів.	0,14	-	0,0	[29]
		Вік досяг. стат. зрілості	0,29	-	0,0	
		Вага яєць	0,22	-	0,0	
		Початкова яєчна продуктив- ність	0,09	-	0,0	
	Нью Гемпшир	Жива вага в 18 тижнів	0,37	-	0,0087	
		Вік досягнення статевої зрілості	0,24	-	0,0785	
		Вага яєць	0,31	-	0,0	
		Початкова яєчна продук- тивність	0,04	-	0,0	
Кролі		Число живих крольчат при народженні	0,09	0,05		[20]
		Число мерво- народжених крольчат	0,07	0,04		
		Загальне чис- лонародже- них крольчат	0,005	0,117		
Риби	Лосось	Жива вага	0,07	0,09		[26]

Примітки: ¹ МОП - міжотельний період; ² ПД - продуктивне довголіття; ³ SCC - число соматичних клітин (Somatic Cell Count); ⁴ SCS - бал за соматичні клітини (Somatic Cell Score); ⁵ РСД – рівень тільності дочок; ⁶ РЗК – рівень запліднюваності корів; ⁷ РЗТ – рівень запліднюваності телиць

Важливе значення в селекції мають генетичні зв'язки між селекційними ознаками. Показником генетичного зв'язку між двома ознаками є **коефіцієнт генетичної кореляції (англ. genetic correlation)**, який визначається як коефіцієнт кореляції між племінними цінностями тварини за цими ознаками:

$$r_{G_{xy}} = \frac{\text{cov}(a_x, a_y)}{\sigma_{ax}\sigma_{ay}}, \quad (5.19)$$

де $r_{G_{xy}}$ – коефіцієнт генетичної кореляції між ознаками X і Y ;
 $\text{cov}(a_x a_y)$ – коварінса між адитивними генетичними цінностями ознак X і Y ;
 σ_{ax} і σ_{ay} – стандартні адитивні генетичні відхилення ознак X і Y , відповідно.

Генетичні кореляції обумовлені **плейотропною дією генів, коли один ген впливає на дві або більше кількісні ознаки**. Значення генетичних кореляцій полягає в тому, що їх врахування дозволяє підвищити точність оцінки генетичної цінності (див. розд. 6.4.2.3.), а також прогнозувати зміну значення однієї ознаки при відборі за іншою (корельована відповідь на відбір).

Аналогічно визначається **коефіцієнт середовищної кореляції (англ. environmental correlation)**, тобто коефіцієнт кореляції між середовищними ефектами тварини за двома ознаками:

$$r_{E_{xy}} = \frac{\text{cov}(e_x, e_y)}{\sigma_{ex}\sigma_{ey}}, \quad (5.20)$$

де $r_{E_{xy}}$ – коефіцієнт середовищної кореляції між ознаками X і Y ;
 $\text{cov}(e_x e_y)$ – коварінса між середовищними ефектами ознак X і Y ;
 σ_{ex} і σ_{ey} – стандартні середовищні відхилення ознак X і Y , відповідно.

Зв'язок між коефіцієнтами фенотипової, генетичної і середовищної кореляції визначається формулою:

$$r_{xy} = r_{G_{xy}} \cdot h_x \cdot h_y + r_{E_{xy}} \cdot \varepsilon_x \cdot \varepsilon_y, \quad (5.21)$$

де r_{xy} – коефіцієнт фенотипової кореляції між ознаками X і Y ;

$r_{G_{xy}}$ – коефіцієнт генетичної кореляції між ознаками X і Y;

$r_{E_{xy}}$ – коефіцієнт середовищної кореляції між ознаками X і Y;

$h_x = \sigma_{ax}/\sigma_x$ і $h_y = \sigma_{ay}/\sigma_y$ – квадратні корені коефіцієнтів успадковуваності ознак X і Y, відповідно;

$\varepsilon_x = \sigma_{ex}/\sigma_x$ і $\varepsilon_y = \sigma_{ey}/\sigma_y$ – частки стандартних середовищних відхилень (σ_{ex} і σ_{ey}) у стандартних фенотипових відхиленнях (σ_x і σ_y) ознак X і Y, відповідно.

Схематично вказаний зв'язок відображено на рис. 5.5.

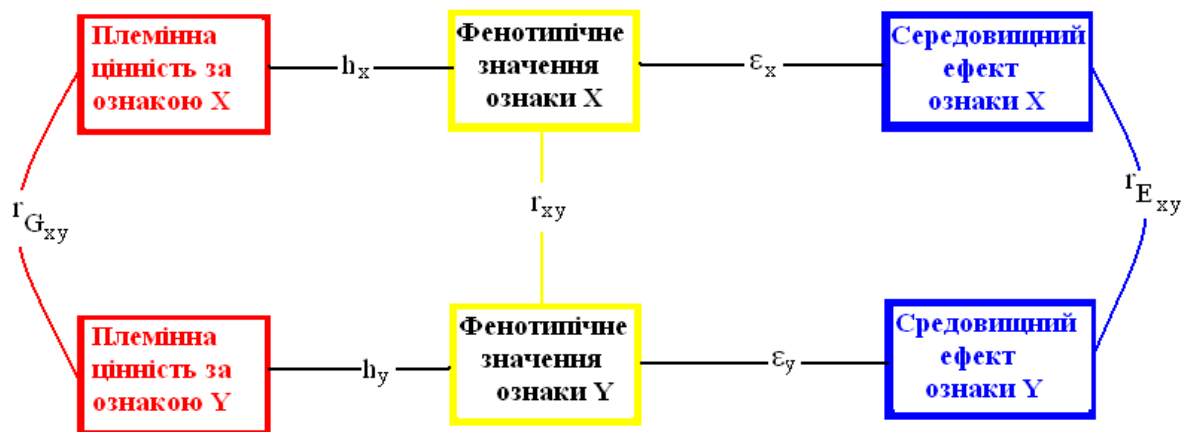


Рис. 5.5. Зв'язки між фенотиповими значеннями, племінними цінностями і середовищними ефектами двох кількісних ознак.

Як видно з формули 5.21, внесок генетичної кореляції у фенотипову кореляцію залежить від рівня успадковуваності ознак: чим вище коефіцієнти успадковуваності кількісних ознак, тим більше частка генетичної кореляції у загальній фенотиповій кореляції.

Питання

1. Описати загальну модель кількісної ознаки.
2. Дати визначення адитивного і неадитивного генетичного ефектів тварини.
3. Дати характеристику моделі нескінченно малих ефектів Р.А.Фішера.
4. Дати визначення успадковуваності в вузькому і широкому сенсі.
5. Вказати значення успадковуваності в вузькому сенсі. Навести методи оцінки коефіцієнта успадковуваності в вузькому сенсі.
6. Дати визначення повторюваності кількісної ознаки.
7. Дати визначення адитивного і домінантного генетичних зв'язків.
8. Дати визначення племінної цінності тварини.
9. Дати визначення генетичної кореляції, вказати її значення в селекції тварин.
10. Описати зв'язки між фенотиповими значеннями, племінними цінностями і середовищними ефектами двох кількісних ознак.

Перелік посилань

1. Фалконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
2. Aliloo H., J. E. Pryce, O. Gonzalez-Recio, B. G. Cocks, M. E. Goddard, and B. J. Hayes. Including nonadditive genetic effects in mating programs to maximize dairy farm profitability. //J.Dairy Sci., 2017, Vol.100, pp.1203-1222.
3. Angkuraseranee T. 2010. Estimation of additive and dominance variance for reproductive traits from different models in Duroc purebred. //Songklanakarin J. Sci. Technol., 32.1–3.
4. Carlborg O. and C. S. Haley. 2004. Epistasis: too often neglected in complex trait studies? Nature. Reviews. //Genetics. Vol.5. pp. 618 - 625.
5. Cockerham C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. //Genetics, 1954, 39, p.859.
6. Culbertson M.S., Mabry J W., Misztal I., Gengler N., Bertrand J.K., Varona L. (1997). Estimation of dominance variance in purebred Yorkshire swine. //J. Anim. Sci., 1997, Vol. 76, p. 448–451.
7. Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. R. Soc. 52: 399-433.
8. Fuerst C., Solkner J. Additive and non-additive genetic variances for milk yield, fertility and lifetime performance traits of dairy cattle. //J.Dairy Sci., 1994, V.77, p.1114.
9. Fuerst C., Solkner J. Estimation of nonadditive genetic variance components for reproductive traits in Australian cattle population. 1992. Page 90 in Proc. 43rd Annu. Mtg. Eur. Assoc. Anim. Prod., Madrid, Spain (Abstr.).
10. Gengler N., I.Misztal, J.K. Bertrand. Relationships between estimates of heterosis and dominance variance for post-weaning gain in US Limousin cattle. //J. Anim. Sci., 1997, Vol. 75 (Suppl. 1), p. 149.
11. Hoeshele I. Additive and nonadditive genetic variance in female fertility of Holsteins. //J. Dairy Sci., 1991, V74, p.1743.

12. Jiang J., B. Shen, J.R. O'Connell, P.M. VanRaden, J.B. Cole and L. Ma. Dissection of additive, dominance, and imprinting effects for production and reproduction traits in Holstein cattle. //BMC Genomics, 2017, 18:425.
13. Lawlor T.J., Short T.H., Van Raden P.M. Estimation of nonadditive genetic variation for milk production within Holsteins. //J.Dairy Sci., 1992, V.75 (Suppl. 1), p.249 (Abstr.).
14. Leskova L., Bauer M., Chrenek P., Lackova Z., Sorocinova J., Petrovic V., Kovac G. 2013. Detection of DGAT1 gene polymorphism and its effect on selected biochemical indicators in dairy cows after calving. ACTA VET. BRNO 82: 265–269.
15. Lopes M.S., J.W. M. Bastiaansen, L. Janss, E.F. Knol, and H. Bovenhuis. Estimation of Additive, Dominance, and Imprinting Genetic Variance Using Genomic Data. //G3, 2015, Vol. 5, pp.2629-2637.
16. Miglior F., Burnside B., Dekkers J.C.M. Effect of inbreeding on somatic cell counts in Holstein cattle. //J.Dairy Sci., 1993, V.76 (Suppl. 1), p.238 (Abstr.).
17. Miglior F., Burnside B., Dekkers J.C.M. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for somatic cell counts of Holstein cattle. //J.Dairy Sci., 1995, V.78, p.1168.
18. Misztal I., Lawlor T.J., Gengler N. Relationship among estimates of inbreeding depression, dominance and additive variance for linear traits in Holsteins. //Gen. Sel. Eval., 1997, V.29, p.319.
19. Misztal I., Varona L., Culbertson M., Gengler N., Bertrand J.K., Mabry J., Lawlor T.J., Van Tassell C.P. Studies on the value of incorporating effect of dominance in genetic evaluations of dairy cattle, beef cattle, and swine. World Congress for Genetics Applied in Livestock Production, 1998.
20. Nagy I., Farkas J., Curik I., Gorjanc G., Gyovai P., Szendrői Z. Estimation of additive and dominance variance for litter size components in rabbits. //Czech J. Anim.Sci., 2014, Vol.59, pp.182–189.
21. Norris D., Varona L., Ngambi J.W., Visser D.P., Mbajorgu C.A., Voordewind S.F. Estimation of the additive and dominance variances in SA Duroc pigs. //Livest.Sci., 2010, Vol.131, pp.144–147.

22. Norris D., Varona L., Visser D.P., Theron H.E., Voordewind S.F. Estimation of the additive and dominance variances in South African Landrace pigs. //S. Afr. J. Anim. Sci., 2006, Vol.36, pp.261–268.
23. Palucci V., L. R. Shaefer, F. Miglior, V. Osborne. Non-additive genetic effects for fertility traits in Canadian Holstein cattle. //Genet. Sel. Evol., 2007, Vol.39, pp.181-193.
24. Pirchner F. Die Bedeutung epistatischer Wirkungen auf die Milchleistung anhand von Nachkommenleistungen eingezuchteter Stiere. Deutsche Gesellschaft für Zuchtungskunde, 1990, Bonn, Germany.
25. Rodriguez F.A., Van Vleck L.D., Willham R.L., Northcutt S.L. Estimation of non-additive genetic variances in three syntatic lines of beef cattle using an animal model. //J. Anim. Sci., 1995, V.73, p.1002.
26. Rye M., Mao I.L. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for bodyweight in Atlantic salmon *Salmo salar* L. //Livest. Prod. Sci., 1998. Vol.57, pp.15–22.
27. Spelman, R.J. et al., Characterization of the DGAT1 gene in the New Zealand dairy population. //J Dairy Sci, 306 2002. 85(12): p. 3514-7.
28. Sun C., P.M. VanRaden, J.B. Cole, J.R.O’Connell. Improvement of Prediction Ability for Genomic Selection of Dairy Cattle by Including Dominance Effects. //PLOS One, 2014, Vol.9, N8, e103934, 18p
29. Szwaczkowski T. Additive and additive-by-additive genetic variability of productive traits in laying hens. //Journal of Animal and Feed Sciences, 1999, V.8, p.191.
30. Tempelman R.J., Burnside E.B. Additive and nonadditive genetic variation for production traits in Canadian Holsteins. //J.DairySci., 1990, V.73, p.2206.
31. Tempelman R.J., Burnside E.B. Additive and nonadditive genetic variation for conformation traits in Canadian Holsteins. //J.DairySci., 1990, V.73, p.2214.
32. VanTassell C.P., Misztal I., Varona L. Method R estimates of additive genetic, dominance genetic, and permanent environmental fraction of variance for yield and health traits of Holsteins. //J.DairySci., 2000, V.83, p.1873.

33. VanRaden P.M., Lawlor T.J., Short T.H., Hoeshele I. Use of reproductive technology to estimate variances and predict effects of gene interactions. //J. DairySci., 1992, V.75, p.2892.
34. Wei M., vanderWerf J.H.J. Animal model estimation of additive and dominance variances in egg production traits of poultry. //J. Anim. Sci., 1993, V.71, p.57.

6. Методи оцінки генетичної цінності

6.1. Загальні властивості оцінок племінної цінності

З точки зору математичної статистики оцінювання племінної цінності являє собою процес статистичного прогнозування, тобто вважається, що існує певна «істинна» адитивна генетична (племінна) цінність (англ. **true breeding value**) тварини і задача полягає у передбаченні її величини з максимально можливою точністю.

Істинна племінна цінність тварини може бути представлена у вигляді:

$$a = \hat{a} + pe, \quad (6.1)$$

де a – істинна племінна цінність тварини;

$\hat{a}$ – передбачення племінної цінності тварини;

pe - **помилка передбачення** племінної цінності тварини (англ. **prediction error**).

Тоді дисперсія істинної племінної цінності тварини буде дорівнювати:

$$\sigma_a^2 = \sigma_{\hat{a}}^2 + \sigma_{pe}^2 + 2\text{cov}_{\hat{a}pe}, \quad (6.2)$$

де σ_a^2 – дисперсія істинної племінної цінності;

$\sigma_{\hat{a}}^2$ – дисперсія передбачення племінної цінності;

σ_{pe}^2 – дисперсія помилки передбачення племінної цінності (англ. **prediction error variance**);

$\text{cov}_{\hat{a}pe}$ – коваріанса між оцінкою племінної цінності і помилкою передбачення.

За відсутності зв'язку між оцінкою племінної цінності і помилкою передбачення $\text{cov}_{\hat{a}pe} = 0$. Тоді

$$\sigma_a^2 = \sigma_{\hat{a}}^2 + \sigma_{pe}^2. \quad (6.3)$$

Коефіцієнт кореляції між істинною племінною цінністю і її оцінкою (r) називають **точністю передбачення племінної цінності** (англ. **accuracy**). Головною характеристикою оцінки племінної цінності є її «незміщеність», коли

коефіцієнт регресії істинної племінної цінності на її оцінку (b_{aa}) дорівнює 1. Тоді

$$r = b_{aa} \cdot (\sigma_{\hat{a}} / \sigma_a) = \sigma_{\hat{a}} / \sigma_a. \quad (6.4)$$

Квадрат точності оцінки племінної цінності називають **надійністю оцінки племінної цінності (англ. reliability)**. Він дорівнює

$$r^2 = \sigma_{\hat{a}}^2 / \sigma_a^2 = 1 - \sigma_{pe}^2 / \sigma_a^2. \quad (6.5)$$

звідки

$$\sigma_{pe}^2 = (1 - r^2) \cdot \sigma_a^2. \quad (6.6)$$

Тоді дисперсія оцінок племінної цінності буде дорівнювати

$$\sigma_{\hat{a}}^2 = r^2 \cdot \sigma_a^2. \quad (6.7)$$

Значення точності (і відповідно надійності) оцінки племінної цінності полягає в наступному:

- по-перше, чим вище середня точність оцінки племінної цінності в популяції, тим більшою буде дисперсія оцінок племінної цінності тварин, що збільшує відповідь на відбір (рис. 6.1);

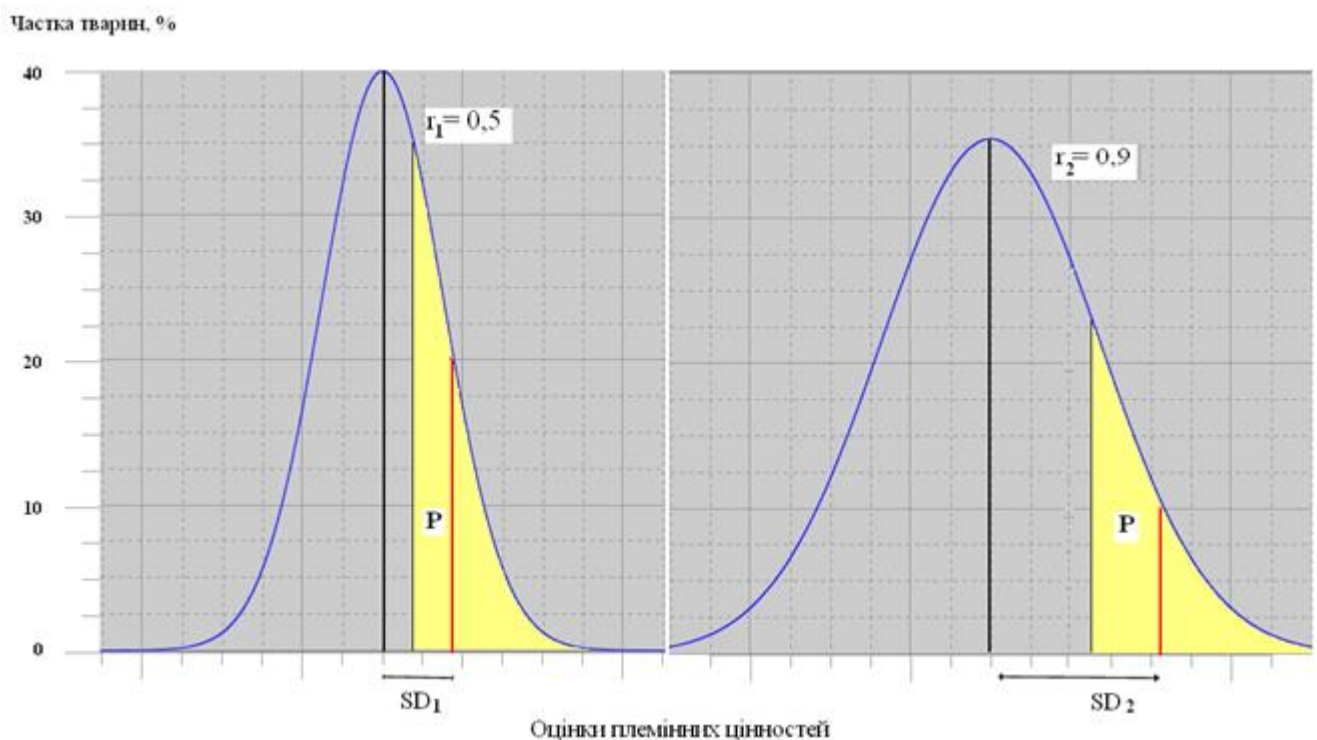


Рис. 6.1. Вплив точності оцінки племінної цінності (r) на величину селекційного диференціалу (SD) при однаковій частці відібраних тварин.

- по-друге, більш висока точність оцінки племінної цінності конкретної тварини дозволяє більш впевнено судити про її істинну племінну цінність;

маючи оцінку племінної цінності тварини і відповідну стандартну помилку передбачення, яка дорівнює квадратному кореню з дисперсії помилки передбачення (σ_{pe}), можна отримати довірчий інтервал, в межах якого з заданою імовірністю знаходиться величина істинної племінної цінності даної тварини:

$$\hat{a} - t \cdot \sigma_{pe} \leq a \leq \hat{a} + t \cdot \sigma_{pe}, \quad (6.8)$$

де t – критерій вірогідності.

На рис. 6.2 відображено залежність ширини довірчого інтервалу від точності оцінки племінної цінності.

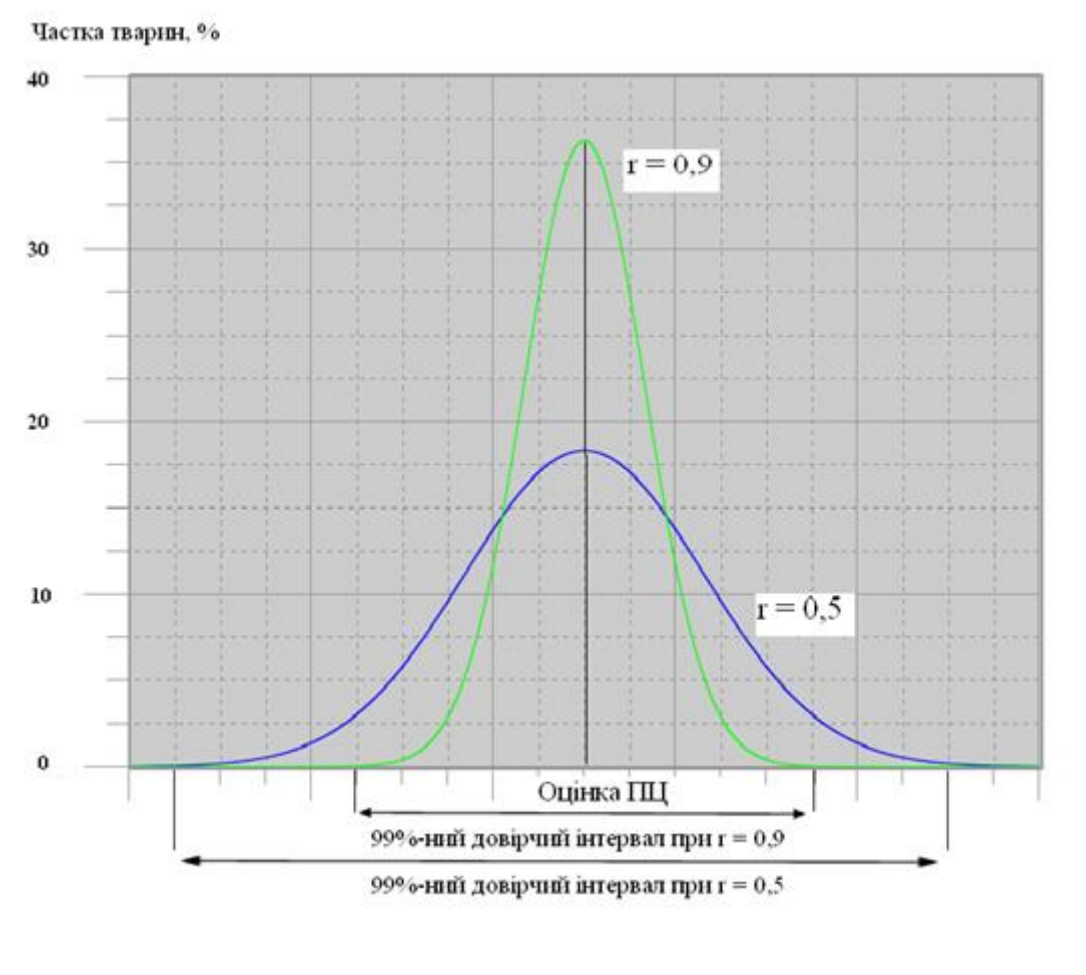


Рис. 6.2. Вплив точності оцінки племінної цінності тварини на ширину довірчого інтервалу істинної племінної цінності.

На точність оцінки племінної цінності впливають наступні фактори:

- успадковуваність ознаки- чим вона вище, тим вище точність такої оцінки;
- загальний об'єм даних (кількість тварин і спостережень (наприклад, кількість лактацій), а також число поколінь);
- достовірність і точність індивідуального обліку продуктивності тварин;
- помилки в родоводах;
- родинні зв'язки між тваринами (спостереженнями), які відносяться до різних градацій середовищних факторів (стада, сезони року тощо);
- об'єм даних по даній конкретній тварині (число спостережень ознак, число сибсів, напівсибсів, потомків тощо);
- коректність і повнота статистичної моделі оцінки до моделі слід включати всі середовищні фактори, які вірогідно впливають на ознаку;
- точність генетичних параметрів (успадковуваність, повторюваність, генетичні і середовищні кореляції): якщо значення цих параметрів не співпадає з істинними, то фактичні дисперсії помилок передбачення племінних цінностей будуть більше, ніж розраховані.

6.2. Оцінка за фенотипом

Найбільш простим методом оцінки племінної цінності є оцінка за фенотиповим значенням ознаки.

Вихідна лінійна модель має вигляд:

$$y_i = \mu + a_i + e_i, \quad (6.9)$$

де y_i – значення ознаки i -ї тварини;

μ – популяційне середнє;

a_i – племінна цінність i -ї тварини;

e_i – середовищне відхилення.

Оцінка племінної цінності i -ї тварини ($\hat{a}_i$) буде мати вигляд:

$$\hat{a}_i = b_{ay} \cdot (y_i - \mu), \quad (6.10)$$

де b_{ay} – коефіцієнт регресії племінної цінності на фенотипове значення ознаки, який дорівнює:

$$\begin{aligned} b_{ay} &= \text{cov}(a, y) / \sigma_y^2 \\ &= \sigma_a^2 / \sigma_y^2 \\ &= h^2, \end{aligned}$$

де $\sigma_y^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$;

h^2 – коефіцієнт успадковуваності ознаки (див. розд. 5).

Таким чином, оцінка племінної цінності i -ї тварини буде дорівнювати

$$\hat{a}_i = h^2 \cdot (y_i - \mu), \quad (6.11)$$

де y_i – значення ознаки i -ї тварини;

h^2 – коефіцієнт успадковуваності ознаки;

μ – популяційне середнє.

Точність оцінки за фенотиповим значенням дорівнює

$$r = \frac{\text{cov}(a, y)}{\sigma_a \cdot \sigma_y} = \frac{\sigma_a}{\sigma_a \cdot \sigma_y} = h. \quad (6.12)$$

Наприклад, при відборі за надоем молока на рівні стада з середнім значенням надою по стаду 7000 кг при коефіцієнті успадковуваності $h^2 = 0,25$ племінна цінність корови з надоем молока 7500 кг буде дорівнювати:

$$\hat{a}_i = 0,25 \cdot (7500 - 7000) = 125 \text{ кг.}$$

Точність оцінки буде дорівнювати $h = \sqrt{0,25} = 0,5$.

Оцінка племінної цінності за фенотипом буде більш точною, якщо ознака вимірюється не один, а декілька разів (наприклад, при використанні середнього надою за ряд лактацій). Збільшення точності при цьому залежить від коефіцієнта повторюваності ознаки (див. розд. 5).

Нехай ознака i -ї тварини вимірюється m_i разів. Тоді модель j -го вимірювання цієї ознаки буде мати вигляд:

$$y_{ij} = \mu + a_i + p_i + e_{ij}, \quad (6.13)$$

де y_{ij} – значення j -го вимірювання ознаки i -ї тварини;

μ – популяційне середнє;

a_i – племінна цінність i -ї тварини;

p_i – постійна середовищна компонента;

e_i – середовищне відхилення j -го вимірювання ознаки i -ї тварини.

Середнє значення ознаки ($y_{cp.}$) буде дорівнювати:

$$\begin{aligned} y_{cp.} &= \sum(\mu + a_i + p_i + e_{ij})/m_i \\ &= \mu + a_i + p_i + \sum e_{ij}/m_i \end{aligned}$$

Дисперсія середнього значення ознаки ($\sigma_{y_{cp.}}^2$) буде дорівнювати:

$$\begin{aligned} \sigma_{y_{cp.}}^2 &= \sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2/m_i, \\ &= r_w \cdot \sigma_y^2 + \frac{(1 - r_w) \cdot \sigma_y^2}{m_i} = \frac{(r_w \cdot m_i + 1 - r_w) \cdot \sigma_y^2}{m_i} \\ &= \frac{((m_i - 1) \cdot r_w + 1) \cdot \sigma_y^2}{m_i}, \end{aligned}$$

де $r_w = (\sigma_a^2 + \sigma_p^2)/\sigma_y^2$ – коефіцієнт повторюваності ознаки.

Оцінка племінної цінності i -ї тварини ($\hat{a}_i$) буде мати вигляд:

$$\hat{a}_i = b_{ay_{cp.}} \cdot (y_{cp.} - \mu), \quad (6.14)$$

де $b_{ay_{cp.}}$ —коефіцієнт регресії племінної цінності на середнє значення ознаки, який дорівнює:

$$\begin{aligned} b_{ay_{cp.}} &= \text{cov}(y_{cp.}, a) / \sigma_{y_{cp.}}^2 = \sigma_a^2 / \sigma_{y_{cp.}}^2 \\ &= m_i h^2 / ((m_i - 1) \cdot r_w + 1). \end{aligned} \quad (6.15)$$

Точність оцінки дорівнює

$$\begin{aligned} r &= \frac{\text{cov}(a, y_{cp.})}{\sigma_a \cdot \sigma_{y_{cp.}}} = \frac{\sigma_a}{\sigma_a \cdot \sigma_{y_{cp.}}} \\ &= [m_i h^2 / ((m_i - 1) \cdot r_w + 1)]^{1/2}. \end{aligned} \quad (6.16)$$

На рис. 6.3 показано точність оцінки племінної цінності тварин за середнім фенотиповим значенням ознаки.

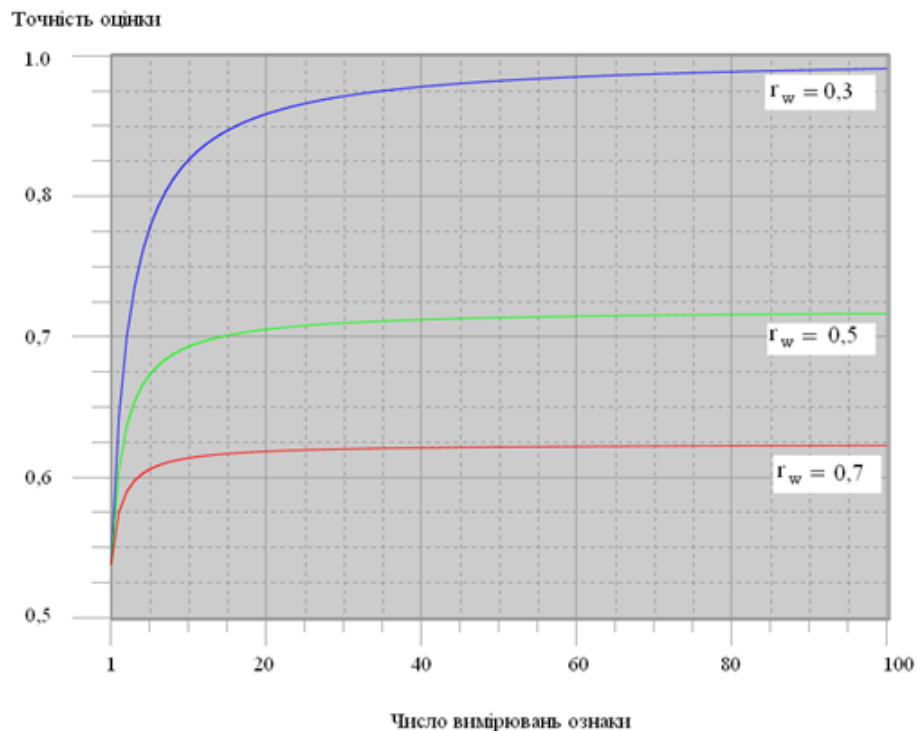


Рис. 6.3. Точність оцінки племінної цінності тварин в залежності від коефіцієнта повторюваності (r_w) і числа вимірювань ознаки при коефіцієнті успадкованості $h^2 = 0,3$.

Як видно з представленого графіка, вплив числа вимірювань ознаки на точність оцінки племінної цінності залежить від коефіцієнта повторюваності:

при високому коефіцієнті повторюваності збільшення числа вимірювань мало впливає на точність. При $r_w = 1$ точність оцінки племінної цінності, згідно з формулою 6.16, буде дорівнювати квадратному кореню від коефіцієнта успадковуваності (h), незалежно від числа вимірювань ознаки.

Для приклада розглянемо ситуацію, коли оцінку племінної цінності корів у молочному стаді з середнім надоєм по стаду 7000 кг здійснюють за середнім надоєм за всіма завершеними лактаціями при коефіцієнті успадковуваності $h^2 = 0,25$ і коефіцієнті повторюваності $r_w = 0,4$. Тоді племінна цінність корови з середнім надоєм за 3 лактації 8200 кг згідно з формулами 6.14 і 6.15 буде:

$$\hat{a}_i = \cdot [3 \cdot 0,25 / ((3 - 1) \cdot 0,4 + 1)] (8200 - 7000) = 504 \text{ кг}$$

Точність оцінки (формула 6.16) буде дорівнювати $r = 0,65$.

6.3. Селекційний індекс

У загальному випадку племінна цінність тварини може бути передбачена на основі наявних даних про її власну продуктивність і продуктивність її родичів – батьків, сибсів, напівсибсів, нащадків тощо (рис. 6.4). При цьому використовується **селекційний індекс** (англ. **selection index**) у вигляді рівняння регресії, яке комбінує різні джерела інформації (дані про продуктивність тварини та її родичів) для передбачення результуючого значення племінної цінності тварини. Такий індекс називають **сімейним селекційним індексом** (англ. **family selection index**), а його принцип побудови наведено нижче.

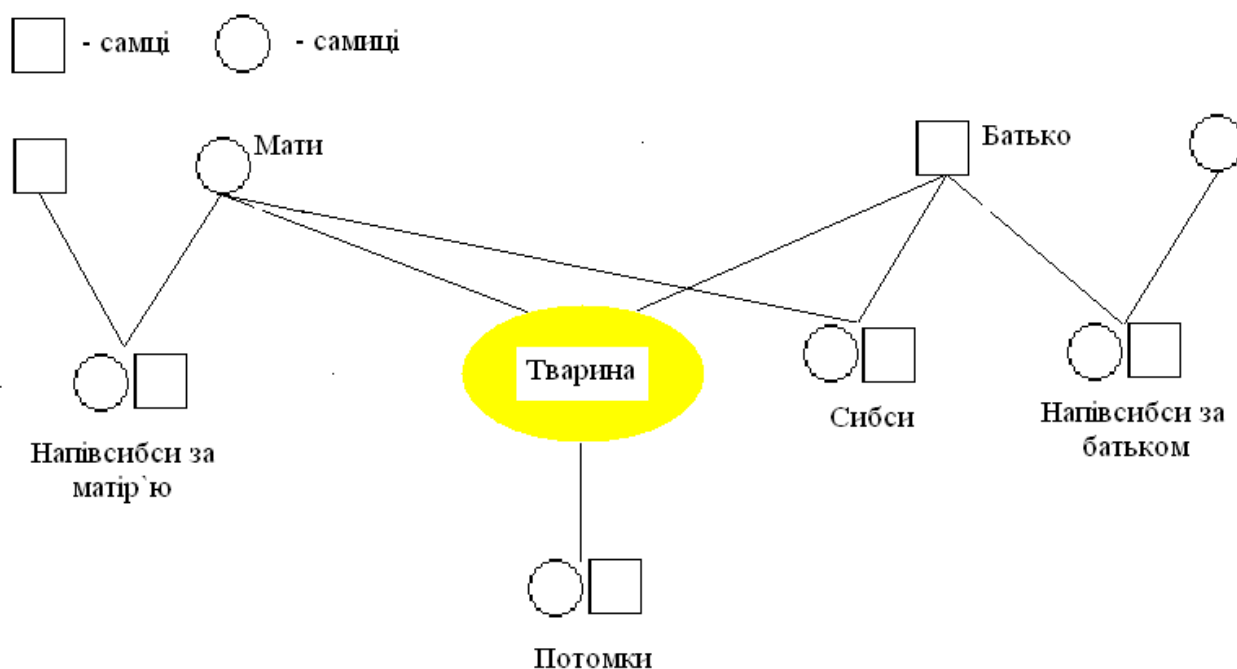


Рис. 6.4. Джерела інформації, які використовуються для побудови селекційних індексів

Нехай вектор спостережень, який включає наявні дані про i -ту тварину та її родичів, буде представлено у вигляді $y = [y_1 \ y_2 \ \dots \ y_k]$. Тоді селекційний індекс має вид:

$$I = \mathbf{b}_i'(\mathbf{y} - \mathbf{M}) = b_{i1}(y_1 - M) + b_{i2}(y_2 - M) + \dots + b_{ik}(y_k - M), \quad (6.17)$$

де $\mathbf{b}_i = [b_{i1} \ b_{i2} \ \dots \ b_{ik}]'$ – вектор індексних ваг;

M – середнє значення ознаки.

Вектор індексних ваг розраховується за формулою [4]:

$$\mathbf{b} = \mathbf{V}^{-1}\mathbf{c}, \quad (6.18)$$

де $\mathbf{V}$ – коваріаційна матриця вектору спостережень $\mathbf{y}$;

$\mathbf{c}$ – вектор, який включає коваріанси між елементами вектора $\mathbf{y}$ та племінною цінністю i -ї тварини.

Точність оцінки племінної цінності з використанням селекційного індексу дорівнює:

$$r = \sqrt{[(\mathbf{b}'\mathbf{c})/\sigma_a^2]}. \quad (6.19)$$

Наприклад, нехай ми маємо інформацію про надій корови за першу лактацію, який дорівнює 7500 кг, і середній надій за першу лактацію її 20 напівсибсів за батьком – 6500 кг, у молочному стаді з середнім надоєм корів по стаду за першу лактацію – 7000 кг при коефіцієнті успадковуваності $h^2 = 0,25$ і фенотиповою дисперсією $\sigma_y^2 = 4410000$ кг. За таких умов селекційний індекс буде мати вигляд:

$$I = b_1(y_1 - M) + b_2(y_2 - M),$$

де y_1 – надій корови;

y_2 – середній надій напівсибсів;

b_1 – індексна вага для надою корови;

b_2 – індексна вага для середнього надою напівсибсів;

M – середній надій по стаду.

Коваріаційна матриця вектору спостережень буде дорівнювати:

$$\mathbf{V} = \begin{bmatrix} \sigma_1^2 & \text{cov}_{12} \\ \text{cov}_{12} & \sigma_2^2 \end{bmatrix}$$

де $\sigma_1^2 = \sigma_y^2$ – дисперсія надою за лактацію, y_1 ;

$\sigma_2^2 = [(1 + (m - 1) \cdot 0,25 \cdot h^2)/m] \cdot \sigma_y^2$ – дисперсія середнього надою напівсибсів,

y_2 – $(m - \text{число напівсибсів})$;

$\text{cov}_{12} = (0,25 \cdot h^2)/m \cdot \sigma_y^2$ – коваріанса між y_1 і y_2 .

Вектор коваріанс між елементами вектора y і племінною цінністю корови буде дорівнювати:

$$c = [h^2 \quad 0.25 \cdot h^2] \cdot \sigma_y^2.$$

Підставив ці значення в систему рівнянь 6.18 отримуємо такий селекційний індекс:

$$I = 0,25(y_1 - 7000) + 0,56(y_2 - 7000),$$

Таким чином, значення селекційного індекса корови складе:

$$I = 0,25(7500 - 7000) + 0,56(6500 - 7000) = -155 \text{ кг.}$$

Точність оцінки (формула 6.19) буде дорівнювати $r = 0,62$.

Суттєвим допущенням при використанні селекційного індекса є однорідність умов середовища для всіх оцінюваних тварин. На практиці завжди існують фактори, які впливають на величини селекційних ознак (стать, вік, сезон року тощо) і, відповідно, середовищні умови для різних тварин різняться. Тому більш точно племінну цінність тварин можна оцінити з використанням методу BLUP (розд. 6.4), який дозволяє одночасно оцінювати невідомі середні значення ознак і передбачувати племінні цінності тварин.

6.4. Найкраще лінійне незміщене передбачення (BLUP)

На сьогоднішній день найбільш поширеним (а для більшості видів сільськогосподарських тварин стандартним) методом оцінки генетичної цінності тварин є **найкраще лінійне незміщене передбачення** (англ. **Best Linear Unbiased Prediction, BLUP**).

Метод BLUP базується на **змішаній лінійній моделі** (англ. **mixed linear model**). В матричній формі ця модель може бути представлена у вигляді:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e}, \quad (6.20)$$

де $\mathbf{y}$ – вектор спостережень;

$\mathbf{b}$ – вектор фіксованих ефектів;

$\mathbf{u}$ – вектор випадкових ефектів;

$\mathbf{X}$ і $\mathbf{Z}$ – матриці плану, які пов'язують $\mathbf{b}$ і $\mathbf{u}$ з елементами $\mathbf{y}$;

$\mathbf{e}$ – вектор залишків.

До фіксованих переважно відносяться ефекти середовища, такі як стадо, рік, сезон року, стать, вік тощо, а до випадкових – в першу чергу адитивні генетичні (племінні) цінності і деякі інші (наприклад, неадитивні генетичні) ефекти.

Для отримання оцінок фіксованих ефектів і передбачення випадкових ефектів використовується розроблена Ч. Хендерсоном **система рівнянь змішаної моделі** (англ. **mixed model equations**) [9]:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{b}^0 \\ \hat{\mathbf{u}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix} \quad (6.21)$$

де $\mathbf{G}$ – коваріаційна матриця вектора випадкових ефектів $\mathbf{u}$;

$\mathbf{R}$ – коваріаційна матриця вектора залишків $\mathbf{e}$;

$\mathbf{b}^0$ і $\hat{\mathbf{u}}$ – рішення системи.

Однією з основних властивостей методу BLUP є отримання оцінок племінних цінностей тварин з мінімальною помилкою передбачення (див. розд. 6.1).

При застосуванні методу BLUP використовують різні моделі. В таблиці 6.1 наведено класифікацію основних моделей BLUP, яка базується на найбільш суттєвих їх властивостях.

Таблиця 6.1.

Класифікація моделей BLUP

Характеристика	Варіанти	Властивості
1	2	3
Родинні зв'язки, що враховуються	“модель батька (плідника)”	Враховуються родинні зв'язки "батько - нащадок". При включенні матриці спорідненості між плідниками також враховуються родинні зв'язки “батько – син” і “батько матері – онук”.
	“модель батька – батька матері”	Враховуються родинні зв'язки “батько – нащадок” і “батько матері – внучка”. Враховується племінна цінність батька матері. При включенні матриці спорідненості між плідниками також враховуються родинні зв'язки “батько – син” і “батько матері – онук”.
	"модель батька і матері"	-//-
	“модель тварини”	Враховуються всі родинні зв'язки між тваринами.
Число одночасно аналізованих ознак	одна ознака	-//-
	декілька ознак	Враховуються генетичні і середовищні кореляції між ознаками, за рахунок чого підвищується точність оцінки племінної цінності тварин по кожній ознаці і можуть бути отримані передбачення племінних цінностей по відсутнім ознакам.
Число вимірювань ознаки	одне вимірювання	-//-
	декілька вимірювань	Підвищується точність оцінки племінної цінності за рахунок зменшення залишкової дисперсії

Продовження таблиці 6.1.

1	2	3
Ефекти, що враховуються	прямі адитивні	Враховуються тільки прямі адитивні генетичні ефекти
	прямі неадитивні	Враховуються адитивні і неадитивні (епістатичні: домінантні, адитивно-адитивні, адитивно-домінантні і т. д) генетичні ефекти
	материнські (адитивні, неадитивні, породні, середовищні)	Враховується вплив матері (тобто її адитивний ефект (племінна цінність), неадитивні ефекти, порода, умови середовища) на ознаки потомства
Породна структура	одна порода	-//-
	декілька порід	Враховуються вплив породи на племенну цінність тварини, ефект гетерозису, рекомбінаційні втрати і можлива неоднорідність генетичних і середовищних дисперсій і коваріанс в розрізі породних груп.
Генетичні групи	без груп	-//-
	з групами	Враховуються генетичні розбіжності між групами
Спосіб вираження оцінки генетичної цінності	випадковий ефект	Генетична цінність виражається ефектом
	випадковий коефіцієнт регресії	Генетична цінність виражається одним або декількома (рівнянням) випадковими коефіцієнтами регресії
Використання генетичних маркерів	без включення маркерів	-//-
	BLUP з включенням ефектів окремих маркерів	Враховуються ефекти окремих генетичних маркерів
	геномний BLUP	Оцінка племінної цінності базується на використанні великої кількості генетичних маркерів, які охоплюють весь геном тварини

Використання методу BLUP має найбільші переваги над оцінкою за фенотипом при таких умовах:

- низька успадкованість ознаки;
- наявність середовищних факторів, які суттєво впливають на величину ознаки;
- наявність в популяції змішаних поколінь, коли кандидатами для відбору є тварин різного віку.

Окрім використання для оцінки племінної цінності, генетичних параметрів (оцінка компонент дисперсій і коваріанс, коефіцієнтів успадкованості і повторюваності, генетичних кореляцій) і генетичних трендів, можна навести цілу низку інших завдань, які можуть вирішуватись з використанням змішаних лінійних моделей, в тому числі:

- оцінка інбредної депресії;
- оцінка ефекту гетерозису при міжпородному схрещуванні (див. розд. 6.2.2.5);
- оцінка неадитивних генетичних ефектів (див. розд. 6.2.2.6);
- оцінка ефектів генетичних маркерів (див. розд. 6.7);
- оцінка ефектів цитоплазматичної спадковості;
- оцінка ефектів статевих хромосом;
- оцінка з урахуванням *гаметичного імпринтингу*. **Гаметичним імпринтингом називають явище, коли ген або гени успадковуються аутосомно, але проявляються переважно або повністю тоді, коли вони були отримані тільки від материнської або батьківської гамети;**
- урахування впливу мутацій на генетичну дисперсію.

6.4.1.«Модель плідника»

«Модель батька (плідника)» була першою моделлю BLUP; вона була розроблена для оцінки бугаїв-плідників у молочному скотарстві. Вона базується на таких припущеннях:

- плідники не мають даних про власну продуктивність;

- плідників підбирають до матерів випадково, тобто відсутній цілеспрямований підбір;
- плідники не споріднені з матерями і матері не споріднені між собою;
- кожна мати має тільки одного нащадка;
- відсутній відбір серед матерів і нащадків.

«Модель плідника» з включенням середовищних ефектів (наприклад, стадо, рік, сезон року, вік, стать) має вигляд:

$$y_{ij} = \sum b_i + s_j + e_{ij}, \quad (6.22)$$

де y_{ij} – спостереження ознаки у i -ї тварини – нащадка j -го плідника;

$\sum b_i$ – сума середовищних ефектів, що відносяться до i -ї тварини;

s_j – випадковий ефект j -го плідника, який дорівнює половині його племінної цінності, з дисперсією $\sigma_s^2 = 0,25\sigma_a^2$;

e_{ij} – залишок з дисперсією $\sigma^2 = 0,75\sigma_a^2 + \sigma_e^2$;

σ_a^2 – адитивна генетична дисперсія ознаки;

σ_e^2 – середовища дисперсія.

В таблиці 6.2 наведено приклад форми вводу інформації, необхідної для проведення оцінки бугаїв-плідників молочних порід великої рогатої худоби з використанням методу BLUP «модель плідника».

Таблиця 6.2.

Форма вводу інформації, необхідної для проведення оцінки бугаїв-плідників молочних порід великої рогатої худоби з використанням методу BLUP «модель плідника».

ID корови	ID батька	ID стада	Номер лактації корови	Дата отелення корови	Показники продуктивності		
					Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %

Примітка: ID – ідентифікаційний номер

За таких умов наявної інформації як по структурі так і кількості спостережень можна коректно провести оцінку племінної цінності плідника.

6.4.2.«Модель тварини»

«Модель тварини» (англ. **Animal Model**) відрізняється від «моделі плідника» тим, що вона враховує всі родинні зв'язки між тваринами.

Оцінки племінної цінності, отримані на основі використання «моделі тварини» (англ. **Animal Model**), мають такі основні властивості [1]:

- 1) оцінки племінної цінності скореговані на всі фіксовані фактори, які включені в модель;
- 2) при проведенні оцінки враховуються всі родинні зв'язки між тваринами які вказані на рис. 6.5;

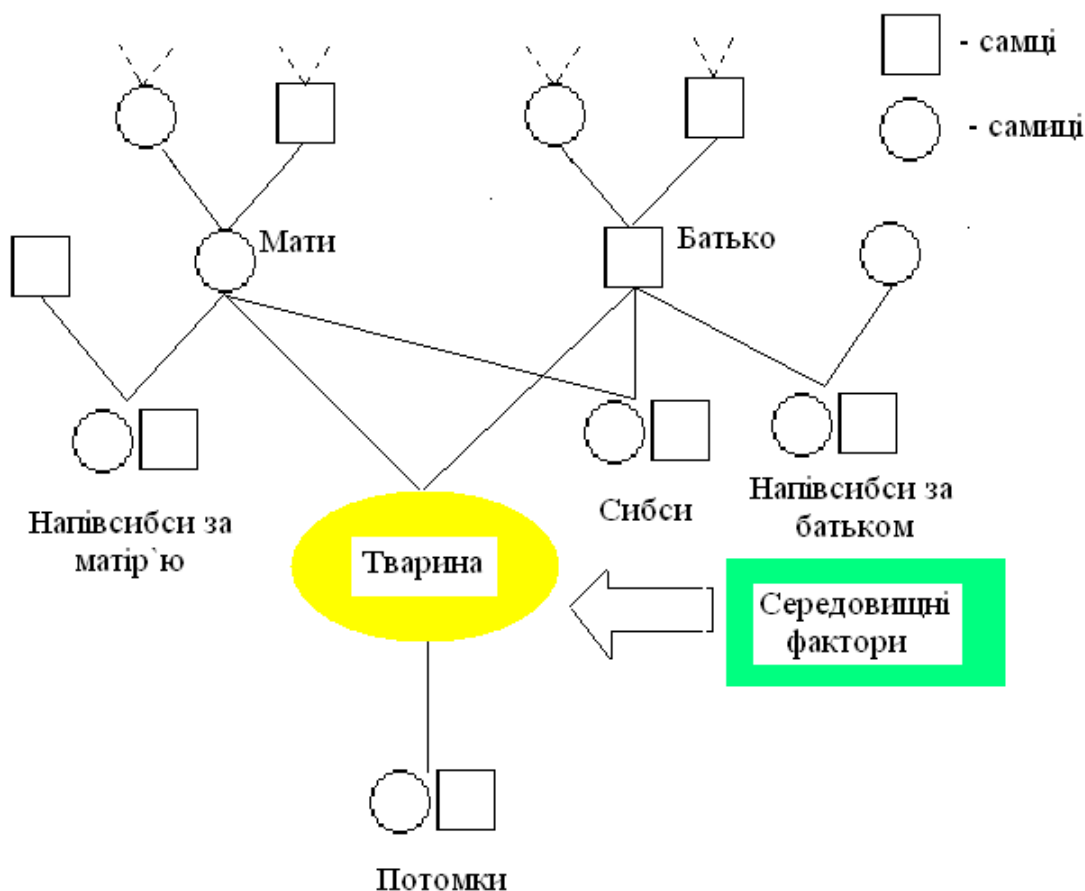


Рис. 6.5. Джерела інформації, які використовуються при використанні «моделі тварини»

3) внесок потомства в оцінку племінної цінності кожного з батьків скорегований на племінну цінність другого батька, що особливо важливо при наявності систематичного підбору;

4) оцінка племінної цінності майбутнього потомства дорівнює середній оцінці племінної цінності батьків;

5) оцінки племінної цінності кожного покоління включають генетичний прогрес, досягнутий у попередніх поколіннях, починаючи з базової популяції (популяцій), тобто тварин, походження яких невідомо, тому генетичні тренди можуть бути отримані на основі середніх оцінок племінної цінності по роках народження;

б) «модель тварини» дозволяє враховувати вплив інбридинга на адитивну генетичну мінливість і нівелювати вплив інбредної депресії на величину ознаки, а також враховувати інші генетичні фактори, такі як ефект гетерозису (при міжпородному схрещуванні), материнський ефект, неадитивні генетичні ефекти тощо.

6.4.2.1. «Модель тварини» для однієї ознаки з одним вимірюванням

«Модель тварини» з включенням середовищних ефектів і одного випадкового (адитивного генетичного) ефекту, тобто племінної цінності при одноразовому вимірюванні ознаки у кожної тварини має вигляд:

$$y_i = \sum b_i + a_i + e_i, \quad (6.23)$$

де y_i – спостереження ознаки у i -ї тварини;

$\sum b_i$ – сума середовищних ефектів, що відносяться до i -ї тварини;

a_i – випадковий адитивний генетичний ефект i -тварини з дисперсією σ_a^2 ;

e_i – випадкове відхилення (залишок) з дисперсією σ_e^2 ;

σ_a^2 – адитивна генетична дисперсія ознаки;

σ_e^2 – залишкова дисперсія.

6.4.2.2.«Модель тварини» для ознак, що повторюються

У багатьох випадках тварини можуть мати більш одного спостереження ознаки. Прикладами є дані про молочну продуктивність корів за ряд лактацій (надій, вміст жиру і білка в молоці та інші), показники гнізда у свинюматок, настриг вовни у овець тощо. У цьому випадку до лінійної моделі, яка описує ознаку, додається постійний середовищний ефект:

$$y_{ij} = \sum b_{ij} + a_i + p_i + e_{ij}, \quad (6.24)$$

де y_{ij} – j -те спостереження ознаки у i -ї тварини;

$\sum b_{ij}$ – сума середовищних ефектів, що відносяться до j -го спостереження i -ї тварини;

a_i – випадковий адитивний генетичний ефект i -тварини з дисперсією σ_a^2 ;

p_i – випадковий постійний середовищний ефект i -тварини з дисперсією σ_p^2 ;

e_{ij} – випадкове відхилення (залишок) з дисперсією σ_e^2 ;

$\sigma_a^2 = h^2\sigma_y^2$ – адитивна генетична дисперсія ознаки;

$\sigma_p^2 = (r_w - h^2)\sigma_y^2$ – дисперсія постійних середовищних ефектів;

$\sigma_e^2 = (1 - r_w)\sigma_y^2$ – залишкова дисперсія;

$\sigma_y^2 = \sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2$ – загальна фенотипова дисперсія ознаки.

Загальна схема «моделі тварини» для ознак, що повторюються (англ. **Repeatability Animal Model**) наведена на рис. 6.6.

Включення декількох спостережень ознаки дозволяє підвищити точність оцінки племінної цінності тварин за рахунок зменшення залишкової дисперсії, а також збільшення ступеня «пов'язаності» даних. В той же час «модель тварини» при декількох спостереженнях ознаки базується на припущенні про одиничну генетичну кореляцію між різними спостереженнями ознаки однієї тварини (тобто ці спостереження розглядаються як реалізації однієї й тієї ж

ознаки), але якщо ця умова фактично не виконується, то доцільно використовувати для оцінки «модель тварини» для декількох ознак.

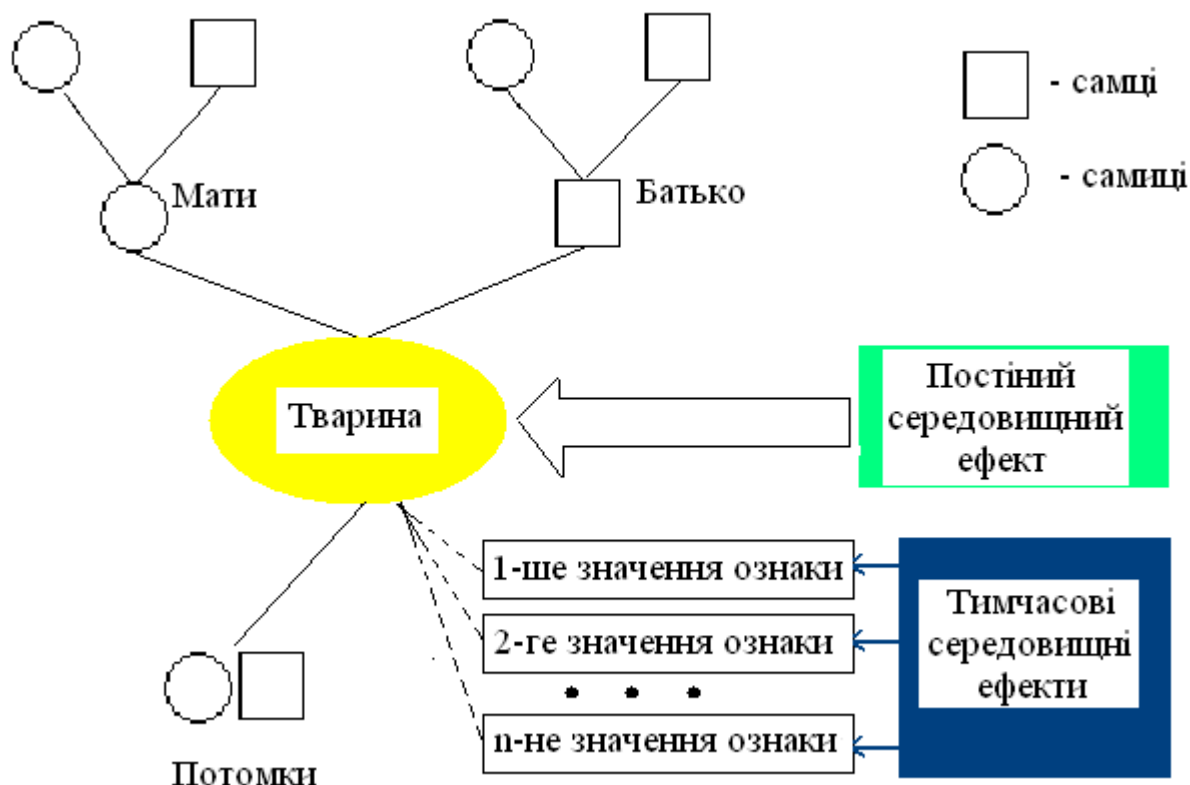


Рис. 6.6. Схема «моделі тварини» для ознак, що повторюються

В таблиці 6.3 наведено приклад форми вводу інформації, необхідної для проведення оцінки бугаїв-плідників і корів молочних порід великої рогатої худоби з використанням методу BLUP «моделі тварини» для ознак, що повторюються.

Таблиця 6.3.

Форма вводу інформації, необхідної для проведення оцінки племінної цінності бугаїв-плідників і корів молочних порід великої рогатої худоби з використанням методу BLUP «модель тварини» для ознак, що повторюються.

ID корови	ID батька	ID матері	ID стада	Номер лактації	Дата отелення	Показники продуктивності		
						Надій, кг	Вміст жиру, %	Вміст білка, %

Примітка: ID – ідентифікаційний номер

6.4.2.3.«Модель тварини» для декількох ознак

«Модель тварини» для декількох ознак (англ. Multiple Trait Animal Model) дозволяє отримувати оцінки племінної цінності одночасно для комплексу ознак з урахуванням генетичних і середовищних кореляцій між ними. Перевагами цієї моделі є:

- підвищення точності оцінки племінної цінності за кожною ознакою за рахунок використання інформації про інші ознаки; точність оцінки підвищується тим більше, чим більше розбіжності між генетичними і середовищними кореляціями і між коефіцієнтами успадкованості ознак;
- нівелювання ефекту відбору за ознаками, що вимірюються у більш ранньому віці; наприклад, якщо оцінка м'ясної худоби проводиться за живою вагою при народженні і при відлученні частка телят бракується за першим показником до відлучення, то для цих телят не буде даних про живу вагу при відлученні, що призведе до некоректного збільшення оцінок племінної цінності їх родичів; використання «моделі тварини» для декількох ознак з урахуванням генетичних і середовищних кореляцій між значеннями живої ваги при народженні і відлученні дозволить елімінувати зміщення оцінок племінної цінності, обумовлене попереднім відбором.

6.4.2.4.«Модель тварини» з включенням материнських ефектів

Для багатьох видів сільськогосподарських тварин (м'ясна худоба, свині, вівці) формування деяких ознак відбувається за безпосередньої участі матері, тобто мати створює певне "середовище" (рис. 6.7).

У цьому випадку кажуть про наявність так званого **материнського ефекта (англ. maternal effect)**, який необхідно відрізнити від прямого генетичного ефекту матері, обумовленого її внеском в генотип нащадків [3]. Як будь-яка ознака, материнський ефект певною мірою обумовлений генотипом матері, і тому для нього може бути розрахована оцінка племінної цінності. При

цьомуу більшості випадків між прямими і материнськими адитивними генетичними ефектами існує кореляція, яку доцільно враховувати при проведенні оцінки племінної цінності тварин.

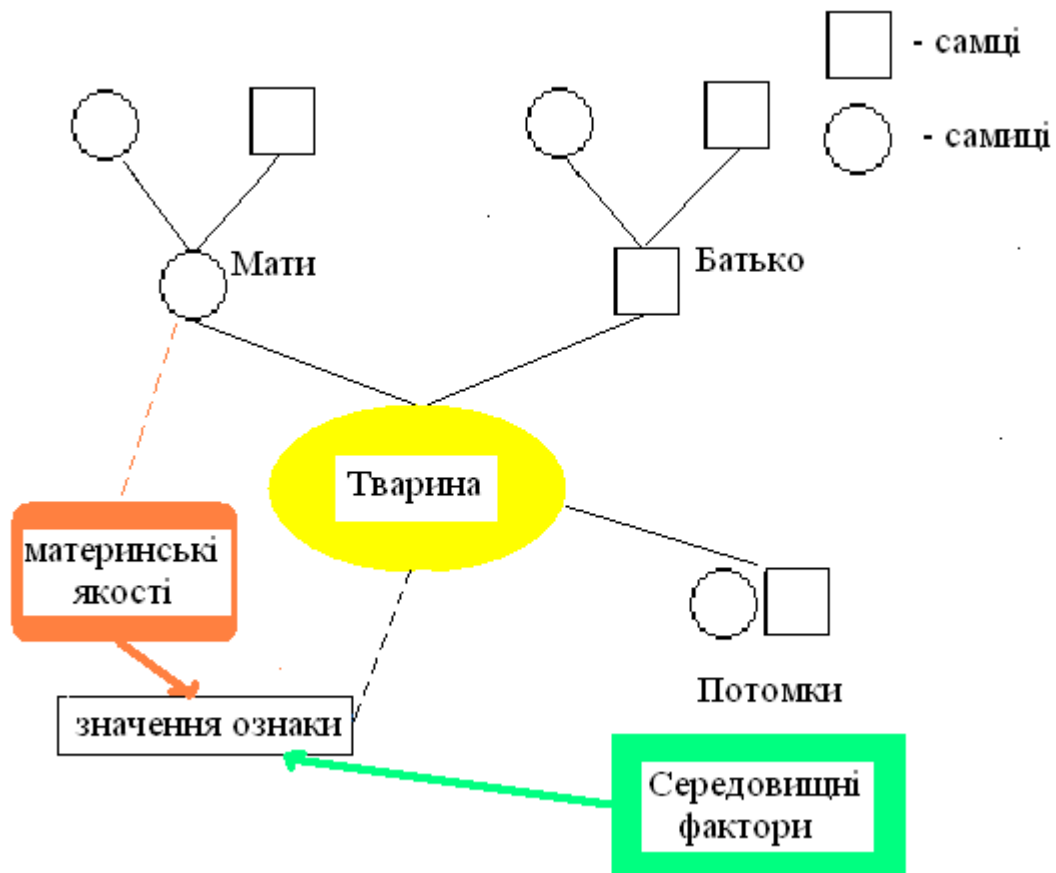


Рис. 6.7. Схема «моделі тварини» з включенням материнських ефектів

Лінійна модель ознаки при наявності материнського ефекту має вигляд:

$$y_{ij} = \sum b_{ij} + a_i + m_i + p_i + e_{ij}, \quad (6.25)$$

де y_{ij} – j -е спостереження ознаки у i -ї тварини;

$\sum b_{ij}$ – сума середовищних ефектів, що відносяться до k j -го спостереження i -ї тварини;

a_i – випадковий прямий адитивний генетичний ефект i -ї тварини з дисперсією σ_a^2 ;

m_i – випадковий материнський ефект i -тварини з дисперсією σ_m^2 ;

p_i – випадковий постійний середовищний ефект i -ї тварини з дисперсією σ_p^2 ;

e_{ij} – випадкове відхилення (залишок) з дисперсією σ_e^2 ;

В таблиці 6.4 наведено приклад форми вводу інформації, необхідної для проведення оцінки бугаїв-плідників і корів молочних порід великої рогатої худоби за легкістю отелення з використанням методу BLUP «моделі тварини» з включенням материнського ефекту.

Таблиця 6.4.

Форма вводу інформації, необхідної для проведення оцінки племінної цінності бугаїв-плідників і корів молочних порід великої рогатої худоби за легкістю отелення з використанням методу BLUP «модель тварини» з включенням материнського ефекту.

ID корови	ID батька	ID матері	ID стада	Номер лактації корови	Дата отелення корови	Легкість отелення корови

Примітка: ID – ідентифікаційний номер

6.4.2.5.«Модель тварини» при наявності декількох порід

Наявність декількох порід і помісей у популяції оцінюваних тварин має з точки зору оцінки племінної цінності такі наслідки:

1) наявність неадитивних ефектів взаємодії генів порід – ефекту гетерозису [2];

2) можлива неоднорідність генетичних (адитивних і неадитивних, прямих і материнських) і середовищних дисперсій і коваріанс в залежності від породи і кровності.

Адитивна генетична (племінна) цінність i -ї тварини (u_i) буде складатися з двох частин – зваженого середнього значення адитивних генетичних цінностей порід, чий гени присутні у її генотипі, і випадкового адитивного генетичного відхилення від цього середнього значення:

$$u_i = \sum_k q_{ki} g_k + a_i, \quad (6.26)$$

де q_{ki} – очікувана частка генів (тобто кровність) k -ї породи в генотипі i -ї тварини;

g_k – оцінка адитивного генетичного ефекту i -ї породи;

a_i – адитивна генетична цінність i -ї тварини в межах відповідної генетичної групи.

Загальна генетична цінність (з включенням ефекту гетерозису) i -ї тварини (G_i) буде дорівнювати:

$$G_i = u_i + \sum_l s_l h_l, \quad (6.27)$$

де s_l – очікувана частка локусів в генотипі i -ї тварини, гетерозиготних за алелями порід l -го сполучення;

h_l – оцінка ефекта гетерозису для l -го сполучення порід.

Окрім ефекту гетерозису можуть враховуватись так звані **рекомбінаційні втрати** (англ. **recombination losses**), які визначаються як відхилення від лінійного зв'язку між продуктивністю і ефектом гетерозису.

Оскільки ефект гетерозису не успадковується, відбір тварин має проводитися на основі оцінок племінної цінності тварин. Однак при підборі батьків доцільно враховувати можливий прояв ефекта гетерозису у нащадків, що може сприяти отриманню додаткового прибутку.

6.4.2.6. «Модель тварини» з включенням неадитивних ефектів

Відповідно до моделі генетичної цінності тварини (див. розд. 5) вона включає адитивну і неадитивну компоненти: домінуючу (взаємодія алелів в межах одного локусу) і епістатичні (взаємодія алелів між різними локусами). За звичай при проведенні оцінки генетичної цінності тварин неадитивні компоненти ігнорують. В той же час в багатьох випадках частки цих компонентів у загальній фенотипічній дисперсії мають суттєві значення [11], що видно з даних таблиці 5.1.

Врахування неадитивних компонент генетичної цінності має дві переваги:

1. це дозволяє більш точно оцінювати генетичні параметри і адитивні генетичні (тобто племінні) цінності тварин;

2. неадитивні компоненти можуть бути використані при складанні планів підбору з метою збільшення продуктивності нащадків.

6.4.2.7. «Модель тварини» з випадковою регресією

За звичай випадкові ефекти виражаються класами (рівнями), наприклад тварина. Однак в окремих випадках можуть використовуватись випадкові коефіцієнти регресії. Так, при вивченні певного середовищного фактора, який являє собою безперевну величину, наприклад температуру повітря, на продуктивність тварин, цей вплив виражається фіксованим коефіцієнтом регресії і таким чином вважається, що всі тварини однаково реагують на зміни цього фактора. Однак може виявитися, що насправді різні тварини реагують по-різному і розбіжності у ступені і характері реакції, певною мірою, є генетично детермінованими. Тоді більш правильним буде використовувати лінійну модель з випадковим коефіцієнтом регресії з урахуванням спорідненості тварин і попередньою оцінкою генетичної дисперсії, або ж можна виділити дві компоненти реакції: загальну, яка є однаковою для всі тварин або певних груп тварин (наприклад, залежно від віку або статі), виражену фіксованим коефіцієнтом регресії, і специфічну, притаманну кожній окремій тварині, яка виражається випадковим коефіцієнтом регресії.

Як приклад можна розглянути лактаційну криву корів, яка виражає зміну добового надою молока корови після отелення. Ця зміна є результатом фізіологічної перебудови організму корови і в принципі є типовою для всіх корів: спочатку спостерігається збільшення добового надою до досягнення максимального рівня (пік лактації), після чого відбувається поступове зниження добового надою. Однак характер цих змін (швидкість збільшення надою на першому етапі і швидкість зниження на другому) є досить специфічним, що виражається у різноманітті форм лактаційної кривої (рис. 6.8).

Значення моделей з випадковою регресією як раз і полягає в їх здатності математично описати специфічні риси таких ознак (лактаційна крива, крива

росту тощо) у різних тварин, причому виділити генетичну складову цих рис, що може мати практичне значення для селекції.

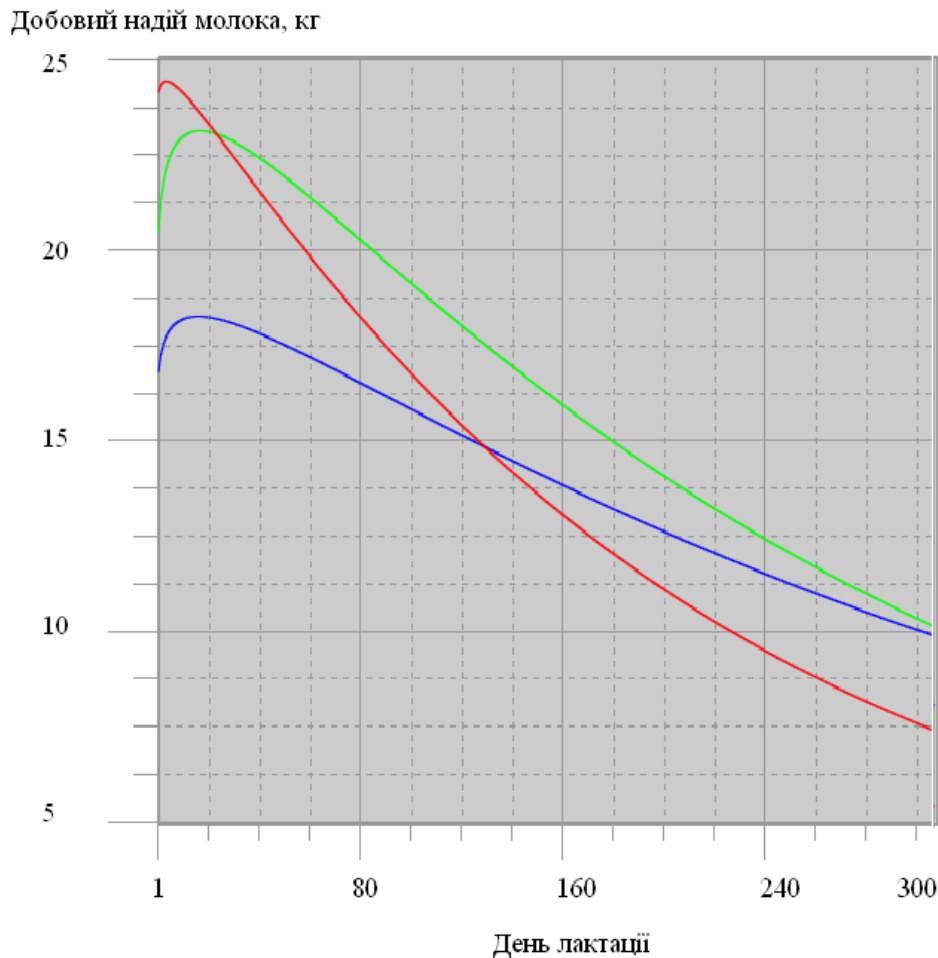


Рис. 6.8. Приклад різних форм лактаційної кривої у молочних корів

Для цього в «модель тварини» включають певні рівняння лінійної регресії, в результаті чого оцінки плеємінної цінності тварин виражаються не однією величиною, а набором коефіцієнтів регресії. Наприклад, у розглянутому прикладі за допомогою випадкової регресії можна для кожної корови визначити генетично обумовлені особливості лактаційної діяльності.

Детально підходи щодо використання випадкової регресії для генетичної оцінки тварин викладені у роботі Л.Р.Шеффера [12].

6.5. Генетична оцінка за тривалістю продуктивного життя

Важливою селекційною ознакою для всіх галузей тваринництва є **тривалість продуктивного життя** (англ. **length of productive life** або **productive lifespan**) – проміжок часу у житті тварини, на протязі якого вона дає продукцію. Іноді використовують термін «довголіття» (англ. **longevity**). Ця ознака має важливе економічне значення, оскільки чим триваліше продуктивне довголіття тварини, тим більше продукції від неї можна отримати.

Оцінка племінної цінності тварин за тривалістю продуктивного життя пов'язана з певними труднощами. Перш за все, фактична величина тривалості продуктивного життя тварини стає відомою тільки після її смерті, що унеможливорює відбір за фенотипом. Використання селекційного індексу, який включає дані про батьків тварини, також не вирішує цієї проблеми, оскільки на той час, коли треба проводити оцінку, вони все ще можуть бути живими. Тривалість продуктивного життя характеризується низьким рівнем успадковуваності (коефіцієнт успадковуваності не перевищує 0,2), а її розподіл значно відхиляється від нормального. Додатковою проблемою є те, що вибуття тварини не обов'язково завжди пов'язане з її загибеллю (вона може бути продана).

Незважаючи на низький рівень успадковуваності тривалість продуктивного життя характеризується значним генетичним різноманіттям (рис. 6.9), що свідчить про можливість успішного покращення цього показника шляхом цілеспрямованого відбору. Одним із способів генетичного покращення тривалості продуктивного довголіття є використання показника **збереженості** (англ. **stayability**): встановлюється певний інтервал часу і всі тварини отримують певне числове значення в залежності від того, чи залишилися вони живими на кінець цього інтервалу: живі отримують значення 1, загиблі 0. За отриманими в результаті цієї процедури значеннями можна проводити оцінку племінної цінності. Цей метод не є оптимальним, оскільки показник збереженості є не безперервною кількісною ознакою, а бінарною величиною

(тобто такою, яка приймає лише два можливі значення). Крім того, він веде до втрати інформації: всі загиблі тварини отримають значення 0 незалежно від того, загинули вони в началі заданого інтервалу або наприкінці. Тем не менш він іноді застосовується, оскільки показник збереженості позитивно корелює з тривалістю продуктивного життя.

На сьогоднішній день при оцінці племінної цінності тварин за тривалістю продуктивного життя використовують два підходи: прямий і непрямий. При прямому підході використовують безпосередньо дати початку і кінця продуктивного життя тварини. Цей підхід ґрунтується на так званому **аналізі виживання (англ. survival analysis)**. Цей метод має такі переваги:

- 1) використовуються дані про всіх тварин, в тому числі тих, які є живими на час проведення оцінки;
- 2) можливе врахування впливу середовищних факторів;

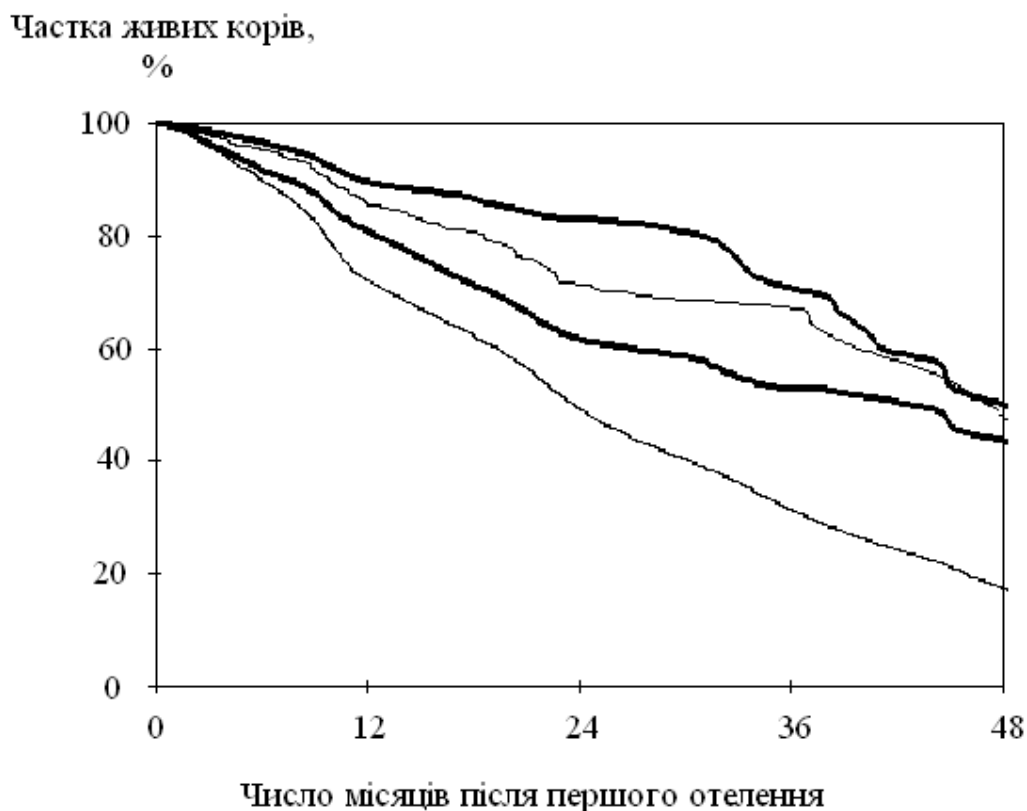


Рис. 6.9. Криві виживання дочок чотирьох бугаїв-плідників нормандської породи Франції [6]

3) можливе передбачення тривалості продуктивного життя живих тварин. Непрямий метод – це передбачення племінної цінності тварин за тривалістю продуктивного життя на основі так званих індикаторних ознак, які генетично пов'язані з ним. При цьому використовують генетичні кореляції між ознаками.

6.6. Генетична оцінка за ознаками, які виражені категоріями

Деякі селекційні ознаки виражаються не як кількісні величини, а як певні категорії. Наприклад, з точки зору стану здоров'я відносно певної хвороби тварин можна поділити на дві категорії: здорові і хворі (рис. 6.10).

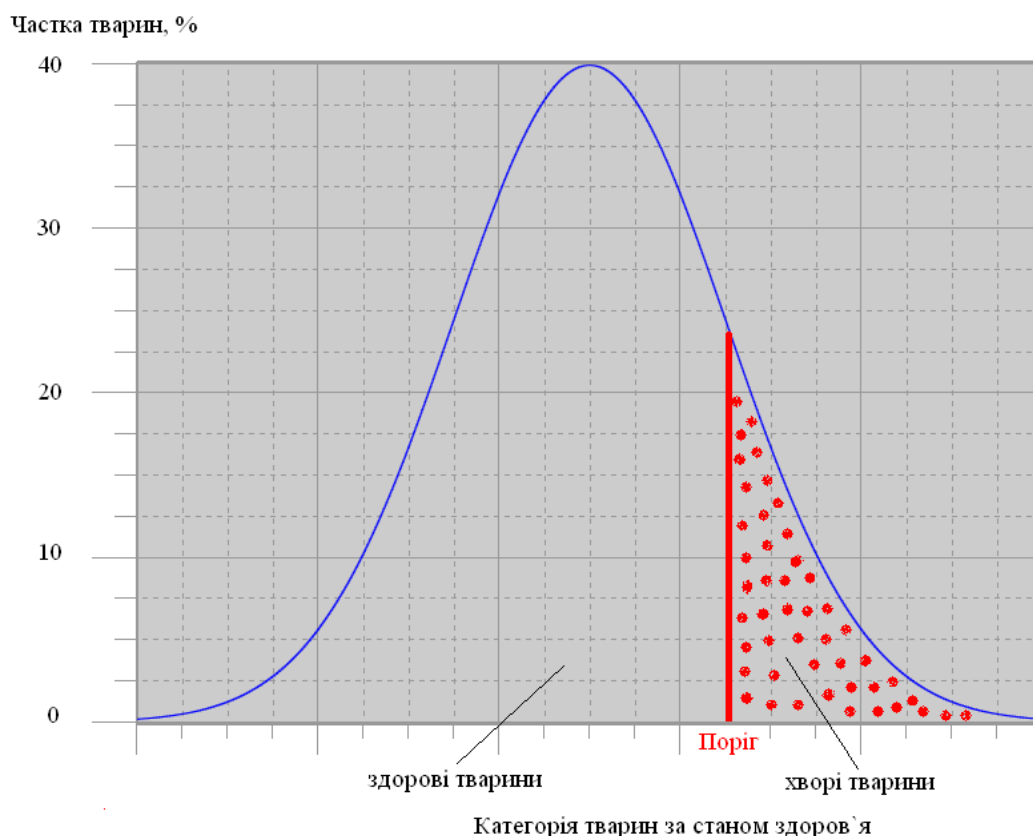


Рис. 6.10. Порогова модель для захворювань

У більш складних випадках виділяють не дві, а більшу кількість категорій. Так, наприклад, телята народжуються з тим чи іншим ступенем важкості: від абсолютно нормальних пологів до тих, які потребують втручання ветеринарного лікаря (рис. 6.11). У багатьох випадках належність тварини до тієї чи іншої категорії визначається суб'єктивно.

Складність проведення оцінки племінної цінності тварин за ознаками, вираженими категоріями, полягає у тому, що традиційні методи, такі як селекційний індекс або BLUP, орієнтовані на кількісні ознаки з нормальним розподілом. Найпростішим рішенням цієї проблеми є нумерація категорій

відповідно до певної дискретної шкали (тобто 1, 2 і т.д.) з послідуочим використанням традиційних методів оцінки. Проте таке рішення не є оптимальним з двох причин: по-перше, не завжди можна визначити таку об'єктивну шкалу, а по-друге, такі дискретні ознаки все ж не будуть мати нормального розподілу.

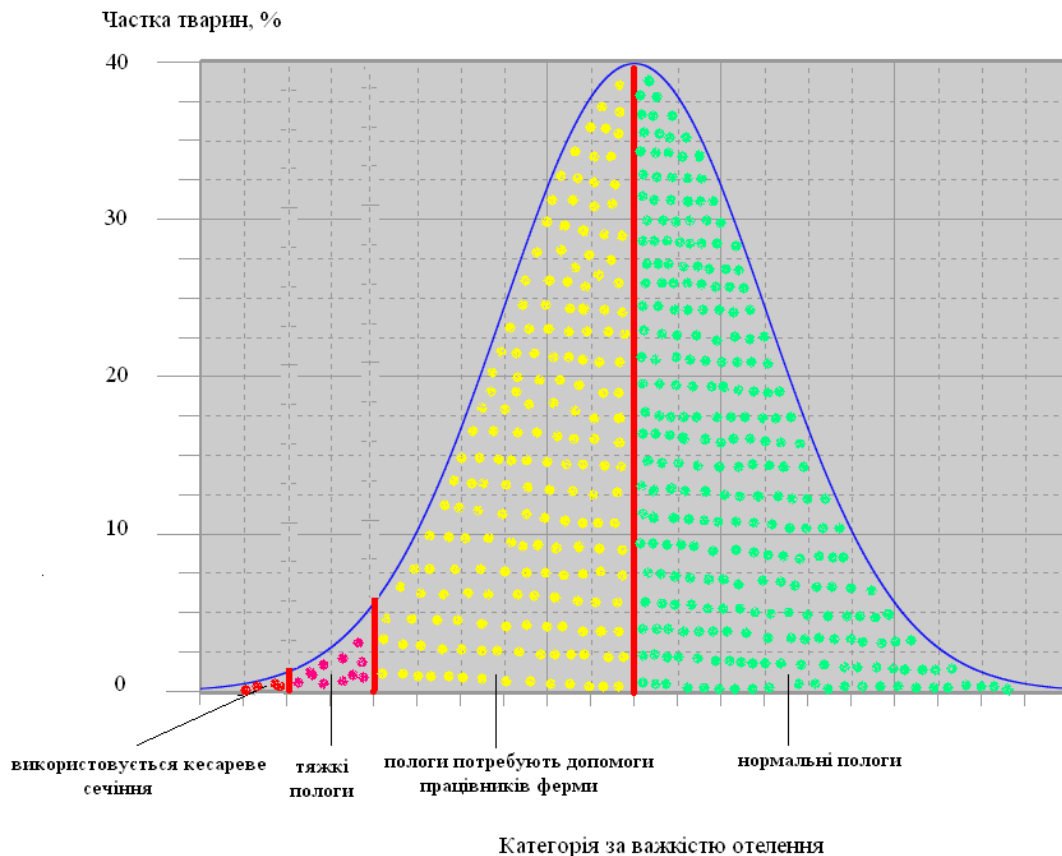


Рис. 6.11. Розподіл отелень молочних корів за ступенем важкості.

Вихідом з цієї ситуації стало використання так званої «**порогової моделі**» (англ. **threshold model**). Її суть полягає в наступному [3]. Постулюється наявність неспостерігаємої кількісної нормально розподіленої змінної, яка визначає належність тварини до тієї чи іншої категорії на основі певних значень цієї змінної – так званих "порогів" (число "порогів" на одиницю менше від числа числа категорій). Цю змінну називають **підверженістю** (англ. **liability**). При наявності двох категорій (наприклад, здорова тварина або хвора тварина) існує один такий поріг. Якщо значення підверженості тварини не перевищує порога, вона залишається здоровою, в іншому випадку – хворою. Оскільки ця

змінна величина є кількісною і має нормальний розподіл, її можна аналізувати із застосуванням лінійної моделі (наприклад, «моделі тварини»). Результатом такого аналізу є отримання оцінок племінної цінності тварин у кількісній шкалі [7].

Використання «порогової моделі» дозволяє підвищити ефективність відбору за рахунок того, що неперервна змінна підверженості має більш високий коефіцієнт успадкованості. У випадку бінарної ознаки (тобто ознаки, вираженої двома категоріями) коефіцієнт успадкованості підверженості ($h^2_{\text{п}}$) визначається за формулою:

$$h^2_{\text{п}} = h^2_{0,1} \frac{p \cdot (1 - p)}{z^2}, \quad (6.28)$$

де $h^2_{0,1}$ – коефіцієнт успадкованості бінарної ознаки;

p – частота однієї з двох категорій;

z – ордината кривої нормального розподілу, яка відповідає порогу (див. рис. 6.10).

Наприклад, якщо частота захворюваності тварин складає 10 % і коефіцієнт успадкованості для даної хвороби становить 0,05, то коефіцієнт успадкованості підверженості буде дорівнювати:

$$h^2_{\text{п}} = 0,05 \frac{0,1 \cdot (1 - 0,1)}{0,1758^2} = 0,15.$$

Найбільшої переваги використання "порогової моделі" має стосовно саме бінарних ознак, оскільки при збільшенні числа упорядкованих категорій ознака, виражена категоріями, наближається до кількісної ознаки.

6.7. Генетична оцінка на основі використання маркерів

У 2001 році Т. Х. Меувіссен, Б. Дж. Хейєс і М. Е. Годдард [10] обґрунтували можливість передбачення племінної цінності тварин на основі використання великої кількості генетичних маркерів, які рівномірно охоплюють весь геном (див. розд. 8.4). Використання великої кількості генетичних маркерів дозволяє умовно розділити геном тварини на маленькі фрагменти і оцінити ефекти генотипів кожного з таких фрагментів на кількісну ознаку. Племінна цінність тварини при цьому розраховується як сума ефектів генотипів всіх фрагментів:

$$\hat{a}_i = \sum_k g_{ik} \alpha_k, \quad (6.29)$$

де $\hat{a}_i$ - оцінка племінної цінності i -ї тварини;

g_{ik} - генотип i -ї тварини за k -м маркером;

α_k - ефект генотипу k -го маркера.

Отримана таким чином оцінка називається **геномною оцінкою племінної цінності** (англ. **genomic estimated breeding value, GEBV**). На відміну від моделі нескінченно малих ефектів Р.Фішера (див. розд. 5) у даному випадку використовується **полігенна модель** (тобто модель, згідно з якою кількісна ознака детермінована великою, але обмеженою кількістю генів). За звичай використовується адитивна модель, однак вона може бути розширена з включенням неадитивних ефектів [14].

Існують два підходи щодо розрахунку геномної оцінки племінної цінності. Перший – двохетапна процедура, коли на першому етапі розраховують ефекти генотипів маркерів, а на другому розраховують геномні оцінки племінної цінності генотипованих тварин згідно з формулою 6.29. Другий підхід – використання геномного методу **BLUP** (англ. **genomic BLUP**, **аббревіатура GBLUP**), який відрізняється від традиційного лише тим, що адитивні генетичні зв'язки між тваринами, які формують коваріаційну матрицю

вектора випадкових ефектів (формула 6.21) розраховуються не на основі родоводу, а на основі генетичних маркерів [13].

Точність геномної оцінки племінної цінності може бути розрахована за формулою [5]:

$$r = \sqrt{\frac{N \cdot h^2}{N \cdot h^2 + M_e}}, \quad (6.30)$$

де N – число тварин у референтній популяції (див. розд. 8.4.2);

h^2 – коефіцієнт успадковуваності ознаки;

M_e – число незалежних хромосомних сегментів.

6.8. Економічні селекційні індекси

У сучасному тваринництві селекція завжди ведеться за комплексом ознак. При цьому використовуються так звані економічні селекційні індекси. **Економічний селекційний індекс** (англ. **economic selection index**) – це селекційний індекс, в якому ознаки комбінуються з урахуванням їх економічних ваг. Методологія побудування економічних селекційних індексів була розроблена Л. Н. Хейзелем [8]. Вона починається з визначення цілі розведення (див. розд. 4.1) як лінійної комбінації племінних цінностей ознак, значення яких мають бути змінені убажаному напрямі, з урахуванням їх економічної важливості:

$$H = \mathbf{a}'\mathbf{v} = a_1v_1 + a_2v_2 + \dots a_mv_m. \quad (6.31)$$

де a_i – адитивна генетична (племінна) цінність тварини за i -ю ознакою;

v_i – економічна вага i -ї ознаки;

$\mathbf{a}' = [a_1 \ a_2 \ \dots \ a_m]$ – вектор племінних цінностей тварини;

$\mathbf{v}' = [v_1 \ v_2 \ \dots \ v_m]$ – вектор економічних ваг.

Потім визначають ознаки, які мають бути включені до економічного селекційного індексу. Економічний селекційний індекс має вигляд:

$$I = \mathbf{y}'\mathbf{b} = y_1b_1 + y_2b_2 + \dots y_tb_t. \quad (6.32)$$

де y_j – фенотипове значення тварини за j -ю ознакою;

b_j – індексна вага j -ї ознаки;

$\mathbf{y}' = [y_1 \ y_2 \ \dots \ y_t]$ – вектор фенотипових значень тварини;

$\mathbf{b}' = [b_1 \ b_2 \ \dots \ b_t]$ – вектор індексних ваг.

Критерієм визначення індексних ваг є максимізація кореляції між значеннями індексу і цілі розведення. При цьому мають бути враховані всі

генетичні параметри, які відносяться до ознак, що входять до цілі розведення і селекційного індекса: мінливість, успадковуваність, генетичні і середовищні кореляції (рис. 6.12).

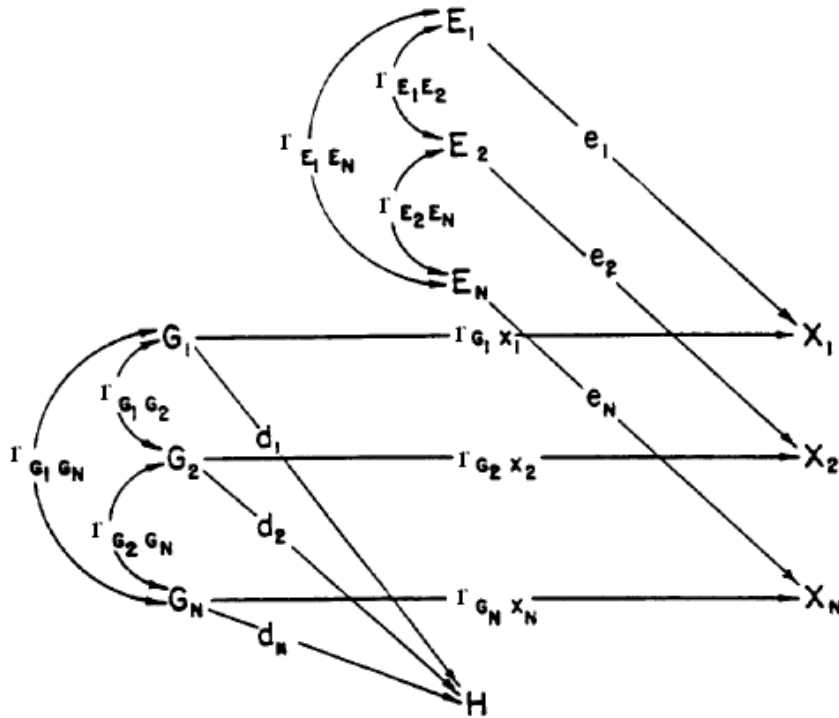


Рис. 6.12. Діаграма шляхових коефіцієнтів, яка відображає зв'язки між ознаками, що входять до цілі розведення ($G_1, G_2 \dots G_N$), і ознаками, включеними у селекційний індекс ($X_1, X_2 \dots X_N$). H – ціль розведення, $r_{G_i G_j}$ – генетичні кореляції між ознаками цілі розведення, $r_{G_i X_k}$ – генетичні кореляції між ознаками цілі розведення і селекційного індексу, E – середовищні ефекти, e – частки впливу середовищних ефектів на ознаки селекційного індексу, $r_{E_i E_j}$ – середовищні кореляції, d – часткові коефіцієнти регресії цілі розведення на відповідні ознаки [8].

Індексні ваги, які максимізують кореляцію між значеннями індексу і цілі розведення, розраховуються шляхом рішення такої системи рівнянь:

$$P_0 b = G_{0H} v, \quad (6.33)$$

де $\mathbf{P}_0$ – фенотипова коваріаційна матриця порядку $(t \times t)$ ознак, що включені до селекційного індексу;

$\mathbf{G}_{0H}$ – адитивна генетична коваріаційна матриця порядку $(t \times m)$ між ознаками, що включені до селекційного індексу і ознаками, що входять у ціль розведення.

Тоді

$$\mathbf{b} = \mathbf{P}_0^{-1} \mathbf{G}_{0H} \mathbf{v}. \quad (6.34)$$

Коефіцієнт успадковуваності селекційного індексу дорівнює:

$$h^2_I = \mathbf{b}' \mathbf{G}_0 \mathbf{b} / \mathbf{b}' \mathbf{P}_0 \mathbf{b} = \sigma^2_{aI} / \sigma^2_I, \quad (6.35)$$

де $\sigma^2_{aI} = \mathbf{b}' \mathbf{G}_0 \mathbf{b}$ – адитивна генетична дисперсія селекційного індексу;

$\sigma^2_I = \mathbf{b}' \mathbf{P}_0 \mathbf{b}$ – фенотипові дисперсія селекційного індексу;

$\mathbf{G}_0$ и $\mathbf{P}_0$ – відповідно адитивна генетична і фенотипова коваріаційні матриці ознак, що включені до селекційного індексу.

Точність оцінки цілі розведення, тобто очікувана кореляція між значеннями селекційного індексу і значеннями цілі розведення, дорівнює:

$$r_I = \sqrt{[\mathbf{b}' \mathbf{P}_0 \mathbf{b} / \mathbf{v}' \mathbf{G}_H \mathbf{v}]} = \sigma_I / \sigma_H \quad (6.36)$$

де $\sigma_H = \mathbf{v}' \mathbf{G}_H \mathbf{v}$ – дисперсія цілі розведення;

$\mathbf{G}_H$ – адитивна генетична коваріаційна матриця порядку $(m \times m)$ ознак, що входять в ціль розведення.

Економічна вага (англ. **economic weight** або **economic value**) ознаки визначається як зміна прибутку при збільшенні ознаки на одиницю вимірювання незалежно від значень інших ознак, які входять до цілі розведення [8]. Схематично виначення економічної ваги ознаки наведено на рис. 6.13.

Існують три підходи до оцінки економічних ваг:

1) розрахунковий метод

Економічна вага i -ї ознаки розраховується за формулою:

$$v_i = r_i - c_i, \quad (6.37)$$

де v_i – економічна вага i -ї ознаки;

r_i – зміна доходу при збільшенні значення i -ї ознаки на одиницю вимірювання;

c_i – витрати, пов'язані зі збільшенням i -ї ознаки на одиницю вимірювання.

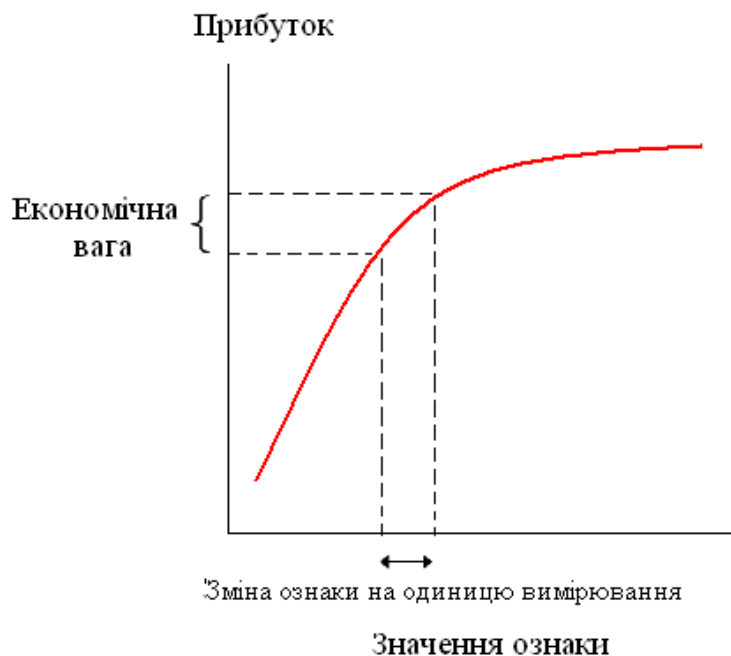


Рис. 6.13. Економічна вага селекційної ознаки

2) метод функції прибутку

Функція прибутку (англ. **profit function**) – це рівняння, яке описує зміну прибутку як функцію комплексу фізичних, біологічних і економічних параметрів. У загальному виді вона може бути представлена як:

$$P = f(y_1, y_2, \dots, y_n) \quad (6.38)$$

де $y_1, y_2, \dots, y_n$ – поточні значення ознак.

Як приклад можна навести функцію прибутку молочної корови, яка була запропонована Д.С.Балэйном зі співавторами [4]. В цій функції дохід включав молочну продуктивність (надій молока, кількість молочного жиру і білка), вагу живого теляти і вагу корови при бракуванні; витрати включали витрати на отримання теляти, на вирощування, вартість кормів для корови, витрати на лікування маститів і витрати на осіменіння.

Економічна вага i -ї ознаки розраховується як перша часткова похідна функції прибутку за даною ознакою при поточних популяційних середніх значеннях всіх інших ознак:

$$v_i = [df/dg_i]\mu, \quad (6.39)$$

де μ – вектор середніх значень всіх ознак, що входять до цілі розведення.

3) метод біо-економічного моделювання

Це найбільш складний підхід, який потребує глибокого розуміння системи виробництва. Він базується на використанні так званих **біо-економічних моделей** (англ. **bio-economical models**). Біо-економічна модель – це сукупність рівнянь, які описують систему виробництва.

Економічна вага i -ї ознаки розраховується наступним чином:

1. Розраховується середній прибуток від однієї тварини, P_0 , при поточних середніх значеннях всіх ознак, включених до моделі;
2. Збільшується значення i -ї ознаки на величину Δ і розраховується нове значення прибутку, P_i ;
3. Розраховується економічна вага i -ї ознаки за формулою:

$$v_i = (P_i - P_0)/\Delta. \quad (6.40)$$

Приклад розрахунку економічного селекційного індексу. Нехай треба побудувати економічний індекс для селекції молочної худоби, де ціллю розведення є збільшення кількості молочного жиру (кг), білка (кг) и тривалості продуктивного життя з економічними вагами 6,1 грн., 6,9 грн. і 3,5 грн.,

відповідно. До селекційного індексу будуть входити такі ознаки: молочний жир, молочний білок і збереженість корів у період від першого отелення до кінця першої лактації (305 днів).

Використовуються наступні генетичні параметри (над діагоналлю – генетичні кореляції; під діагоналлю – фенотипічні кореляції):

Ознака	σ_y	h^2	Кореляції			
			МЖ	МБ	З	ТПЖ
Молочний жир , кг	55,0	0,34	...	0,70	-0,07	-0,05
Молочний білок, кг	45,1	0,35	0,90	...	-0,05	-0,03
Збереженість, %	48,9	0,10	-0,20	-0,17	...	0,90
Тривалість продуктивного життя, міс.	26,4	0,20	-0,15	-0,12	0,75	...

Примітки: σ_y - фенотипове стандартне відхилення; МЖ – молочний жир;
МБ – молочний білок; З – збереженість, ТПЖ – тривалість продуктивного життя.

Маємо:

$$P_0 = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{МЖ} & \text{МБ} & \text{З} \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{МЖ} \\ \text{МБ} \\ \text{З} \end{matrix} & \begin{bmatrix} 3025 & 2232 & -538 \\ 2232 & 2034 & -375 \\ -538 & -375 & 2391 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

$$G_H = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{МЖ} & \text{МБ} & \text{ТПЖ} \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{МЖ} \\ \text{МБ} \\ \text{ТПЖ} \end{matrix} & \begin{bmatrix} 1029 & 599 & -19 \\ 599 & 712 & -10 \\ -19 & -10 & 139 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

$$G_0 = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{МЖ} & \text{МБ} & \text{З} \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{МЖ} \\ \text{МБ} \\ \text{З} \end{matrix} & \begin{bmatrix} 1029 & 599 & -35 \\ 599 & 712 & -21 \\ -35 & -21 & 239 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

$$G_{0H} = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{МЖ} & \text{МБ} & \text{ТПЖ} \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{МЖ} \\ \text{МБ} \\ \text{З} \end{matrix} & \begin{bmatrix} 1029 & 599 & -19 \\ 599 & 712 & -10 \\ -35 & -21 & 164 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

$$\mathbf{P}_0^{-1} = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{МЖ} & \text{МБ} & 3 \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{МЖ} \\ \text{МБ} \\ 3 \end{matrix} & \begin{bmatrix} 0,0017610 & -0,0019151 & 0,0000959 \\ -0,0019151 & 0,0025890 & -0,0000245 \\ 0,0000959 & -0,0000245 & 0,0004359 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

В результаті рішення системи рівнянь 6.33 отримуємо наступний селекційний індекс:

$$I = 1,89 \times \text{МЖ} + 2,28 \times \text{МБ} + 0,82 \times 3.$$

Коефіцієнт успадкованості селекційного індексу (формула 6.35) буде дорівнювати 0,32.

Точність оцінки цілі розведення при використанні побудованого індексу (формула 6.36) буде дорівнювати 0,56.

Методологія побудування селекційних індексів, розроблена Л. Н. Хейзелем, базується на використанні фенотипових значень ознак з урахуванням генетичних і середовищних кореляцій між ними, але без урахування впливу на ці ознаки середовищних факторів. Нині оцінки племінної цінності розраховуються з використанням методу BLUP з урахуванням впливу середовищних факторів, а також при застосуванні «моделі» тварини для декількох ознак генетичних і середовищних кореляцій. Тому на даний час економічні селекційні індекси розраховуються у два етапи: на першому етапі розраховуються оцінки племінних цінностей за окремими ознаками, після чого отримані оцінки племінних цінностей комбінують у економічні селекційні індекси з урахуванням економічних ваг ознак:

$$I = \mathbf{a}'\mathbf{v} = a_1v_1 + a_2v_2 + \dots + a_tv_t, \quad (6.40)$$

де a_j – оцінка племінної цінності тварини за j -ю ознакою;

v_j – економічна вага j -ї ознаки;

$\mathbf{a}' = [a_1 a_2 \dots a_t]$ – вектор оцінок племінних цінностей тварини;

$\mathbf{v}' = [v_1 v_2 \dots v_t]$ – вектор індексних ваг.

Такий підхід дозволяє легко корегувати економічні селекційні індекси тварин при зміні економічних умов виробництва або при зміні складу самих індексів.

Для оцінки внеску кожної окремої ознаки у селекційний індекс, а також для порівняння різних селекційних індексів використовують **відносні економічні ваги** (англ. **relative economic weights**) ознак. Відносна економічна вага i -ї ознаки (REW_i) розраховується за формулою:

$$REW_i = \frac{v_i \cdot \sigma_{\text{пц}i}}{\sum v \cdot \sigma_{\text{пц}}}, \quad (6.41)$$

де v_i – економічна вага i -ї ознаки;

$\sigma_{\text{пц}i}^2$ – стандартне відхилення оцінок племінної цінності за i -ю ознакою;

$\sum v \cdot \sigma_{\text{пц}}$ – сума добутків економічних ваг на стандартні відхилення оцінок племінної цінності всіх ознак, що входять до селекційного індексу.

Питання

1. Дати визначення точності і надійності оцінки племінної цінності. Вказати їх значення
2. Навести фактори, які впливають на точність оцінки племінної цінності.
3. Описати оцінку племінної цінності тварини за фенотипом. Навести приклади.
4. Дати визначення селекційного індекса.
5. Описати основні моделі методу BLUP.
6. Описати «модель плідника».
7. Описати «модель тварини» і навести її основні властивості.
8. Надати кратку характеристику основних різновидів «моделі тварини»
9. Описати особливості оцінки племінної цінності тварин за тривалістю продуктивного життя і ознаками, вираженими категоріями.
10. Надати кратку характеристику оцінки племінної цінності тварин на основі використання генетичних маркерів.
11. Дати визначення економічного селекційного індексу.
12. Дати визначення економічної ваги ознаки. Описати основні методи розрахунку економічних ваг селекційних ознак.

Перелік посилань

1. Даншин В.А. 2008. Оценка генетической ценности животных. - К.: Аграрна наука.– С.179.
2. Рубан С.Ю., Даншин В.А. Оценка эффективности межпородного скрещивания в молочном скотоводстве. //Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини (збірник наукових праць). Вип. 11 (35). Частина 1. Сільськогосподарські науки. 2002, Харків, С.130-136.
3. Фалконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
4. Balaine D.S., Pearson R.E., Miller R.H. 1981. Profit functions in dairy cattle and effect of measures of efficiency and prices. //J.Dairy Sci., V.64, p.87.
5. Daetwyler H. D., Pong-Wong, R., Villanueva, B., and Woolliams, J. A. 2010. The impact of genetic architecture on genome-wide evaluation methods. //Genetics, Vol.185, p.1021-1031.
6. Ducrocq V. 1997. Survival analysis, a statistical tool for longevity data 48th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 14 p.
7. Gianola D., J.L. Foulley. 1983. Sire evaluation for ordered categorical data with a threshold model. //Gen. Sel. Evol., Vol.15, p.201-223.
8. Hazel L.N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. //Genetics, V.28, p.476.
9. Henderson C.R. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. Univ. Guelph, Guelph, Ontario.
10. Meuwissen T. H. E., Hayes B. J. Goddard M. E. 2001. Prediction of total genetic value in genome-wide dense marker maps. Genetics, vol. 157, p. 1819.
11. Nguyen T. N., H. Nagyne Kiszlinger. 2016. Dominance effects in domestic populations. //Acta Agraria Kaposvariensis. Vol. 20, No 1, pp.1-20.
12. Schaeffer L.R. 2016. Random regression models. Univ. of Guelph, Canada, 171 p.p.
13. VanRaden P. M. 2008. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. //J.Dairy Sci., Vol.91, p.4414–4423.
14. Varona L., Legarra A., Toro M. A. and Vitezica Z. G. 2018. Non-additive Effects in Genomic Selection. //Frontiers in Genetics, Vol.9, Article 78.

7. Генетичний прогрес і селекційні програми

Головною метою селекційної роботи є досягнення **генетичного прогресу** (англ. **genetic progress**), або **генетичного покращення** (англ. **genetic improvement**), тобто досягнення змін селекційних ознак, які входять до цілей розведення та відповідно до їх економічної значущості. На рис. 7.1. наведено принципову схему організації та ведення селекційної роботи, яка використовується більшістю світових асоціацій та підприємств з племінної справи у тваринництві.

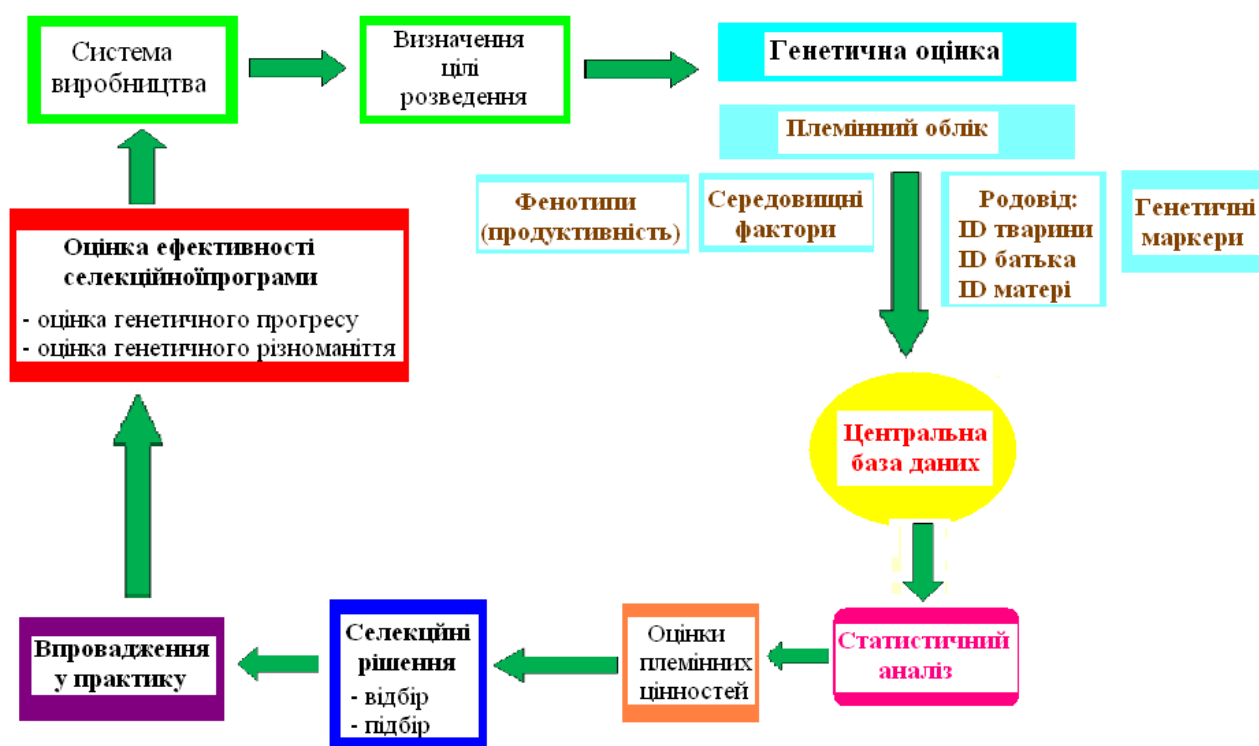


Рис. 7.1. Загальна схема селекційної роботи у тваринництві [5]

(ID – ідентифікаційний номер)

Вихідним пунктом селекційної роботи є визначення цілі розведення, тобто комплексу ознак, значення яких в результаті реалізації селекційної програми мають бути змінені у бажаному напрямі (наприклад, у молочному скотарстві ціллю розведення за звичай є підвищення молочної продуктивності корів при одночасному покращенні рівня відтворення, збільшенні тривалості їх

продуктивного життя, функціонального екстер'єру, зниженні захворюваності на мастит тощо).

Ключовим інструментом для досягнення поставленої мети є генетична оцінка тварин, одним з основних елементів якої є племінний облік, тобто збір інформації про тварин по чотирьох категоріях показників:

- 1) фенотипи тварин, тобто показники продуктивності, відтворення, стану здоров'я;
- 2) середовищні фактори (рік, сезон року, господарство, ферма, тип та рівень годівлі, спосіб утримання та доїння);
- 3) родовід тварин (всі дані про походження та наявних потомків тварин);
- 4) генетичні маркери (характеристика молекулярно-генетичних особливостей, дані повного або часткового секвенування геному).

Зібрані дані передаються до центральної бази даних, де накопичується і зберігається зазначена вище інформація. Отримані дані аналізують із застосуванням сучасних статистичних методів (здійснюється оцінка генетичних параметрів, таких як коефіцієнти успадкованості, повторюваності, генетичні і середовищні кореляції) і в результаті отримують оцінки племінної цінності тварин за окремими ознаками з значеннями їх точності або надійності, після чого їх комбінують у економічні селекційні індекси. На основі отриманих оцінок племінної цінності і значень економічних селекційних індексів приймаються практичні селекційні рішення щодо відбору та підбору тварин.

Результативність селекційної програми оцінюють на основі досягнутого генетичного прогресу. Для цього проводять оцінку **генетичних трендів (від англ. trend – загальний напрям, тенденція)** – зміни середньої племінної цінності тварин за окремими ознаками і за значеннями економічного селекційного індексу по роках народження тварин. Генетичний тренд за звичай має форму графіка (приклад наведено на рис. 7.2). Важливе значення також має вплив селекційної програми на рівень інбридингу в популяції (див. розд. 4.2., формула 4.19), який залежить від інтенсивності відбору. Для підтримки балансу між генетичним прогресом і рівнем інбридингу селекційна програма має бути

оптимізована. Суть оптимізації полягає у виборі параметрів селекційної програми, коли досягається максимальний рівень генетичного прогресу при утриманні росту інбридингу на певному рівні. Для цього використовують комп'ютерні програми, наприклад таку як SelAction[4].



Рис. 7.2. Генетичні тренди надоя молока в популяції молочної породи голштинської породи США [7]

Остаточною оцінкою ефективності селекційної програми є отриманий від її реалізації прибуток, тобто різниця між витратами на її впровадження і отриманим при цьому доходу.

Це загальна схема селекційної програми. При розробці і порівнянні різних варіантів селекційної програми важливо передбачити, який саме рівень генетичного прогресу може бути досягнутий внаслідок її реалізації. Ключовим показником при цьому є очікувана відповідь на відбір. Це питання розглядалося у розділі 4.1 (формула 4.12). При цьому вважалося, що параметри відбору (інтенсивність, точність, генераційний інтервал) однакові для самців і самиць.

На практиці ця умова не виконується оскільки точність оцінки плеємінної цінності, інтенсивність відбору і генераційні інтервали самців і самиць

різняються між собою. Це обумовлено, перш за все, різними репродуктивними можливостями самців і самиць (наприклад, від одного бугая при використанні штучного осіменіння можна отримати десятки тисяч потомків, а від корови – лише 3-5). У цьому випадку відповідь на відбір у розрахунку на одиницю часу розраховується як відношення суми генетичних переваг відібраних батьків і матерів до суми відповідних генераційних інтервалів:

$$R = \frac{S_{\sigma} + S_{\text{м}}}{L_{\sigma} + L_{\text{м}}}, \quad (7.1)$$

де $S_{\sigma} = i_{\sigma} r_{gI\sigma} \sigma_a$ – генетична перевага батьків;

$S_{\text{м}} = i_{\text{м}} r_{gIm} \sigma_a$ – генетична перевага матерів;

L_{σ} і $L_{\text{м}}$ – генераційні інтервали батьків і матерів, відповідно.

Слід зазначити, що така відповідь на відбір досягається не відразу, а через певний проміжок часу, коли селекційна програма працює протягом декількох років, тому таку відповідь на відбір називають **асимптотичною (англ. asymptotic response to selection)**.

Рівняння 7.1 виводиться наступним чином [2]. Середня адитивна генетична (племінна) цінність потомства відібраних батьків дорівнює:

$$\hat{a}_{\text{п}} = \frac{1}{2}\hat{a}_{\sigma}^* + \frac{1}{2}\hat{a}_{\text{м}}^* = \frac{1}{2}(\hat{a}_{\sigma} + S_{\sigma}) + \frac{1}{2}(\hat{a}_{\text{м}} + S_{\text{м}}), \quad (7.2)$$

де $\hat{a}_{\text{п}}$ – середня адитивна генетична (племінна) цінність потомства відібраних батьків;

$\hat{a}_{\sigma}^*$ – середня адитивна генетична (племінна) цінність відібраних батьків;

$\hat{a}_{\text{м}}^*$ – середня адитивна генетична (племінна) цінність відібраних матерів;

$\hat{a}_{\sigma}$ і $\hat{a}_{\text{м}}$ – середня адитивна генетична (племінна) цінність всіх батьків і матерів, відповідно;

S_{σ} і $S_{\text{м}}$ – генетичні переваги відібраних батьків і матерів, відповідно.

Далі, як видно з рисунка 7.3, при середньорічному генетичному прогресі, який дорівнює R , середня племінна цінність батьків – кандидатів на відбір буде

на L_6R нижче середньої племінної цінності потомства. Це обумовлено тим, що батьки в середньому на L_6 років старіше за потомство. Тому середня племінна цінність батьків – кандидатів на відбір може бути представлена як:

$$\hat{a}_6 = \hat{a}_\Pi - L_6R. \quad (7.3)$$

Аналогічно може бути виражена середня племінна цінність матерів – кандидатів на відбір:

$$\hat{a}_\Pi = \hat{a}_M - L_MR. \quad (7.4)$$

Підставивши формули 7.3 і 7.4 у формулу 7.2, отримуємо

$$\begin{aligned} \hat{a}_\Pi &= \frac{1}{2}(\hat{a}_\Pi - L_6R + S_6) + \frac{1}{2}(\hat{a}_M - L_MR + S_M), \\ &= \hat{a}_\Pi - \frac{1}{2}R(L_6 + L_M) + \frac{1}{2}(S_6 + S_M) \end{aligned} \quad (7.5)$$

звідки отримуємо формулу 7.1.

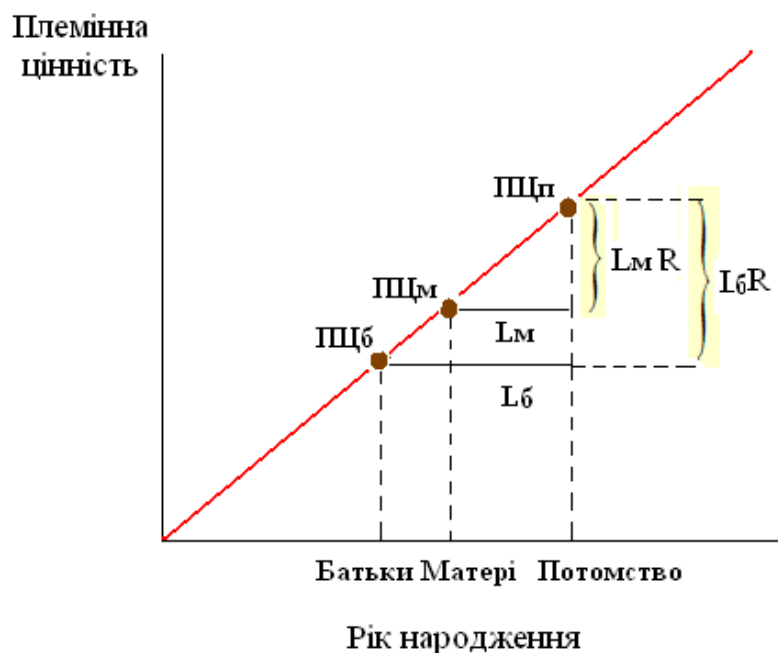


Рис. 7.3. Формування генетичного прогресу популяції по двох шляхах відбору (ПЦ₆ – племінна цінність батьків, ПЦ_М – племінна цінність матерів, ПЦ_П – племінна цінність потомства, L_6 – генераційний інтервал батьків, L_M – генераційний інтервал матерів, R – середньорічна відповідь на відбір)

Рівняння 7.1 відноситься до двошляхових програм селекції, коли параметри відбору розглядаються окремо для самців і самиць. Дж. М. Рендель і А.Робертсон[3] показали, що реально в будь-якій селекційній програмі існують чотири шляхи генетичного покращення (рис. 7.4.), які відповідають чотирьом джерелам батьківських генів, а саме:

- 1) батьки батьків,
- 2) матері батьків,
- 3) батьки матерів,
- 4) матері матерів.

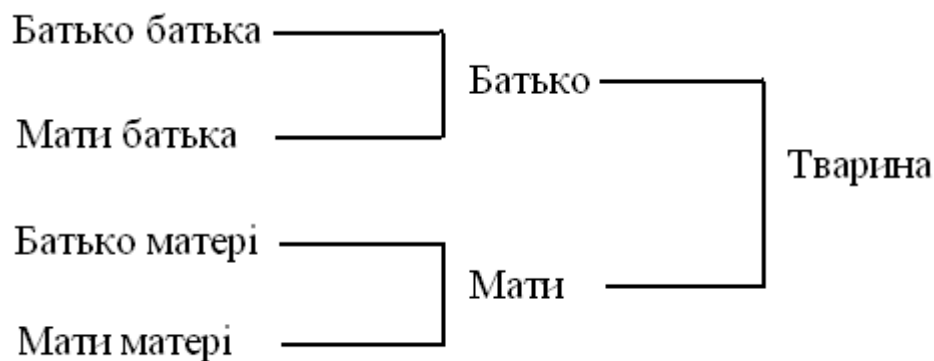


Рис. 7.4. Чотири шляхи генетичного покращення тварин

У цьому випадку середньорічна відповідь на відбір буде дорівнювати:

$$R = \frac{S_{\bar{b}\bar{b}} + S_{\bar{b}m} + S_{m\bar{b}} + S_{mm}}{L_{\bar{b}\bar{b}} + L_{\bar{b}m} + L_{m\bar{b}} + L_{mm}}, \quad (7.6)$$

де $S_{\bar{b}\bar{b}} = i_{\bar{b}\bar{b}} r_{gI\bar{b}\bar{b}} \sigma_a$ – генетична перевага батьків батьків;

$S_{\bar{b}m} = i_{\bar{b}m} r_{gI\bar{b}m} \sigma_a$ – генетична перевага батьків матерів;

$S_{m\bar{b}} = i_{m\bar{b}} r_{gIm\bar{b}} \sigma_a$ – генетична перевага матерів батьків;

$S_{mm} = i_{mm} r_{gImm} \sigma_a$ – генетична перевага матерів матерів;

$L_{\bar{b}\bar{b}}, L_{\bar{b}m}, L_{m\bar{b}} \text{ і } L_{mm}$ – генераційні інтервали батьків батьків, батьків матерів, матерів батьків і матерів матерів, відповідно.

Для прикладу розглянемо чотири шляхи генетичного покращення на прикладі типової селекційної програми, яка використовується у молочному скотарстві [2]:

- **1. Батьки бугаїв.** З декількох сотен молодих бугаїв, оцінених за якістю потомства, відбирають 1 – 2%, які потім використовуються як батьки батьків. Ці бугаї отримують оцінки племінної цінності з високою надійністю (близько 80%). Генераційний інтервал для цієї категорії тварин складає не менше 6 років (період від народження молодого бугая до завершення першої лактації його дочок).

- **2. Батьки корів.** За наявності декількох сотен тисяч корів, яких треба осіменяти, мають бути відібрані 10-15% молодих бугаїв, оцінених за якістю потомства. Надійність оцінок їх племінної цінності буде такою, як у батьків бугаїв, оскільки при оцінці використовується такий самий об'єм даних. Генераційний інтервал складе близько 7 років.

- **3. Матері бугаїв.** Оскільки лише малу частку молодих бугаїв оцінюють за якістю потомства, то за наявності декількох сотен тисяч корів лише 0,1 – 0,5% з них відбирають як матерів бугаїв. Однак оскільки їх племінну цінність оцінюють за власною продуктивністю, надійність оцінки буде значно нижчою, ніж у батьків бугаїв. Генераційний інтервал складе близько 4,5 – 5 років.

- **4. Матері корів.** Молочні корови мають низький рівень відтворення і народжують в середньому менше одного теляти в рік. Оскільки з народжених телят лише половину складають телиці, для отримання однієї ремонтної телиці необхідно в середньому три отелення. В сучасних молочних стадах корови знаходяться у стаді в середньому на протязі трьох лактацій. Таким чином, можливості відбору в цій категорії тварин дуже обмежені, і для ремонту (відтворення поголів'я) стада необхідно відбирати не менше 90% корів. Генераційний інтервал складає близько 6 років.

Підсумувавши характеристики наведеної селекційної програми, ми можемо згідно з формулою 7.6 розрахувати середньорічний генетичний прогрес за надоєм молока в популяції молочних корів з середнім надоєм 7000 кг.

Таблиця 7.1.

Приклад розрахунку середньорічного генетичного прогресу (R)

за надоем молока в популяції молочних корів

(адитивна генетична дисперсія $\sigma_a = 700$ кг)

Шлях відбору	Частка відібраних тварин, %	Інтенсивність відбору, i	Точність оцінки, r_{gl}	Генетична перевага ($S = i r_{gl} \sigma_a$)	Генераційний інтервал (L), років
Батьки бугаїв	2	2,42	0,90	1525	6
Батьки корів	10	1,75	0,90	1103	7
Матері бугаїв	0,5	2,89	0,60	1214	5
Матері корів	90	0,19	0,60	80	6
Сума				3922	24
R	3922/24 = 163				

Таким чином, при наведених параметрах селекційної програми середньорічний генетичний прогрес за надоем молока буде дорівнювати 163 кг, що складає 2% від середнього поточного надоя.

Приклад селекційної програми у молочному скотарстві наведено на рис.

7.5.

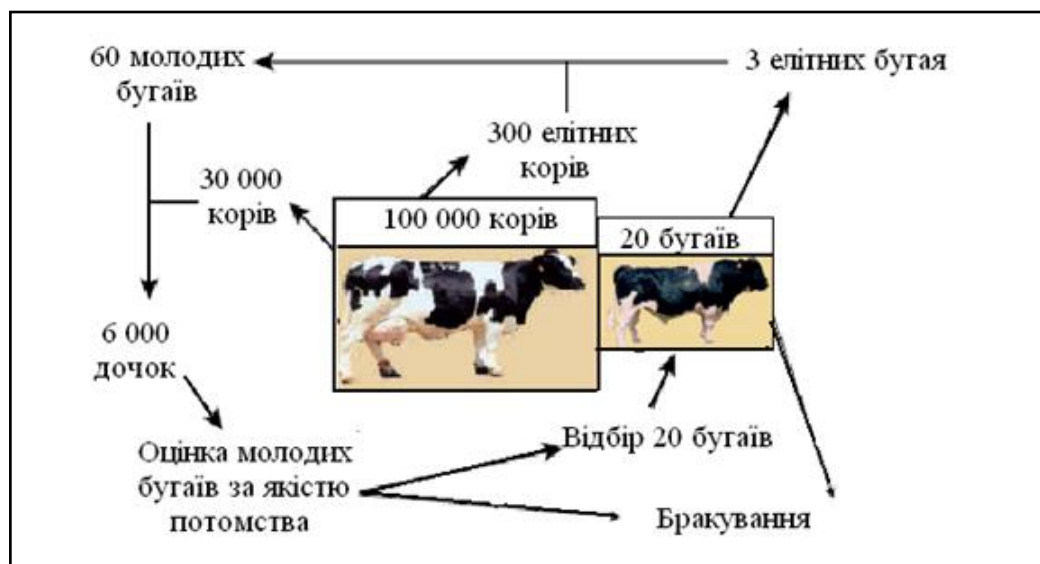


Рис. 7.5. Селекційна програма, яка використовується у молочному скотарстві Ізраїлю [6].

В популяції, яка включає 100 000 корів, для осіменіння маточного поголів'я використовують 20 бугаїв-плідників. Щорічно з них відбирають 3 елітних, тобто найкращих бугая, спермою яких осіменяють 300 елітних корів, а

з отриманого потомства відбирають 60 найкращих молодих бугаїв, сперму яких використовують для осіменіння 30 000 корів. З отриманого потомства 6 000 телиць використовують для оцінки молодих бугаїв за якістю потомства. Після завершення першої лактації проводять розрахунок племінної цінності плідників, після чого з 60 молодих бугаїв тільки 20 найкращих залишають для подальшого використання, тобто для осіменіння корів. Решту 40 молодих бугаїв, також як 20 бугаїв-плідників попереднього покоління, вибраковують.

Впровадження селекційної програми потребує наявності чіткої організаційної структури. Як приклад розглянемо організацію селекційної роботи у молочному скотарстві США (рис. 7.6).

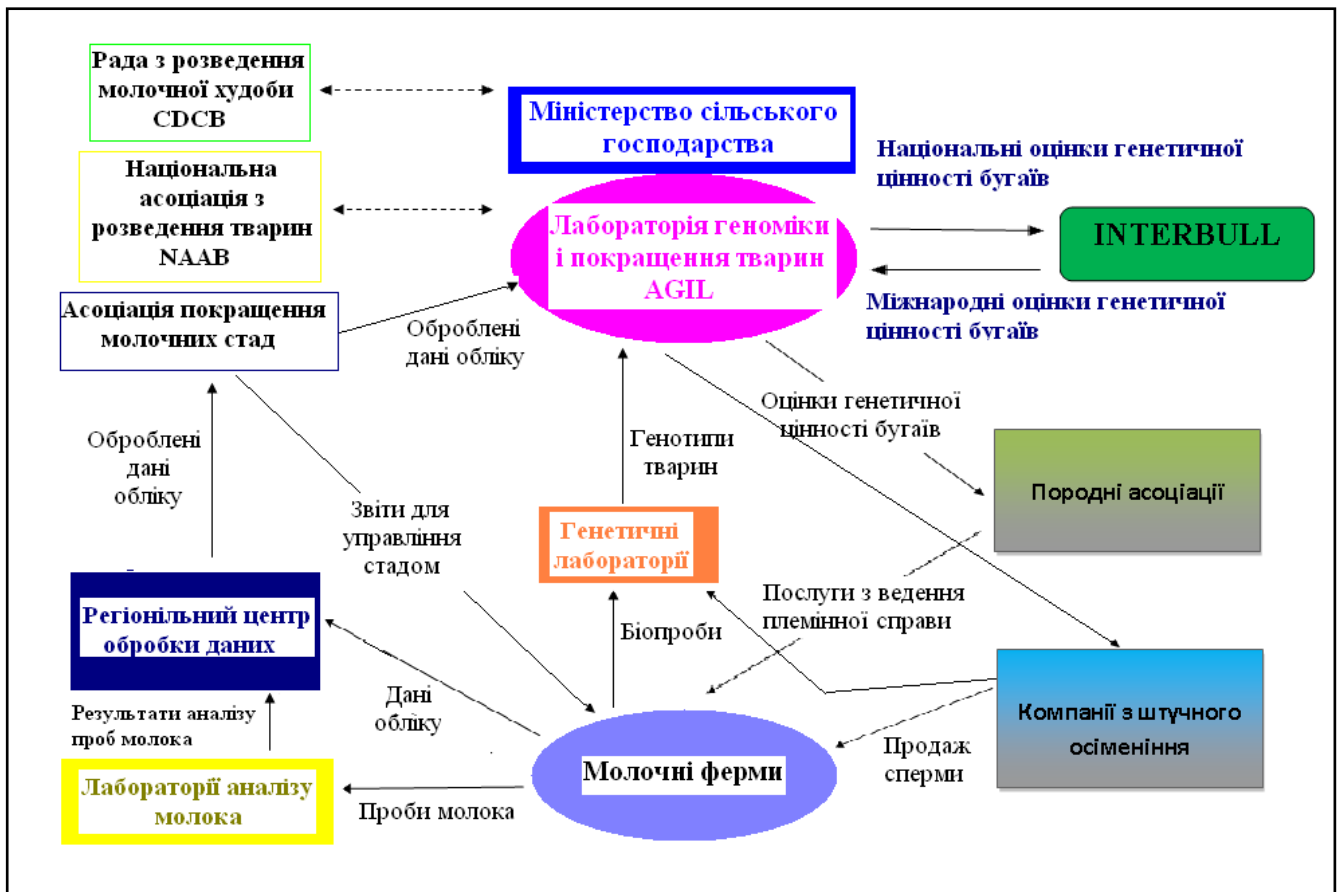


Рис. 7.6. Схема організації селекційної роботи в молочному скотарстві США

Первинний племінний облік (реєстрація походження, проведення контрольних доїнь, збір даних про відтворення, будову тіла та інші показники проводять на молочних фермах. Для аналізу складу і якості молока (вміст жиру, білка, концентрація соматичних клітин тощо) проби молока відправляють до

відповідних сертифікованих лабораторій. Всі дані первинного обліку поступають до регіонального центру, де проводиться їх первинна обробка, після чого їх передають до бази даних асоціації покращення молочних стад (**Dairy Herd Improvement Association, DHIA**). Зазначена асоціація на основі отриманих даних готує звіти, які надсилають фермерам. Ці звіти використовуються для прийняття управлінських рішень на фермі, тобто для менеджменту стада. Крім того, дані обліку накопичуються у базі даних лабораторії геноміки та покращення тварин (**Animal Genomics and Improvement Laboratory, скорочено AGIL**), яка функціонує в межах служби сільськогосподарських досліджень (англ. **Agricultural Research Service, скорочено ARS**) при міністерстві сільського господарства США. Ця лабораторія, використовуючи метод BLUP («модель тварини»), на основі наявної бази даних регулярно – 3 рази на рік, проводить оцінку племінної цінності бугаїв і корів молочних порід. Лабораторія **AGIL** співпрацює з міжнародною організацією **Interbull**, яка збирає національні оцінки племінної цінності бугаїв молочних порід тих країн, які є її членами. Комбінуючи ці оцінки **Interbull** проводить їх перерахунок за певною методикою, після чого об'єднані міжнародні оцінки племінної цінності бугаїв публікують на сайті лабораторії **AGIL** і передають до породних асоціацій і компаній з штучного осіменіння. Компанії з штучного осіменіння займаються торгівлею сперми бугаїв і іншого племінного матеріалу (ембріони, молодняк тварин), в той час як основним завданням породних асоціацій є сприяння розвитку відповідних комерційних порід (зокрема, допомога фермерам при виборі і підборі бугаїв-плідників, надання послуг у проведенні оцінки будови тіла корів тощо). На даний момент, у зв'язку з впровадженням у молочному скотарстві ряду країн, у тому числі США, геномної селекції [1], активну участь у системі селекційної роботи приймають генетичні лабораторії, які відбирають біопроби бугаїв і корів після чого проводять їх часткове секвенування з використанням ДНК-мікрочипів. Отримані результати надходять до лабораторії **AGIL**, де вони

використовуються для розрахунку геномних оцінок племінної цінності (див. розд. 6.7). Детально програми геномної селекції розглядаються у розділі 8.

Питання

1. Дати визначення генетичного прогресу.
2. Описати загальну схему селекційної роботи у тваринництві.
3. Дати визначення генетичного тренду.
4. Навести формулу розрахунку генетичного прогресу по чотирьох шляхах генетичного покращення.
5. Дати загальну характеристику типової селекційної програми, яка використовується у молочному скотарстві, відповідно до чотирьох шляхів генетичного покращення.
6. Описати селекційну програму, яка використовується у молочному скотарстві Ізраїлю.
7. Описати схему організації селекційної роботи в молочному скотарстві США.
8. Назвати основні категорії племінних тварин в молочному скотарстві.

Перелік посилань

1. Рубан С.Ю., Даншин В.О., Федота О.М. Світовий досвід та перспективи використання геномної селекції в молочному скотарстві. // Біологія тварин, 2016, т.18, №1. С.117-125.
2. Gibson J.P. and J.C.M.Dekkers. 2006. Design and Economics of Animal Breeding Strategies. Course notes. Animal breeding and genetics unit. University of New England, Armidale.
3. Rendel J.M., A. Robertson. 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a close herd of dairy cattle. // J. Genet. 50:1.
4. Rutten, M.J.M., Bijma, P., Woolliams, J.A., van Arendonk, J.A.M. 2002. SelAction:
Software to predict selection response and rate of inbreeding in livestock breeding programs. // Journal of Heredity 93 (6): 456-458.
5. van der Waaij K.O.L. 2014. Animal Breeding and Genetics for BSc Students. Centre for Genetic Resources and Animal Breeding and Genomics Group, Wageningen University and Research Centre, the Netherlands. 311 p.p.
6. Weller, J. I. 2016. Genomic Selection in Animals. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
7. <https://www.cdcb.us/eval/summary/trend.cfm>

8. Використання генетичних маркерів у розведенні тварин

8.1. Структура ДНК, збереження та реалізація спадкової інформації.

Носієм генетичної інформації тварин є дезоксирибонуклеїнова кислота (скорочено ДНК), яка складається з нуклеотидів. Будова нуклеотиду показана на рис. 8.1. і в його структурі нараховують три частини: цукрове кільце (дезоксирибоза); азотиста основа; фосфатна група. ДНК розташована головним чином у ядрі клітин та являється «складовою» хромосом.

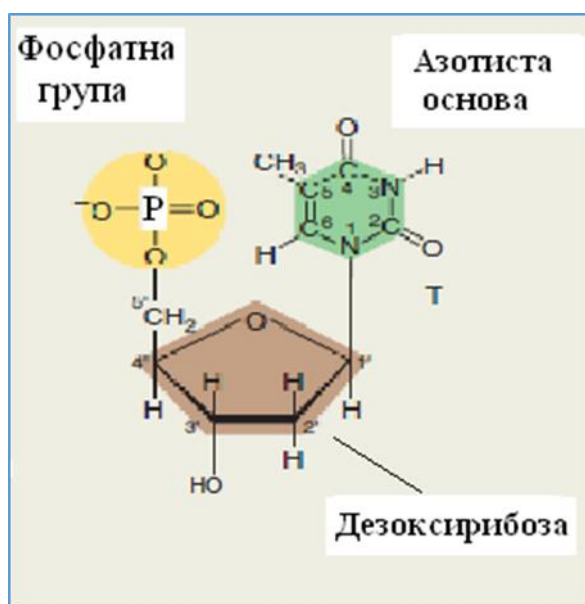


Рис. 8.1. Будова нуклеотиду

Фосфатні групи зв'язують нуклеотиди між собою у полімерний ланцюг за рахунок фосфодіефірних зв'язків. **ДНК включає два типи азотистих основ: пуринові (аденін (А), гуанін (Г)) і піримідинові (цитозин (Ц), тимін (Т), урацил (У)).**

Нуклеотиди формують полінуклеотидний ланцюг (полімери нуклеотидів), при цьому ДНК складається з двох таких ланцюгів, які зчеплені між собою за рахунок водневих зв'язків між азотистими основами (рис. 8.2). Зчеплення полінуклеотидних ланцюгів базується на принципі компліментарності: **аденін (А) зчеплений з тиміном (Т), гуанін (Г) з цитозіном (Ц).**

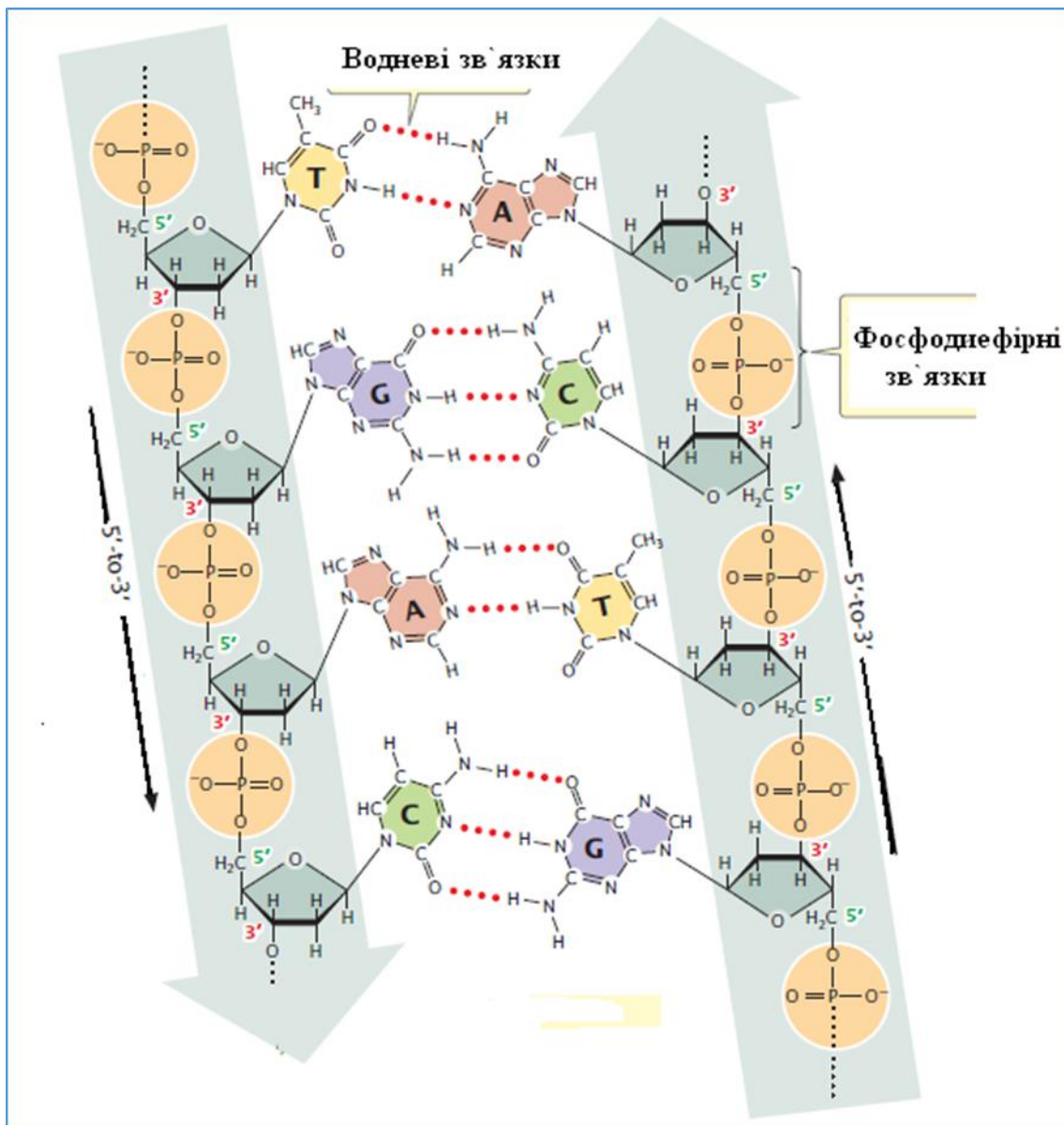


Рис. 8.2. Структура ДНК за принципом комплементарності
(5'-to-3' - напрям спіралі від фосфатної групи до дезоксирибози,
3'-to-5' - напрям спіралі від дезоксирибози до фосфатної групи)

Молекула ДНК, згідно з моделлю Джеймса Уотсона і Френсіса Кріка, являє собою подвійну спіраль (рис. 8.3). Дві полінуклеотидні спіралі йдуть у протилежних напрямках, при цьому ланцюги, які складаються з залишків цукрів і фосфату, формують поверхню подвійної спіралі, а пурини і піримідини розташовані всередині. Азотиста основа цих двох ланцюгів, розташована напроти одна одної та з'єднані водневими зв'язками. Саме ці водневі зв'язки утримують ланцюги разом.

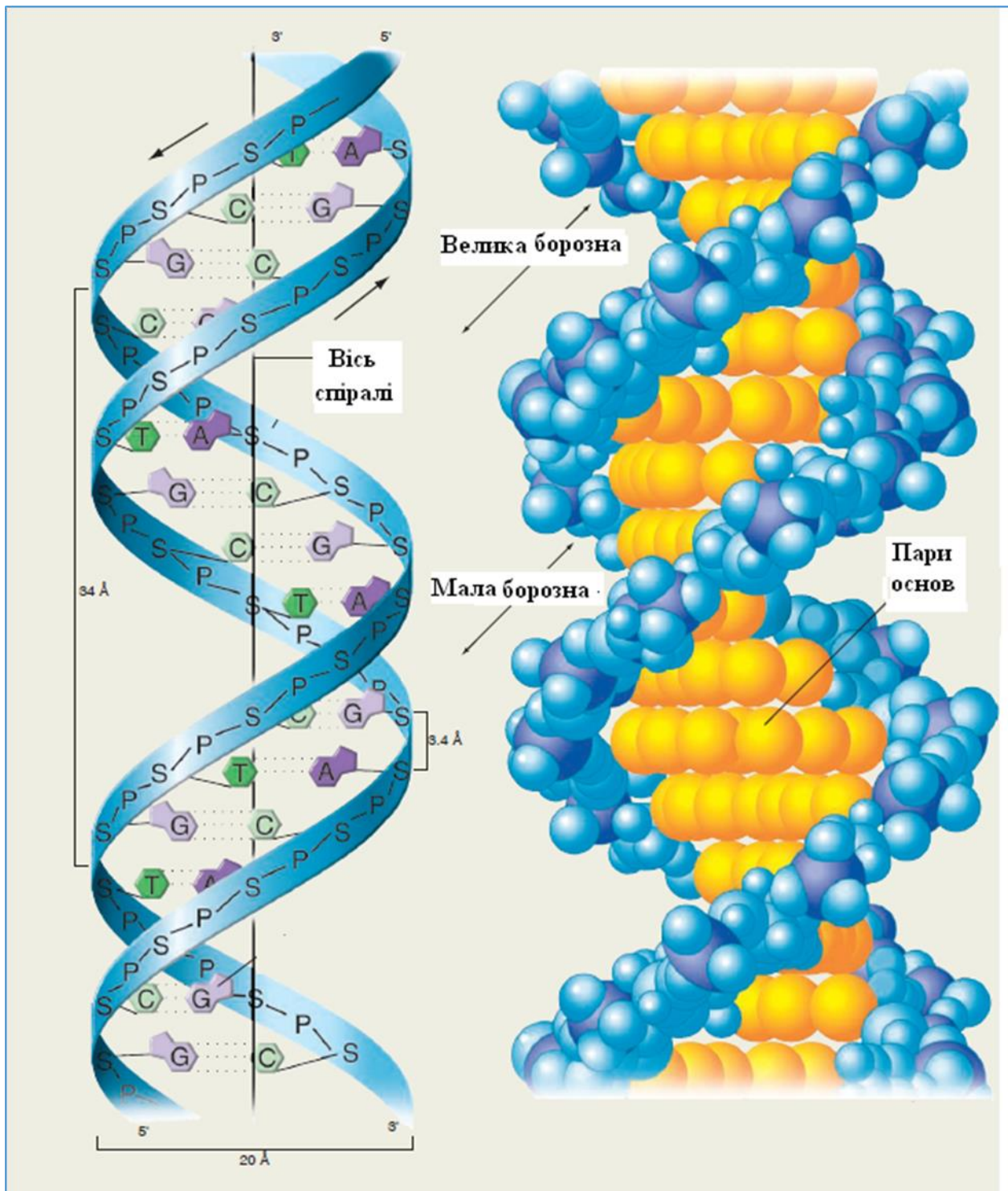


Рис. 8.3. Просторова модель ДНК за Дж.Уотсеном і Ф.Кріком

Просторова модель ДНК Дж. Уотсона і Ф. Кріка дає можливість констатувати наступні положення:

1) кожна молекула ДНК складається з двох довгих протилежно спрямованих ланцюгів, які формують подвійну спіраль;

2) кожен нуклеотид (**nucleotide**— різновиди **рибонуклеотидів** та **дезоксирибонуклеотидів**, які є складовими мономерами таких полімерів як **ДНК та РНК**) розташований перпендикулярно до вісі спіралі;

3) два полінуклеотидних ланцюги зчеплені водневими зв'язками між азотистими основами;

4) зв'язок між азотистими основами відповідає принципу компліментарності: **аденін (А) зчеплений з тіміном (Т), гуанін (Г) з цитозином (Ц);**

5) послідовність основ одного ланцюга визначає комплементарну послідовність основ другого.

Цілісною одиницею спадкового матеріалу у вигляді ділянки ДНК (у деяких вірусів РНК), який кодує амінокислотну послідовність поліпептидного ланцюга або молекул РНК (тРНК, рРНК) і взаємодіє з регуляторним білком та займає певне місце (**локус**) в хромосомі є **ген який відповідає за реалізацію ознак в організмі.**

Ген походить від грец. genos- рід,походження, і був вперше відкритий, як лінійна структура, розташована в хромосомах клітинного ядра завдяки дослідженням Т.Х.Моргана.

До основних властивостей гена відносять вісім положень:

1) ген займає певну ділянку або локус (**локус – lokus – ділянка хромосоми, де розташовано певний ген**) у хромосомі яка є носієм спадкового матеріалу. Теломерні та центромерні ділянки хромосом не містять генів;

2) ген-частина молекули ДНК, яка має певну послідовність нуклеотидів та існує як функціональна одиниця спадковості;

3) в локусі можуть відбуватись **рекомбінації (перерозподіл генетичного матеріалу) і мутації (зміни генетичного матеріалу);**

4) дві групи генів виконують відповідні функції, так структурні гени кодують синтез білків, а регуляторні контролюють та спрямовують діяльність структурних генів;

5) ген є матрицею для утворення різних молекул РНК (рибонуклеїнові кислоти), які у свою чергу беруть участь у синтезі білків. Взаємодія ДНК та РНК будується за схемою: **ДНК → РНК → Білок**. В такому випадку один з ланцюгів ДНК слугує матрицею для молекул РНК, яка і є матрицею синтезу білків (м РНК), які в свою чергу входять до складу рибосом (р РНК), або виконують функцію транспорту амінокислот(т РНК);

6) в структурних генах розташування нуклеотидів будується за схемою триплетів або комбінацій з трьох послідовно розміщених нуклеотидів в молекулі таких нуклеотидів як А, Г, Т, Ц, що створює неповторність генетичного коду кожної живої особини. Кожному триплету відповідає одна амінокислота;

7) молекули ДНК здатні до репарації або утворення нових амінокислотних структур замість втрачених у поліпептидному ланцюгу, який кодується певним геном;

8) **сукупність всіх генів організму (генотип)** створює унікальну систему запису генетичної інформації в певній послідовності нуклеотидів молекул ДНК та РНК (**генетичний код**), який функціонує як єдине ціле і реалізується під дією факторів зовнішнього середовища.

Якщо збереження, розподіл або передача спадкової інформації здійснюється на рівні хромосом (**хромосома від грецьк. χρῶμα- колір, забарвлення та σῶμα – тіло – структура клітин еукаріотів до яких відносяться одно або багатоклітинні організми**), то використання спадкової інформації здійснюється на основі процесу який носить назву – **експресія генів**.

Експресія генів (gene expression) –це молекулярний механізм реалізації спадкової інформації, завдяки якому гени проявляються в конкретних фенотипових ознаках організму. Так, регуляція експресії генів дозволяє клітинам організму контролювати власну структуру та функції і складе основу **диференціація клітин** (див. далі) сприяє морфогенезу (**morphê – форма і genesis – утворення, в біології це процес виникнення і розвитку органів і**

тканин тіла організму як підчас індивідуального розвитку (онтогенез) або історичному, еволюційному періоді (філогнез) при зміні поколінь) та адаптації організму. Експресія генів це основа для послідуєчих еволюційних змін так як експресія одного гена може мати вплив на функцію генів всього організму.

Диференціація клітин – це процес реалізації генетичної програми формування спеціалізованого фенотипу клітин, що відображає їх здатність до певних профільних (притаманних для них) функцій. До таких функцій відносять метаболічну активність, швидкість росту та спеціалізацію клітин. Наприклад моноцит розвивається в макрофаг а проміобласт у міобласт, який формує м'язову тканину утворюючи синцитій. Ділення, диференціювання та морфогенез – основні процеси, які забезпечують розвиток з одинарної клітини (зиготи) в багатоклітинний організм, який об'єднує клітини різних видів. Диференціація клітин відбувається не тільки під час ембріонального розвитку, але і під час життя вже дорослого організму який складається з кліткових структур різного функціонального призначення (кровотворення, сперматогенез, овогенез тощо). В свою чергу живий організм постійно реагує на зміни умов оточуючого середовища, що створює його відповідну **норму реакції** на ці зміни. **Норма реакції (reaction norm)** – ліміти фенотипового прояву дії як окремих генів, так і генотипу в цілому під впливом умов оточуючого середовища. З точки зору сучасної генетики – **норма реакції** характеризує закономірності фенотипової експресії одного генотипу (або групи схожих генотипів) в різних середовищах. Одним із основних підходів оцінки норми реакції є опис того, як швидко організми (або різні групи організмів) одного виду реагують на зміни умов середовища.

8.2. Типи генетичних маркерів

Центральне місце у використанні генетичних маркерів у селекції тварин займає феномен **рівноваги або нерівноваги за зчепленням** (англ. **linkage equilibrium/disequilibrium**). Два локуси знаходяться у стані рівноваги за зчепленням, якщо алелі цих локусів комбінуються випадково; у іншому випадку має місце нерівновага за зчепленням.

Припустимо, ми розглядаємо два локуси – локус А з алелями A_1 і A_2 і локус В з алелями B_1 і B_2 з наступними частотами алелей:

- для локусу А $p_{A1} = 0,7$ і $p_{A2} = 0,3$

- для локусу В $p_{B1} = 0,4$ і $p_{B2} = 0,6$.

Якщо локуси А і В знаходяться у стані рівноваги за зчепленням, ми будемо мати чотири типи гамет з частотами, які відповідають випадковим сполученням алелей цих локусів:

$$f_{A_1B_1} = p_{A1} \cdot p_{B1} = 0,7 \cdot 0,4 = 0,28,$$

$$f_{A_1B_2} = p_{A1} \cdot p_{B2} = 0,7 \cdot 0,6 = 0,42,$$

$$f_{A_2B_1} = p_{A2} \cdot p_{B1} = 0,3 \cdot 0,4 = 0,12,$$

$$f_{A_2B_2} = p_{A2} \cdot p_{B2} = 0,3 \cdot 0,6 = 0,18,$$

Якщо фактичні частоти гамет цих чотирьох типів відрізняються від зазначених, то локуси А і В знаходяться у стані нерівноваги за зчепленням.

Генетичним маркером (англ. **genetic marker**) називають ген або послідовність ДНК з відомим розміщенням в хромосомі (ідентифіковано в геномі) і успадкування якого може бути відстежене. Можна виділити три типи генетичних маркерів [3]:

1) **прямі маркери** – локуси, які включають функціональні (причинні) мутації;

2) **маркери на основі нерівноваги за зчепленням** (англ. **linkage disequilibrium markers, LD-маркери**) – локуси, що знаходяться у стані нерівноваги за зчепленням з функціональними мутаціями на рівні популяції;

3) **маркери на основі рівноваги за зчепленням (англ. linkage equilibrium markers, LE-маркери)** – локуси, що знаходяться у стані рівноваги за зчепленням з функціональними мутаціями в аутбредних (неродинних) популяціях.

Методи виявлення цих типів маркерів детально описані в роботі Л.Андерсона [1]. Найбільш легко виявляються LE-маркери; для цього використовується міжпородне схрещування або аналіз великих сімей напівсибсів в межах породи. LD-маркери мають бути розташовані близько до функціональних мутацій в межах від 1 до 5 сМ (**сантиморган від англ. Centimorgan – одиниця вимірювання відстані між генами в середньому дорівнює одному мільйону пар основ комплементарних ланцюжків нуклеїнових кислот**), залежно від рівня нерівноваги за зчепленням). Вони можуть бути ідентифіковані з використанням методу генів-кандидатів [17] або точного картування [1]. Прямі маркери є найбільш складними з точки зору їх виявлення, оскільки важко довести їх причинність.

Означені три типи маркерів різняться між собою також з точки зору їх використання в селекційних програмах. В той час як прямі маркери і, меншою мірою, LD-маркери можуть використовуватись при відборі на рівні популяції, використання LE-маркерів потребує наявності різних фаз зчеплення між маркерами і функціональними мутаціями в різних сім'ях.

Таким чином, можна виділити три типи **селекції з використанням маркерів (marker-assisted selection, MAS)**:

- 1) **селекція з використанням генів (gene-assisted selection, GAS);**
- 2) **селекція з використанням LD-маркерів (LD-MAS);**
- 3) **селекція з використанням LE-маркерів (LE-MAS).**

8.3. Селекція з використанням маркерів

Селекція з використанням маркерів (англ. marker-assisted selection, скорочено MAS) – це відбір особин з включенням окремих генетичних маркерів до критерію відбору.

Основною метою використання маркерів в селекції є виявлення так званих **локусів кількісних ознак (англ. quantitative trait loci, скорочено QTL)**, тобто регіонів геному, які безпосередньо впливають на мінливість кількісних ознак. Звичайна схема селекції з використанням маркерів включає три етапи:

- 1) виявлення одного або декількох QTL;
- 2) ідентифікація відповідного гена (причинної мутації);
- 3) збільшення частоти сприятливого алеля шляхом відбору або інтрогресії.

На сьогоднішній день виявлена велика кількість QTL. На сайті www.animal.genome.org знаходиться база даних локусів кількісних ознак основних видів сільськогосподарських тварин, а також хромосомні карти, на яких вказані місця їх розташування. Приклад такої карти наведено на рис. 8.4.



Рис. 8.4. Карта хромосоми 1 великої рогатої худоби (BTA1) з позначенням місць розташування локусів кількісних ознак (QTL) [26]

Другий підхід полягає у використанні маркерів, які або зчеплені з QTL, або знаходяться з ним у стані нерівноваги за зчепленням. Вичерпно застосування MAS представлено в роботі Дж. Деккерса [3], де автором виділено три методи застосування генетичних маркерів в селекції:

1) тандемний відбір, коли спочатку, на протязі декількох поколінь, ведеться відбір за генетичними маркерами, а потім – за фенотипом або традиційною оцінкою племінної цінності;

2) відбір за індексом, який включає комплексну інформацію про генетичні маркери і фенотип (або оцінку племінної цінності);

3) двоетапний відбір, коли відбір за генетичними маркерами здійснюється у ранньому віці, а у більш пізньому – відбір за фенотипом або оцінкою племінної цінності.

Окрім селекції з використанням маркерів (MAS) застосовується також **інтрогресія з використанням маркерів (англ. marker-assisted introgression, скорочено MAI)**. Вона базується на тандемному відборі в межах програми зворотного схрещування, коли на першому етапі використовуються алелі породи-донора, розташовані в межах гена, який детермінує бажану ознаку (здебільшого це стійкість до певних захворювань), а на другому проводиться зворотне схрещування з метою спроби повернути алелі породи-реципієнта.

Приклади генетичних тестів, які використовуються на комерційній основі, наведено в таблиці 8.1.

Таблиця 8.1.

Комерційні генетичні тести, які використовують у тваринництві [3]

Категорія ознак	Маркер	Види тварин
Спадкові дефекти	BLAD Citrulinaemia DUMPS CVM Maplesyrupurine Mannosidosis RYS	молочна худоба молочна і м'ясна худоба молочна худоба молочна худоба молочна і м'ясна худоба молочна і м'ясна худоба свині
Екстер'єр	SKIT MC1R/MSHR MGF	свині свині, молочна і м'ясна худоба м'ясна худоба
Якість м'яса	RYS RN/PRKAG3	свині свині
Споживання корму	MC4R	свині

Продовження таблиці 8.1.

Категорія ознак	Маркер	Види тварин
Якість молока	κ-Casein β-lactoglobulin FMO3	молочна худоба молочна худоба молочна худоба
Захворювання	Prp F18	вівці свині
Ріст і склад м'яса	MC4R IGF-2 Myostatin Callipyge	свині свині м'ясна худоба вівці
Відтворення	Booroola Inverdale Hanna	вівці вівці вівці
Надій і склад молока	DGAT1 GRN κ-Casein	молочна худоба молочна худоба молочна худоба

Більшість тестів використовують прямі або LD–маркери.

На рисунку 8.5 наведено загальну схему інтегрованої системи використання генетичних маркерів в селекційних програмах.

Така система включає процедури збору та накопичення зразків ДНК, генотипування і аналіз даних з урахуванням фенотипу тварин, а також щоденного прийняття рішень щодо того, яких тварин генотипувати або регенотипувати (у випадках помилок), яких тварин додатково оцінити за фенотипом тощо.

Селекція з використанням маркерів дала певні позитивні результати, здебільшого стосовно виявлення і елімінації спадкових дефектів, але загальний її вплив на практичну селекцію виявився значно меншим, ніж очікували, що обумовлено низкою факторів [13]:



Рис. 8.5. Загальна схема інтегрованої системи використання генетичних маркерів в селекційних програмах [3]

- 1) низька повторюваність результатів картування QTL в різних дослідженнях, що обумовлено відносно низькими ефектами впливу більшості QTL на господарсько-корисні ознаки (рис. 8.6);
- 2) так званий «ефект Бівіса», коли оцінки статистично вірогідних ефектів QTL виявились завищеними;
- 3) значними витратами грошей і часу, які необхідні для виявлення QTL;
- 4) низьким впливом виявлених QTL (не більше 10%) на економічні індекси, за якими, власне, і ведеться відбір.

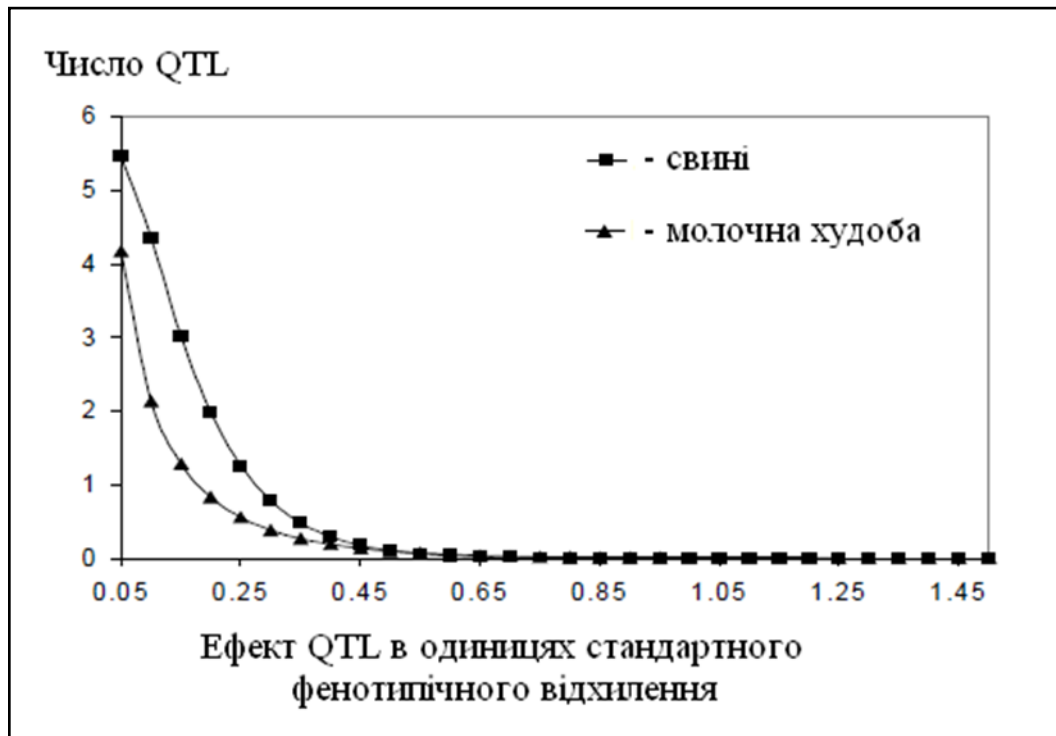


Рис. 8.6. Вплив локусів кількісних ознак (QTL) на селекційні ознаки свиней і молочної худоби [8]

Виходом з цієї ситуації став перехід від пошуку окремих QTL до використання тисяч генетичних маркерів, які відносно рівномірно покривають весь геном тварини і в кінцевому рахунку дозволяють використовувати всі наявні QTL. Це стало початком справжньої революції в розведенні тварин, яка отримала назву «геномна селекція».

8.4. Геномна селекція

8.4.1. Історія

Геномною селекцією (англ. **genomic selection**) називають відбір особин за оцінками племінної цінності, розрахованими на основі ефектів генетичних маркерів, які покривають весь геном.

Т.Х. Меувіссен, Б.Дж.Хейєс і М.Е. Годдард [12] запропонували методологію, що отримала назву «**геномна селекція**» і яка на сьогоднішній день впроваджена в практиці розведення як по різних видах тварин, так і в багатьох країнах [9, 21]. Хоча принципи геномної селекції були розроблені ще у 2001 році, її практичне застосування стало можливим пізніше, після секвенування (визначення послідовності нуклеотидів в ДНК) геномів декількох видів тварин (таблиця 8.2).

Таблиця 8.2.

Результати секвенування геномів основних видів тварин [21]

Вид тварин	Розмір геному (млрд. пар нуклеотидів)	Рік завершення секвенування
Велика рогата худоба (Bos taurus)	2,67	2009
Вівці (Ovisaries)	2,61	2008
Кози (Caprahircus)	2,63	2012
Свині (Sus scrofa)	2,8	2009
Коні (Equus caballus)	2,47	2009
Кури (Gallus gallus)	1,04	2004
Собаки (Canis familiaris)	2,41	2003

Геномна селекція базується на використанні поліморфізму окремих пар нуклеотидів у послідовностях ДНК. Після секвенування геному тварин були виявлені тисячі таких маркерів, які отримали назву **SNP-маркери** (від англ. **Single Nucleotide Polymorphism** – поліморфізм окремих нуклеотидів).

Поліморфізм окремих нуклеотидів – різновид генетичного поліморфізму, який є результатом заміни в ДНК однієї пари нуклеотидів іншою (рис. 8.7).

За своїм значенням SNP можуть бути розподілені на три категорії:

- 1) SNP, які обумовлюють зміну послідовності амінокислот у білках, що безпосередньо впливає на значення певної ознаки- так звані **«причинні SNP»** (англ. **causative SNPs**) або **нуклеотиди кількісних ознак** (англ. **quantitative trait nucleotides, скорочено QTNs**);
- 2) SNP, які розташовані всередині регуляторних генів та можуть впливати на кількість синтезованого білка;
- 3) SNP, які розташовані за межами генів (англ. **non-coding SNPs**), та знаходяться у стані нерівноваги за зчепленням з певними генами.

Переважає більшість SNP відносяться до третьої категорії і можуть використовуватись лише як генетичні маркери.

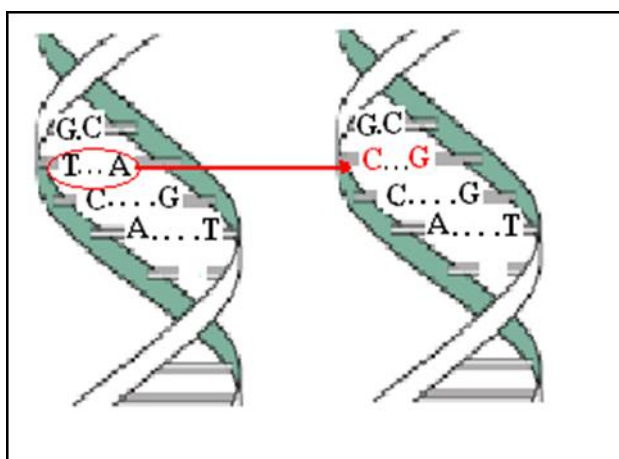


Рис. 8.7. Приклад поліморфізму окремих нуклеотидів в подвійній спіралі ДНК

Передумовами впровадження геномної селекції стали здешевлення процедур генотипування тварин, наявність панелей з багатьма тисячами SNP-маркерів і наявність нерівноваги за зчепленням між SNP-маркерами і локусами кількісних ознак (QTL), що дає змогу змінювати частоту алелей локусів кількісних ознак шляхом відбору за SNP-маркерами у бажаному напрямку.

На рис. 8.8 показано зв'язок між локусами кількісних ознак (QTL), генетичними маркерами і кількісними ознаками.

Різниця між локусами кількісних ознак (QTL) і маркерами полягає в тому, що локуси кількісних ознак безпосередньо впливають на величини кількісних ознак, тоді як вплив маркерів є опосередкованим і обумовлений наявністю нерівноваги за зчепленням.



Рис. 8.8. Зв'язок між локусом кількісної ознаки (QTL), генетичним маркером і кількісною ознакою.

Головною перевагою геномної селекції перед традиційною є можливість проведення відбору тварин у ранньому віці, без необхідності очікування даних про власну продуктивність або продуктивність нащадків. Важливим при цьому є те, що надійність геномної оцінки племінної цінності може значно перевищувати надійність середньої оцінки племінної цінності батьків тварини, яка не може бути вище 0,5, тоді як надійність геномної оцінки племінної цінності знаходить в межах від 0 до 1.

Окрім оцінки племінної цінності SNP-маркери використовуються для контролю походження, більш точного визначення кровності, розрахунку коефіцієнта інбридингу і спорідненості між тваринами та інших цілей.

На основі використання SNP-маркерів проводяться **повно-геномні дослідження зв'язків** регіонів геному з кількісними ознаками (англ. **Genome-Wide Association Studies, GWAS**).

На рис. 8.9 показано результати одного з таких досліджень.

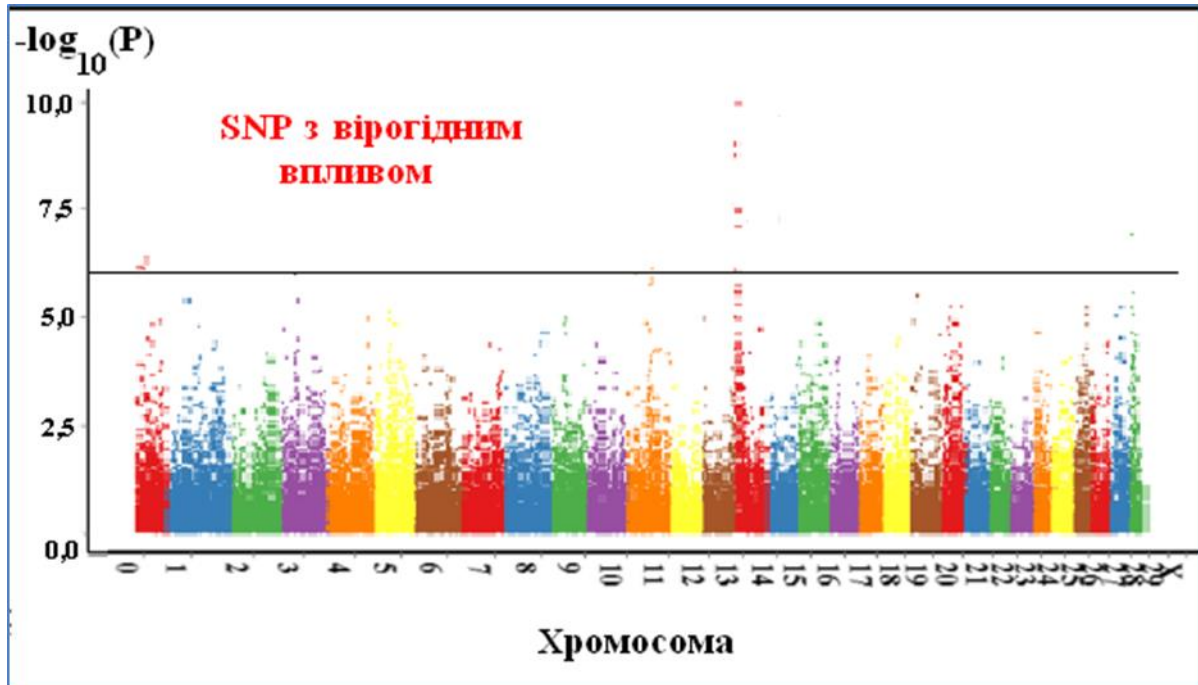


Рис. 8.9. Результати повно-геномного дослідження зв'язку регіонів геному китайських голштинських корів з вмістом соматичних клітин в молоці (P – вірогідність зв'язку, яка приймає значення від 1 ($-\log_{10}(1) = 0,0$) до 0,0000000001 ($-\log_{10}(0,0000000001) = 10,0$)) [28].

На сьогоднішній день такі повно-геномні дослідження зв'язків є головним методом виявлення QTL.

8.4.2. Методологія

В рамках традиційної селекції племінна цінність тварин, які не мають даних про власну продуктивність, визначається на основі родоводу, та її точність обмежена, оскільки частина генетичної мінливості, зумовлена менделевською вибірковістю, не може бути використана, так що повні сибси отримують однакові оцінки.

Використання геномної інформації про молодих тварин у поєднанні з геномною інформацією і даними про продуктивність їх більш старших родичів робить можливим передбачення племінної цінності тварин без фенотипічних даних усередині і в розрізі родин. Найбільший ефект при цьому досягається стосовно ознак, обмежених статтю (наприклад, молочна продуктивність), а також ознак, облік яких можливий лише на пізніх стадіях життя тварини або після її смерті (наприклад, довголіття або склад м'яса). Таким чином можливе прискорення генетичного прогресу, до самого його подвоєння, причому затрати на генотипування тварин можуть бути, принаймні частково, відшкодовані за рахунок скорочення або навіть повної відмови від програм оцінки за нащадками.

Ключовою ідеєю Т. Меувіссена, Б. Хейєса і М. Годдарда [12] було передбачення племінної цінності на основі лінійної функції $\sum x_{ik}b_k$, де x_{ik} – генотип i -тої тварини за k -тим маркером ($x_{ik} = 0, 1$ або 2 для генотипів aa , Aa та AA , відповідно), b_k – ефект k -го маркера, використовуючи нерівновагу за зчепленням між маркерами і генами, що детермінують ознаку. В їх моделі гени, які детермінують ознаку, розподілено по всьому геному.

Значення маркерів полягає не тільки в тому, що вони знаходяться в стані нерівноваги за зчепленням з генами, що детермінують селекційні ознаки. Вони також дозволяють розраховувати реалізовану (фактичну) спорідненість між тваринами. Наприклад, за С. Райтом коефіцієнт спорідненості між напівсибсами (за відсутності інбридингу) завжди дорівнює $0,25$, хоча його фактична величина може варіювати [24]. Використання маркерів дає змогу замінити матрицю спорідненості, засновану на родоводі, геномною матрицею спорідненості. Процедура, коли для отримання BLUP використовують геномну матрицю спорідненості, називається геномним методом BLUP [23].

Таким чином, оцінки племінних цінностей на основі генетичних маркерів можуть бути отримані двома способами: безпосередньо через ефекти окремих маркерів або з використанням геномного методу BLUP. Доведено, що при

виконанні певних умов, а саме, коли ефекти всіх маркерів мають однаковий нормальний розподіл, обидва підходи виявляються еквівалентними [22].

Геномна селекція потребує визначення так званої референтної (тренінгової) популяції тварин, для яких відомі їх фенотипи і генотипи. На основі цих даних розраховуються ефекти генотипів кожного маркера на кількісну ознаку, які потім використовуються для отримання геномних оцінок племінних цінностей генотипованих тварин (рис. 8.9).

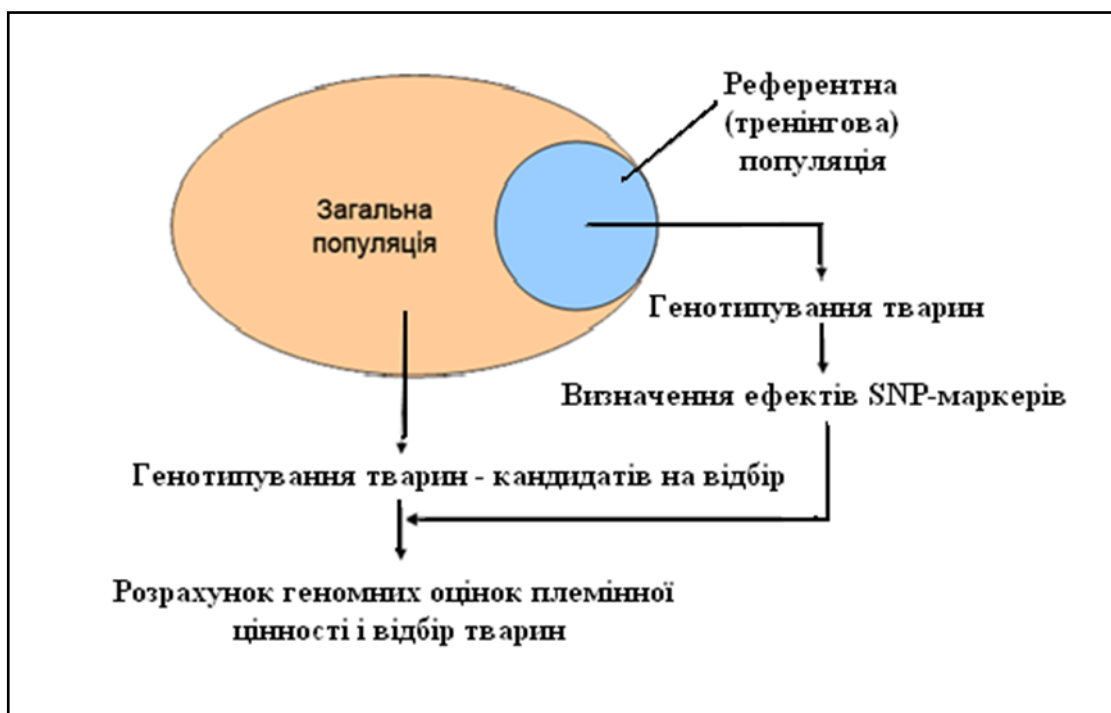


Рис. 8.9. Загальна схема геномної селекції

Точність геномного передбачення залежить передусім від успадкованості ознаки, числа використовуваних маркерів, розміру референтної (тренінгової) популяції, але також і від інших факторів, таких як генетична архітектура ознаки, демографічна ситуація в популяції та ін.

Важливо, щоб структура нерівноваги за зчепленням була однаковою в референтній і основній популяціях. Звідси виникає необхідність проведення періодичної переоцінки ефектів маркерів. Велике значення має величина нерівноваги за зчепленням між маркерами і генами, що детермінують ознаку, яка, у свою чергу, залежить від частот алелей маркерів і генів.

8.4.3. Результати

Як зазначалося вище, геномна селекція дозволяє суттєво підвищити надійність оцінки племінної цінності молодих тварин, по яких відсутні дані про власну продуктивність і (або) продуктивність нащадків. Як приклад можна навести величини надійності оцінок племінної цінності телиць голштинської породи США (таблиця 8.3).

Таблиця 8.3.

Надійність геномних і традиційних (середня племінна цінність батьків) оцінок племінної цінності телиць голштинської породи США у 2016 році [5]

Ознака	Надійність геномної оцінки племінної цінності, %	Надійність традиційної оцінки племінної цінності, %	Різниця
Надій молока	75	28	47
Кількість молочного жиру	75	28	47
Кількість молочного білка	75	28	47
Продуктивне довголіття	71	24	47
Рівень запліднюваності	68	22	46

В таблиці 8.4 наведено дані про загальну кількість генотипованих тварин в деяких галузях тваринництва.

Таблиця 8.4.

Кількість генотипованих тварин у деяких країнах світу в молочному та м'ясному скотарстві і в птахівництві станом на січень 2019 року [25]

Галузь тваринництва	Країни/компанії	Число генотипованих тварин
Молочне скотарство	США і Канада	3 020 000
	Франція	550 000
	Нідерланди	465 000
	Нова Зеландія	140 000
	Німеччина	785 000
М'ясне скотарство	США	550 000
Молочне і м'ясне скотарство	Ірландія	1 500 000
Птиця	Компанія Aviagen	1 000 000 щороку

Узагальнені результати впровадження геномної селекції в різних галузях тваринництва наведено в таблиці 8.5.

Таблиця 8.5.

Вплив геномної селекції на рівень генетичного прогресу в основних галузях тваринництва

Вид тварин	Збільшення рівня генетичного прогресу, %	Посилання
Молочна худоба	60–120	[16]
М'ясна худоба	15–44	[15]
Свині	23–91	[11]
Вівці молочного напрямку продуктивності	51,7	[19]
Вівці м'ясного напрямку продуктивності	17,9	[19]
Кози	26,2	[19]
Кури яєчного напрямку продуктивності	60	[20]
Бройлери	20	[4]

Як видно з наведених у таблиці 8.5 даних, найбільший ефект геномна селекція дала у галузі молочного скотарства, а також у розведенні курей яєчного напрямку продуктивності, овець молочного напрямку продуктивності і свиней.

8.4.4. Перспективи

Швидке здешевлення технологій секвенування (тобто визначення послідовності нуклеотидів) ДНК (рис. 8.10) робить можливим в майбутньому використання результатів **секвенування всього геному** тварини (англ. **whole genome sequencing**, скорочено **WGS**).

Нині широко використовується нова технологія секвенування геному, відома як **секвенування наступного покоління** (англ. **next generation sequencing**, скорочено **NGS**), яка характеризується високою пропускнуою здатністю, великим об'ємом даних, високою точністю і якістю зчитування геномом інформації [7].

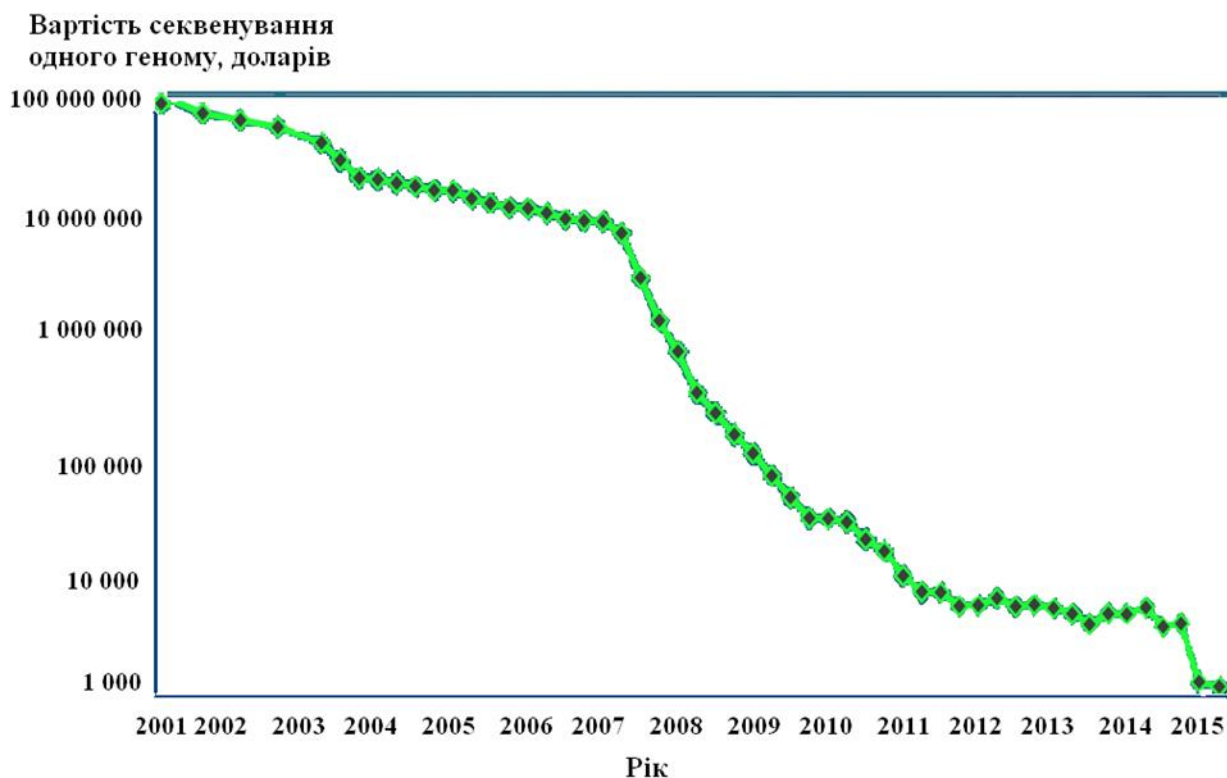


Рис. 8.10. Зниження вартості секвенування геному людини за період з 2001 по 2015 роки [27]

На сьогоднішній день з використанням цієї технології здійснено секвенування значної кількості геномів тварин різних видів (табл. 8.6).

Таблиця 8.6.

Використання технології секвенування наступного покоління у тваринництві [18].

Вид тварин	Число експериментів по секвенуванню геномів
Велика рогата худоба (<i>Bos taurus</i>)	12 589
Свині (<i>Sus scrofa</i>)	6270
Вівці (<i>Ovis aries</i>)	2417
Кури (<i>Gallus gallus</i>)	3637
Кролі (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	741
Коні (<i>Equus caballus</i>)	3495
Качки (<i>Anas platyrhynchos</i>)	570
Собаки (<i>Canis familiaris</i>)	3751

Використання результатів секвенування всього геному дозволить підвищити точність геномного передбачення за рахунок того, що, по-перше, будуть використовуватись всі наявні локуси кількісних ознак (QTL), а по-друге, з'явиться можливість використовувати в селекції причинні мутації, які безпосередньо впливають на величини кількісних ознак через біохімічні механізми [10, 14].

На рис. 8.11 показано залежність точності геномної оцінки племінної цінності від числа QTL і щільності генотипування.

Збільшення щільності генотипування (від 5000 маркерів до повного секвенування геному) дозволяє підвищити точність геномної оцінки племінної цінності, але при збільшенні числа QTL точність знижується, оскільки при дуже великій кількості QTL полігенна модель кількісної ознаки фактично наближається до моделі нескінченно малих ефектів Р.А.Фішера.

За даними різних авторів використання даних секвенування геномів тварин дозволить підвищити точність геномних оцінок племінної цінності на величину приблизно від 3% до 30% [6, 14], але це питання потребує подальших досліджень.

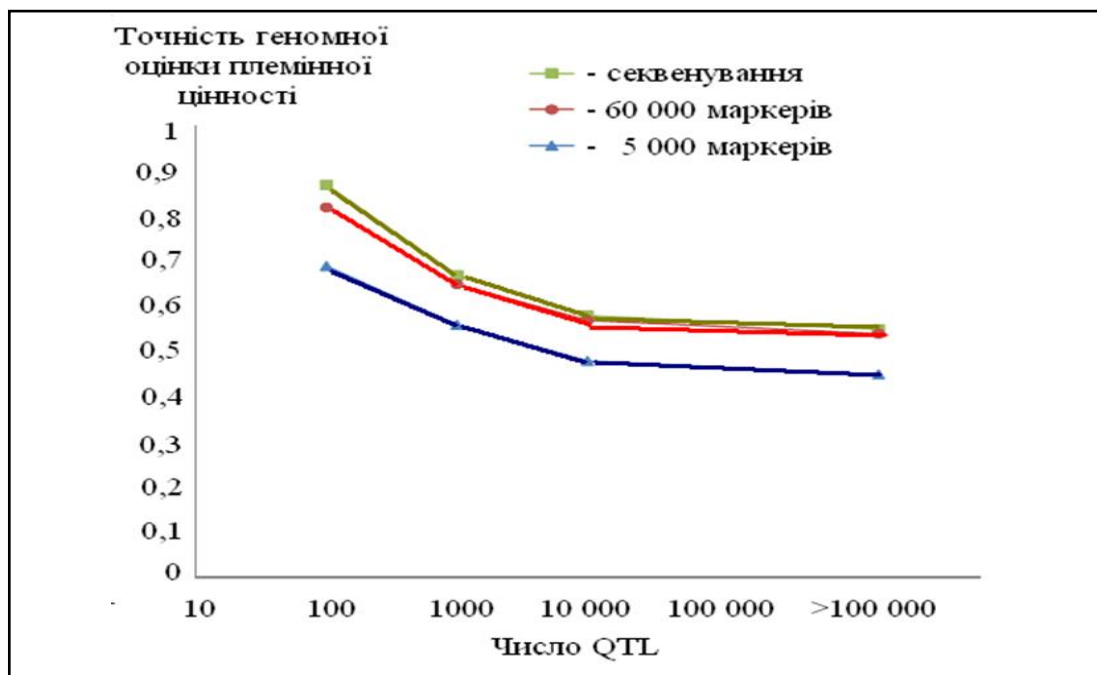


Рис. 8.11. Точність геномної оцінки племінної цінності в залежності від числа QTL і щільності генотипування [2]

Одним з напрямів подальшого удосконалення геномної селекції є генотипування і оцінка тварин на ранніх етапах онтогенезу. (тобто на стадії ембріону. Так, станом на початок 2019 року в США генотиповано 13000 ембріонів молочної худоби [25].

У перспективі використання секвенування геномів дозволить досягти більш глибокого розуміння механізмів генетичної детермінації селекційних ознак тварин.

Питання

1. Описати структуру ДНК.
2. Дати пояснення значення процесу експресії генів
3. Що таке норма реакції і основний принцип її визначення ?
4. Назвати типи генетичних маркерів, надати їх характеристику.
5. Дати визначення таких понять, як локус кількісної ознаки і генетичний маркер.
6. Дати визначення селекції з використанням маркерів. Вказати, чому вона не дала змогу значно підвищити рівень генетичного прогресу в популяціях сільськогосподарських тварин.
7. Дати визначення поліморфізму окремих нуклеотидів.
8. Надати визначення геномної племінної цінності.
9. Дати визначення геномної селекції. Вказати, чим обумовлений її вплив на рівень генетичного прогресу в популяціях сільськогосподарських тварин.
10. Вказати перспективи використання геномної інформації в селекції тварин.

Перелік посилань

1. Andersson L. Genetic dissection of phenotypic diversity in farm animals. *Nature. Reviews. Genetics*. 2001. Vol.2. pp.130-138.
2. Clark S.A., J.M. Hickey and J.H.J. van der Werf. Different models of genetic variation and their effect on genomic evaluation. // *Genetics Selection Evolution*. 2011, 43:18.
3. Dekkers J.C.M. Commercial application of marker- and gene-assisted selection in livestock: Strategies and lessons. *J.Anim.Sci.*, 2004, 82(E. Suppl.):E313–E328.
4. Dekkers, J., 2009. Opportunities for genomic selection with redesign of breeding programs. *J AnimSci*, 87(Suppl E): p.275.
5. Di Croce F., A. McNeel, D. Weigel and B. Reiter. Genomic Information to Improve Fertility in Dairy Cattle. *NovosEnfoques Symposium*. 2017. 14 p.
6. Druet T., I.M. Macleod and B.J. Hayes. Toward genomic prediction from whole-genome sequence data: impact of sequencing design on genotype imputation and accuracy of predictions. // *Heredity*, 2014, Vol.112, p.39–47.
7. Dunisławska A., Jagoda Łachmańska, Anna Sławińska, Maria Siwek. Next generation sequencing in animal science - a review. // *Animal Science Papers and Reports*, 2017, Vol.35, N3, p.205-224.
8. Hayes B, M.E. Goddard. 2001. The distribution of the effects of genes affecting quantitative traits in livestock. // *Genetics Selection Evolution*. Vol.33, p.209 - 229.
9. Ibtisham F., Li Zhang, Mei Xiao, LilongAn, Muhammad Bilal Ramzan, AamirNawab, Yi Zhao, Guanghui Li, Ying Mei Xu. Genomic selection and its application in animal breeding. *Thai J Vet Med*. 2017. 47(3): 301-310.
10. Kizilkaya, K., Fernando, R.L. and Garrick, D.J. (2010) Genomic prediction of simulated multi-breed and purebred performance using observed 50k SNP genotypes. *Journal of Animal Science* 88, 544–551.

11. Lillehammer, M., Meuwissen, T.H.E. & Sonesson, A.K., 2011. Genomic selection for maternal traits in pigs. *Journal of Animal Science*, 89(12): pp.3908-3916.
12. Meuwissen T. H. E., Hayes B. J. Goddard M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*. 2001, vol. 157, p. 1819.
13. Meuwissen Th., B.J.Hayes and M.E.Goddard. 2016. Genomic selection: a paradigm shift in animal breeding. *Animal Frontiers*. Vol. 1, pp.6-13.
14. Meuwissen, T.H.E. and Goddard, M. (2010) Accurate prediction of genetic values for complex traits by whole-genome re-sequencing. *Genetics* 185, 623–631.
15. Pimentel, E.C.G. & König, S., 2012. Genomic selection for the improvement of meat quality in beef. *Journal of animal science*, 90(10): pp.3418-3426.
16. Pryce, J.E. & Daetwyler, H.D., 2012. Designing dairy cattle breeding schemes under genomic selection: A review of international research. *Animal Production Science*, 52(2-3): pp.107-114.
17. Rothschild, M. F., and M. Soller. 1997. Candidate gene analysis to detect genes controlling traits of economic importance in domestic livestock. //Probe 8:13–20.
18. Sharma A., J.-E. Park, H.-H. Chai, G.-W. Jang, S.-H. Lee and D. Lim. Next generation sequencing in livestock species- A Review. //J. Anim. Breed. Genomics, 2017, N1, p.23-30.
19. Shumbusho, F., 2013. Potential benefits of genomic selection on genetic gain of small ruminant breeding programs. *Journal of animal science*, 91(8): pp.3644-3657.
20. Sitzenstock, F., 2013. Efficiency of genomic selection in an established commercial layer breeding program. *Genetics Selection Evolution*, 45(1): p.29. Available at: <http://dx.doi.org/10.1186/1297-9686-45-29>.
21. Stock K.F. and R. Reents Genomic Selection: Status in Different Species and Challenges for Breeding. *Reprod. Dom. Anim.* 48 (Suppl. 1), 2–10 (2013).

22. Strandén, I., and Garrick D. J. 2009. Derivation of equivalent computing algorithms for genomic predictions and reliabilities of animal merit. *J. Dairy Sci.* 92: 2971-2975.
23. VanRaden P. M. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. *J.Dairy Sci.*, 2008, Vol.91, pp.4414–4423
24. VanRaden P.M. 2007. Genomic Measures of Relationship and Inbreeding. *//INTERBLL Bul.*37, pp.33-36.
25. VanRaden P.M. 2019. Genomic selection: achievements in the last decade and plans for the next. *//Council on dairy cattle breeding industry meeting*, Reno, NV – February 25.
26. www.animal.genome.org
27. www.genome.gov/sequencingcosts
28. Xiao Wang, Peipei Ma, Jianfeng Liu, Qin Zhang, Yuan Zhang, Xiangdong Ding, Li Jiang, Yachun Wang, Yi Zhang, Dongxiao Sun, Shengli Zhang, Guosheng Su and Ying Yu. Genome-wide association study in Chinese Holstein cows reveal two candidate genes for somatic cell score as an indicator for mastitis susceptibility. *//BMC Genetics*, 2015, 16:111.

9. Використання біоінформатики в генетиці тварин

Поява нових **біотехнологій** – світове явище, що досить швидко поширюється. **Біотехнологія** (Βιοτεχνολογία, від грец. *bios* – життя, *techne* – мистецтво, майстерність і *logos* – слово, навчання) – напрям людської діяльності з використання живих організмів і біологічних процесів у виробництві. Біотехнологія сприймається як міждисциплінарна галузь, що виникла на стику біологічних, хімічних і технічних наук.

В останні часи фундаментальні дослідження в генетиці призвели до революційних змін в селекції, до яких відносять [1] **секвенування наступного покоління (NGS – Next Generation Sequencing)**, куди входять нові технічні підходи з визначення нуклеотидної послідовності ДНК та РНК для отримання формального опису їх первинних структур). Робота з живими організмами потребує глибоких знань генетичних основ, які дозволять зрозуміти, яким чином передається генетичний матеріал наступним поколінням, і прогнозувати можливі наслідки пов'язані з цим процесом.

Інноваційні технології **NGS** та супутні їм практичні методи породжують величезну кількість інформації, що значною мірою залежить від її точної інтерпретації з використанням статистичного аналізу. Весь процес, від накопичення даних до висновків потребує великих обчислювальних ресурсів, що становить серйозний виклик для **ІТ-спеціалістів (від англ. information technology – інформаційні технології)** та пошуку нових алгоритмів обробки і методів збору інформації. Тому при здійсненні молекулярно-генетичних досліджень на рівні **NGS** потрібні добре підготовлені фахівці з комп'ютерних наук та знань статистики.

Для багатьох дослідників, молекулярна генетика кількісних ознак є дифузною наукою (**дифузія** від лат. *diffusio* – поширення, розтікання, розсіювання, взаємодія), яка взаємодіє не тільки з генетикою але і біохімією, моделюванням, біофізикою, математикою, статистикою та **ІТ** програмуванням .

Наразі прийнято, що напрям комплексних знань, який об'єднується під назвою-**біоінформатика** включає[1]:

- 1) розробку технологій оцінки просторової структури біополімерів;**
- 2) використання сучасних математичних підходів та методів комп'ютерного аналізу отриманих даних;**
- 3) прогнозування та управління складними біологічними системами.**

В даний час біоінформатика пропонує можливості в таких областях як медицина, ветеринарія, сільське господарство, що корисно для людей, які володіють найбільш повними знаннями в цих галузях. Враховуючи те, що сучасні дослідження стають все більш різноманітними, складними і міждисциплінарними, в цій главі буде узагальнено деякі вже практично реалізовані ідеї та методи, які успішно застосовуються в геноміці і особливо стосовно галузі тваринництва.

9.1.Біоінформатика і генетика тварин

Секвенування ДНК, методики кількісного визначення експресії генів і більш складні моделі досліджень, такі як згортання білків або **фолдинг** (від англ. **Protein folding** – фізичний процес, при якому поліпептидна молекула згортається в характерну для даного білка тривимірну структуру а кожний білок синтезується як лінійний поліпептид в процесі трансляції послідовностей мРНК в певну лінійну послідовність амінокислот), створюють набори даних, які можуть займати терабайти пам'яті (одиниця виміру інформації, 1 терабайт= 1 099 511 627 776 одиниць інформації або терабай = 2^{40} байтів а один байт= 2^8) , роблячи їх аналіз та інтерпретацію неможливим без сучасних обчислювальних комплексів. Впровадження таких аналітичних методів потребує математичних і статистичних знань для їх правильного застосування при вивченні біологічних систем.

Мендель був першим дослідником, який показав, що гени передаються системно через покоління. Його експерименти, які він проводив в період з 1856 по 1863 рік, обмежувались близько 29 тисячами рослин гороху, що дало основу

менделівським законам успадкування ознак. Нині відомо, що спадковість представлена у вигляді молекул ДНК з великою кількістю триплетних комбінацій чотирьох нуклеотидів (аденін, тимін, гуанін, цитозин), які в свою чергу передаються наступному поколінню. **Повний набір генетичної інформації який закодовано в ДНК це геном, який є основою всіх клітинних структур та зумовлює діяльність всього організму[1].** Розміри геному варіюють, починаючи з 0,551 пар мегабайт (Mb) у водоростей *Guillardia theta* до 139,000 Mb у лусковидних риб *Protopterus aethiopicus*; проте навіть аналіз найменшого генома неможливо виконати без використання підходів біоінформатики. Технологія високоефективних обчислень (**англ. HPC – High performance computing**), що базується на використанні суперкомп'ютерів, які надзвичайно швидко виконують велику кількість обчислень, допомагає вирішити проблеми аналізу великих масивів даних.

В останні часи біоінформатика допомогла в ідентифікації нових генів або генів-мішеней (**ген, на який здійснюється специфічний або цільовий вплив**), та розумінні їх функцій в регулюванні та взаємодії за різних умов оточуючого середовища. Це дало змогу знайти ліки від таких захворювань як рак, туберкульоз, вірус імунодефіциту людини та багато інших. В галузі тваринництва збільшується попит на цільові продукти харчування, існує необхідність збільшення ефективності виробництва та зменшення негативного впливу на довкілля, що дає всі підстави для використання біоінформативних методів. Геномна селекція в молочному скотарстві є прикладом того, як люди, безпосередньо задіяні в сільськогосподарському виробництві, можуть використати біоінформатику для трансформації алгоритмів і статистичних процедур з метою поліпшення реальних систем виробництва. Так в умовах «Лабораторія геноміки і поліпшення тварин» при «Службі сільськогосподарських досліджень» Міністерства сільського господарства США (Animal Genomics and Improvement Laboratory, Agricultural Research Service, USAD) фахівцями з різних галузей знань за останні п'ятнадцять років

були виконані комплексні роботи біоінформативного спрямування (рис.9.1.,9.2).



Рис. 9.1. С. Рубан поруч з Джоном Б. Коулом, (John B. Cole) генетиком «Служби сільськогосподарських досліджень» (Agricultural research service, USAD)-якого нагороджено премією J.L. Lush Американської наукової асоціації по молочному скотарству за дослідження в напрямках геноміки по ознаках відтворення, здоров'я та стійкості лактації в молочному скотарстві.



Рис.9.2. Поруч з провідним генетиком-математиком «Служби сільськогосподарських досліджень» доктором Джоржем Р. Віггансом (George R. Wiggans) який обґрунтував математичну модель та здійснив розрахунки підвищення точності процедур геномної оцінки молочної худоби за економічно важливим ознакам на основі технологій НРС.

9.2. Секвенування геному

Секвенування ДНК – це процес визначення порядку нуклеотидів в молекулі ДНК. Цілісність будь-якої інформації, яка генерується внаслідок секвенування, буде залежати від визначення послідовності, тому процес секвенування повинен бути максимально точним.

Існують різні способи визначення послідовності нуклеотидів у фрагменті геному, але найбільш відомими є метод **секвенування шляхом синтезу** (англ. **SBS - the sequencing by synthesis**). Метод SBS підтримує масове паралельне (одночасне) секвенування з використанням оборотного методу на основі термінатора (**термінатор транскрипції або ділянка ДНК, нуклеотидна послідовність якої служить сигналом для транскрипції**), що дозволяє ідентифікувати прості основи, оскільки вони включені в ланцюги ДНК, що подовжуються.

Піросеквенування – метод, що ґрунтується на виявленні вивільнення пірофосфату (аніони, солі та ефіри пірофосфорної кислоти) під час додавання нуклеотидів до ланцюга ДНК [1]. Цей процес повторюється для чотирьох нуклеотидів, доки правильний комплементарний нуклеотид не проявиться в ланцюгу під його опромінюванням світлом.

Іонне напівпровідникове секвенування (англ. **Ion Semiconductor Sequencing**) або рН-опосередковане секвенування (англ. **pH detection sequencing**) виявляє іони водню, які вивільняються впродовж всієї елонгації ДНК. До ділянки ДНК, яку потрібно секвенувати, додають дезоксирибонуклеотидтрифосфат (dNTP) одного виду. Тільки dNTP, який є комплементарним до шаблону ДНК, буде доданий до зростаючого комплементарного ланцюга. Вивільнення іонів водню при цьому фіксується іонно-чутливим транзистором (ISFET), який служить індикатором того, що реакція відбулася. Ця технологія відрізняється від інших, оскільки вона не використовує модифіковані нуклеотиди або оптичні датчики.

Метод секвенування шляхом термінації ланцюга (метод Сенгера) використовуються мічені пофарбовані дидезоксинуклеотидтрифосфати

(ddNTPs), які при включенні в молекулу, що секвенується, зупиняють подовження ланцюга (Рис. 9.3.). За допомогою апарату для секвенування нормальний дезоксинуклеозидфосфат замінюється на його аналог – дидезоксинуклеозидфосфат (ddNTPs), подальше функціонування полімерази припиняється і ріст ланцюга, що синтезується зупиняється.

Метод секвенування шляхом термінації ланцюга придатний для отримання послідовності відносно коротких фрагментів ДНК, тому для більш довгих молекул ДНК використовуються метод «хромосомного пробігу» («chromosome walking») і «метод дробовика» (англ. «Shotgun sequencing»). Останній є складним методом, в основі якого лежить термінація ланцюга до коротких фрагментів, отриманих розщепленням більших молекул ДНК. Після секвенування малі фрагменти повторно збирають для отримання повної послідовності. Схематичне зображення метода дробовика показано на рис. 9.4. На даний час, цей метод дуже часто використовують для отримання цілих послідовностей вивчаємого геному.

Основним здобутком при використанні зазначених методів секвенування був проект "Геном людини" або **HGP** (від англ. **The Human Genome Project**) який залишається одним з найбільш видатних наукових досягнень останніх десятиліть. Робочий проект HGP був завершений у 2003 році після 13 років інтенсивного секвенування. Він координувався Міністерством енергетики США та Національним інститутом охорони здоров'я спільно з основними партнерами Франції, Японії, Німеччини та Китаю. В ході проекту було визначено 3 млрд. пар основ послідовності геному, і дана інформація була збережена в базах даних для подальшого аналізу. Загальна передбачувана вартість HGP становила 3 млрд. доларів, але в підсумку проект випередив графік на два роки і обійшовся в 2,7 мільярда. Проект HGP зачіпає питання, пов'язані зі збереженням, маніпулюванням, аналізом, захистом даних, а також етично-правові та соціальні питання. Багато генетиків взяли проект HGP як модельний і перенесли відпрацьовані підходи на види тварин, в тому числі на свійські.

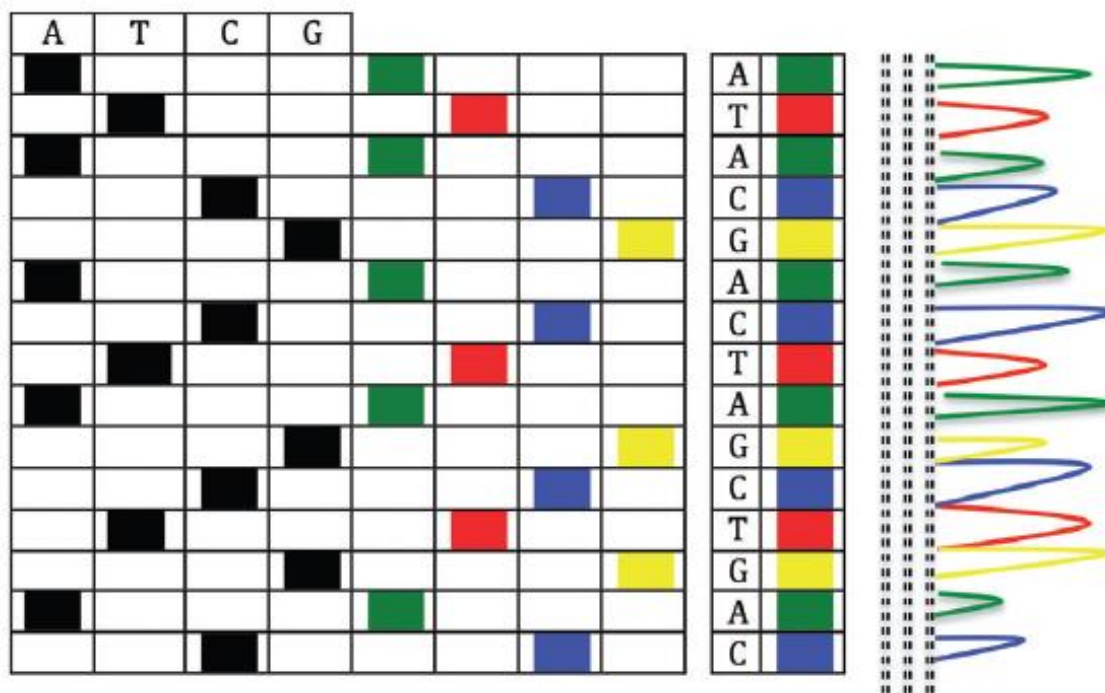


Рисунок 9.3. Секвенування ДНК шляхом термінації ланцюга з використанням дидезоксинуклеотидів мітка яких відповідає певному кольору.

Заслужують на увагу терміни та вартість наступних проектів секвенування геному. Так проект визначення геному великої рогатої худоби коштував 53 мільйони доларів і завершився за п'ять років (2003–2008), геному макаки – 23 мільйони доларів і був завершений за 2 роки (2004–2006) проект геному бабуїна обійшовся лише в 4 мільйони доларів (2007–2008). Ці показники відображають значне зниження вартості і часу порівняно з HGP та можливостями зазначеного проекту як модельного для інших видів. Проте, інформація про генетичну послідовність повинна і далі супроводжуватися дослідженнями стосовно „поведінки” генів, їх функціональності (експресія генів) і пов'язаними з цим механізмами резистентності та схильності до захворювань.

DNA	ACTTGGACTGGTAACTTGTGTCCGACTGTTTCCGGAGAGGGTCGTAGCGTAGT
1° SEQUENCE	-----TAACTTGTGTCCGACT-----GAGAGGGTCGT-----
2° SEQUENCE	ACTTGGACTGGTAACT-----TCGTAGCGTAGT
3° SEQUENCE	-----GGACTGGT-----GGACTGTTTCCGGAGAG-----AGT
RE-ASSEMBLED	ACTTGGACTGGTAACTTGTGTCCGACTGTTTCCGGAGAGGGTCGTAGCGTAGT

Рисунок 9.4. „Метод дробовика” коли використовують метод повторного секвенування довгих ДНК (зазвичай більше 1000 пар основ) для отримання кінцевого етапу остаточної зборки - **RE-Assembled**

9.3. Вирівнювання послідовностей ДНК в біоінформатиці

В основі вирівнювання послідовностей (англ. Alignment) лежить процес секвенування сегменту (**read**), який за допомогою комп’ютерних програм порівнюють з еталонним, і на основі подібності нуклеотидної послідовності визначає його фізичне положення в еталонному геномі (Рис. 9.5.).

REFERENCE DNA	CTAGT TT AGGGTATGATAG AT GGGATAGCCTAG CT TTAGAGATCGGATAGG CT AGCTA
SAMPLE DNA	TATTG TT ACTTCTATGGTT AG TTAGATCTTAT GCT AAGTGAGAGCCT TCCCCT AGCTA

Рисунок 9.5. Вирівнювання послідовності коли здійснюють порівняння двох послідовностей між еталоном (reference DNA) та зразком ДНК(Sample DNA) для пошуку спільних властивостей між ними.

Для пошуку подібних областей, які можуть пояснити структурні, функціональні або еволюційні взаємозв’язки між зразками, використовують порівняння парних послідовностей. Одночасне множинне вирівнювання є досить поширеним методом, що використовується в біоінформатиці, де одночасно вирівнюється багато послідовностей подібної довжини. Цей тип вирівнювання можна розділити на дві групи: глобальну та локальну.

Глобальне вирівнювання використовує повну довжину всіх послідовностей в зразку, в той час як місцеве вирівнювання знаходить схожі

ділянки в межах послідовностей, які часто сильно відрізняються на більшій частині всієї протяжності. Локальне вирівнювання може бути складнішим для виконання у зв'язку з додатковими складнощами у знаходженні потенційно схожих ділянок.

Існує багато програмних пакетів, які можна використовувати для вирівнювання послідовностей. Найбільш поширеними прикладами є програмні пакети WABA, BLAT, BLAST і BOWTIE [1]. Так BLAT працює, зберігаючи в пам'яті показник повного геному, він зазвичай використовується для локалізації послідовності в геномі або для визначення структури екзону мРНК (екзон від англ. **ex(pressi)on** – вираз, - ділянки ДНК, копії яких складають зрілу РНК). BOWTIE – ультрашвидкий вирівнювач з ефективним методом запам'ятовування, що використовується для коротких сегментів. Він має невеликий розмір пам'яті та записує геном використовуючи алгоритм Burrows-Wheeler (алгоритм Барроуз-Віллера використовується в техніці програмування для ущільнення даних в архиваторі bzip2).

Система BLAST є однією з найбільш популярних інструментів вирівнювання локальних даних. Вона керується Національним центром біотехнологічної інформації США (NCBI – the National Center for Biotechnology Information), і доступ до неї можна отримати через веб-сторінку **<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>**. Програма дозволяє ідентифікувати подібні області між послідовностями, порівнюючи послідовність зразків з базою даних і обчислювати при цьому статистичні значення збігів. Після входу на сайт відображається список різних баз даних, а також різні базові та спеціалізовані програми BLAST.

Збірка геномів включає в себе об'єднання великої кількості фрагментів ДНК (ріди) для реконструкції оригінальної довгої послідовності ДНК (контиги, скаффолди), з якої вони були отримані.

Основна стратегія полягає у створенні великої кількості сегментів з багатьох копій одного геному, які можуть бути представлені величезною дублюючою головоломкою (рис. 9.6.).

Основна проблема в «збірці» геному пов'язана з великою кількістю ідентичних послідовностей (повторів), які переплітаються по всьому геному. Це можуть бути послідовності довжиною в тисячі нуклеотидів, що повторюються тисячі разів по всьому геному, особливо у рослин і тварин з великою кількістю генів. Були розроблені різні алгоритми для вирівнювання сегментів та виявлення місць, що дублюються. Тоді набори сегментів, що дублюються об'єднуються і процес продовжується, поки не буде розшифровано весь геном.

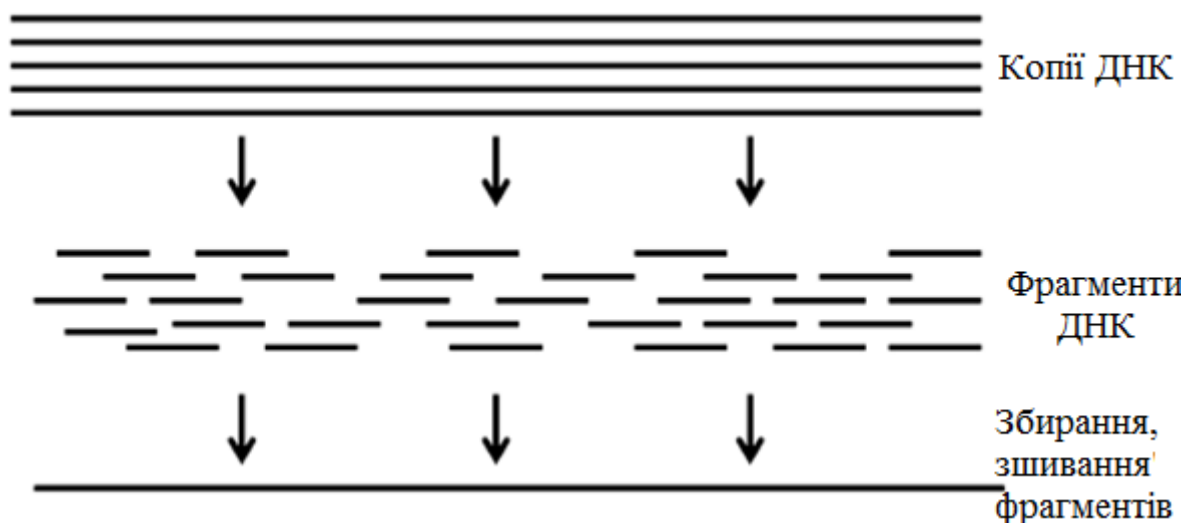


Рис. 9.6. Збірка геному коли кінцева послідовність ДНК зібрана шляхом упорядкування великої кількості коротких фрагментів ДНК в порівнянні з базою копій.

Визначення послідовності ДНК сам по собі не має біологічного значення, для того щоб використовувати інформацію, яка закодована в нуклеотидних послідовностях, потрібно здійснювати ідентифікацію генів. Після розпізнавання гена в процесі **анотації** (див.далі) до нього додається біологічна інформація (рис. 9.7.), що дозволяє зробити висновок про біологічні процеси на основі нуклеотидної послідовності (**анотація- від лат. annotation- зауваження або короткий опис. Аннотація геному (genome annotation) – опис функціональних та структурних характеристик геному з фіксуванням місцезнаходження кодуючих ділянок**).

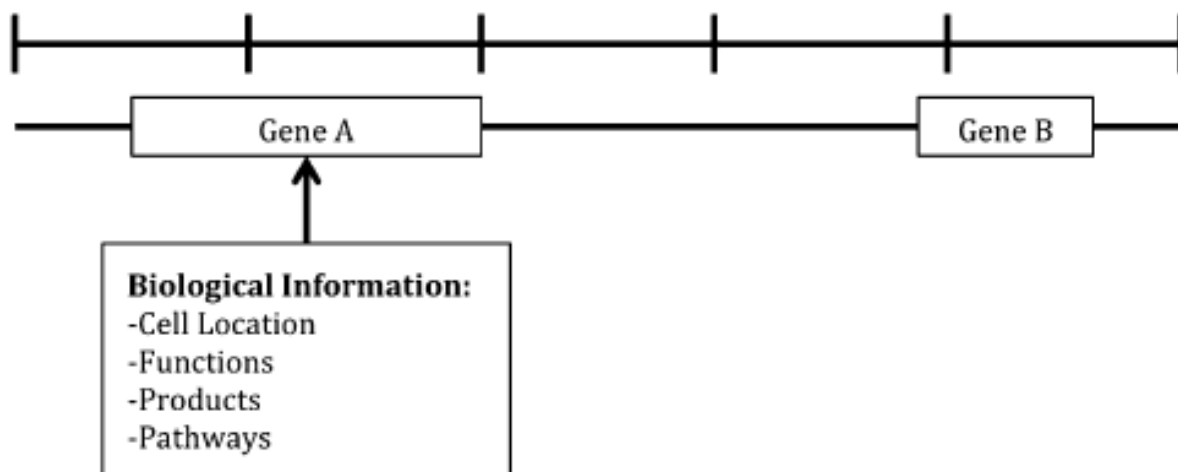


Рисунок 9.7. Схема анотації генів коли до його характерної біологічної інформації входять: **cell location** – розташування клітини; **function** – функції; **products** – функціональні продукти (РНК або білок); **pathways** – характерна доріжка (маркерна характеристика), пов’язана з конкретним розташуванням .

Є деякі автоматичні інструментальні засоби, які виконують анотацію генома з використанням обчислювального аналізу, хоча ручна анотація також виконується, але вимагає великого досвіду. Також доступні програми, які порівнюють гени або біологічні функції різних видів (програма Kerfuffle). Вона допомагає ідентифікувати гени, які є консервативними або локалізованими у різних видів. Відкриття цих загальних ознак допомагає зрозуміти еволюцію конкретного виду. Деякі бази анотацій геномів, які доступні на даний час, представлені певними генетичними лабораторіями та компаніями (Entrez, Ensembl, GENCODE, GeneRIF, RefSeq, Gene Ontology Consortium та Uniprot).

Інформація про ген, що міститься в послідовності ДНК, використовується для синтезу функціональних генних продуктів, які, зазвичай, але не завжди, є білками (Schwanhausser et al., 2011). У генах, які не кодують білок, кінцевий продукт є функціональною РНК; але це може бути транспортна РНК (тРНК), рибосомна РНК (р РНК) або мала ядерна РНК (мя РНК) (Morris, 2012). Під час процесу експресії гена, клітина може регулювати деякі етапи для контролю декількох функцій і структур. Прикладами таких етапів є транскрипція,

трансляція і посттрансляційні модифікації білків (рис.9.8.). Для вимірювання рівнів експресії генів (**експресія генів – процес, в ході якого спадкова інформація від гена (послідовність нуклеотидів у ДНК) перетворюється у функціональний продукт – РНК та білок**), були розроблені різноманітні методи для кількісного визначення матричної РНК (м РНК).

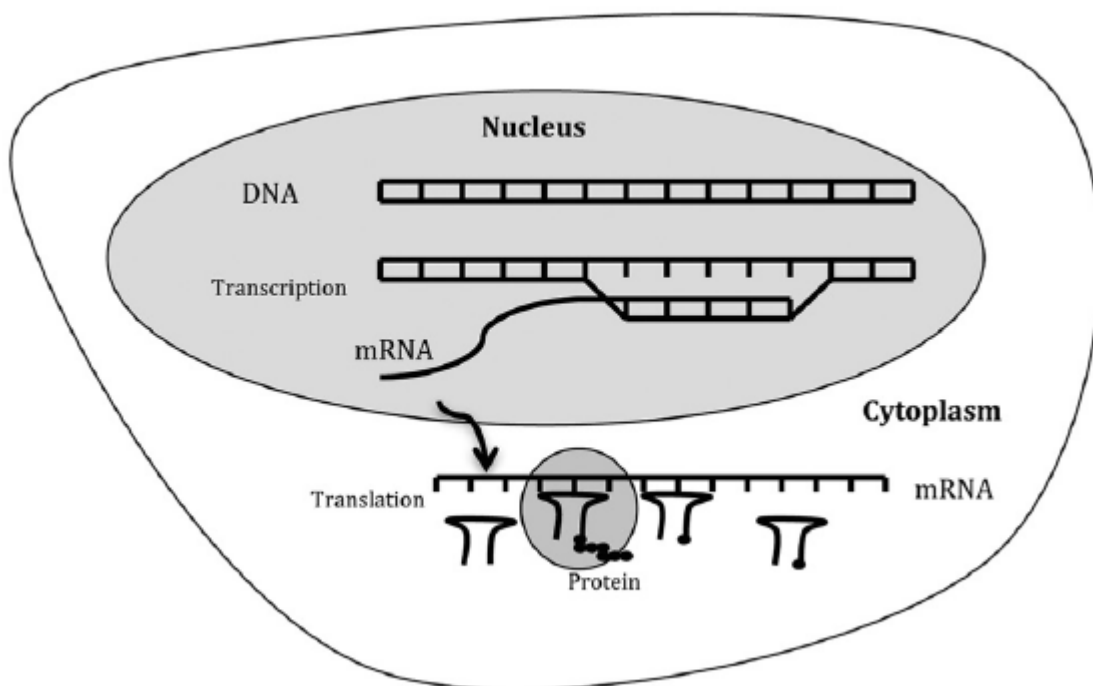


Рисунок. 9.8. Експресія гена на основі транскрипції (**від лат. transcriptio – переписування**) послідовності ДНК з послідуною трансляцією (**від лат. translatio – перенесення, переміщення**) в матричне РНК і певний білок [1].

До таких аналізів відносять **мікрочіп-аналізи (Microarray analysis або мікро-еррейаналізи** – технологію, що забезпечує статичне вимірювання (коротку характеристику) рівнів експресії великої кількості молекул РНК одночасно, в основі якої лежить процес **гібридизації (гібридизація нуклеїнових кислот – поєднання in vitro (в пробірці) комплементарних одноланцюгових нуклеїнових кислот в одну молекулу ДНК)**. Рівні експресії можна розглядати як одночасний прояв специфічного біологічного процесу під час спостереження.

Для проведення мікроеррей-аналізу потрібно мати деяку попередню інформованість про конструкцію мікрочіпа [2]. Перше завдання, яке необхідно вирішити – вибір зондів (**ДНК-зонд від англ. DNA probe – фрагмент ДНК, мічений та використовуєий для гібридизації з специфічною ділянкою молекули ДНК**), які повинні бути включені в чіп (рис. 9.9). Ще одним фактором, який може впливати на результати, є їх якість, оскільки зонди мають відповідати стандартним рівням гібридизації. Щоб подолати цю проблему, виробники мікрочіпів впровадили програми забезпечення контролю якості для гарантії їх надійності . Найбільш популярні ДНК-мікрочіпи для оцінки експресії генів – мікрочіпи компанії Affymetrix GeneChip, в яких використовують короткі послідовності олігонуклеотидов для виявлення генів, які містяться у зразку РНК (Рис.9.9)

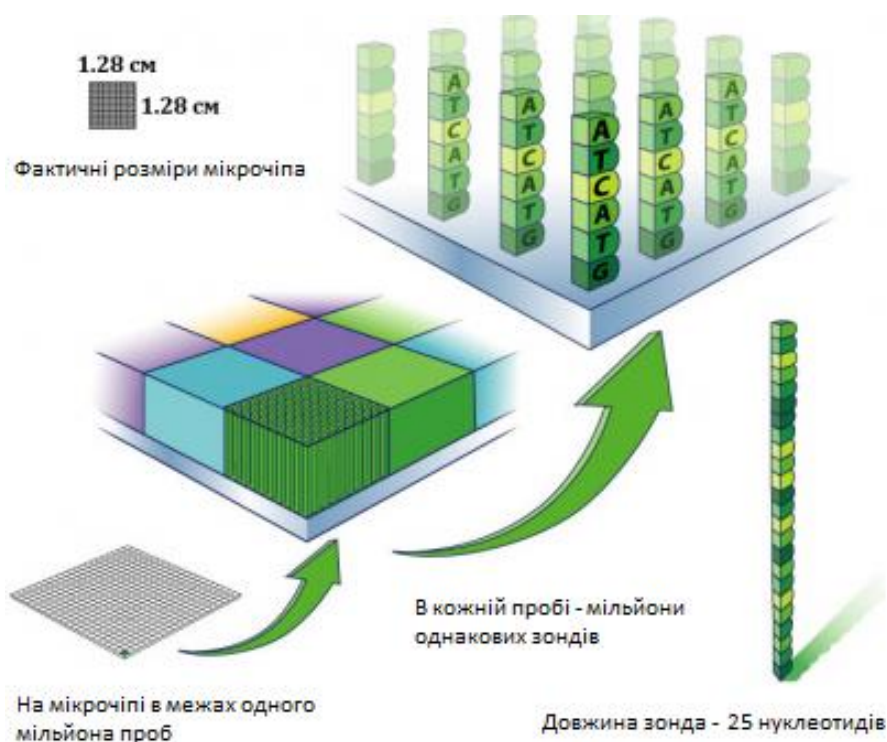


Рисунок 9.9.Принципова схема побудови мікрочіпа.

Присутність в зразку кожного гена фіксується за допомогою сукупності зондів довжиною у 25 нуклеотидів кожний. Для покращення якості експерименту на чіпі розміщається декілька копій зондів на кожен послідовність, що розглядається.

Мікрочіпи Affymetrix зазвичай використовують від 11 до 20 пар проб на кожний вивчаємий ген. Одна компонента таких пар, називається perfect match probe (PM), та в точності комплементарна послідовності відповідного гена (його РНК буде приєднуватися до РМ-зонду). Таке приєднання називається специфічною гібридизацією.

Зчитування мікросхеми чіпа здійснюється спеціальним приладом, який виробляє фотосигнали, що ідентифікує гібридизовану кількість молекул (рис.9.10.).

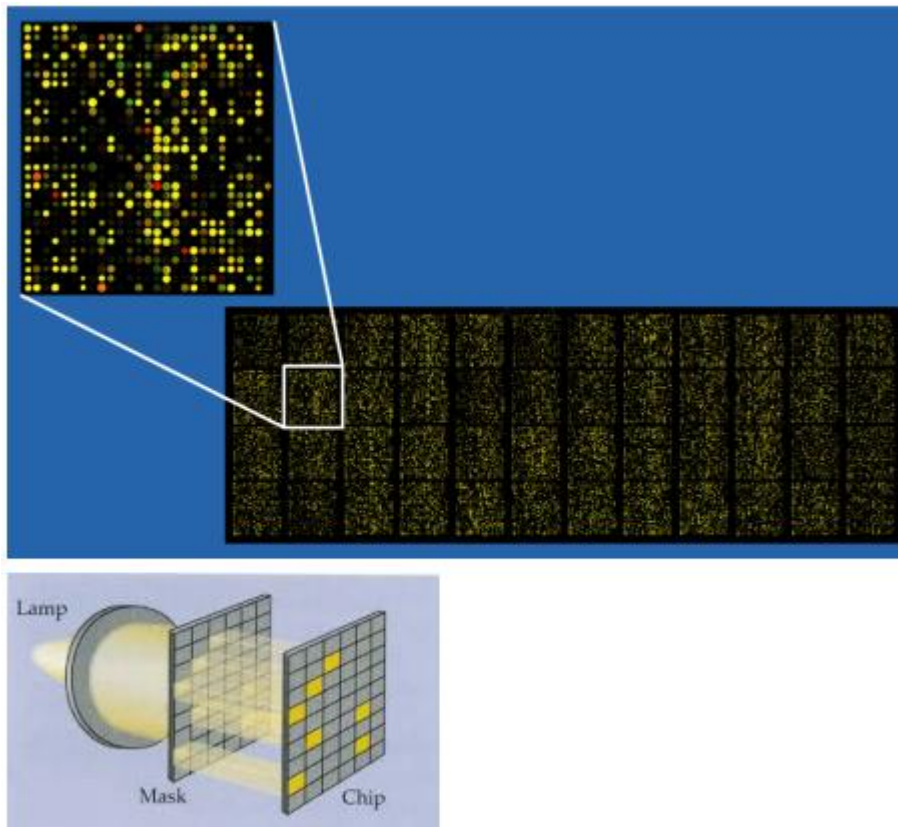


Рисунок 9.10. Схема структурної побудови чіпа (вгорі) та принцип опромінення для послідовного зчитування інформації за допомогою лазера (фото внизу).

Головною проблемою в дослідженнях з використанням мікрочіпів є розмір вибірки. Більшість статистичних аналізів краще підходять для вибірок великого розміру, але коли розмір вибірки стає менше п'яти точність прогнозу різко зменшується. Мікрочіп-аналіз дає змогу співставити отримані дані з фенотиповими спостереженнями в багатьох повторах і тим самим уточнити хід

експерименту. Для цього використовують кластерний аналіз, який групує зразки в залежності від їх подібності, та може бути найбільш популярним методом для диференційованої ідентифікації генів.

9.4. Регуляція експресії генів

Більшість ссавців мають більше 200 типів клітин, які відрізняються за спеціалізованими функціями. Хоча всі клітини організму мають однаковий геном, вони можуть відрізнятись різними станами гена: бути активованими або в пригніченому стані. Під **регуляцією експресії генів** мається на увазі складна сукупність молекулярних механізмів, зокрема, визначення типу клітини, в якій буде транскрибуватися ген, де почнеться і закінчиться транскрипція, схеми сплайсингу, експортування мРНК з ядра, час і частота трансляції, час періоду розпаду мРНК.

Найпростіший спосіб зрозуміти регуляцію генів полягає в тому, щоб уявити, що гени знаходяться або у „включеному”, або „виключеному” стані; коли необхідно отримати певний продукт, ген активується і починається транскрипція, в іншому випадку, він вимкнений. Існують й інші ситуації, коли деякі гени можуть бути більш активними, коли їхні репресори вимкнені (негативна регуляція). Йдеться про регуляторні механізми, відмінні від вихідних, де рівень експресії поступово модулюється від низького до високого в плані умов.

9.5. Обробка геномних даних

Робота з геномними даними вимагає певних комп'ютерних знань для уникнення помилок під час їх обробки. Результати експерименту будуть залежати від коректності даних, і це є основною причиною того, що будь-яка трансформація даних повинна здійснюватися за допомогою комп'ютерних програм для захисту їх цілісності. Автоматичні методи дозволять вивчити і простежити всі необхідні кроки.

Різноманітність процесів, що застосовуються в геноміці, надихає людей на пошук різних підходів і алгоритмів для їх вирішення. Різні комп'ютерні мови, такі як C++, S, R, Perl, Python використовувалися для написання геномних програм. Деякі з цих програм потребують виконання належних обчислювальних операцій і форматів даних, що призводить до розробки конкретних інструментів для обробки і трансформації даних, таких як BEDtools або SAMtools[1].

Для ефективного використання всіх цих інструментів генетикам рекомендують вивчати комп'ютерні мови. Гарними варіантами є деякі з цих мов, наприклад, Perl і Python, які завдяки кількості існуючих кодів біоінформатики і здатністю взаємодіяти з іншими мовами, використовуючи також заздалегідь написаний код API, полегшує інтеграцію різних впорядкованих процесів в один набір. Таке систематичне поєднання різних етапів програмування часто називається конвеєром аналізу. Дослідження в області геноміки вимагають порівняння результатів; вони повинні бути отримані за максимально подібних умов, щоб відрізнити потрібні дані від шуму.

9.6. Принципи використання ІТ технологій на основі Bioconductor

Bioconductor (Біопровідник) – це програмне забезпечення з відкритим вихідним кодом і розробкою, яка включає набір інструментів для обробки, аналізу та оцінки високооб'ємних геномних даних. Розробка проекту почалася в 2001 році і зараз перебуває під керівництвом групи фахівців Bioconductor core team, яка працює в Центрі досліджень раку Фреда Хатчинсона (the Fred Hutchinson Cancer Research Center), www.bioconductor.org/install/.

Зараз більшість аналізів геномних даних проводяться за допомогою додаткових модулів (пакетів), які доступні за посиланням www.bioconductor.org. Також на цьому сайті можна знайти приклади сценаріїв, для яких може бути використаний біопровідник: мікрочіпи, варіанти, дані

секвенування, анотації та аналізи з високою пропускнуою здатністю. Після доступу до будь-якої з цих категорій на веб-сайті Bioconductor надаються пояснення, сценарії та приклади для різних процедур. Інструкції досить прості, але для того, щоб ними скористатись, рекомендується мати знання з молекулярної геноміки та мови програмування R, хоча остання не є вирішальною

9.7. Перспективи біоінформатики в генетиці тварин

Геноміка є відносно новою областю досліджень, де кількість та різноманітність експериментів швидко зростає.

В останні роки в генетику тварин були введені високопродуктивні аналізи, які в кінцевому результаті будуть систематично використовуватися. Дослідження раку та інших захворювань у людей призвело до успіхів у геноміці, яка може бути адаптована для питань, пов'язаних з тваринами, включаючи відбір, де можна використовувати генетичні маркери для вибору найкращої тварини залежно від конкретних умов або для розвитку стійких до хвороб тварин. Нові розробки ліків і рекомбінантні білки тварин, які можуть бути використані для лікування захворювань у людей і зменшення екологічного впливу на тварин, є прикладами можливостей, які об'єднують біоінформатику та генетику тварин.

Прикладом впливу біоінформатики на людину є відкриття гена ретинол-зв'язуючого білка 4 (Retinol-binding protein 4, RBP4), який кодує білок RBP4, що є специфічним носієм ретинолу (вітаміну А) в крові [1]. Клінічна картина набуває важливого значення, оскільки RBP4 сприяє резистентності до інсуліну і відіграє важливу роль при діабеті і ожирінні. У тварин інсуліноподібний фактор росту 2 (Insulin-like growth factor 2, IGF2) є імпринтинговим геном, який впливає на кількість м'язової маси у різних видів. Безпосереднє застосування це знаходить у скотарстві, де біалельна експресія цього гену пов'язана зі

збільшенням площі м'ясистої частини спини (the rib eye area, REA), що є важливим для селекції м'ясної худоби [1].

Біоінформатикам та біологам надана можливість застосовувати інноваційні та творчі методи у розв'язанні розглянутих проблем. Можливості працевлаштування в біомедичних установах світу зростають, а кордони між різними сферами досліджень поступово стають все більш розмитими, надаючи багато нових варіантів для фахівців з біоінформатики.

Питання

1. Що включає напрям комплексних знань який об'єднується під назвою-біоінформатика ?
2. Назовіть основні способи визначення послідовності нуклеотидів у фрагменті геному.
3. Значення здобутого досвіду при реалізації проекту "Геном людини" для аграрного сектору.
4. Опишіть стисло принцип технології мікрочіп-аналізу (Microarray analysis або мікро-еррейаналізу).
5. Що таке регуляція генів ?

Перелік посилань

1. Jose A., Carrillo Song, Jiuzhou Song. Bioinformatics in Animal Genetics//. Molecular and Quantitative Animal Genetics, First Edition. Edited by Hasan Khatib., 2015 .P.313.
2. Бучацький Л. П., Залоїло О.В., Рудь Ю.П., Залоїло І.А. Сучасні методи біотехнологій у рибництві.-К.:2018.–192 с.

10. Використання методів репродуктивної і біологічної технологій в розведенні тварин

Значну роль у розведенні тварин відіграють репродуктивні і біологічні технології, застосування яких дозволяє підвищити швидкість генетичного покращення.

10.1.Штучне осіменіння

Штучне осіменіння (**англ. artificial insemination, скорочено AI**) – процес отримання сперми від найкращих за генетичною цінністю самців з метою осіменіння маточного поголів'я. Вперше штучне осіменіння собаки провів Спалланцані у 1784 році після чого роботи у цій галузі здійснив росіянин І.Іванов у 1899 році на декількох видах тварин. Продовжив цей напрям Ігор Васильович Смирнов, який у 1948 року першим в світі одержав повноцінне потомство кролів після осіменіння крільчих спермою, що зберігалася у замороженому стані при температурі $-79-183^{\circ}\text{C}$. Ці розробки дали початок кріобіології – галузі біологічної науки, яка займається дослідженням **структурно-функціональних властивостей біосистем різного рівня організації під дією низьких температур.**



Ігор Васильович Смирнов (1911 – 1993 р.)

Смирнов І. В. один із перших обґрунтував можливість довготривалого зберігання замороженої сперми із збереженням її запліднюючих властивостей.

Штучне осіменіння спільно з технологією заморозки і тривалого зберігання сперми привело до дійсної революції у галузі розведення тварин, оскільки дозволила осіменяти велику кількість самиць спермою найкращих за своєю генетичною цінністю самців, що сприяло значному підвищенню рівня генетичного прогресу. Звичайно заморожування сперми веде до певного зниження її запліднюючої здатності, але цей недолік нівелюється отриманою вигодою генетичного покращення. Нині ця технологія впроваджена по більшості видів сільськогосподарських тварин. Так на сьогодні штучне осіменіння у світі використовується на поголів'ї більше 100 мільйонів корів, 40 мільйонах свиней, 3,3 мільйонів овець та 500 тисяч кіз [3].

10.2.Множинна овуляція і пересадка ембріонів

Перші успішні спроби пересадки ембріонів були здійснені професором Кембриджського університету Вальтером Хіпом у 1890 році який здійснив підсадку двох ембріонів ангорських кролів вагітним крільчихам бельгійської породи отримавши після чого приплід двох порід. Досліди по пересадці ембріонів були продовжені у 1930-х роках на козах та вівцях а пізніше не коровах та свинях в 1950 роках Джимом Роусоном в Кембріджі-Англія. Перші комерційні пересадки ембріонів були здійснені на початку 1970-их років в США та Європі а після розробки не хірургічного методу (рис.10.2) популярність цього методу різко зросла. Зараз достатньо популярним став метод **МОЕТ** (англ. **multiple ovulation and embryo transfer**, скорочено **МОЕТ**) – це метод отримання більшої кількості потомків від генетично цінної самиці, ніж це можливо при природному відтворенні. Суть цієї технології полягає в тому, щоб шляхом гормональної обробки викликати у самиць-донорів, які мають високу генетичну цінність – множинну овуляцію (рис.10.3). Для викликання множинного росту і дозрівання фолікулів у корів і телиць використовують різні гормональні препарати, що володіють фолікулостимулюючою активністю. Загальна схема дозрівання яйцеклітини представлена на рис 10.1. Гормональні препарати прискорюють розвиток та

вихід яйцеклітини (ооцита), що робить більш надійним час їх плідного осіменіння (рис 10.1.). Для індукції (від лат. *inductio* – виведення, наведення в біології взаємодія біохімічних та фізіологічних процесів) та синхронізації охоти у корів і телиць використовують естрофан.

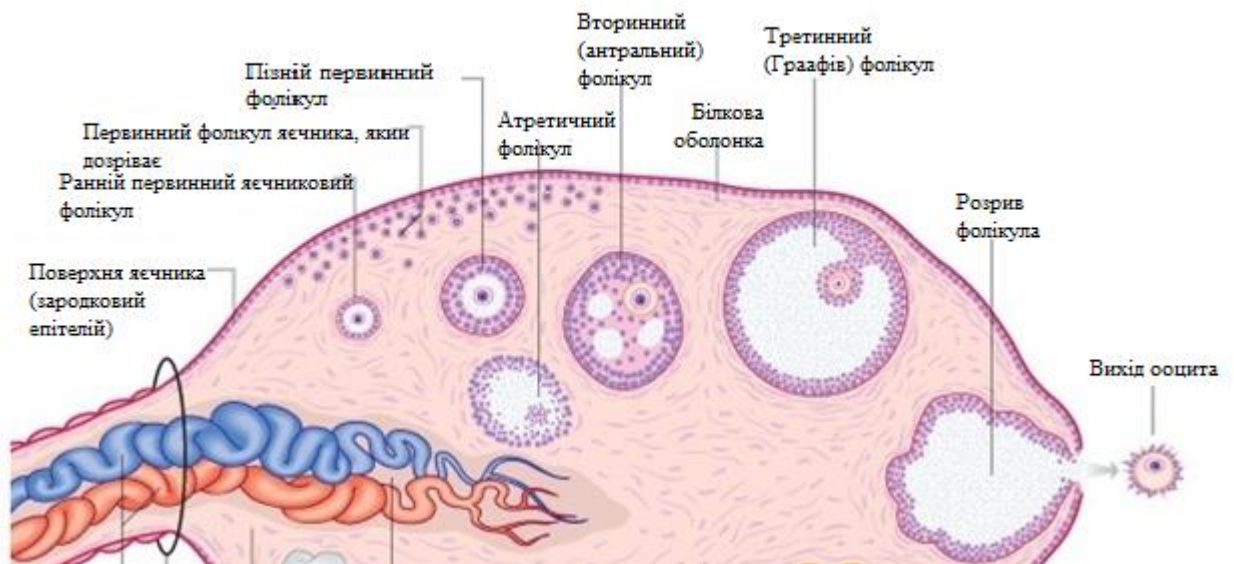


Рис.10.1. Фолікулярна фаза розвитку яйцеклітини

Для стимуляції фолікулярної фази розвитку яйцеклітини найчастіше використовують нативну сироватку жеребних кобили (СЖК), чи ліофілізований гонадотропін СЖК (ГСЖК). Останнім часом замість СЖК усе частіше використовують фоліколостимулюючий гормон (ФСГ), який отримують з гіпофіза свині, оскільки при цьому гарантовано більш стабільні результати. Після проведених процедур самицю, як правило, штучно осіменяють спермою (**artificial insemination**) самця, який має високу генетичну цінність, після чого вилучають ембріони на певній стадії розвитку для пересадки їх самицям з нижчою генетичною цінністю (рис. 10.2, 10.3).

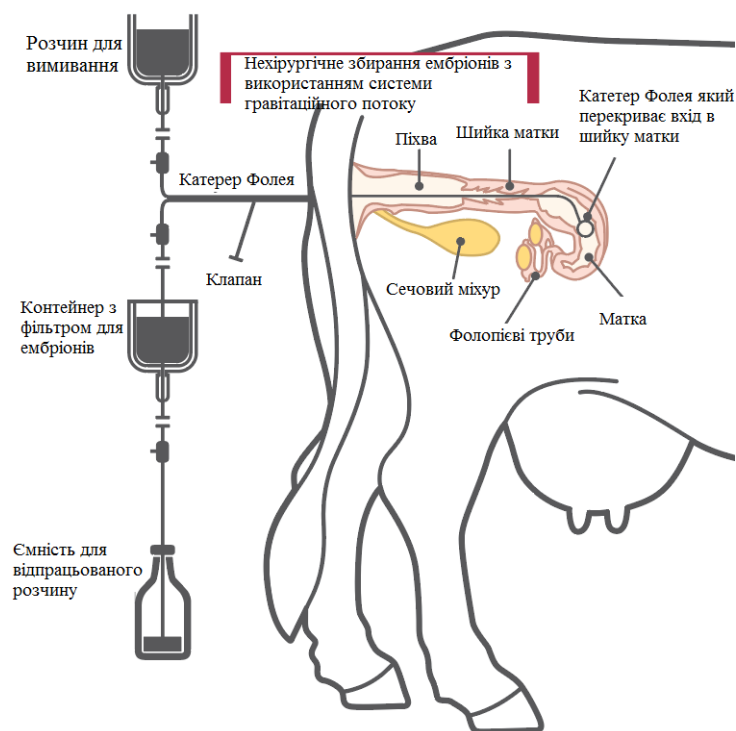


Рис. 10.2. Техніка вимивання ембріонів нехірургічним методом
(<https://www.repro360.com.au/reproductivetechnologies/et>)

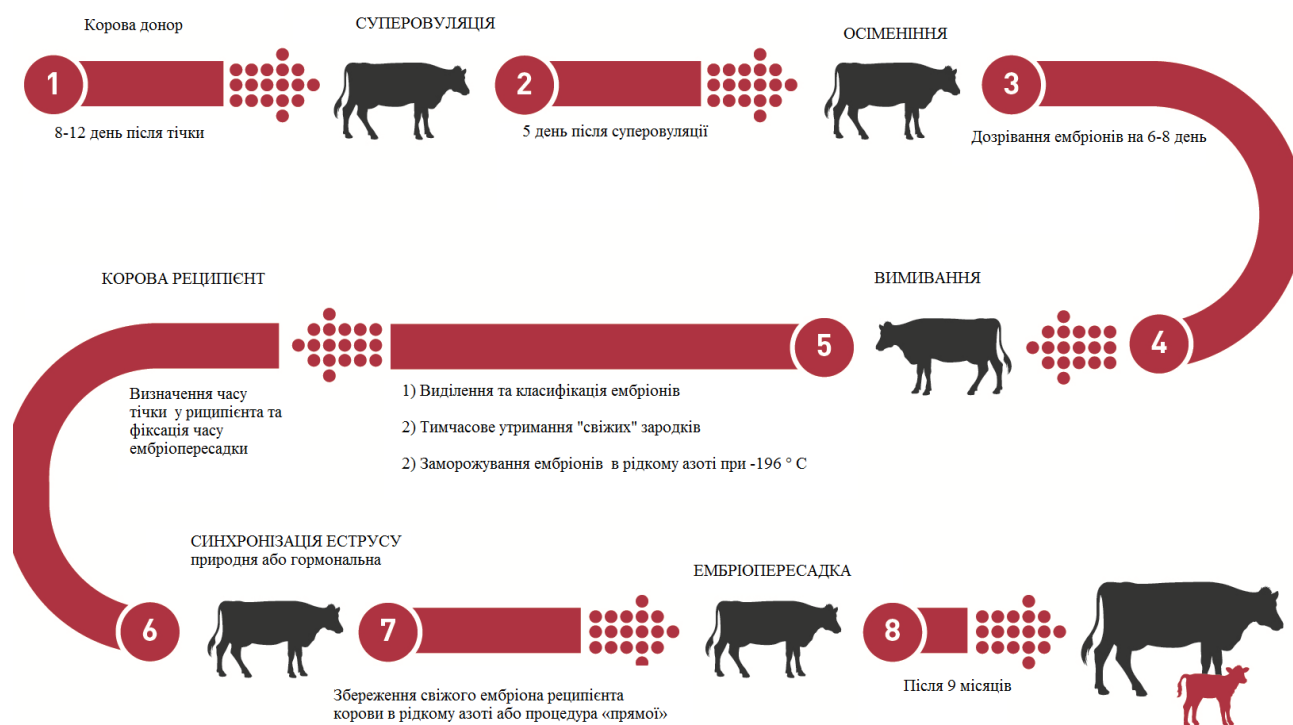


Рис. 10.3. Схема трансплантації ембріонів із застосуванням суперовуляції
(<https://www.repro360.com.au/reproductivetechnologies/et>)

Але в останні часи ця технологія не є досить широко розповсюдженою як штучне осіменіння, по причинах пов'язаних з затратами, технічним оснащенням і не завжди достатньою ефективною [3]. Крім того у селекціонерів для тиражування генетичного матеріалу більший інтерес стала визивати техніка екстракорпорального запліднення

10.3. Екстракорпоральне запліднення.

Екстракорпоральне запліднення пов'язане з організацією процесу запліднення ооциту спермієм в лабораторних умовах (**англ. in vitro fertilization**). Термін екстракорпоральне походить від лат. **Extra** – зовні, та **corpus**- тіло, буквально за межами тіла (**скор. ЕКЗ**) і сприймається як допоміжна, і частіше використовується в медичній практиці, технологія боротьби з безпліддям (рис.10.4). На сьогоднішній день ефективність цієї технології відносно невисока, але вона швидко розвивається (рис.10.5) і в майбутньому має потенціал відігравати значну роль в селекції тварин [3].

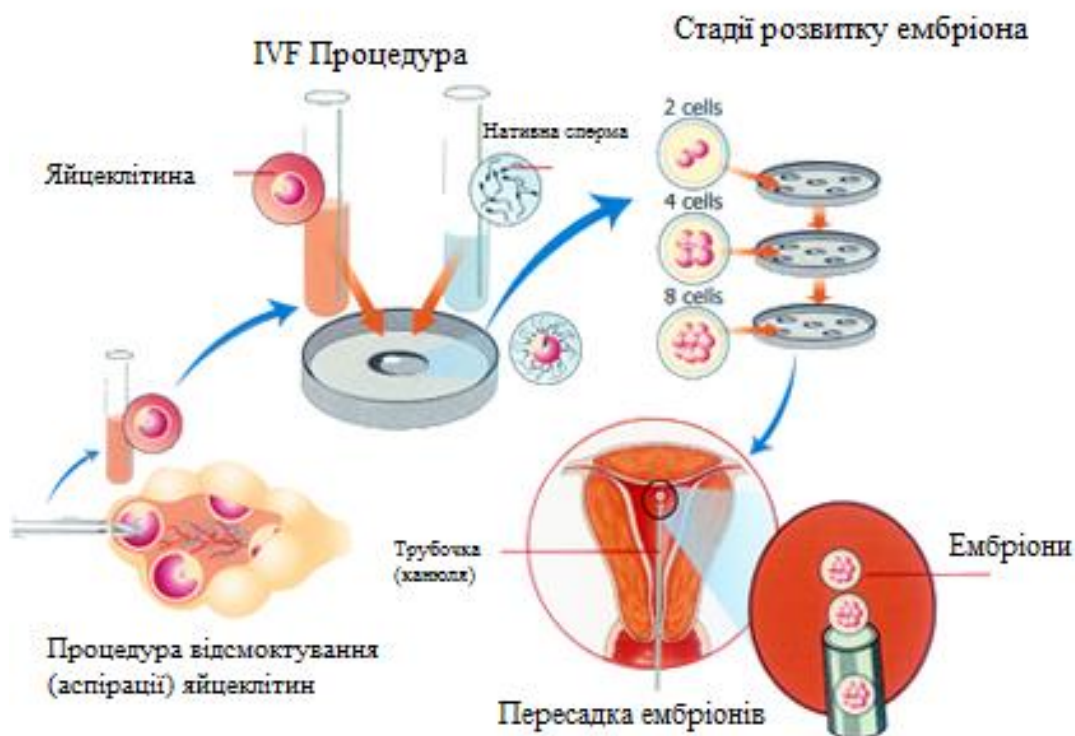


Рис. 10.4. Технологія екстракорпорального запліднення (IVF – In vitro fertilization)

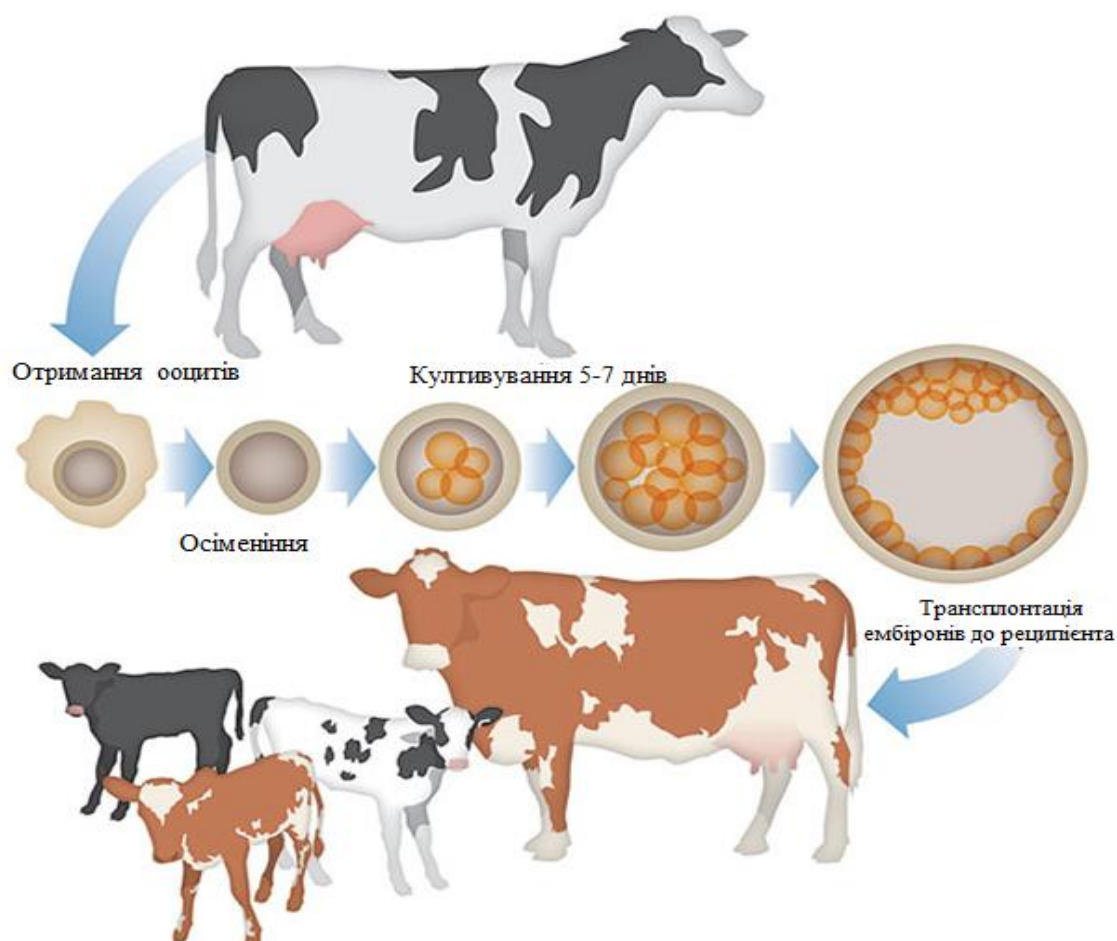


Рис. 10.5. Принципова схема отримання ооцитів (статеві клітини) для їх запліднення in vitro та пересадки ембріонів в молочному скотарстві.

Справа в тому, що завдяки технології **ЕКЗ або IVF** за певний період часу можна отримати більше яйцеклітин для їх послідуного запліднення, одержання відповідних ембріонів та послідуногої їх підсадки реципієнтам ніж при традиційних схемах ембріопересадки. Крім того при реалізації такої технології значно розширюється можливість генетичного або геномного тестування зародків на ранніх стадіях бластоцисти (від грець. **βλάστη (blaste)** зародок та **κύστις (kystis)** пупир – рання стадія розвитку зародка ссавців. Стадії бластоцисти передуює стадія морули та зародкового диску). Таким чином зазначений метод має великі перспективи як з генетичної так і селекційної точок зору.

10.4.Сортування сперми за статтю.

Технологія розділення розділення сперми на дві частини (**англ. sperm sorting або sexing**) одна з яких містить спермії, які визначають чоловічу стать, друга – жіночу називають технологією отримання сексованої сперми. Сортування сперми є засобом вибору типу сперми «за статтю» для послідуного запліднення яйцеклітини. Кілька загальноприйнятих методик центрифугування або «плавання вгору» (swim-up) а також такий популярний метод як проточна цитометрія (рис.10.6.), розширюють можливості сортування сперматозоїдів.

Ці методи можуть бути використані для сортування найбільш здорових сперматозоїдів, а також для визначення більш специфічних ознак, таких як вибір статі, при якому сперматозоїди розділені на популяції Х-(жіночі) і Y-(чоловічі) хромосоми, засновані на їх різниці в вмісті ДНК. Отримані внаслідок цього «секс-сортовані» сперматозоїди можуть бути використані разом з іншими допоміжними репродуктивними технологіями, такими як штучне запліднення або екстракорпоральне запліднення (ЕКЗ) для отримання потомства бажаної статі як у сільськогосподарських тварин, а також у медичній практиці. На сьогоднішній день це вже досить розвинута технологія, яка широко використовується у молочному скотарстві США де народження бугайця на молочній фермі не є вигідним з причин його природньої неможливості продукувати молоко, а використання їх для виробництва яловичини також нераціональне, оскільки в країні розвинене спеціалізоване м'ясне скотарство а м'ясо бугайців м'ясних порід за своєю якістю значно перевищує якість молочних. І основне – зазначений метод дозволяє значно збільшити число телиць, що є основою ремонту молочного стада за рахунок більш широкого їх вводу та розширення можливостей бракування хворих або низькопродуктивних тварин.

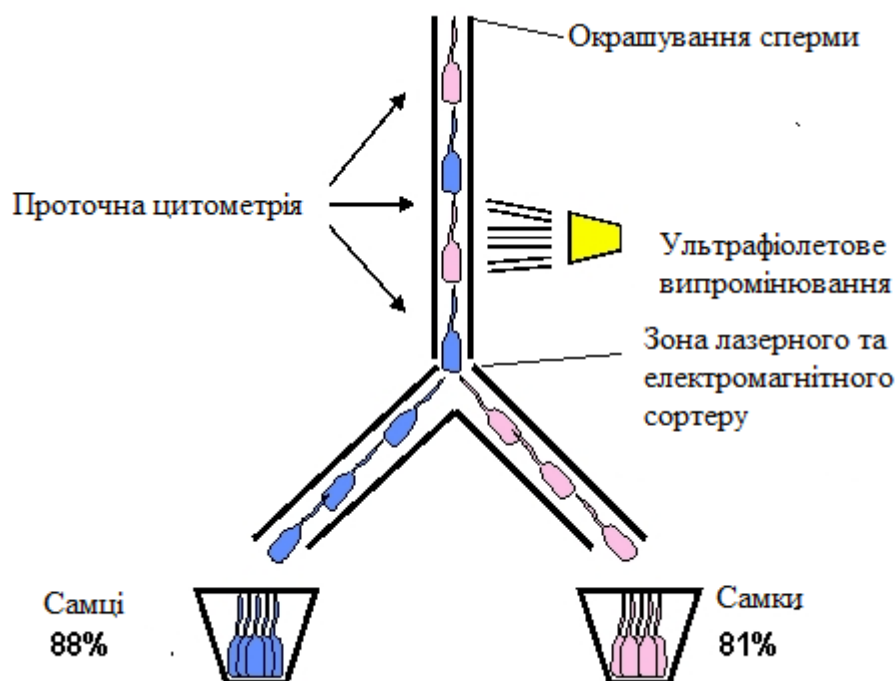


Рис.10.6. Принципова схема роботи проточного сортеру

Необхідно пам'ятати, що всі ефективні розробки з цього біотехнологічного напрямку мають велике не тільки наукове, але і бізнесове значення і як правило мають документ (патент), що засвідчує авторство на винахід та виключне право на використання його протягом певного строку. Не являються виключенням розробки за напрямом **sexing** (US Patent 5,021,244; 5,346,990; 5,369,012; 5,439,362; 5,496,722; 5,648,468; 5,660,997; PCT/US1989/002069). Таким чином за використання таких технологій треба або платити автору або розробляти власні.

10.5.Клонування

Клонування (**англ. cloning**) – це технологія отримання тварини, чий геном є точною копією геному іншої тварини. Клони з'являються іноді природним шляхом – це так звані одно-яйцеві близнюки. Проте частота такого явища є дуже низькою. Найпростішим варіантом технології клонування є видалення ембріону на стадії морули, розділення його на декілька частин з послідовним їх розвитком в організмах сурогатних матерів.

Значно більш складною є технологія клонування шляхом введення ядра в соматичну клітину з послідуочим розвитком цієї клітини у дорослу тварину. Така технологія називається **введенням ядра у соматичну клітину** (англ. **somatic cell nuclear transfer**, скорочено **SCNC**).

Ця технологія полягає в наступному (рис. 10.7). У однієї тварини беруть соматичні клітини, витягують з них ядра і зберігають. У другій тварини – самиці беруть яйцеклітину і видаляють ядро. Потім це ядро вводять у соматичну клітину першої тварини і отримують реконструйований ембріон, який імплантують у статевий орган сурогатної матері, яка виношує і народжує клоновану тварину.

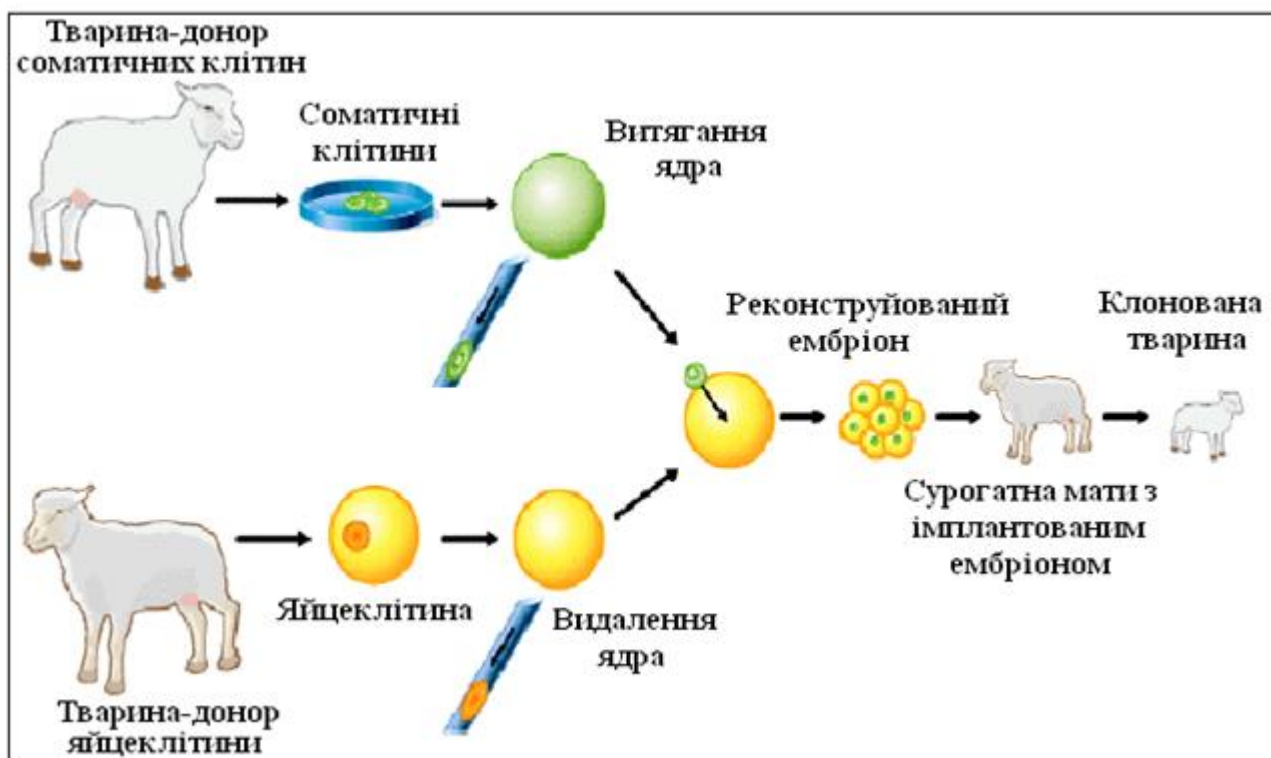


Рис. 10.7. Схема клонування шляхом введення ядра у соматичну клітину [4]

Серед ссавців першою твариною, отриманою таким чином, була відома вівця Долі, потім були клоновані тварини інших видів (табл. 10.1).

Таблиця 10.1.

Перелік ссавців, клонованих за технологією
введення ядра у соматичну клітину [3]

Вид	Ім'я клонованої тварини	Час клонування
Вівці	Долі	лютий 1997
Велика рогата худоба	-	грудень 1998
Кози	-	травень 1999
Свині	Ксена	серпень 2000
Верблюди	Ін'яз	2010

На відміну від розділення ембріона, технологія введення ядра у соматичну клітину дозволяє отримувати велику кількість клонів, тобто фактично тиражувати бажаний геном, що може мати застосування у розведенні тварин.

10.6.Генна інженерія

Генна інженерія (**англ. genetic engineering**) – технологія введення бажаних ознак одного виду в організм іншого виду шляхом використання рекомбінантної ДНК. Ця технологія дає селекціонерам доступ до генетичної мінливості певних видів тварин, яка за звичай є недоступною. Відомим прикладом продукту харчування тваринного походження, отриманого із застосуванням генної інженерії, є лосось Aqu Advantage (рис. 10.8).



Рис. 10.8. Звичайний (зліва) і генно-модифікований (справа) лосось [1]

Прикладом застосування генної інженерії у сучасному молочному скотарстві є отримання комолих тварин. Знероження, або видалення рогів у худоби, використовується на 80% європейських і 90% американських молочних фермах. Ця процедура вимагає додаткових витрат коштів і часу. Крім того, без застосування анестезії вона призводить до стресу і хвороб у телят. В той же час генетиками ідентифіковано 2 мутації, які обумовлюють відсутність рогів, що дає можливість за допомогою генної інженерії отримати генетично комолу молочну худобу [2].

С. Еріксон [2] запропонував принципову схему селекційної програми у тваринництві, основаної на комбінуванні традиційних підходів і генної інженерії (рис. 10.9).

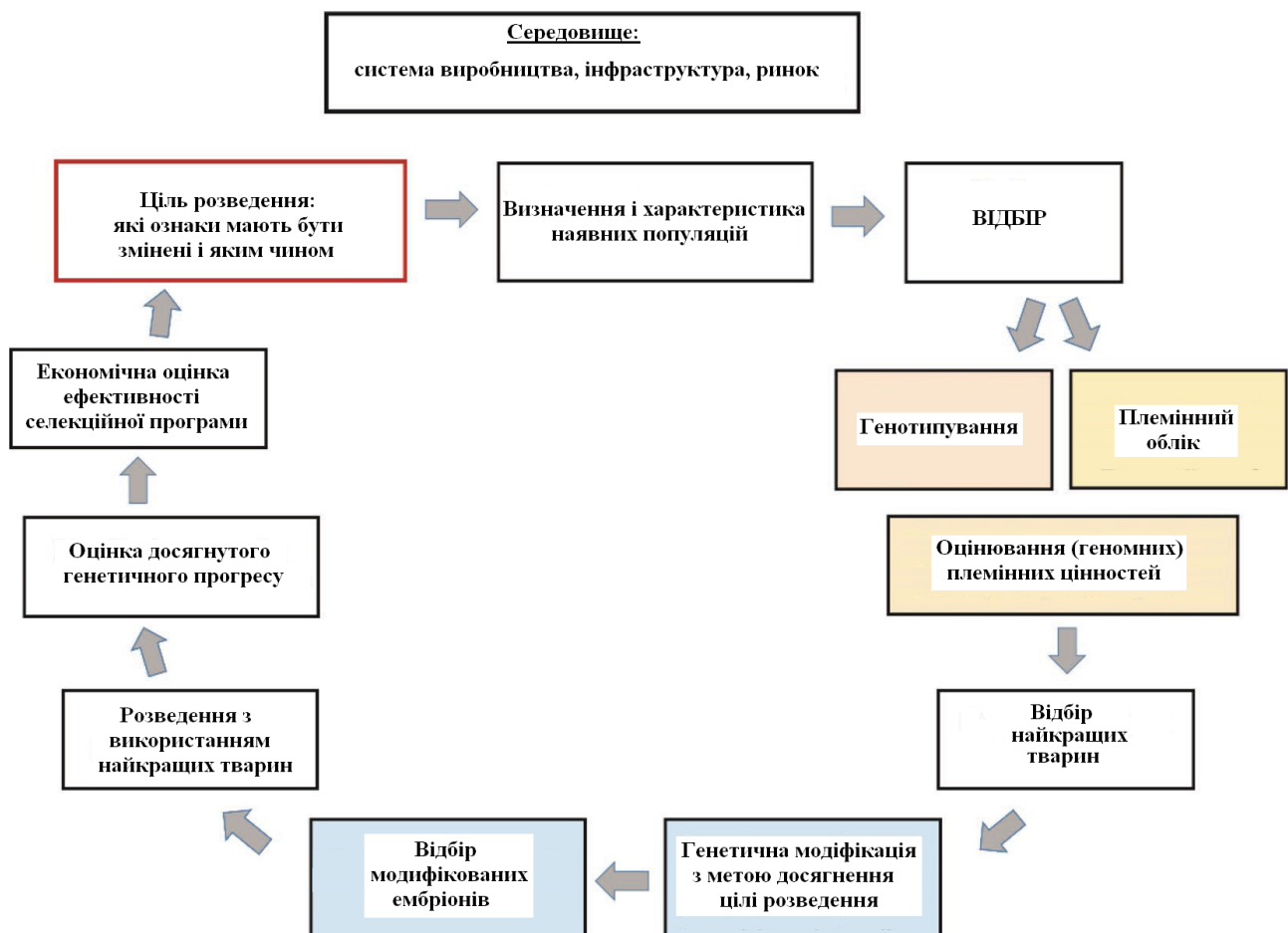


Рис. 10.9. Схематична селекційна програма з використанням генетичної модифікації тварин [2]

Ця схема базується на традиційній селекційній програмі, але включає додаткові етапи, пов'язані з генетичною модифікацією відібраних тварин.

10.7.Редагування геному

Редагування геному (**англ. genome editing**) – нова технологія маніпулювання геномом, яка зробила можливим цільову модифікацію гену і дозволяє не тільки корегувати небажані мутації, але й створювати нові алельні варіанти в геномі. При цьому не застосовується рекомбінантна ДНК а використовуються специфічні нуклеази (так звані «молекулярні ножиці»), які здатні вносити зміни в геном з точністю до однієї пари нуклеотидів (див. розділ 9). Рекомбінантна ДНК (або скорочено рДНК) – це штучно створений ланцюг ДНК, отриманий в результаті поєднання двох або більше послідовностей генів різних видів. Рекомбінантна ДНК створюється для досягнення певних цілей. Наприклад, рекомбінантну ДНК можна використовувати для зміни генетичної будови бактеріальної клітини, з тим щоб вона почала виробляти інсулін. Ця технологія базується на використанні існуючого генетичного різноманіття всередині видів. Слід зазначити, що тварини з відредагованими геномами не входять до категорії генно-модифікованих організмів.

Питання

1. Надати характеристику методу штучного осіменіння і вказати його значення у розведенні тварин.
2. Надати характеристику технології множинної овуляції і пересадки ембріонів і вказати її значення у розведенні тварин.
3. Надати характеристику штучного запліднення.
4. Надати характеристику технології сортування сперми за статтю і вказати її значення у тваринництві.
5. Вказати методи клонування тварин. Описати технологію введення ядра у соматичну клітину.
6. Надати характеристику генної інженерії. Навести приклад її застосування у тваринництві.
7. Надати характеристику редагування геному. Вказати його відмінність від генної інженерії.

Перелік посилань

1. Devlin R.H., T.Y. Yesaki, C.A. Biagi, E.M. Donaldson, P. Swanson and Woon-Khiong Chan. Extraordinary salmon growth. //Nature, 1994, Vol.371, p.209–210.
2. Eriksson S., E. Jonas, L. Rydhmer, and H. Rocklinsberg. *Invited review: Breeding and ethical perspectives on genetically modified and genome edited cattle.* //J.Dairy Sci., 2018, Vol.101, p.1-17.
3. Hafez Y.M. Assisted Reproductive Technologies in Farm Animals. //ICMALPS 2015, Alexandria University, Egypt, 28 pp.
4. Sejian V., T.V.Meenambigai, M.Chandirasegaran, and S.M.K.Nagvi. Reproductive technology in farm animals: A Review. //J. Biol. Sci., 2010, Vol.10, N7, p.686-700.

11. Особливості розведення основних порід різних видів тварин (чисельність та продуктивність, селекційні ознаки, спадкові аномалії, програми селекції)

11.1. Молочне скотарство

Вибір та обґрунтування напрямів селекції пов'язані з вибором селекційних ознак, які згідно з прийнятою класифікацією розподілені на дві категорії: якісні та кількісні ознаки (див. розд. 3.1). Перед породними асоціаціями і генетичними комерційними компаніями постійно постає вибір та обґрунтування напрямів селекції за цими ознаками, які нерозривно пов'язані з особливостями ведення ефективного виробництва продукції молочного скотарства в тій чи іншій країні світу. Умовно системи виробництва молока можна поділити на три моделі, які мають певні особливості, пов'язані з соціально-економічними, кліматичними та демографічними особливостями (табл. 11.1).

Таблиця 11.1.

Стисла характеристика трьох найбільш розповсюджених виробничих моделей
ведення галузі молочного скотарства.

№	Умовна назва	Основні породи	Стисла характеристика виробничої моделі
1	Північно-Американська (США)	Голштинська, джерсейська	Ферма на 1000 корів і більше (часто на 4–6 тис. корів), використання загально-змішаних раціонів, утримання крупно-групове безприв'язне, використання сексованої сперми для підтримки темпів ремонту основного стада, дозвіл на використання гормональних препаратів (естрофан для синхронізації охоти, BST – для підвищення молочної продуктивності), обов'язкова вакцинація залежно від епізоотичної ситуації, доїння в доїльних залах високої пропускної здатності. Надій на корову 11–15 тис. кг за рік.

Продовження таблиці 11.1.

2	Європейська (Франція, Німеччина, Голландія, Швеція, Норвегія, Фінляндія та ін.)	Голштинська (європейської селекції), симентальська, швіцька, монбельярдська, айрширська, скандинавські породи	Ферма на 30-50 корів, тенденція на збільшення до 150-200 корів, використання загально-змішаних раціонів у поєднанні з зеленою масою або випасанням в літній період. В окремих країнах заборона на використання вакцин та гормональних препаратів. Утримання здебільшого безприв'язне, але в деяких випадках – прив'язне. Тенденція до використання роботизованих систем доїння. Надої у межах 7-10 тис. кг на корову при високих показниках якості молока (вміст жиру та білка)
3	Новозеландська (Нова Зеландія, Австралія, країни Океанії)	Голштинська, Джерсейська, помісне поголів'я	Ферми на 300-400 корів. Використання випасів протягом усього року. Концентровані корми практично не використовуються. Утримання безприв'язне, середній надій в межах 4000-5000 кг на корову за рік при вмісті жиру 4,0-4,5% і білка 3,50%-3,70%. Відмова від вакцинацій.

В умовах України інтенсивно впроваджується «американська модель» ведення галузі молочного скотарства, однією з особливостей якої є переважне виробництво молока в умовах високотехнологічних ферм (табл.11.2).

Таблиця 11.2.

Характеристика ферм США по чисельності корів та обсягах виробництва молока

Діапазон чисельності корів	Кількість ферм	Відсоток ферм	Відсоток корів на фермі	Відсоток виробленого молока
1- 99	44300	73,8	17,1	13,6
100- 999	13950	23,3	36,7	36,1
> 1000	1750	2,9	46,2	50,3
Разом	60 000	100	100	100

З даних таблиці 11.2 видно, що тільки 2,9% ферм від їх загальної кількості в США виробляють 50,3% всього молока, що характерно для високо-індустріальних ферм. Для таких сучасних ферм характерні параметри, які зазначені в табл. 11.1. Фото однієї з таких ферм наведено на рис. 11.1. На фермі Rosy-Lane Holsteins (США) утримується 950 корів голштинської породи з середнім надоєм молока за лактацію 13971 кг при вмісті жиру в молоці 4,1% (кількість молочного жиру 573 кг), білка 3,25% (кількість молочного білка 454 кг). На фермі працюють 20 робітників на повну ставку, з яких 3 займаються доглядом за телятами і 13 – доглядом за коровами та нетелями і доїнням корів. Таким чином у розрахунку на одного працівника виробляється 663,6 тис. кг молока, або 17 тон молока у розрахунку на 1 га земельної площі ферми.

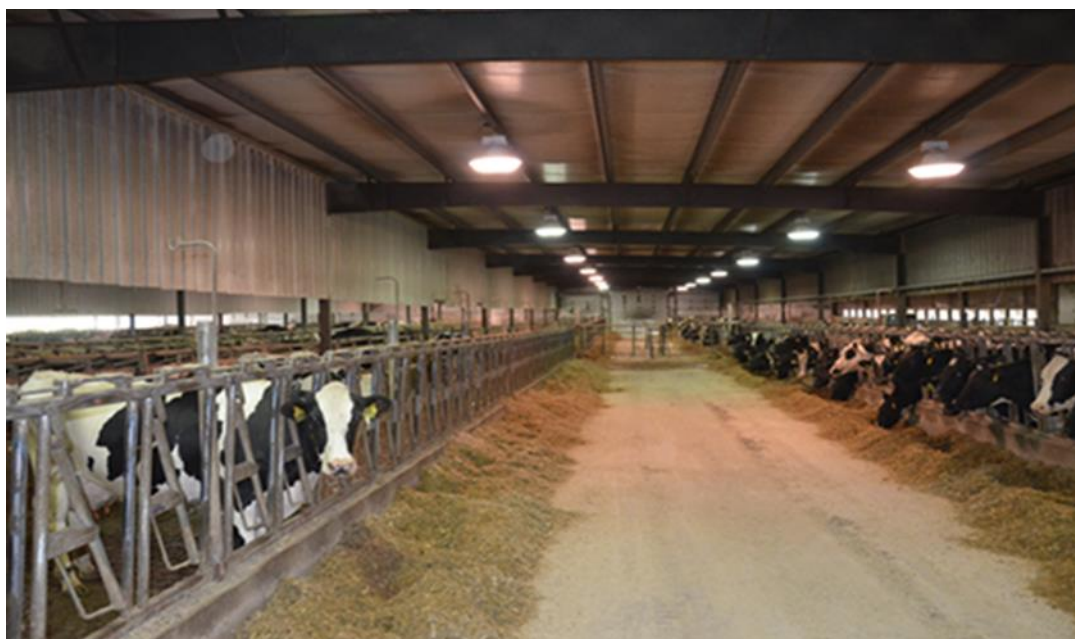


Рис. 11.1. Ферма Rosy-Lane Holsteins, штат Вісконсін, США.
Вид низько профільного корівника з крос-вентиляцією зі сторони кормового проїзду.

Досягти таких результатів неможливо без використання інноваційних розробок в годівлі, кормовиробництві, технології утримання і механізації виробничих процесів, а саме головне – ретельної племінної роботи.

Аналогічні ферми за способами утримання та ведення виробництва є в Україні. Прикладом таких ферм є ферми господарства ТОВ «МВК» «Єкатеринославський» Дніпровської області (рис. 11.2). В господарстві утримуються більше 2000 корів швіцької та айрширської порід з середнім надоєм молока 9800 кг на корову за рік при вмісті жиру 3,9% та білка 3,4%.



Рис. 11.2. Ферма ТОВ «МВК» «Єкатеринославський» Дніпровської області. Утримання корів у приміщенні полегшеного типу з дерев'яних конструкцій. Перед кормовим столом один ряд боксів.

Одним з основних засобів виробництва молока є породи, які розвиваються шляхом реалізації цілеспрямованих селекційних програм під впливом ринку. Всього в світі згідно з класифікацією ФАО зареєстровано більше 100 порід великої рогатої худоби транскордонного і міжнародного значення (див. розд. 1.1). За даними ICAR (International Committee for Animal Recording – міжнародний комітет з обліку у тваринництві) в світі нараховується біля 30 найбільш популярних порід молочної худоби транскордонного рівня, основні з яких наведені в табл. 11.3.

Таблиця 11.3.

Показники молочної продуктивності та відтворювальної здатності корів
основних порід у країнах світу[29]

Країна	Порода	Враховано лактацій	Надій, кг	Вміст у молоці, %		Між- отельний період, днів
				жиру	білка	
США	Голштинська	3709885	10967	3,70	3,08	—
	Джерсейська	252822	7941	4,82	3,65	—
	Швіцька	11249	8590	4,19	3,42	—
	Айрширська	4250	6877	3,92	3,17	—
Канада	Айрширська	8499	7659	4,05	3,36	—
	Швіцька	1877	8254	4,13	3,51	—
	Голштинська	288717	9979	3,8	3,19	—
	Джерсейська	10726	6607	4,91	3,79	—
Австрія	Голштинська	36934	8483	4,09	3,27	—
	Симентальська	249030	7103	4,15	3,41	—
	Швіцька	42647	7111	4,16	3,45	—
Данія	Голштинська	363282	9661	4,09	3,38	—
	Червонадатська	34697	8820	4,30	3,51	—
Франція	Монбельярдська	421130	7023	3,86	3,41	399
	Нормандська	225713	6524	4,19	3,58	404
	Праймголштейн	1681336	8995	3,87	3,28	430
Фінляндія	Айрширська	135381	8731	4,27	3,41	408
	Голштинська	80231	9574	3,96	3,29	418
	Джерсейська	237	7522	4,74	3,58	406
Норвегія	Норвезька червона	138715	7074	4,20	3,38	380
	Голштинська	1227	8775	4,08	3,32	395
Швеція	Шведська червона	116573	8753	4,36	3,56	398
	Голштинська	147924	9764	4,10	3,38	413
Німеччина	Швіцька	167609	6998	4,24	3,58	405
	Симентальська	890211	7069	4,16	3,50	393
	Голштинська чорно-ряба	2123027	8791	4,07	3,37	415
	Голштинська червоно-ряба	241082	7859	4,23	3,40	411
Нова Зеландія	Айрширська	18545	4059	4,26	3,48	—
	Фризська	925203	4555	4,24	3,53	—
	Джерсейська	340146	3217	5,45	4,0	—

Кожна з цих порід відповідає вимогам певної виробничої системи (моделі), які наведені в табл. 11.1, а їх розведення передбачає інтенсивну селекцію за комплексом економічно важливих ознак. Таке генетичне покращення переслідує подвійну ціль: по-перше, це отримання корів, здатних продукувати велику кількість молока певного хімічного складу, що важливо з точки зору здоров'я людини та особливостей отримання певної продукції; по-друге, сучасна молочна корова має бути стійкою до інфекційних захворювань, порушень метаболізму, безпліддя і інших проблем зі здоров'ям, які обумовлюють витрати на ветеринарне обслуговування і раннє вибуття корови зі стада.

Селекційні ознаки корів можна розподілити на наступні категорії:

- 1) молочна продуктивність (надій молока, вміст і кількість молочного жиру і білка);
- 2) будова тіла (особливості окремих статей молочної корови);
- 3) продуктивне довголіття (за звичай визначається як період від першого отелення корови до її вибуття зі стада);
- 4) показники відтворення;
- 5) здоров'я (вміст соматичних клітин в молоці, стійкість до маститів, а також до порушень метаболізму і інших захворювань);
- 6) працездатність (швидкість доїння і темперамент).

На рис.11.3. наведено граничні значення коефіцієнта успадкованості основних селекційних ознак молочної худоби. Найбільшим рівнем успадкованості характеризуються ознаки молочної продуктивності (надій, вміст і кількість молочного жиру та білка), найменшим – продуктивне довголіття, ознаки, пов'язані з відтворенням (плодючість, отелення), а також захворювання на мастити. Інші ознаки молочної худоби мають проміжні значення коефіцієнта успадкованості.

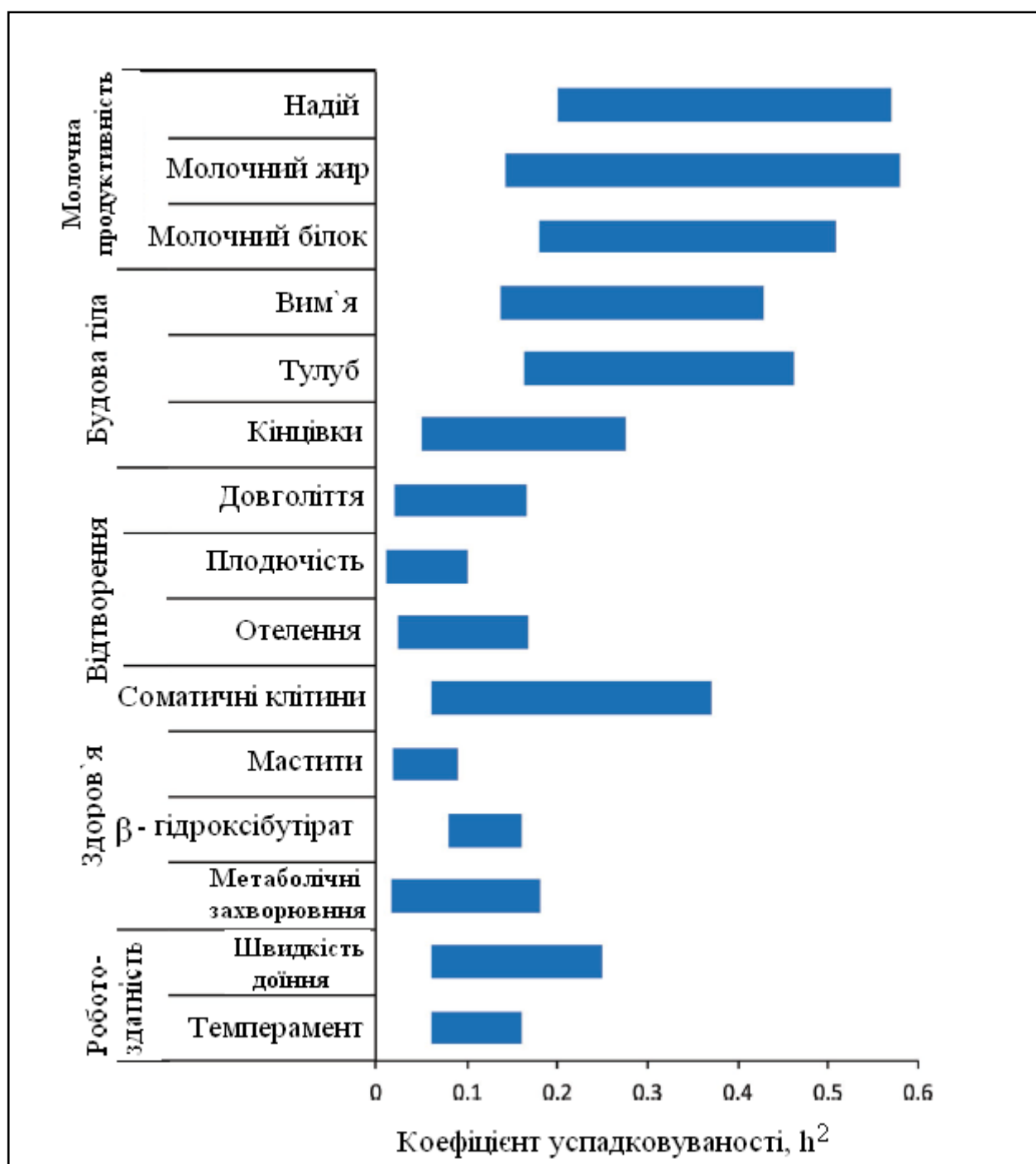


Рис. 11.3. Граничні значення коефіцієнта успадкованості основних селекційних ознак молочної худоби, які використовуються міжнародною службою INTERBULL(¹ β -гідроксібутират використовується як індикатор субклінічного кетову в Канаді і Нідерландах) [37]

Слід зазначити, що низька успадковуваність ознак не є перешкодою на шляху їх генетичного покращення. Як приклад можна навести досвід канадських селекціонерів. На протязі багатьох років в популяції голштинських корів Канади мали місце негативні тенденції генетично обумовленого збільшення вмісту в молоці соматичних клітин, а також зниження продуктивного довголіття (рис. 11.4). Ці ознаки характеризуються невисоким рівнем успадковуваності (рис. 11.3). Починаючи з 1995 року канадський центр генетичної оцінки тварин (Centre for Genetic Improvement of Livestock, CGIL) почав регулярно проводити оцінку племінної цінності бугаїв і корів за вмістом соматичних клітин в молоці, а з 1996 року – за продуктивним довголіттям, після чого генетичні тренди корів за цими ознаками стабілізувалися. У 2001 році дві ці ознаки були включені в економічний селекційний індекс LPI (Lifetime Performance Index), за яким ведеться відбір молочної худоби, і з цього моменту почалося їх генетично обумовлене покращення (зниження вмісту соматичних клітин в молоці і збільшення тривалості продуктивного життя).



Рис. 11.4. Генетичні тренди вмісту соматичних клітин в молоці і продуктивного довголіття в популяції голштинських корів Канади [38]

Ретельна робота по генетичному покращенню молочної худоби за комплексом економічно важливих ознак дозволила селекціонерам отримати значні результати. Це особливо видно на прикладі голштинської породи, так на рис. 11.5 наведено фото голштинської корови Hartje-Meyer 9792, яка стала світовим лідером за рівнем молочної продуктивності.



Рис.11.5. Світовий рекорд продуктивності молочної худоби

Слід зазначити, що визначення, методи вимірювання і розрахунку селекційних ознак в багатьох випадках суттєво різняться у різних країнах. З метою гармонізації підходів щодо проведення обліку у тваринництві, у тому числі в молочному скотарстві, було створено міжнародний комітет з обліку у тваринництві (англ. International Committee for Animal Recording, скорочено ICAR), який займається питаннями уніфікації і стандартизації методів обліку у різних галузях тваринництва.

Найбільш неоднозначними і дискусійними з точки зору визначення і способів вимірювання у молочному скотарстві є ознаки екстер'єру корів. Комітет ICAR спільно з Всесвітньою голштино-фризькою федерацією (англ. World Holstein-Friesian Federation) розробив рекомендації щодо оцінки показників екстер'єру молочних корів за лінійною шкалою. У цих

рекомендаціях описуються 23 визначених ICAR ознаки екстер'єру корови (рис.11.2 - 11.23), що включені до характеристик групових ознак молочного типу, тулуба, кінцівок та молочної залози з урахуванням певного переліку недоліків, які найчастіше зустрічаються у тварин.

Оцінюють тварин за єдиною 9-бальною шкалою. Середня вираженість ознаки оцінюється у 5 балів, а біологічні відхилення у бік їх зменшення відповідно знижують оцінку до 1 бала, а якщо розвиток ознаки збільшується до бажаного, оцінка зростає до 9 балів.

На сьогоднішній день рекомендовані наступні ознаки екстер'єру молочних корів [28], які наведені нижче.

1. Зріст (англ. stature)

Оцінюється зріст тварини за висотою у крижах і характеризує її розвиток та величину. Показник оцінюється в абсолютній величині за проміром у сантиметрах, який береться мірною палицею у найвищій точці крижової кістки з наступним переведенням у бали:

1 Низька (англ. short)

5 Середня (англ. intermediate)

9 Висока (англ. tall).

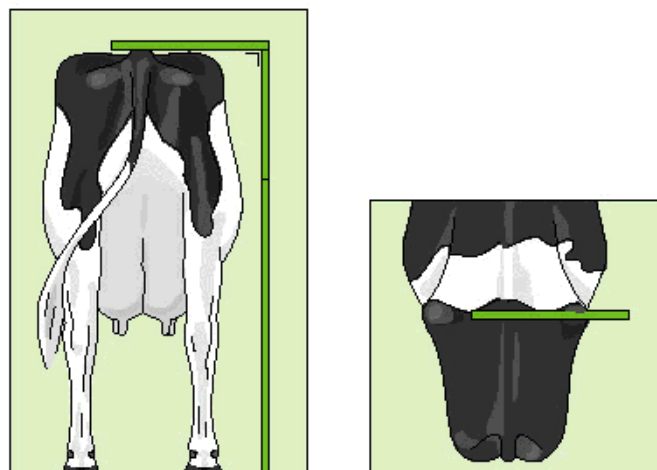


Рис. 11.6. Вимірювання зросту молочної корови

2. Ширина грудей (англ. chest width)

Оцінюється внутрішня поверхня грудної клітки за відстанню між верхніми виступами передніх кінцівок.

1 Вузька (англ. narrow)

5 Середня (англ. intermediate)

9 Широка (англ. wide)

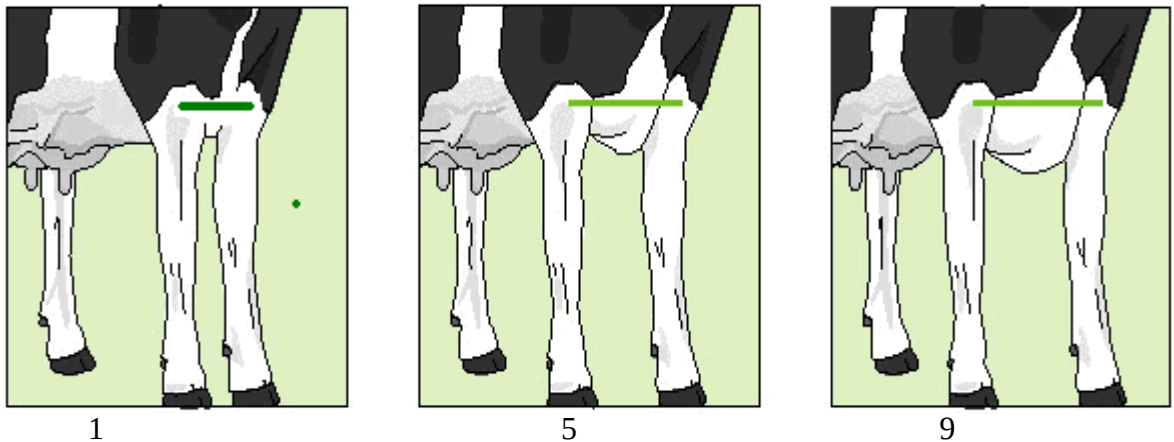


Рис. 11.7. Оцінка ширини грудей молочної корови

3. Глибина тулуба (англ. body depth)

Визначається відстань між верхньою точкою спини та нижньою частиною черева на рівні останнього ребра. Найглибша точка незалежно від зросту тварини.

1 Неглибокий (англ. shallow)

5 Проміжний (англ. intermediate)

9 Глибокий (англ. deep)

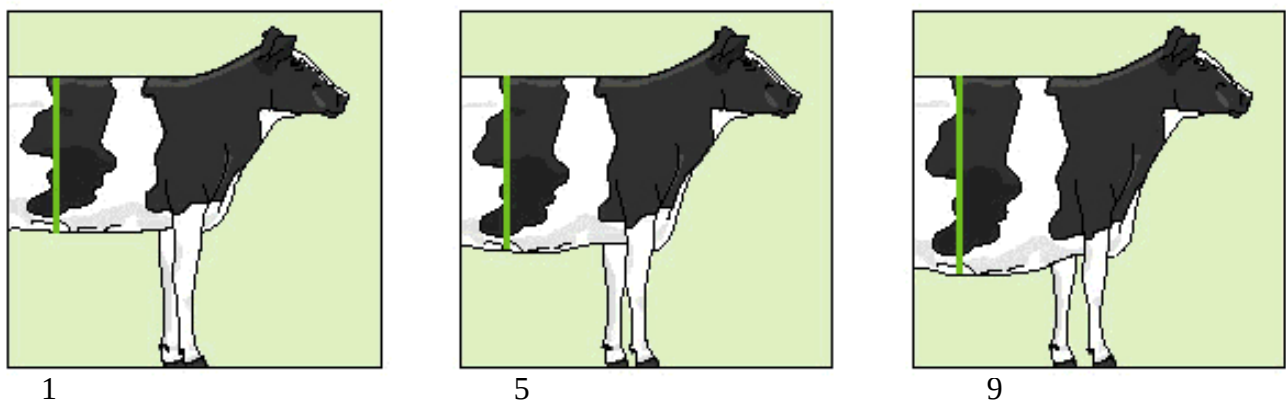


Рис. 11.8. Оцінка глибини тулуба молочної корови

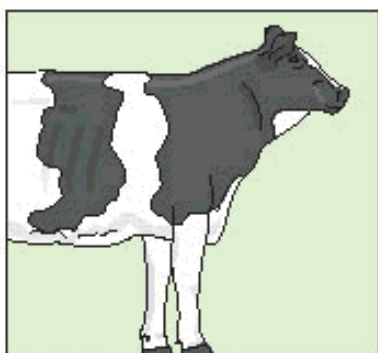
4. Кутастість, молочний тип (англ. angularity)

Досить важлива ознака молочності – це кут і ступінь відкритості ребер, відстань між ребрами, які мають бути плоскими. Ознаки молочності доповнюють чітко окреслені статі тварини, міцність, витонченість, ніжність та грація.

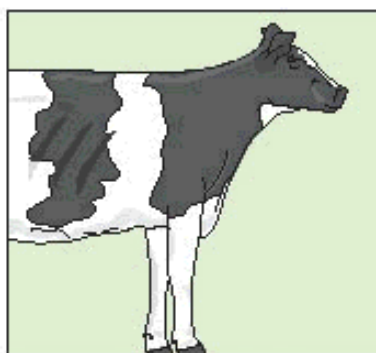
1 Закриті ребра, грубий кістяк (англ. close ribs, coarsebone)

5 Проміжний з відкритими ребрами (англ. intermediate: with open rib)

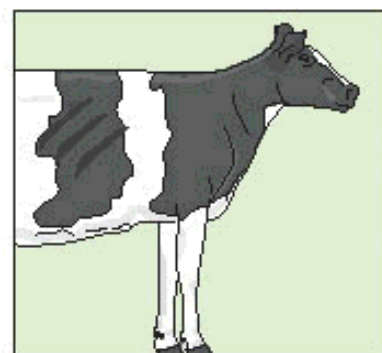
9 Дуже кутаста з відкритими плоскими ребрами (англ. very angular: open rib flat bone)



1



5



9

Рис. 11.9. Оцінка кутастісті молочної корови

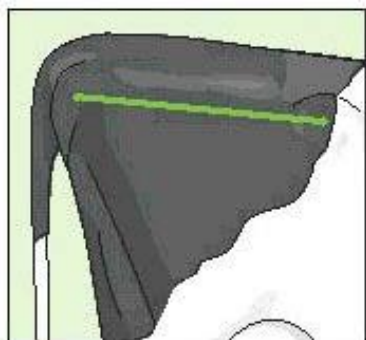
5. Нахил крижа (англ. rump angle)

Оцінюється збоку, визначається нахил за умовно проведеною лінією на рівні верхніх точок маклока та сідничного горба. Оптимальний рівень нахилу між крайніми точками становить 3-5 см.

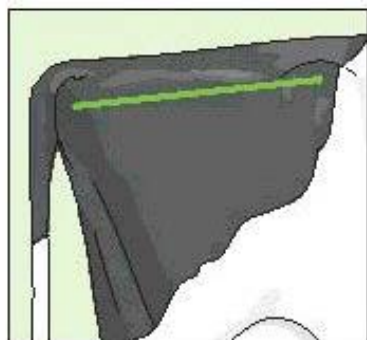
1 Дуже високий (англ. high pins)

5 Оптимальний (англ. intermediate)

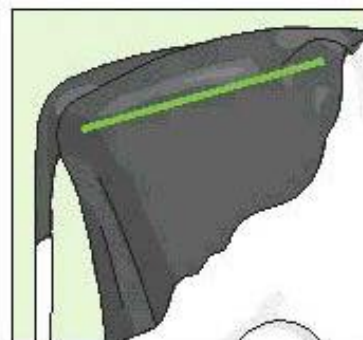
9 Дуже опущений (англ. extreme slope)



1



5



9

Рис. 11.10. Оцінка нахилу крижа молочної корови

6. Ширина крижів (англ. rump width)

Оцінюється за відстанню між каудальними виступами сідничних горбів.

1 Вузький (англ. narrow)

5 Середній (англ. intermediate)

9 Широкий (англ. wide)

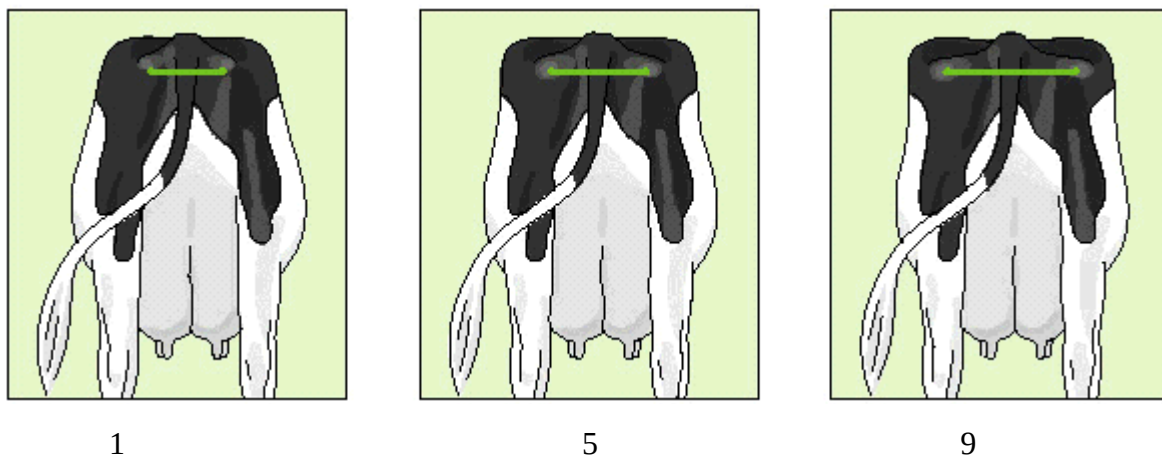


Рис. 11.11. Оцінка ширини крижа молочної корови

7. Постава задніх кінцівок, вид ззаду (англ. rear legs rear view)

Оцінюється шляхом огляду ззаду за шириною постави. Корови з прямими ногами одержують кращу оцінку. Близькість кінцівок у скакальних суглобах, викривленість ніг істотно знижують оцінку.

1 Екстремальне зближення (X-подібність) (англ. extreme toe-out)

5 Середнє зближення (англ. intermediate; slight toe-out)

9 Паралельно поставлені (англ. parallel feet)

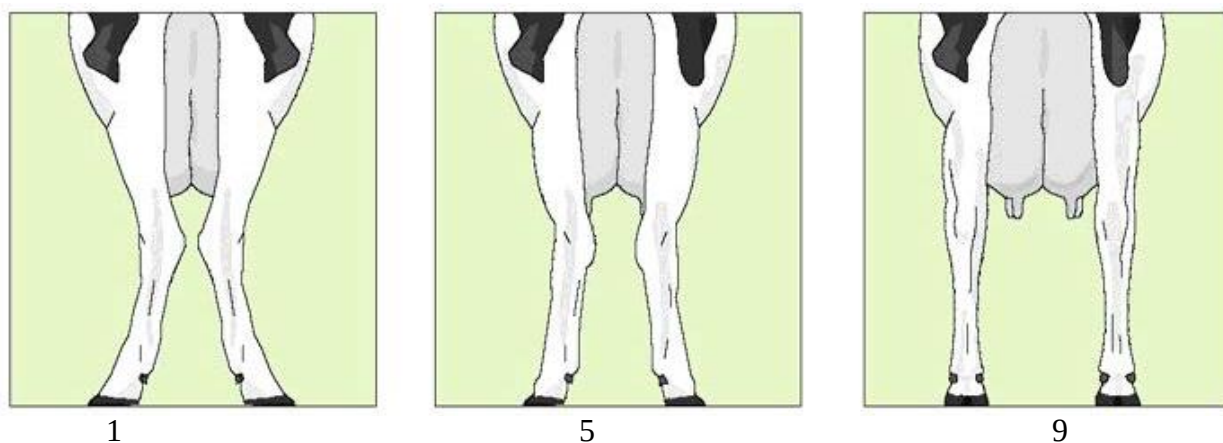


Рис. 11.12. Оцінка постави задніх кінцівок молочної корови

8. Постава задніх кінцівок (англ. rear legs set)

Визначається оглядом збоку на кут у скакальному суглобі.

1 Великий кут (прямі кінцівки). (англ. straight)

5 Середній кут, бажаний. (англ. intermediate)

9 Малий кут (дуже зігнуті, шабlistість). (англ. sickled)

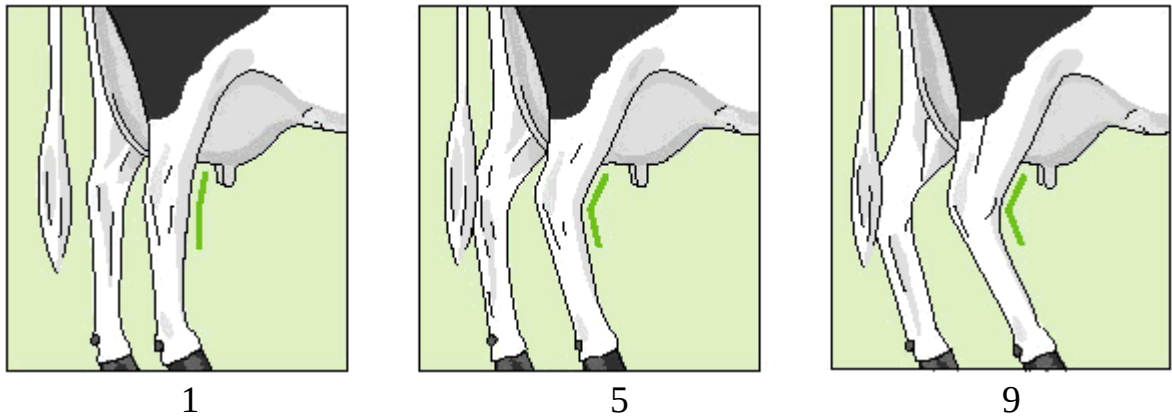


Рис. 11.13. Оцінка кута задніх кінцівок молочної корови

9. Кут нахилу ратиць (англ. foot angle)

Кут у передній частині ратиці задньої кінцівки, вимірюється від підлоги до лінії волосся.

1 Дуже гострий кут.(англ. very low angle).

5. Середньогострий (45).(англ. intermediate).

9 Дуже крута постава кінцівок. (англ. very steep).

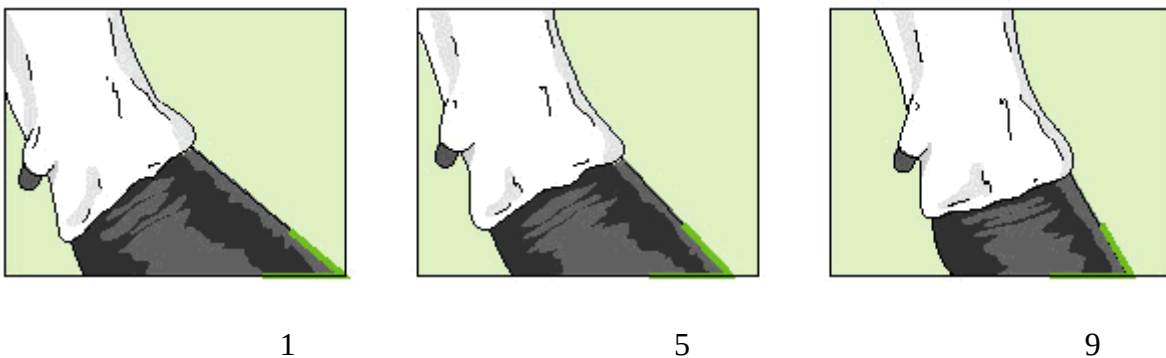


Рис. 11.14. Оцінка кута нахилу ратиць молочної корови

10. Прикріплення передньої частини вимені (англ. fore udder attachment)

Міцність прикріплення передньої частини вимені до черевної ділянки.

1 Слабкий і вільний. (англ. weak and loose).

5 Проміжний. (англ. intermediate).

9 Надзвичайно сильний і щільний. (англ. extremely strong and tight).

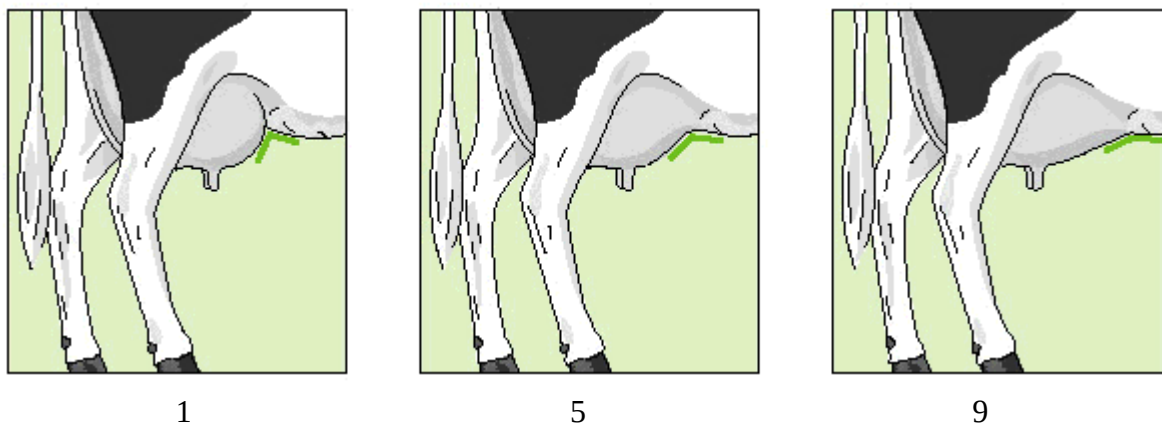


Рис. 11.15. Оцінка ступеня прикріплення вим'я до черевної ділянки молочної корови

11. Розміщення передніх дійок (англ. front teat placement)

Позиція передніх дійок відносно задніх дивлячись з каудального боку.

1 За зовнішніми межами лінії задніх дійок. (англ. outside of quarter).

5 На лінії дійок. (англ. intermediate).

9 За внутрішніми межами задніх дійок. (англ. inside of quarter).

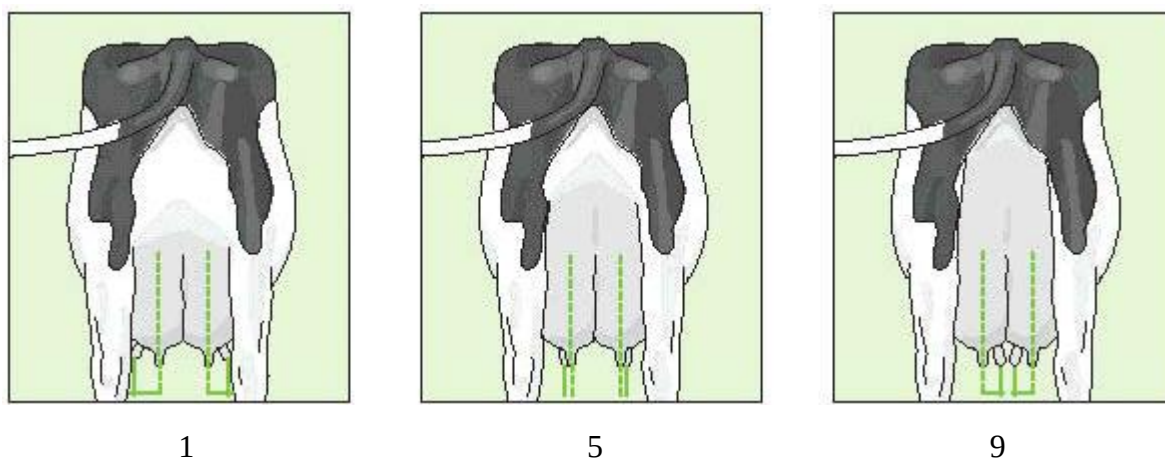


Рис. 11.16. Оцінка розміщення передніх дійок молочної корови

12. Довжина дійок (англ. teat length)

1 Короткі.(англ. short).

5 Середні.(англ. intermediate).

9 Довгі.(англ. long).

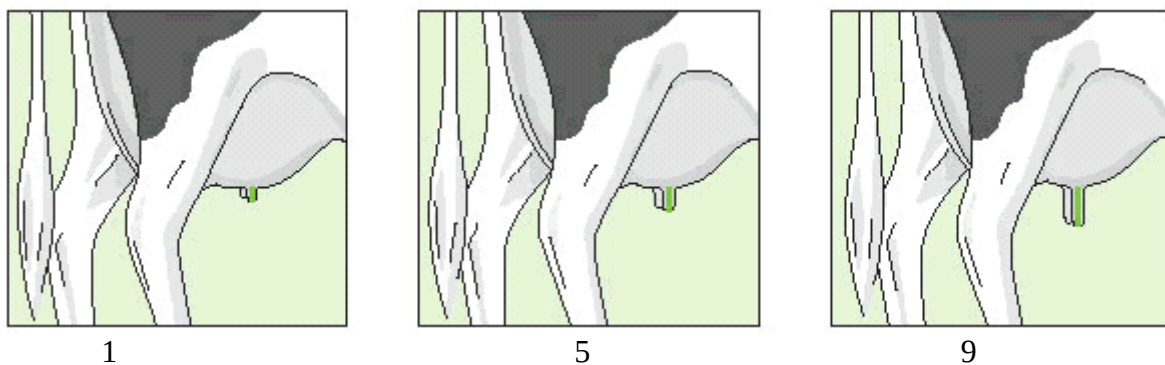


Рис. 11.17. Оцінка довжини дійок молочної корови

13. Глибина вимені(англ. udder depth)

Відстань від нижньої частини вимені до рівня заплюсни.

1 Глибоке (нижче рівня заплюсни).(англ. deep).

5 Середнє значення.(англ. intermediate).

9Неглибоке (від рівня заплюсни).(англ. shallow).

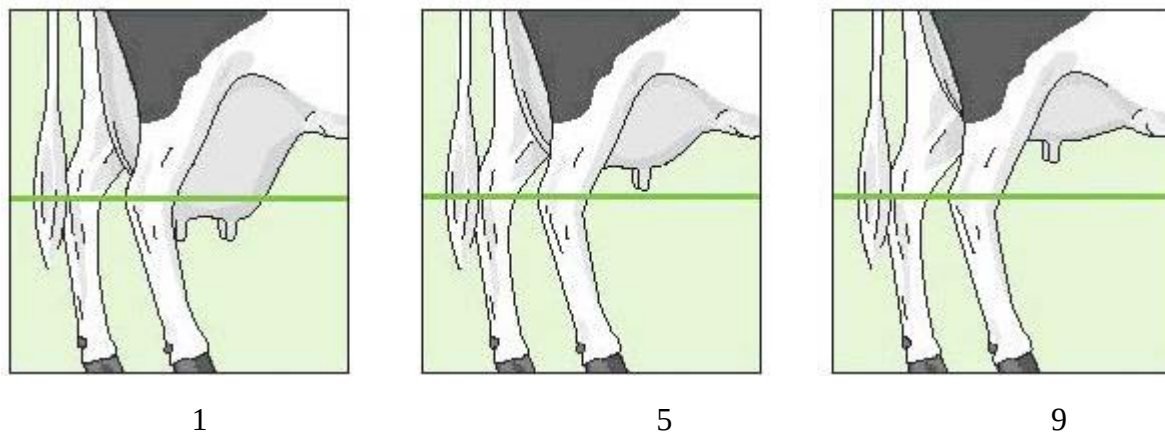


Рис. 11.18. Оцінка глибини вимені молочної корови

14. Висота задньої підвіски вим'я (англ. rear udder height)

Відстань між нижньою лінією вульви та тканиною, що секретує молоко (паренхіма вим'я).

1 Довга (низька). (англ. low).

5 Середня. (англ. intermediate).

9 Висока (коротка). (англ. high).

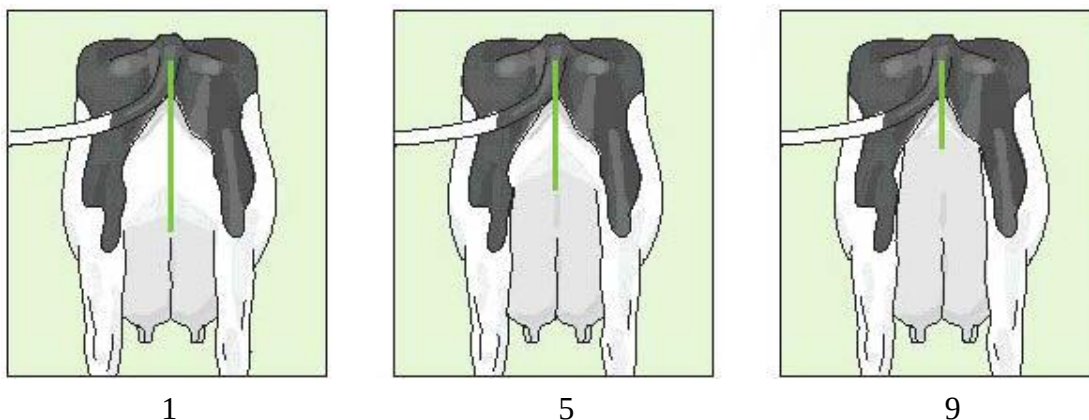


Рис. 11.19. Оцінка висоти задньої підвіски вим'я молочної корови

15. Рельєфність центрального з'єднання вим'я (англ. central ligament)

Глибина розщеплення біля основи вим'я вигляд ззаду.

1 Плоска поверхня, розбита зв'язка. (англ. flat floor, broken ligament).

5 Проміжний варіант. (англ. intermediate).

9 Глибока щілина або міцна зв'язка. (англ. deep cleft/strong ligament).

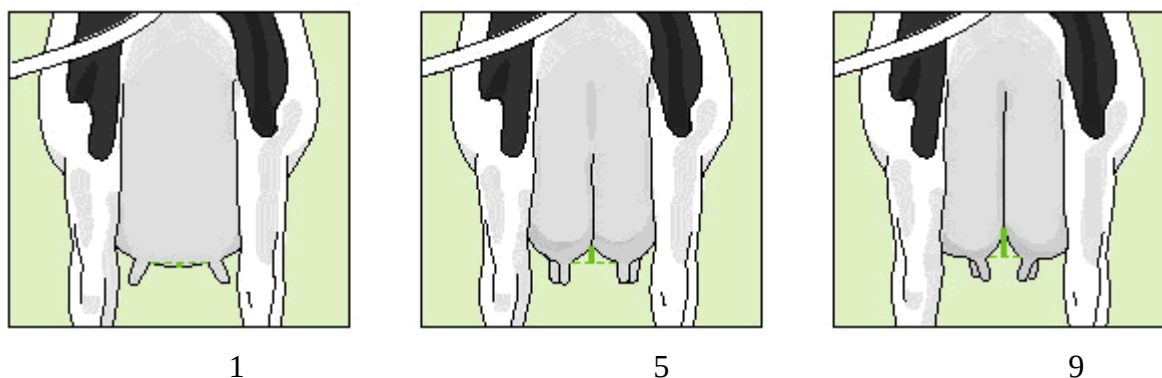


Рис. 11.20. Оцінка рельєфності центрального з'єднання вим'я молочної корови

16. Розміщення задніх дійок (англ. rear teat placement)

Позиція задніх дійок від центру.

1 За межами часток. (англ. outside of quarter).

5 У центрі кожної з часток вим'я. (англ. intermediate).

9 Усередині дійок. (англ. inside of quarter).

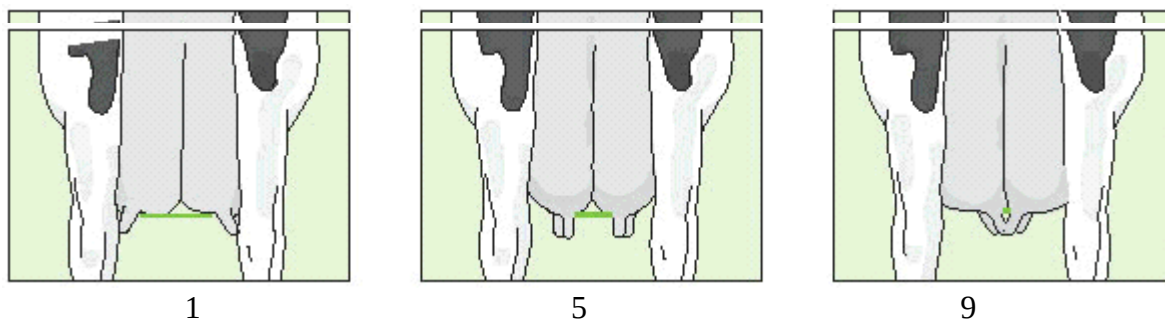


Рис. 11.21. Оцінка розміщення задніх дійок молочної корови

17. Локомоція, рух задніми кінцівками (англ. locomotion)

Довжина і напрямок кроку.

1 Крок короткий з розкиданням назовні.(англ. severe abduction, short stride)

5 Крок середньої довжини з невеликим розкиданням назовні.(англ. slight abduction, medium stride).

9 Пряма постава з довгим кроком. Оцінка тільки в тому випадку, коли корова може ходити (корова не має кульгавості).(англ. no abduction, long stride).

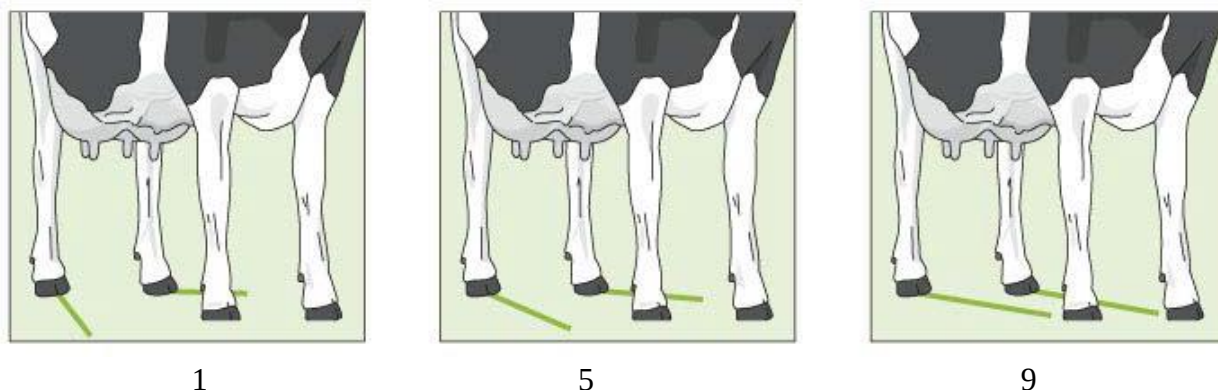


Рис. 11.22. Оцінка локомоції молочної корови

18. Стан вгодованості (англ. body condition score)

Накопичення жиру біля кореня хвоста та маклоків.

1 Низький.(англ. poor).

5 Середній.(англ. intermediate).

9 Багато жиру.(англ. grossly fat).

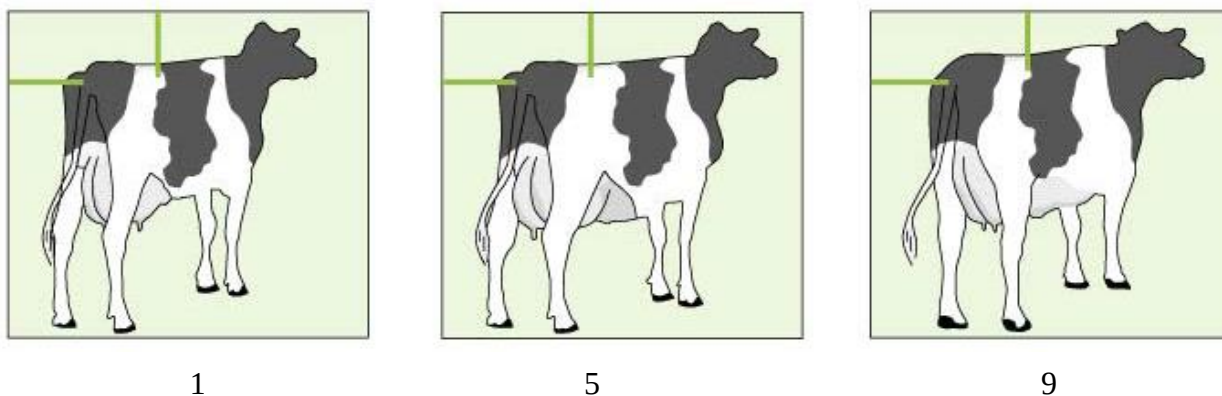


Рис. 11.23. Оцінка вгодованості молочної корови

19. Розвиток сухожилля (англ. hock development).

Чистота і сухість скакального суглоба.

1 Суглоб з великою кількістю рідини (набряклий).(англ. hock with a lot of fluid).

5 Перехідна форма. (англ. intermediate).

9 Повністю рельєфний і сухий.(англ. complete clean and dry).

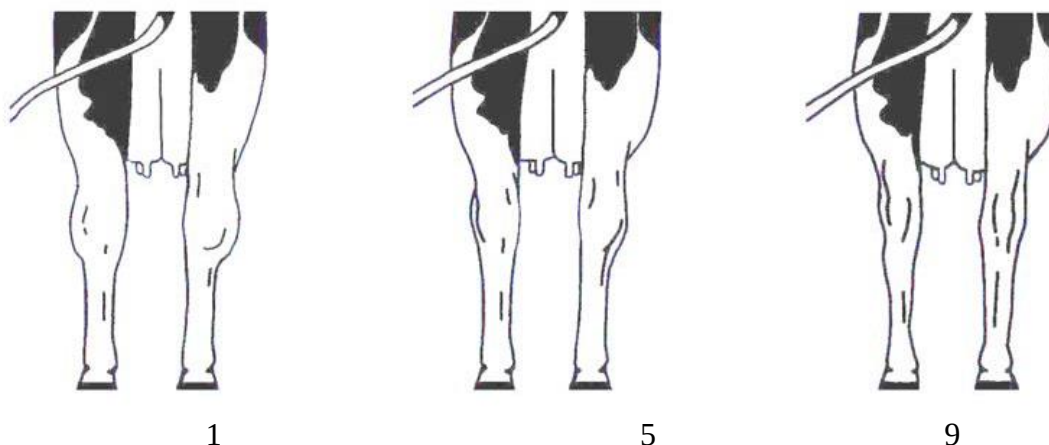


Рис. 11.24. Оцінка розвитку сухожилля молочної корови

20. Кісткова структура (англ. bone structure)

Товщина і ширина структури кістки оцінюються під час огляду задніх кінцівок ззаду і збоку.

1 Широка і товста. (англ. broad and thick).

5 Середня. (англ. intermediate).

9 Платка. (англ. flat).

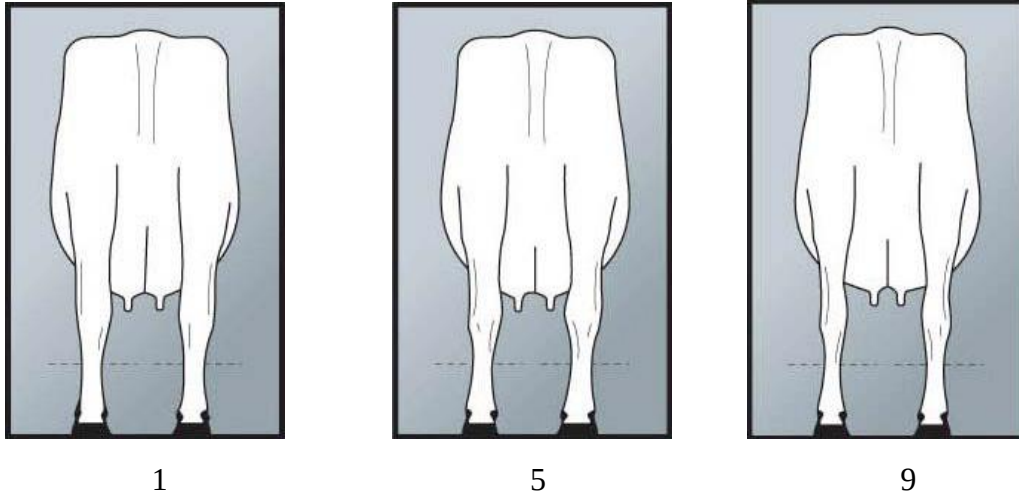


Рис. 11.25. Оцінка кісткової структури молочної корови

21. Ширина вимені ззаду (англ. rear udder width)

Ширина вимені в точці, де залозиста тканина прикріплена до тіла.

1 Вузька. (англ. narrow).

5 Середня. (англ. intermediate).

9 Широка. (англ. wide).

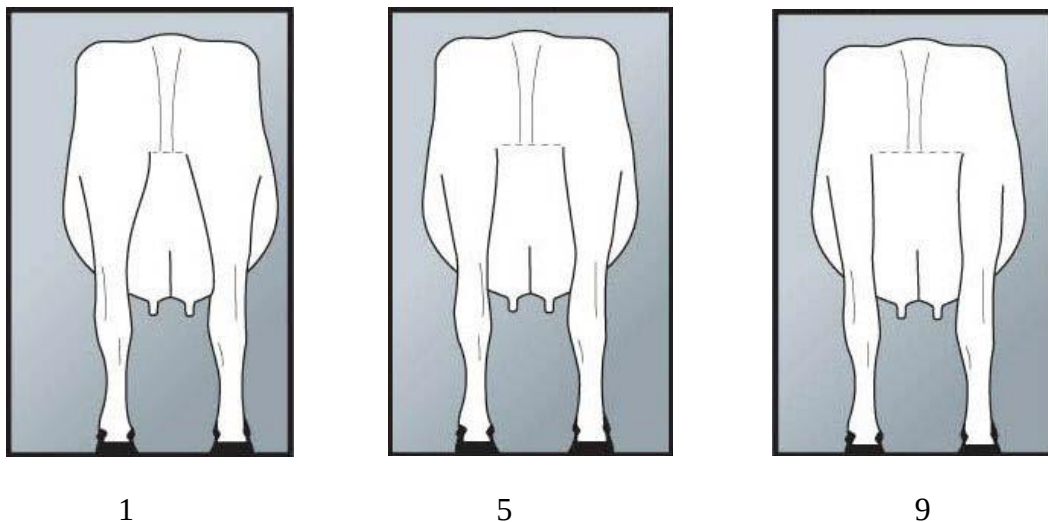


Рис. 11.26. Оцінка ширини вимені ззаду молочної корови

22. Товщина дійок (англ. teat thickness)

Товщина дійок відносно рівня розміщення дійок.

1 Тонка.(англ. thin), менше 2,5 см.

5 Середня.(англ. intermediate), середня товщина відповідає 2,5 см.

9 Товста.(англ. thick), більше 2,5 см.

23. Обмускуленість (англ. muscularity)

Мускульна маса на рівні

1 Слаба. (англ. poor).

5 Середня. (англ. intermediate).

9 Сильна. (англ. grossly muscular).

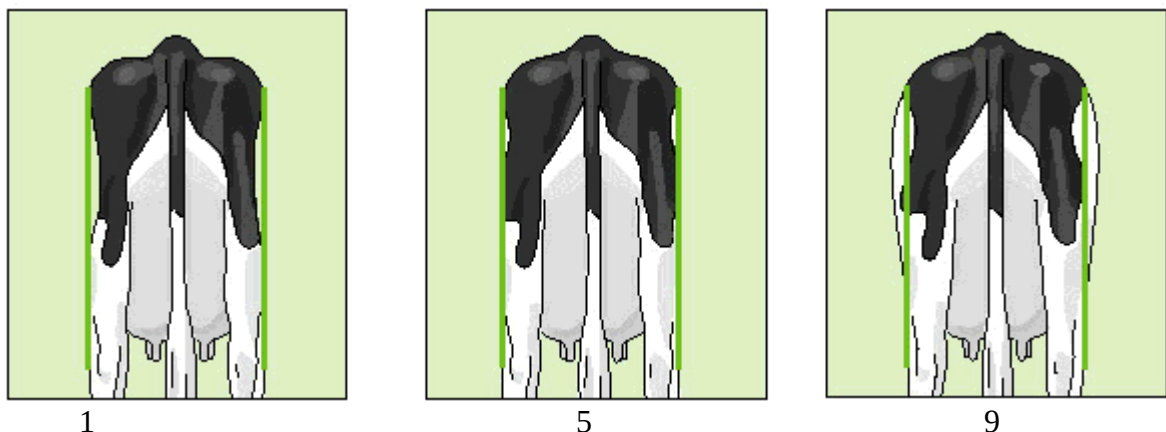


Рис. 11.27. Оцінка обмускуленості молочної корови

Дані лінійної оцінки поступають на обчислювальний центр асоціації, яка відповідає за обробку даних по певній породі. Процедура обробки передбачає використання лінійної моделі BLUP, після чого дані у вигляді графік-профілю друкується у каталозі. Середня оцінка по всій популяції оцінених тварин, яка представлена графік-профілю відповідає ста балами (рис. 11.28.), а відхилення від ста балів в ту чи іншу сторону характеризує генетичні відхилення лінійних ознак типу того чи іншого плідника. В окремих каталогах середнє значення позначається не ста балами, а нулем.

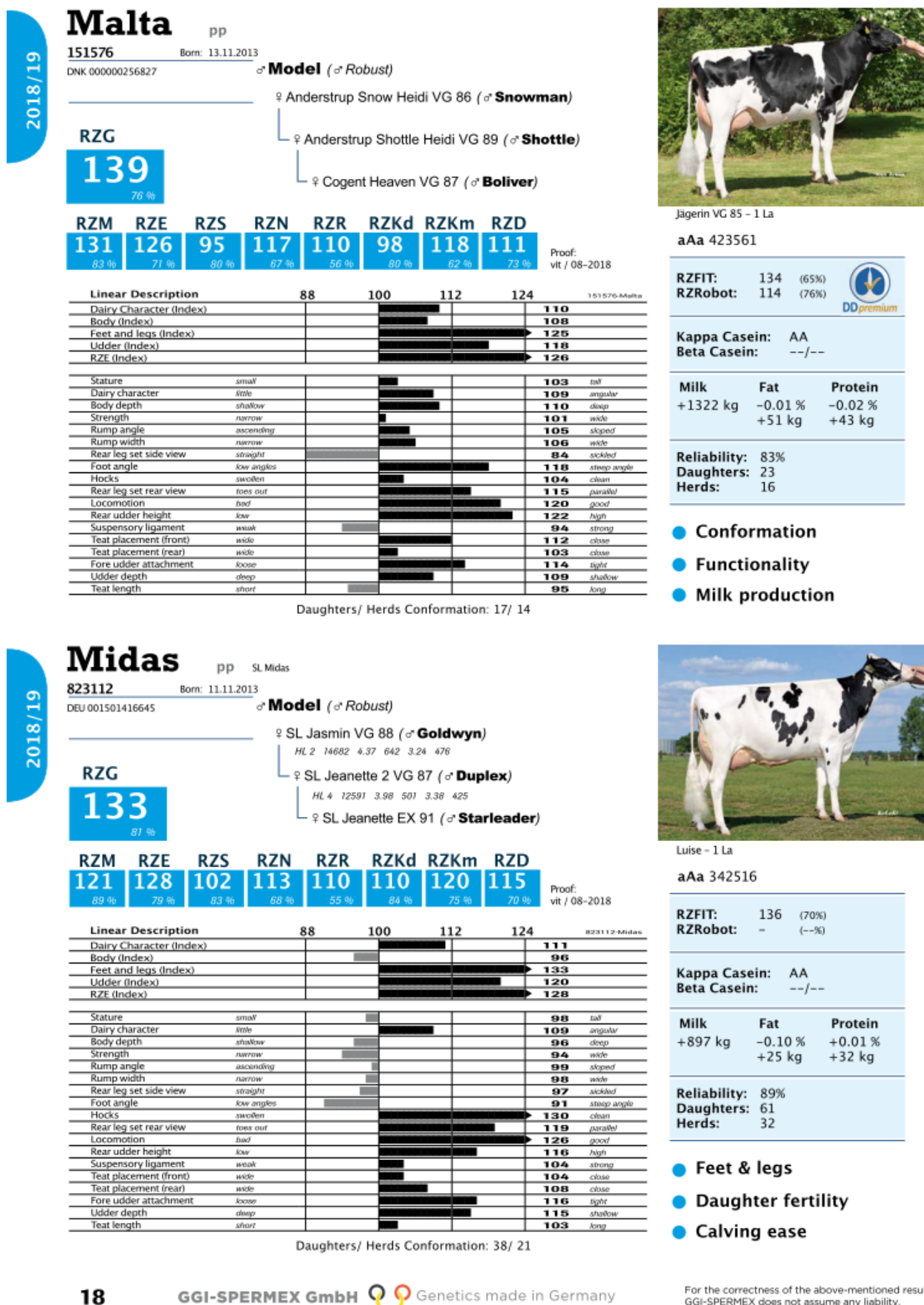


Рис. 11.28. Приклад розміщення результатів оцінки плідників в каталозі голштинської породи компанії GGI-SPERMEX GmbH на 2018–2019 роки.

Анкета запису лінійної оцінки корів наведена в додатках.

Важливою тенденцією в селекції молочної худоби є постійне збільшення кількості селекційних ознак. Яскравим прикладом є зміни складу економічних селекційних індексів, які використовуються в селекції молочної худоби США (таблиця 11.4.).

Таблиця 11.4.

Склад економічних селекційних індексів міністерства сільського господарства США з 2018 року і відносні економічні ваги ознак, що включені до цих індексів

[54]

Ознака	Відносна економічна вага, %								NM\$ 2018
	PD\$ 1971	MFP\$ 1976	NM\$ 1994	NM\$ 2000	NM\$ 2003	NM\$ 2006	NM\$ 2014	NM\$ 2017	
Надій молока	52	27	6	5	0	0	-1	-1	-1
Молочний жир	48	46	25	21	22	23	22	24	27
Молочний білок		27	43	36	33	23	20	18	17
Продуктивне довголіття			20	14	11	17	19	13	12
Концентрація соматичних клітин в молоці			-6	-9	-9	-9	-7	-7	-4
Розмір тіла				-4	-3	-4	-5	-6	-5
Будова вимені				7	7	6	8	7	7
Будова кінцівок				4	4	3	3	3	3
Рівень тільності					7	9	7	7	7
Здатність до тільності						6	5	5	5
Рівень заплідненості телиць							1	1	1
Рівень заплідненості корів							2	2	2
Життєздатність корів								7	7
Здоров'я									2

Примітка: PD\$ - передбачена різниця в доларах; MFP\$ - надій, молочний жир і молочний білок в доларах; NM\$ – довічна чиста цінність в доларах.

Зазначені в таблиці 11.4 ознаки визначаються наступним чином [61]:

1) надій молока (кг) - кількість молока, отриманого від корови за 305 днів лактації;

2) кількість молочного жиру (кг) розраховується за формулою:

$$\frac{(\text{надій молока} \times \text{вміст жиру в молоці, \%})}{100\%};$$

3) кількість молочного білка (кг) розраховується за формулою:

$$\frac{(\text{надій молока} \times \text{вміст білка в молоці, \%})}{100\%};$$

4) продуктивне довголіття (місяців) – довічний період часу, на протязі якого корова знаходиться у стадії лактації від дати першого отелення до вибуття зі стада внаслідок бракування або загибелі;

5) рівень тільності (балів) розраховується за формулою:

$$\frac{21}{(\text{сервіс період} - \text{період добровільного очікування} + 11)},$$

де 21 – тривалість статевого циклу корів,

сервіс період – число днів від отелення до плідного осіменіння корови,

період добровільного очікування – період часу після отелення впродовж якого корів навмисне не осіменяють, як правило, до 60 днів,

11 – коригуючий фактор;

Наприклад, якщо сервіс-період корови становить 80 днів, то рівень її тільності буде дорівнювати:

$$\frac{21}{(80 - 60 + 11)} = 0,68 \text{ балів};$$

6) концентрація соматичних клітин в молоці (балів)

розраховується за формулою:

$$\log_2(\text{ЧСК}/100\,000) + 3,$$

де ЧСК – число соматичних клітин у розрахунку на 1 мл молока;

Зв'язок між числом соматичних клітин і числом балів має такий вигляд:

100 000 клітин/мл – 3 бали, 400 000 клітин/мл – 5 балів.
200 000 клітин/мл – 4 бали, 500 000 клітин/мл – 5,3 балів;
300 000 клітин/мл – 4,6 балів,

7) здатність до тільності (ЗТ в балах) – субіндекс (частина індексу),

який комбінує показники легкості отелення (вимірюється за 5-бальною шкалою) і мертвонародженості телят (вимірюється за 3-бальною шкалою: 1 бал – теля народжене живим і залишається живим протягом 48 годин після отелення, 2 бали – теля народжене мертвим, 3 бали - теля народжене живим, але вмирає протягом 48 годин після отелення);

Розраховується за формулою:

$$\text{ЗТ} = -4(\text{ЛО}_\text{Б} - 8) - 3(\text{ЛО}_\text{К} - 8) - 4(\text{МН}_\text{Б} - 8) - 8(\text{МН}_\text{К} - 8),$$

де 4,3,8 – вагові або економічні коефіцієнти значення селекційних ознак;

ЛО_Б – оцінка батька за легкістю отелення;

ЛО_К – оцінка корови за легкістю отелення;

МН_Б – оцінка батька за показниками мертвонародженості телят його дочок;

МН_К – оцінка корови за показником мертвонародженості телят.

Значення заплідненості та життєздатності по групі тварин визначаються як:

8) рівень заплідненості телиць (%) – процент телиць, запліднених в результаті осіменіння;

9) рівень заплідненості корів (%) – процент корів, запліднених в результаті осіменіння;

10) життєздатність корів (число лактацій) розраховується за формулою:

2,8 × частка корів, які залишаються живими впродовж лактації по оцінюваній групі (в долях одиниці);

де 2,8 - середнє число лактацій по популяції;

11) комплексний показник здоров'я (КЗ) – субіндекс (частина індексу), який включає дані захворюваності на молочну лихоманку (родильний парез), зміщення сичугу, кетоз, мастити, метрити і затримку плаценти. Розраховується за формулою [54]:

КЗ= 34 дол. × (100 - захворюваність на молочну лихоманку, %) + 197 дол. × (100 - захворюваність на зміщення сичугу, %) + 28 дол. × (100 - захворюваність на кетоз, %) + 75 дол. × (100 - захворюваність на мастити, %) + 112 дол. × (100 - захворюваність на метрити, %) + 68 дол. × (100 - захворюваність на затримку плаценти, %).

Індекс характеризує загальну економію грошей за рахунок зниження захворюваності по наведених проблемах в індексі.

На початку 1970-х років відбір бугаїв-плідників здійснювався лише за ознаками молочної продуктивності – надоем молока і кількістю молочного жиру (пізніше була включена також кількість молочного білка). З 1994-року склад головного економічного селекційного індексу – довічної чистої цінності в доларах (англ. Lifetime Net Merit, NM\$) постійно збільшувався з додаванням нових ознак, і на сьогоднішній день включає 14 важливих селекційних ознак (таблиця 11.4.).

Ця тенденція є загальносвітовою і відображена для країн, які є членами міжнародної організації INTERBULL, на рис. 11.28. При цьому відбуваються зміни відносних ваг ознак, а саме зменшення частки ознак молочної продуктивності і показників будови тіла при одночасному збільшенні часток таких функціональних ознак, як відтворення, довголіття, здоров'я, а також працездатність. Це відповідним чином веде до змін напрямів селекції молочної худоби.

На рис. 11.29 наведено склад економічних селекційних індексів, які на сьогоднішній день використовуються в селекції молочної худоби ряду країн світу. При досить схожому складі індексів відносні ваги ознак в індексах різних країн суттєво різняться між собою. Наприклад, відносна вага надою молока в головному економічному селекційному індексі (Lifetime Net Merit), який

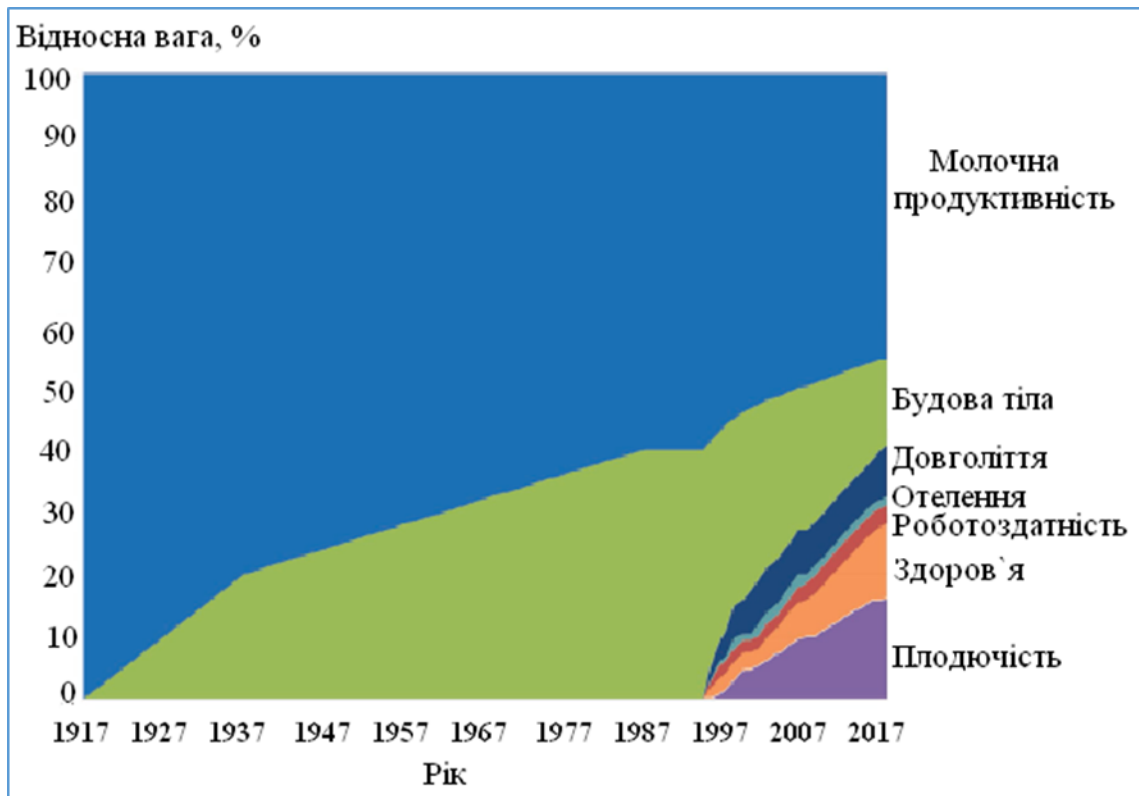


Рис. 11.29. Загальносвітові тенденції змін відносних ваг селекційних ознак в розведенні молочної худоби [37]

використовується в США, складає лише -1% (до того ж ця вага має від'ємний знак), в той час як в Іспанії відносна вага цієї ознаки дорівнює +26%.

У перспективі очікується, що в селекції молочної худоби будуть враховуватись такі ознаки: споживання і ефективність використання корму, стійкість до теплового стресу, стан та здоров'я ратиць, показники імунітету (резистентність до інфекційних захворювань), детальний склад молока (жирні кислоти і амінокислоти), коагуляційні властивості молока [37].

Методологія генетичної оцінки молочної худоби (в першу чергу бугаїв) за останні 100 років зазнала значних змін – від простого порівняння

продуктивності дочок з продуктивністю матерів до геномного передбачення [23,56]. Можна виділити такі етапи розвитку цієї методології:

1) порівняння «дочка - мати» (англ. daughter-dam comparison): оцінка племінної цінності бугая розраховується як різниця між продуктивністю його дочок і їх матерів; цей метод широко використовувався в 1920-х і 1930-х роках ХХ сторіччя;

2) селекційний індекс (англ. selection index): Л.Н.Хейзель і Дж.Л.Лаш [25]. розробили методологію побудування селекційного індексу для відбору за однією ознакою у формі рівняння лінійної регресії, в якому враховуються дані про продуктивність самої тварини і її родичів (див розд. 6.3); Дж.Л.Лаш [33]. використовував цей метод для розрахунку ваг різних джерел інформації при проведенні порівняння «дочка - мати»;

3) у 1954 році А.Робертсон і Дж.М.Рендель [43] розробили метод порівняння з ровесницями (одностадницями) (англ. contemporary (herdmate) comparison), який дозволив значно підвищити точність генетичної оцінки завдяки врахуванню специфічних умов зовнішнього середовища і менеджменту, в яких формується молочна продуктивність корів; суть цього методу полягає у порівнянні продуктивності дочок бугая з продуктивністю дочок інших бугаїв, які знаходяться схожих у мовах середовища (стадо, вік, рік і сезон отелення тощо);

4) модифікований метод порівняння з ровесницями (англ. modified contemporary comparison, скорочено МСС) був введений у 1976 році [13, 40]; на відміну від методу порівняння з ровесницями А.Робертсона і Дж.М.Ренделя в оцінці бугая за модифікованим методом порівняння з ровесницями враховується інформація про його предків, а також генетична цінність батьків ровесниць, що дозволило більш точно корегувати племінну цінність бугая на генетичний тренд;

5) Ч.Р.Хендерсон [26] запропонував використовувати лінійні статистичні моделі для розрахунку генетичної і середовищної компонент фенотипічної дисперсії і передбачення генетичної цінності бугаїв молочних

порід, що привело до розробки **методу BLUP** (див. розд. 6.4). Незважаючи на теоретичну привабливість, громіздкість розрахунків не дозволяла застосовувати BLUP до 1970-х років, коли Корнельський університет використав його у вигляді «моделі батька» для оцінки бугаїв у північно-східному регіоні США (Northeast AI Sire Comparison, NEAISC); пізніше ця модель була модифікована шляхом включення родинних зв'язків між бугаями [17]; згодом метод BLUP став стандартним методом оцінки генетичної цінності бугаїв і корів вже у вигляді «моделі тварини» (див. розд. 6.4.2);

б) у 2008 році П.М.ВанРаден [53] розробив **геномний метод BLUP**, в якому генетичні зв'язки між тваринами враховуються не на основі родоводу, а шляхом використання SNP–маркерів (див. розд. 6.7).

Починаючи з 2008–2009 років у молочному скотарстві низки країн була впроваджена геномна селекція [2]. При цьому використовуються різні методи геномної оцінки, які різняться між собою за часткою SNP–маркерів, які фактично впливають на фенотип, типом розподілу ефектів SNP–маркерів та іншими властивостями.

У додатку 3 наведено ключові параметри програм геномної селекції у голштинській породі в деяких країнах. Основні відмінності між країнами стосуються розміру референтних популяцій, включення до них корів, відносної ціни сперми молодих бугаїв та її використання. Найбільш значущою тенденцією є швидке збільшення частки сперми молодих бугаїв, які мають лише геномну оцінку племінної цінності.

Впровадження геномної селекції призвело до суттєвого перегляду традиційних селекційних програм. Л.Р.Шеффер [46] показав, що при використанні геномної селекції середньорічний генетичний прогрес може бути збільшений у два рази, навіть якщо інтенсивність відбору залишиться незмінною (таблиця 11.5). Величина вагових коефіцієнтів та кількість основних селекційних ознак в молочному скотарстві по країнах світу наведена на рис 11.30

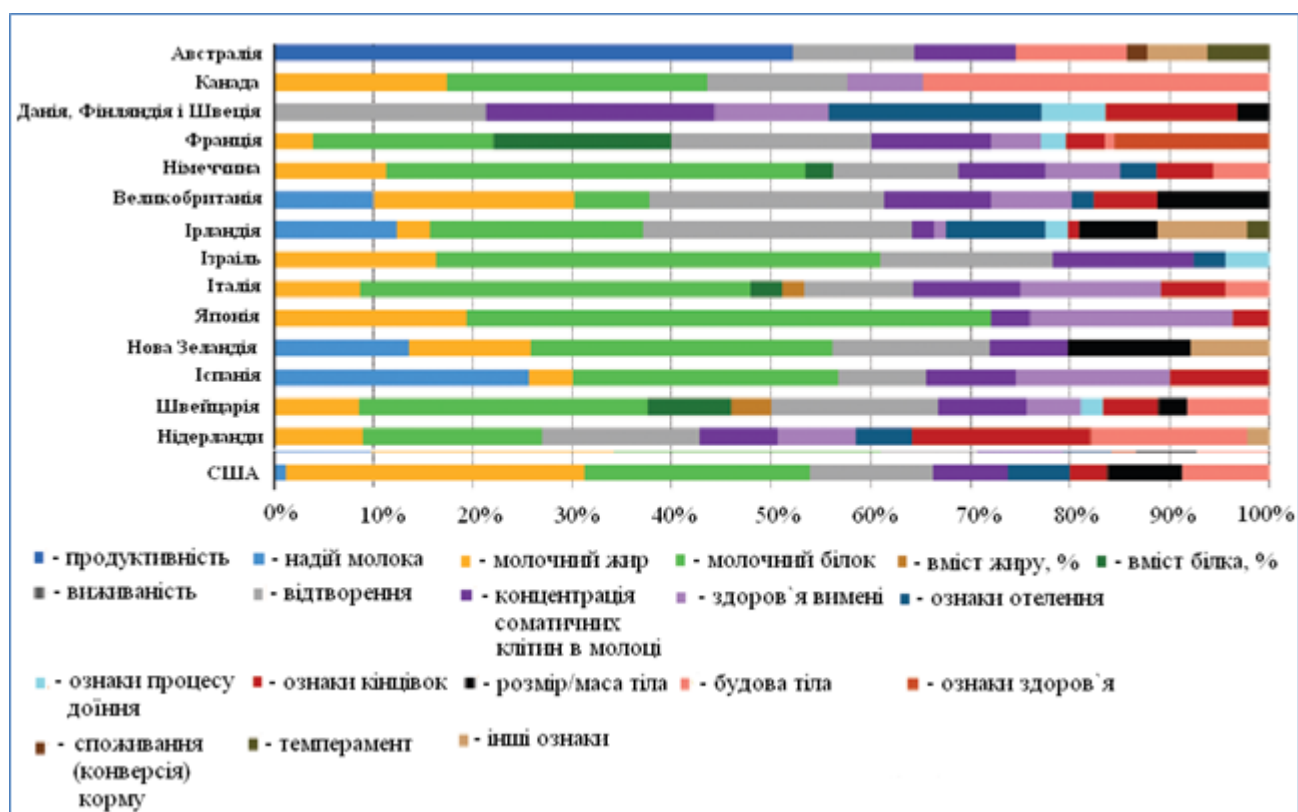


Рис. 11.30. Склад економічних селекційних індексів (з урахуванням відносних економічних ваг ознак), які використовуються в селекції молочної худоби країн світу [10].

Таблиця 11.5.

Приклад розрахунку щорічного генетичного прогресу при використанні традиційної селекційної програми (на основі оцінки по потомству, ОП) та селекційної програми на основі геномної оцінки (ГО) [46]

Шлях добору	Тип селекційної програми	Частка добору, %	Інтенсивність добору, i	Точність добору, r	Генераційний інтервал, років
Батьки бугаїв	ОП	5	2,06	0,99	6,50
	ГО			0,75	1,75
Батьки корів	ОП	20	1,40	0,75	6,0
	ГО			0,75	1,75
Матері бугаїв	ОП	2	2,42	0,60	5,0
	ГО			0,75	2,0
Матері корів	ОП	85	0,27	0,50	4,25
	ГО			0,50	4,25
$\Delta G/\sigma_g$	ОП	0,22			
	ГО	0,47			

Порівняно з традиційною оцінкою по потомству середній генераційний інтервал може бути зменшений удвічі і більш висока надійність оцінок

племінної цінності матерів бугаїв компенсує зниження надійності оцінок племінної цінності батьків бугаїв.

На рисунках 11.31 і 11.32 відображено результати впровадження геномної селекції в голштинській породі США. Геномні оцінки племінної цінності набули в США офіційного статусу у 2009 році, після чого почалась значна інтенсифікація селекції. Так, генераційний інтервал батьків бугаїв скоротився з 7 років у 2010 році до менш ніж 2,5 років у 2015 році.

Аналогічні тенденції мали м'ясце і по інших шляхах відбору (генераційний інтервал батьків корів скоротився з 7 до 5 років, дочок бугаїв – з 4 до 2,5 років) окрім дочок корів, генераційний інтервал яких скоротився лише на пів року.

Скорочення генераційного інтервалу по основних шляхах відбору привело до відповідного прискорення темпів генетичного прогресу (рис. 11.32).

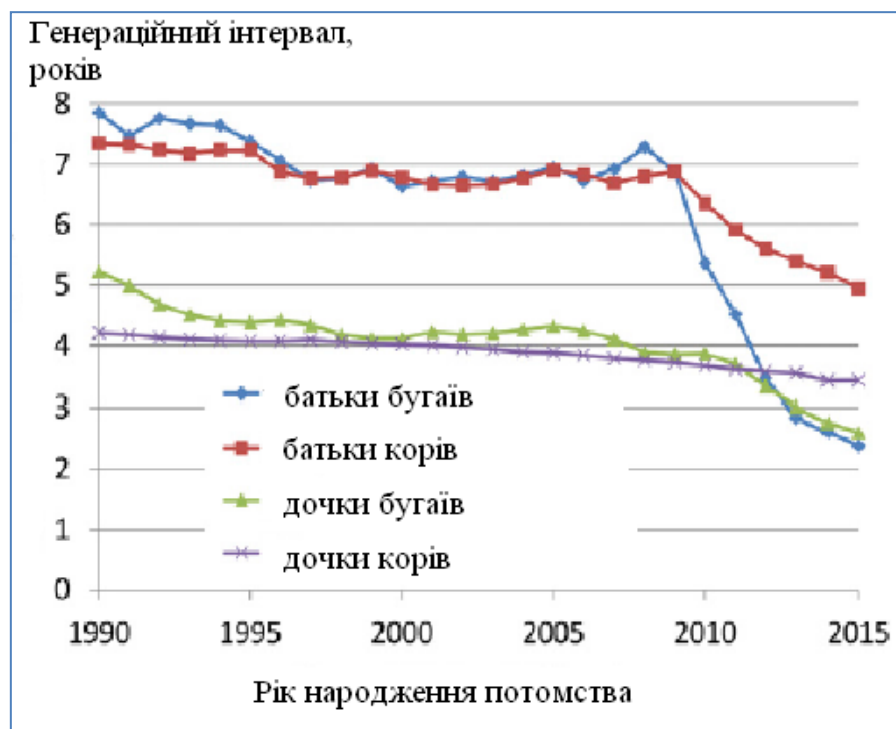


Рис. 11.31. Величина генераційного інтервалу голштинської породи США по чотирьох шляхах відбору [21]



Рис. 11.32. Середньорічний генетичний прогрес за надоем молока голштинської породи США [21]

Так, середньорічний генетичний прогрес за надоем молока збільшився зі 100 кг у 2010 році до більше ніж 180 кг у 2015 році. В цілому використання геномної селекції в голштинській породі США привело до збільшення генетичного прогресу на 50-100 % по ознакам молочної продуктивності і в 3-4 рази по ознакам з низьким рівнем успадковуваності, таким як вміст соматичних клітин в молоці і показники відтворення [21]

Інтенсифікація міжнародної торгівлі племінною продукцією, передусім замороженою спермою бугаїв-плідників молочних і комбінованих порід, привела до необхідності розробки методів порівняння оцінок їх генетичної цінності. В 1970-х роках **організація по продовольству і сільському господарству ООН (англ. Food and Agriculture Organization, скорочено FAO)** провела експеримент, в ході якого 30000 тис. корів польської чорно-рябої молочної породи осіменяли спермою (біля 80000 доз) бугаїв голштинської породи з 10 країн світу. Результати експерименту свідчили про значну перевагу голштинських бугаїв з північної Америки (США і Канада). Проте подальші дослідження показали, що оцінки племінної цінності цих бугаїв, отримані у північній Америці, не співпадали з оцінками, отриманими в популяціях з

нижчим рівнем продуктивності. У зв'язку з цим в 1983 році **Європейська Асоціація по тваринництву** (англ. **European Association for Animal Production**, скорочено **EAAP**), **Міжнародна молочна федерація** (англ. **International Dairy Federation**, скорочено **IDF**) і **Міжнародний комітет з обліку в тваринництві** (англ. **International Committee for Animal Recording**, скорочено **ICAR**) за підтримки FAO заснували **Міжнародну службу з оцінки бугаїв** (англ. **International Bull Evaluation Service**, скорочено **INTERBULL**). У 1988 році INTERBULL увійшов до складу ICAR як постійний підкомітет. У 1991 році в г.Упсала (Швеція) був створений INTERBULL-центр. Одним з основних завдань служби INTERBULL є регулярне проведення міжнародної оцінки генетичної цінності бугаїв-плідників молочних і комбінованих порід на основі національних оцінок. Дана оцінка здійснюється з використанням **методу багатовимірної оцінки в розрізі країн** (англ. **multiple-trait across country evaluation**, скорочено **MACE**), розроблений Л.Р.Шеффером [45]. Цей метод дозволяє використовувати різні значення генетичної і середовищної дисперсій (а отже, і різні значення коефіцієнтів успадковуваності) в різних країнах, а також враховує генетичні кореляції між країнами (таблиця 11.6).

Таблиця 11.6.

Генетичні стандартні відхилення (по діагоналі) і генетичні кореляції (під діагоналлю) між значеннями надою молока у корів голштинської породи декількох країн [62]

Країна		1	2	3	4	5	6	7	8
1	Канада	407							
2	Німеччина	0,91	288						
3	Франція	0,92	0,88	352					
4	Італія	0,93	0,87	0,92	291				
5	Нідерланди	0,93	0,92	0,94	0,90	323			
6	США	0,96	0,90	0,92	0,96	0,93	711		
7	Нова Зеландія	0,80	0,77	0,82	0,80	0,80	0,78	153	
8	Австралія	0,80	0,77	0,84	0,78	0,81	0,79	0,90	212

Схематично оцінка на основі методу MACE представлена на рис. 11.33. INTERBULL-центр збирає національні оцінки бугаїв і, використовуючи метод MACE, здійснює перерахунок цих оцінок, в результаті чого кожний бугай отримує нові оцінки племінної цінності окремо для кожної країни, в тому числі для тих країн, в яких відсутні його дочки.

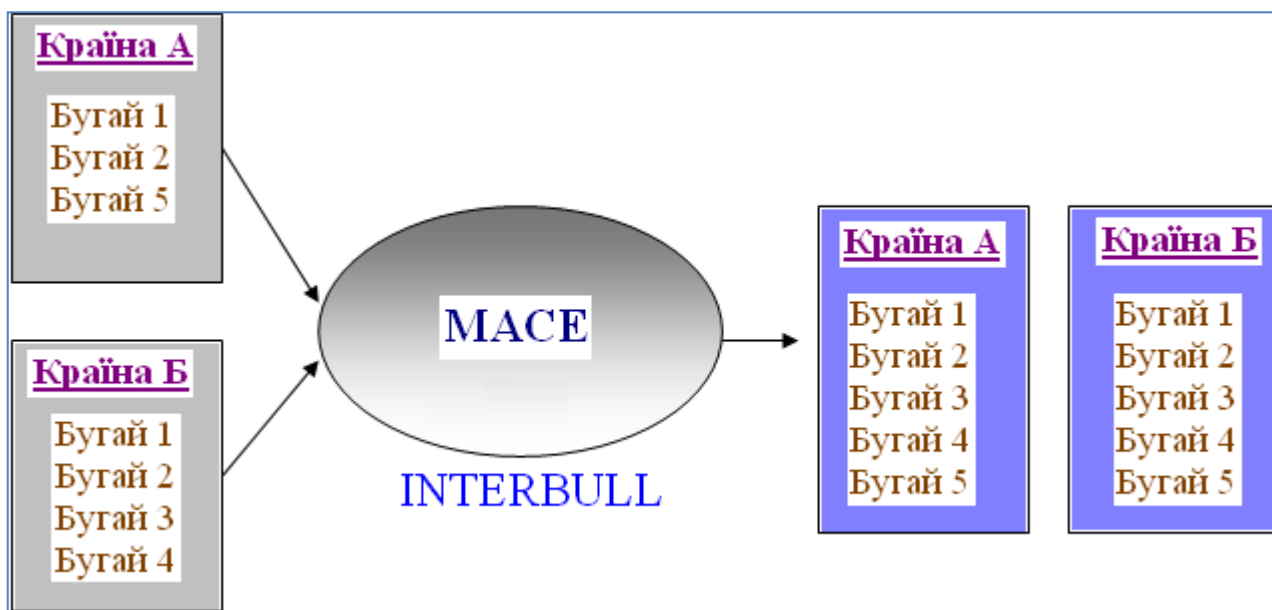


Рис. 11.33. Принципова схема міжнародної оцінки генетичної цінності бугаїв службою INTERBULL

На сьогоднішній день членами INTERBULL є більше 20 країн. Міжнародна оцінка бугаїв проводиться за ознаками молочної продуктивності, лінійної оцінки ознак будови тіла, відтворення, тривалості продуктивного життя, здоров'я і працездатності.

Окрім генетичного покращення економічно важливих ознак, значної уваги в селекції молочної худоби потребують спадкові (генетичні) дефекти (таблиця 11.7).

За даними Дж. Коула з співавторами [11], щорічні втрати від спадкових рецесивних дефектів внаслідок погіршення відтворення і пренатальної (до пологів) смертності телят у молочному скотарстві США складають біля 11 млн. доларів.

Таблиця 11.7.

Основні спадкові аномалії великої рогатої худоби [30]

Спадкова аномалія	Генна мутація
Дефіцит адгезії лейкоцитів у великої рогатої худоби (англ. Bovine Leukocyte Adhesion Deficiency, BLAD)	Інтегрин $\beta 2$ (ITGB2)
Betamannosidosis	Mannosidase βA , Lysosomal (MANBA)
Citrullinemia Argininosuccinate Synthetase (Ass)	Заміна цитозину на тімін в екзоні 5
(англ. Deficiency of uridine monophosphate synthase, DUMS)	Уридинмонофосфат Synthetase (UMPS)
Комплексна хребетна потворність (англ. Complex Vertebral Malformation, CVM)	UDP-Nacetylglucosamine
Зміна статі (англ. Sex Reversal)	Регіон Y-хромосоми, який визначає жіночу стать (SRY)
Дефіцит фактора XI (англ. Factor XI Deficiency)	Фактор XI коагуляції крові
(англ. Renaltubular Dysplasia)	Клаудін 16 (CLDN-16)
(англ. Congenital Myasthemic Syndrome)	Cholinergic receptor, nicotinic, epsilon polypeptide 470 del20 in exon 5 leads to frame shift followed by premature stop codon
Гаплотип, пов'язаний з дефіцитом холестеролу (англ. Haplotype associated with Cholesterol Deficiency, HCD)	-

Існує декілька підходів щодо запобігання або принаймні зниження негативних наслідків спадкових рецесивних дефектів [11]:

- 1) бракування тварин-носіїв генів, які обумовлюють такі дефекти (тобто тварин, які є гетерозиготними за цими генами, але у яких не проявляються відповідні симптоми); цей підхід має свої обмеження, оскільки такі тварини (особливо бугаї-плідники) часто мають високу генетичну цінність за ознаками продуктивності;
- 2) запобігання підбору бугаїв-носіїв до корів-носіїв;
- 3) корегування значень економічних селекційних індексів на можливі

економічні втрати від генетичних дефектів.

Досвід США в організації племінної роботи має велике значення, але існують деякі обмеження з його використання в умовах України. Одним з них є мала чисельність підконтрольної (племінної) частини (див розділ 1). За цих причин нам цікавий досвід скандинавських країн і особливо такої, як Норвегія, де загальна чисельність племінних корів коливається в межах 200 тис.

В багатьох випадках успіхи селекції червоної норвезької породи обумовлені системним підходом, який здійснюється компанією Geno Global з початку 60-х років минулого сторіччя (табл. 11.8).

Таблиця 11.8.

Норвезька система індивідуального обліку

Категорії учасників	Інформаційні потоки
Фермери	Продуктивність (надій, вміст жиру та білка, соматичні клітини тощо)
Ветеринари (ветеринарні компанії)	Здоров'я (діагностика, лікування, використання антибіотиків тощо)
Консультанти	Дані про корову для менеджменту (темперамент, легкість отелення, мертвонароджуваність, бракування тощо)
Служби штучного осіменіння	Функціональний екстер'єр (будова молочної залози, розміщення дійок тощо)
	Дані родоводу (контроль походження, зразки крові та сперми для аналізу достовірності походження тощо)
М'ясокомбінати (забійні цехи)	Дані після забою (кількість жиру, клас туші тощо)

Особливу увагу норвезькі селекціонери приділяють стану здоров'я та жорсткому контролю використання ветеринарних препаратів для лікування тварин або профілактики захворювань. В країні існує заборона на застосування препаратів для вакцинації тварин (див рис. 11.34), а в більшості випадків

використовуються методи «прямої» селекції, коли хворих тварин просто вибраковуюють із стада.

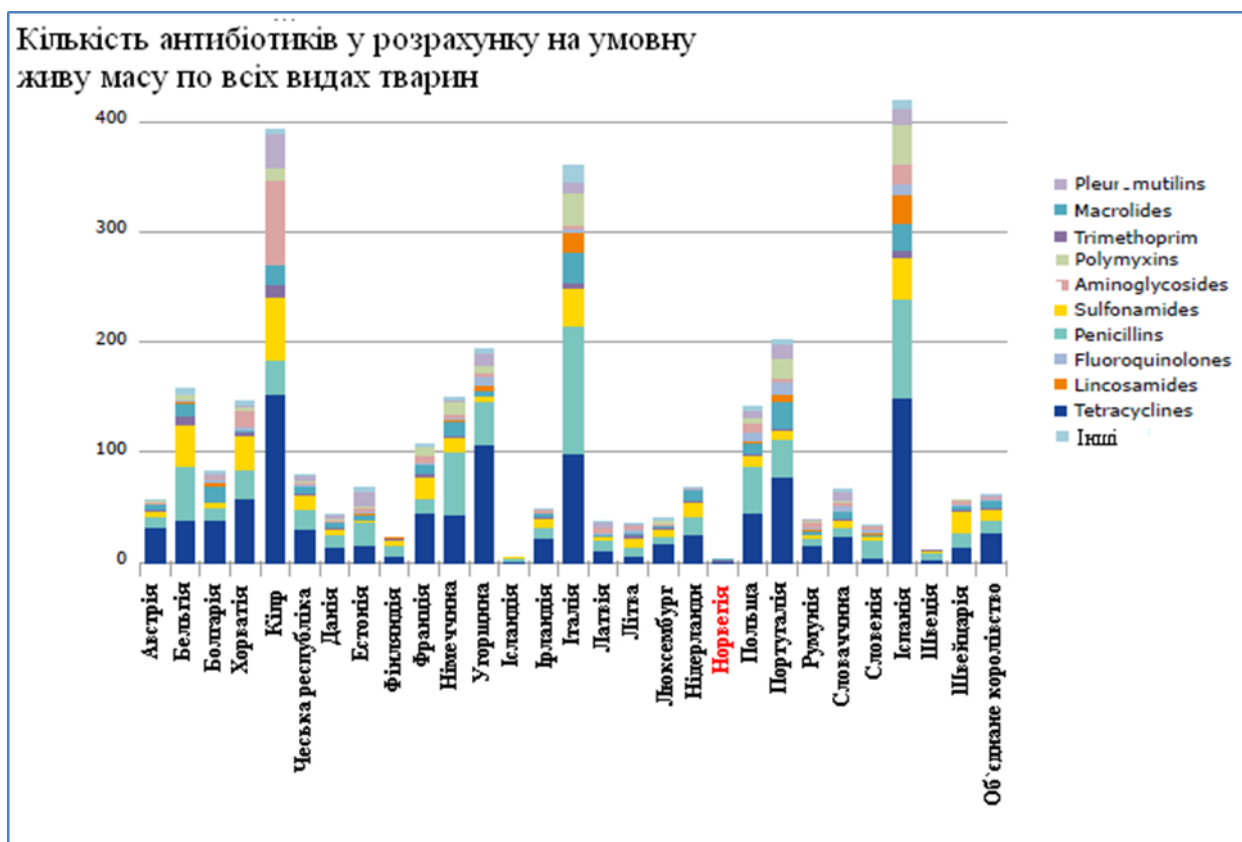


Рис. 11.34. Використання ветеринарних препаратів для лікування та профілактики захворювань в тваринництві різних країн [16]

Для генетичного покращення норвезької червоної породи використовується селекційна програма «HD Genomics» (див. рис.11.35). Згідно з цією програмою із загальної кількості щорічно народжуваних молодих бугайців породи відбирають 6000 гол. бугайців, яких генотипують, отримуючи геномні оцінки племінної цінності. З цих 6000 оцінених бугайців, випробувальна станція щорічно закупає 150 голів, яких відбирають на основі кращих геномних оцінок племінної цінності і показників фенотипу (екстер'єр). І в решті з цих 150 гол., відбирають 50–60 елітних бугайців з метою їх подальшого використання.

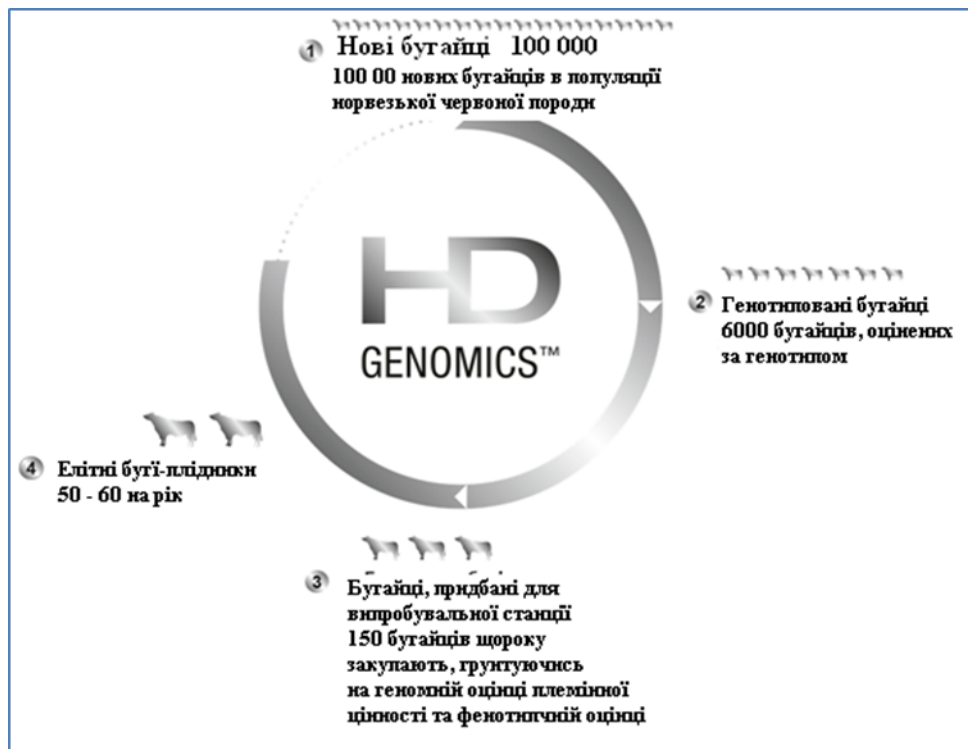


Рис. 11.35. Селекційна програма «HD Genomics», яка використовується для генетичного покращення норвезької червоної породи [63]

Враховуючи те, що 65–70 % усіх витрат на виробництво молока в грошовому еквіваленті складають корми, оцінка ефективності таких витрат на кінцеву продукцію займає першочергове значення. Разом з цим виробництво білка тваринного походження дуже часто піддається критиці через низький рівень перетворення рослинного білка на тваринний.

На думку деяких фахівців, необхідно враховувати той факт, що білки рослинного походження можуть бути неїстівними для людини, а їх трансформація можлива лише через свійських тварин. Дослідники багатьох країн зробили висновок, що між кількістю рослинного білка корму, який споживають тварини (вхідний протеїн) та тваринного білка молока (вихідний протеїн) існує різниця 27–53 % на користь вхідного протеїну, або має місце співвідношення 1,4–1,87 на користь вхідного протеїну (білка рослинного походження). Такі підходи наштовхують на думку про необхідність оцінки ефективного перетворення кормів на відповідну продукцію. Низка відповідних

дослідів започаткована в умовах дослідного господарства Норвезького університету наук про життя (Norwegian University of Life Sciences), де корівник обладнано індивідуальними годівницями для корів (Рис. 11.36.).



Рис. 11.36. Система годівниць для індивідуальної оцінки конверсії корму у молочних корів Norwegian University of Life Sciences

Таке технологічне рішення дозволяє провести індивідуальну оцінку споживання корму тваринами та їх «відповіддю» виробництвом певної кількості продукції (молоко з певним складом). Загальна технологія роздавання кормів на сучасних фермах базується на використанні роботів-кормороздавачів (рис. 11.37)



Рис. 11.37. Роботизована роздача кормів в умовах навчальної ферми Norwegian University of Life Sciences

Приклад використання оцінки оплати корму продукцією в умовах сучасних молочних комплексів наведено в розділі 12.

11.2. М'ясне скотарство

Системи виробництва яловичини є дуже різномірними з точки зору типів порід, умов середовища і вимог ринку щодо якості продукції. У країнах, які є головними виробниками яловичини (США, Канада, Південна Америка, Нова Зеландія і Австралія), її виробництво базується на екстенсивному випасі корів переважно британських м'ясних порід – герефордської, ангуської і шортгорнської, а також помісей цих порід. У деяких з цих країн (США, Канада і Австралія) цей екстенсивний режим випасу завершується інтенсивним періодом відгодівлі на відгодівельних майданчиках [31].

У більшості європейських країн більше ніж 50% яловичини отримують від корів молочних і комбінованих порід, а також від помісей молочних і м'ясних порід. В той же час деякі європейські країни, наприклад Велика Британія, мають досить розвинене м'ясне скотарство [31].

Серед спеціалізованих м'ясних порід Європи найбільш поширеними є французькі породи, особливо Шароле і Лімузин, а також Британські, особливо Герефорд і Ангус.

На рис. 11.38 – 11.43 наведені фото корів деяких м'ясних порід [22].



Рис. 11.38. Фото корів ангуської породи
(Велика Британія)



Рис. 11.39. Фото корови
герефордської породи (Велика Британія)



Рис .11.40. Фото бугая породи Шароле (Франція)



Рис. 11.41. Фото корови породи лімузин (Франція)



Рис .42. Фото корови породи Шортгорн (Велика Британія)



Рис .43. Фото корови кіанської породи (Італія)

Традиційно в м'ясному скотарстві проводиться облік живої ваги і середньодобового приросту у певному віці, а також взяття промірів тіла, оцінка розвитку мускулатури (обмускуленості) живих тварин і після забійних показників туші.

У 1970–1980-х роках були розроблені мобільні ультразвукові сканери, що дозволило вимірювати товщину жиру і мускул у живих тварин. Такі вимірювання проводяться на центральних випробувальних станціях. Використання таких станцій дозволяє також проводити індивідуальний облік споживання корму, що дозволяє здійснювати генетичну оцінку м'ясної худоби за показниками конверсії корму.

В таблиці 11.9 наведено основні селекційні ознаки м'ясної худоби.

Таблиця 11.9.

Основні селекційні ознаки м'ясної худоби [47]

Ознака	Коефіцієнт варіації (Cv), %	Коефіцієнт успадкованості, h^2
Вік першого отелення	5,7	0,06
Запліднюваність	61,8	0,17
Перинатальна смертність телят	674,1	0,10
Обхват мошонки	8,0	0,48
Жива маса при народженні	12,3	0,31
Жива маса при відлученні	12,3	0,24
Середньодобовий приріст після відлучення	13,7	0,31
Жива маса корови	12,1	0,50
Конверсія корму	11,0	0,32
Товщина жиру в районі спини	24,5	0,44
Обмускуленість	3,2	0,39
Мармуровість м'яса	34,1	0,38
Площа м'язового вічка	10,1	0,42
Ніжність м'яса	18,2	0,29

Міжнародний комітет з обліку у тваринництві (ICAR) розробив загальні рекомендації щодо оцінки будови тіла корів м'ясних порід за лінійною шкалою [28]. Оцінка проводиться за наступними показниками (рис. 11.44 – 11.80).

1. Довжина тіла (англ. body length)

Вимірюється від плечей до скакальних суглобів задніх кінцівок.

1 Коротке. (англ. short).

5 Середнє. (англ. intermediate).

9 Довге. (англ. long).

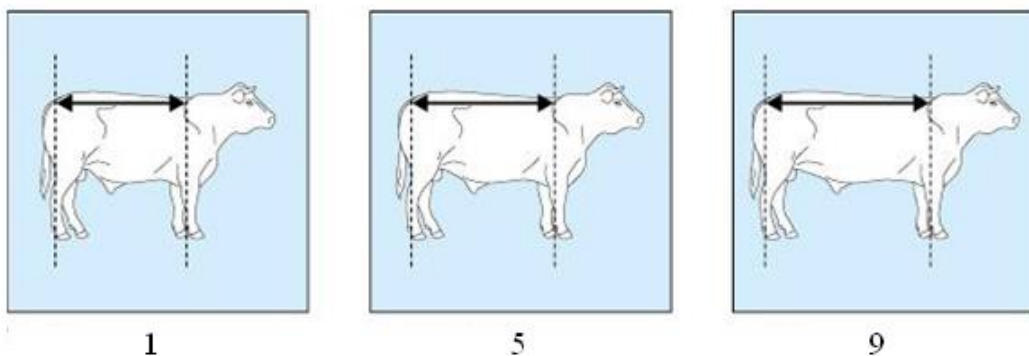


Рис. 11.44. Вимірювання довжини тіла м'ясної худоби

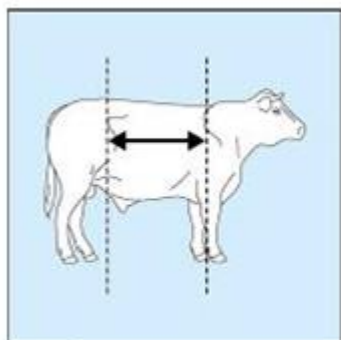
2.Довжина спини (англ. back length)

Вимірюється від плечей до бедра.

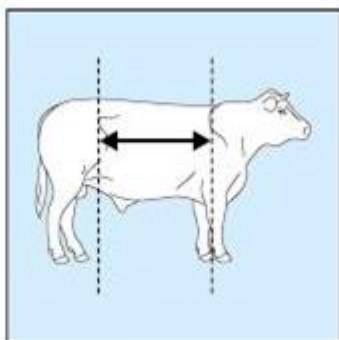
1 Коротке.(англ. short).

5 Середнє.(англ. intermediate).

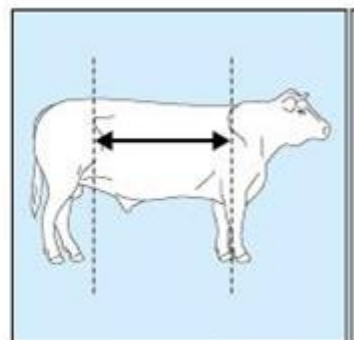
9 Довге. (англ. long).



1



5



9

Рис. 11.45. Вимірювання довжини спини м'ясної худоби

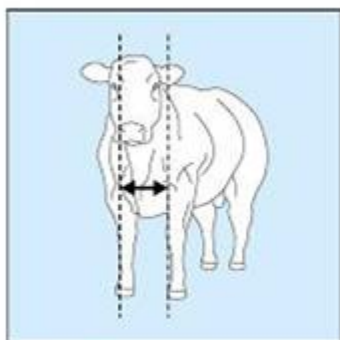
3.Ширина грудей (chest width)

Вимірюється на внутрішній поверхні грудей.

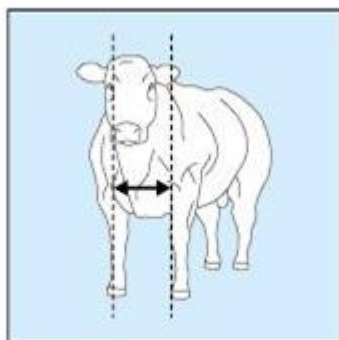
1 Вузька.(англ. narrow).

5 Середня.(англ. intermediate).

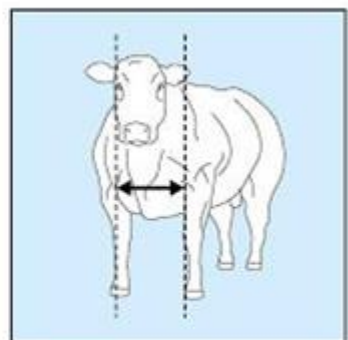
9 Широка. (англ. wide).



1



5



9

Рис. 11.46. Вимірювання ширини грудей м'ясної худоби

4.Ширина між маклаками (англ. thurl width)

1 Вузька.(англ. narrow).

5 Середня.(англ. intermediate).

9 Широка. (англ. wide).

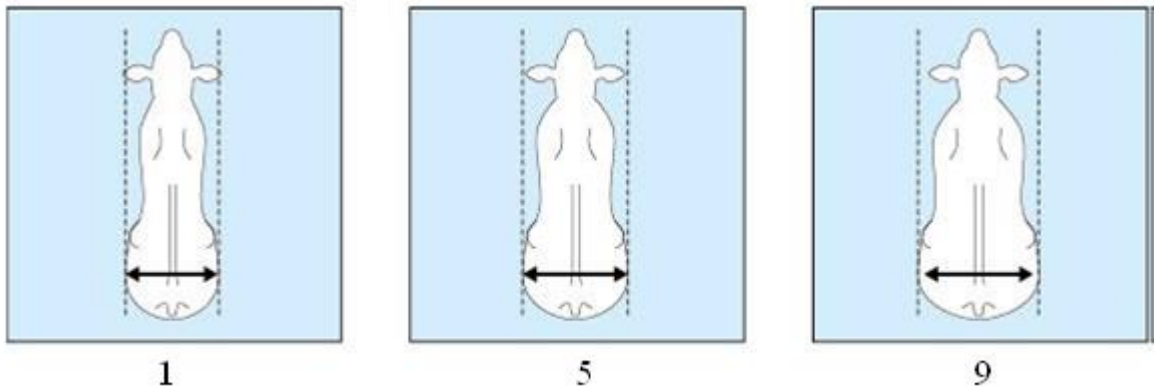


Рис. 11.47. Вимірювання ширини між маклаками м'ясної худоби

5.Глибина тіла (англ. body depth)

Вимірюється від верхньої поверхні спини до нижньої поверхні живота у найбільш глибокій точці незалежно від зросту.

1 Неглибока (англ. shallow)

5 Проміжна (англ. intermediate)

9 Глибока (англ. deep)

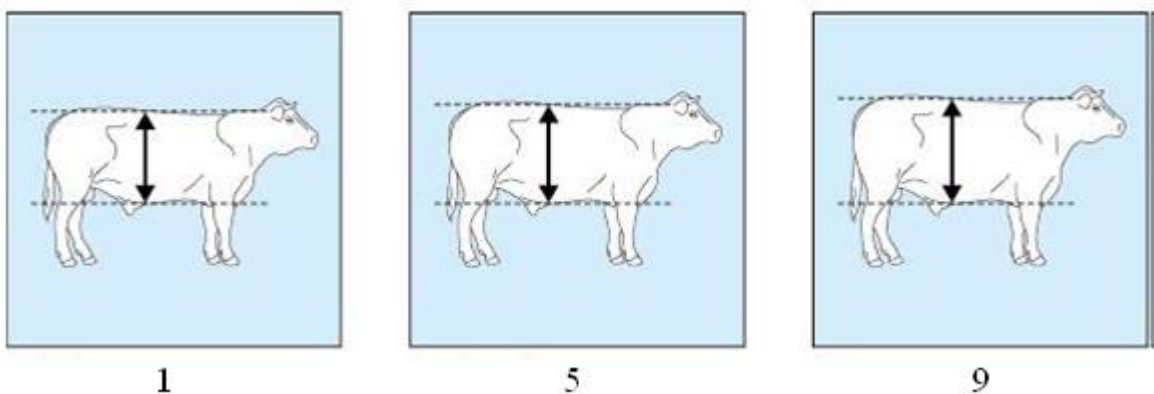


Рис. 11.48. Вимірювання глибини тіла м'ясної худоби

6. Глибина грудей (англ. chest depth)

Вимірюється від верхньої поверхні спини за плечима до нижньої поверхні живота за передніми кінцівками.

1 Неглибока (англ. shallow)

5 Проміжна (англ. intermediate)

9 Глибока (англ. deep)

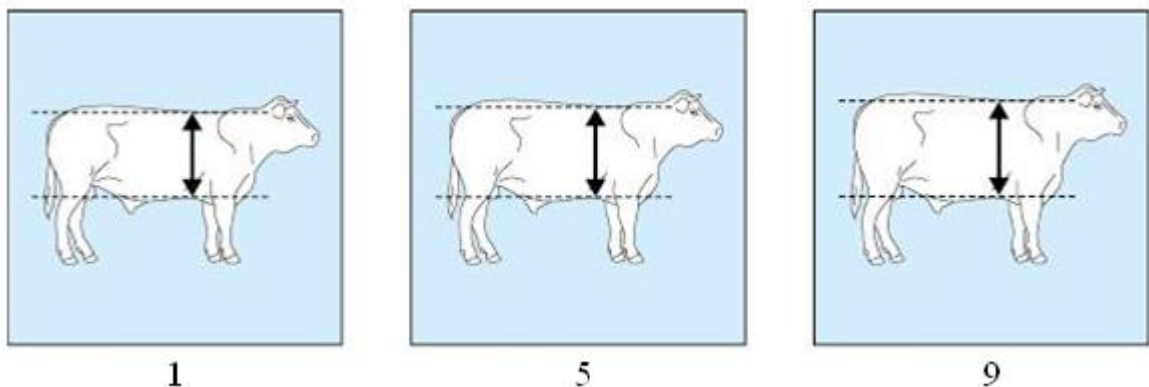


Рис. 11.49. Вимірювання глибини грудей м'ясної худоби

7. Глибина боку (англ. flankdepth)

Вимірюється від верхньої поверхні спини до нижньої поверхні живота перед задніми кінцівками.

1 Неглибокий (англ. shallow)

5 Проміжний (англ. intermediate)

9 Глибокий (англ. deep)

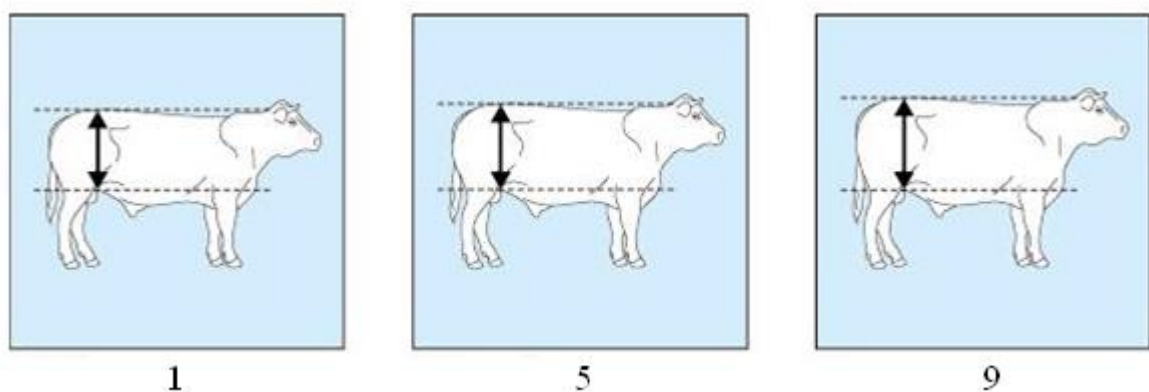


Рис. 11.50. Вимірювання глибини боку м'ясної худоби

8. Довжина крижів (англ. length of rump).

Відстань між маклаками і сідничними горбами.

1 Короткі (англ. short)

5 Проміжні (англ. intermediate)

9 Довгі (англ. long)

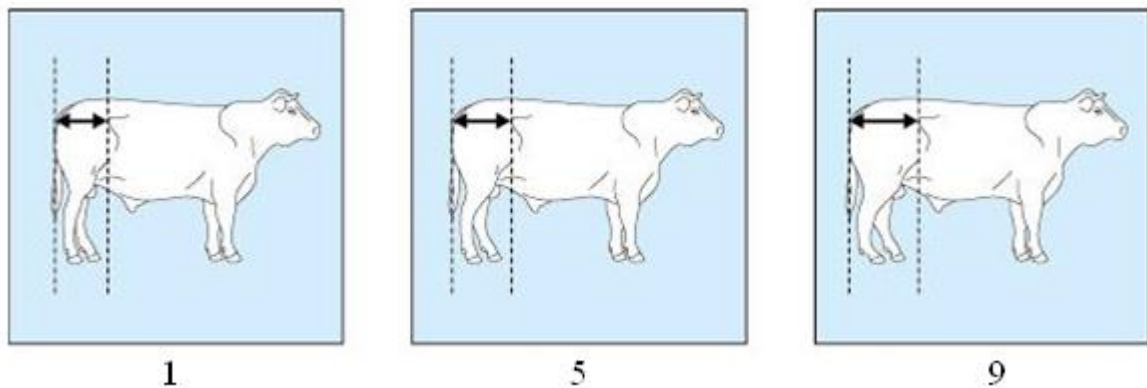


Рис. 11.51. Вимірювання довжини крижів м'ясної худоби

9. Висота у холці (англ. height at withers)

Вимірюється від верхньої поверхні спини між плечима до землі.

1 Низький (англ. short)

5 Проміжний (англ. intermediate)

9 Високий (англ. tall)

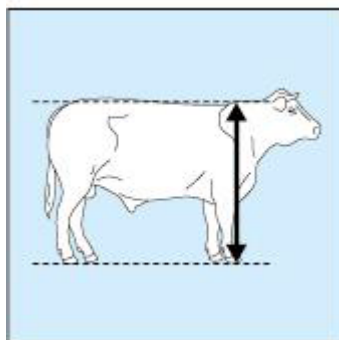


Рис. 11.52. Вимірювання висоти у холці м'ясної худоби

10. Висота у крижах (англ. height at rump)

Вимірюється від верхньої поверхні спини на рівні крижів до землі.

1 Низький (англ. short)

5 Проміжний (англ. intermediate)

9 Високий (англ. tall)

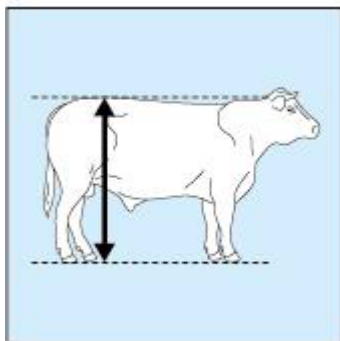


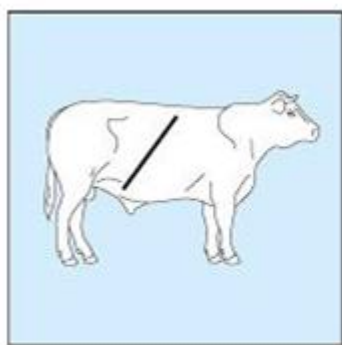
Рис. 11.53. Вимірювання висоти у крижах м'ясної худоби

11. Округлість ребер (англ. rounding in ribs)

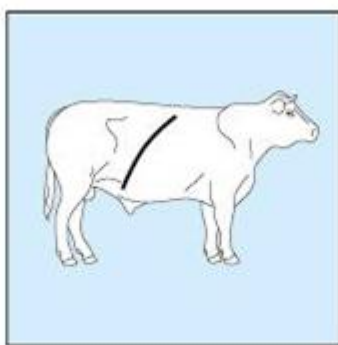
1 Плоскі (англ. flat)

5 Проміжні (англ. intermediate)

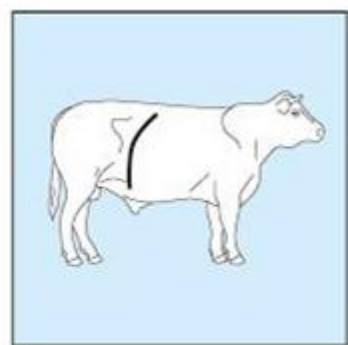
9 Округлі (англ. round)



1



5



9

Рис. 11.54. Вимірювання округлості ребер м'ясної худоби

12. Нахил крижів (англ. rump angle)

Вимірюється як кут нахилу крижів.

1 Високі сідничні горби (англ. high pins)

5 Проміжні (англ. intermediate)

9 Дуже нахилені (англ. extreme slope)

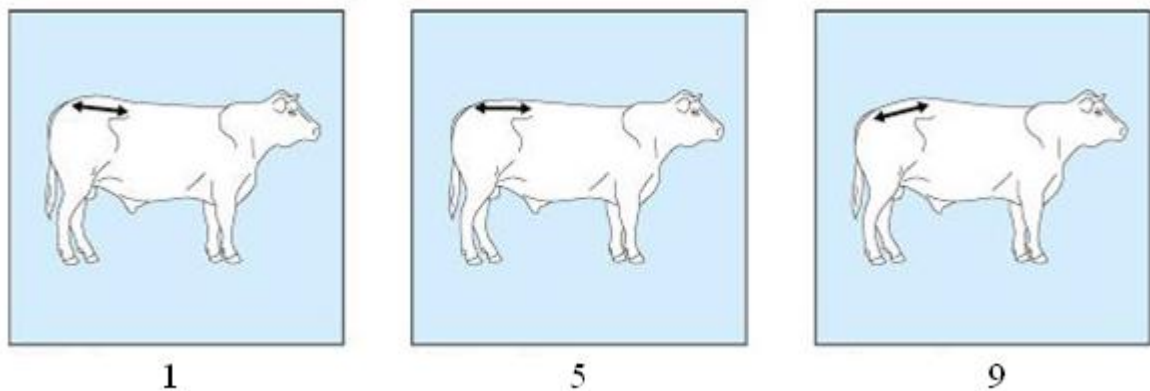


Рис. 11.55. Вимірювання нахилу крижів м'ясної худоби

13. Постановка кореню хвоста (англ. tail set)

1 Глибока (англ. deep)

5 Проміжна (англ. intermediate)

9 Опукла (англ. prominent)

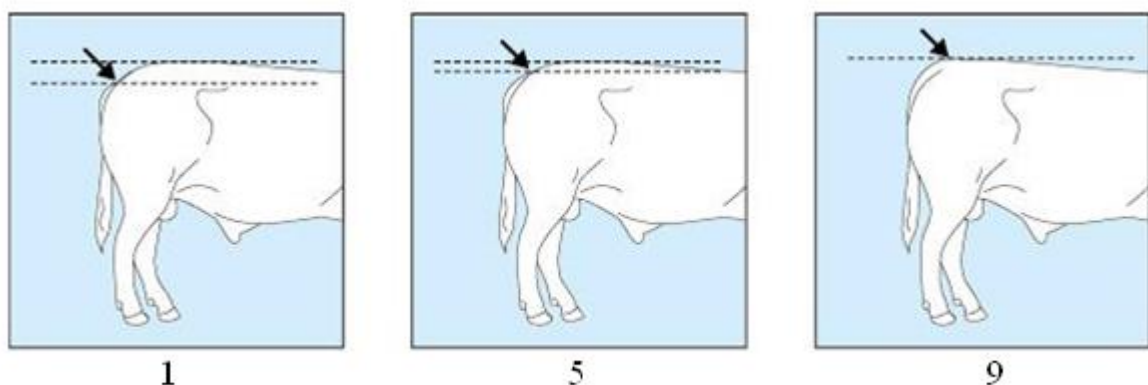


Рис. 11.56. Оцінка постанови кореню хвоста м'ясної худоби

14. Ширина між стегнами (англ. width at hips)

- 1 Вузька (англ. narrow)
- 5 Середня (англ. intermediate)
- 9 Широка (англ. wide)

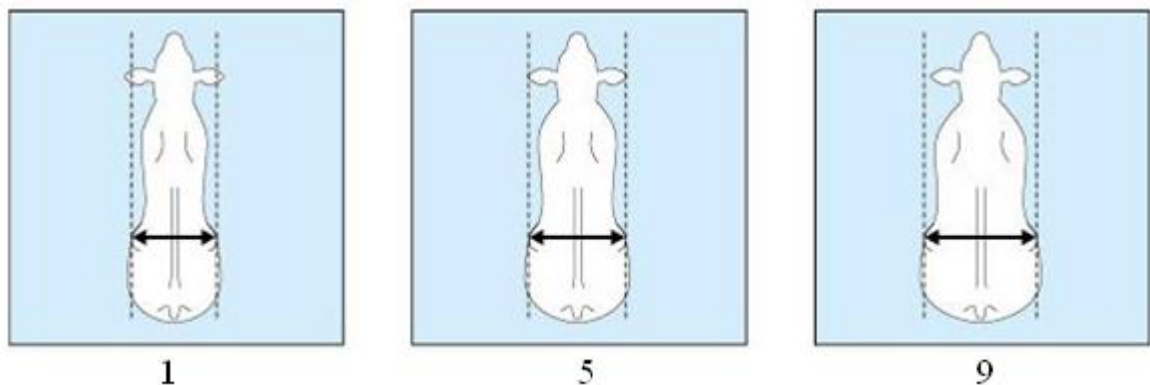


Рис. 11.57. Оцінка ширини між стегнами м'ясної худоби

15. Ширина між сідничними горбами (англ. width at pins)

- 1 Вузька (англ. narrow)
- 5 Середня (англ. intermediate)
- 9 Широка (англ. wide)

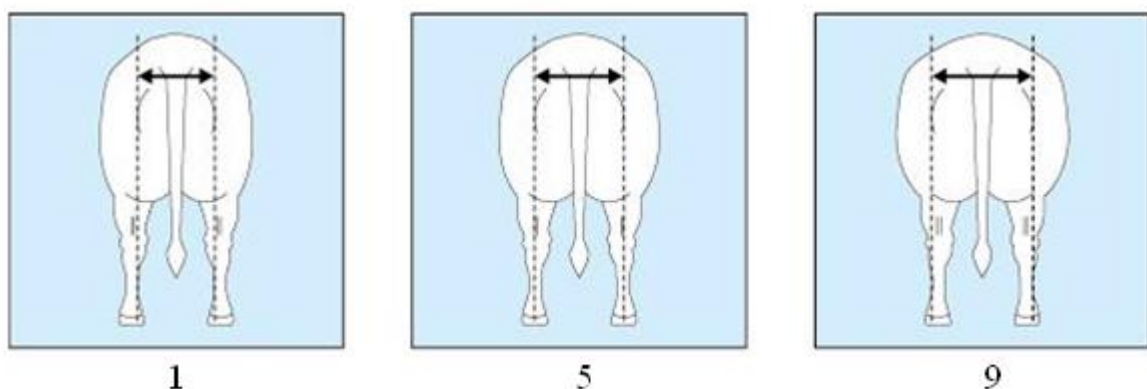


Рис. 11.58. Оцінка ширини між сідничними горбами м'ясної худоби

16. Обмускуленість лопаток зверху (англ. muscularity shoulder top view)

Оцінюється як відстань і обмускуленість між верхніми поверхнями лопаток.

1 Вузька (англ. narrow)

5 Середня (англ. intermediate)

9 Широка (англ. wide)

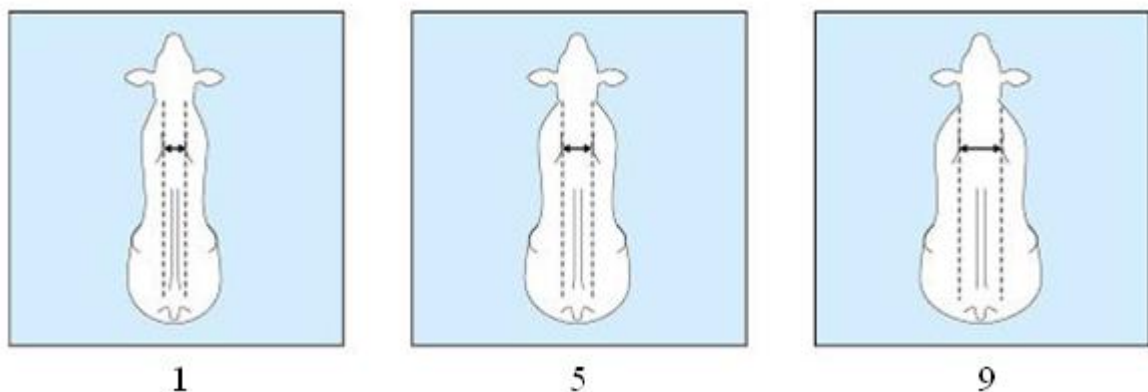


Рис. 11.59. Оцінка обмускуленості лопаток зверху м'ясної худоби

17. Обмускуленість лопаток збоку (англ. muscularity shoulder side view)

Оцінюється як товщина м'язів в зоні лопаток.

1 Тонкі (англ. thin)

5 Середні (англ. intermediate)

9 Товсті (англ. thick)

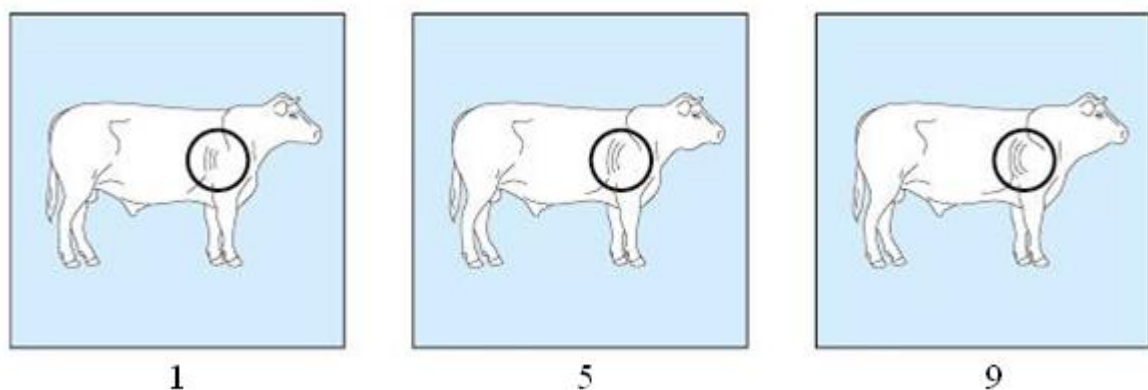


Рис. 11.60. Оцінка обмускуленості лопаток збоку м'ясної худоби

18. Ширина спини (англ. back width)

Вимірюється як ширина спини за лопатками.

1 Вузька (англ. narrow)

5 Середня (англ. intermediate)

9 Широка (англ. wide)

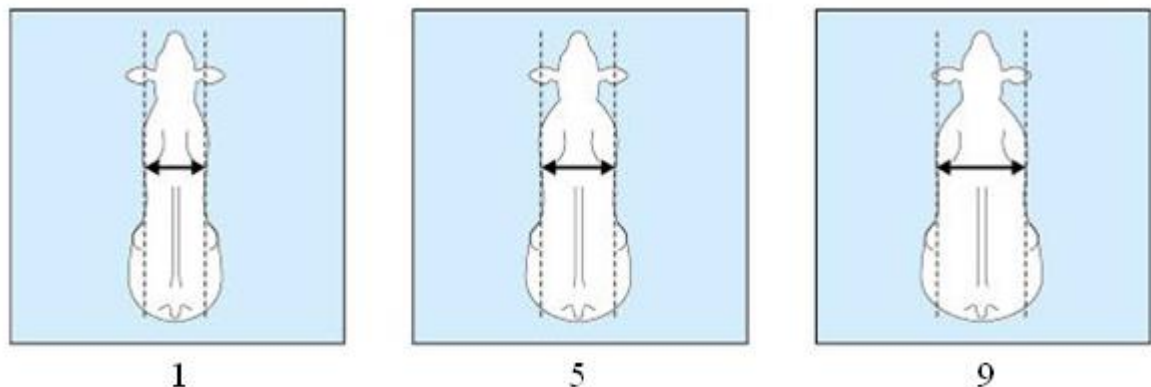


Рис. 11.61. Вимірювання ширини спини м'ясної худоби

19. Товщина попереку (англ. thickness of loin)

Вимірюється як товщина попереку після стегон перед останніми ребрами з правої сторони.

1 Тонкий (англ. thin)

5 Середній (англ. intermediate)

9 Товстий (англ. thick)

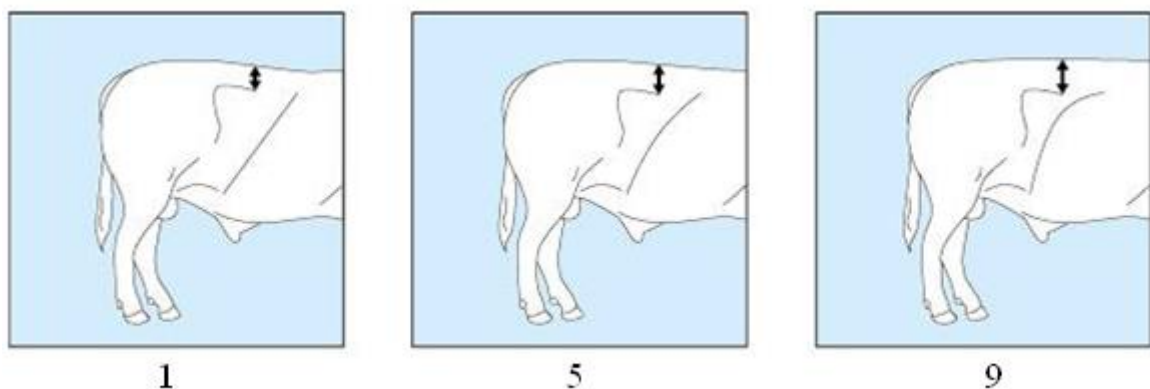


Рис. 11.62. Вимірювання товщини попереку м'ясної худоби

20. Округлість стегон збоку (англ. thigh rounding side view)

Оцінюється як округлість стегон за вертикальною лінією між сідничними горбами і маклаками.

1 Плоскі (англ. flat)

5 Проміжні (англ. intermediate)

9 Округлі (англ. round)

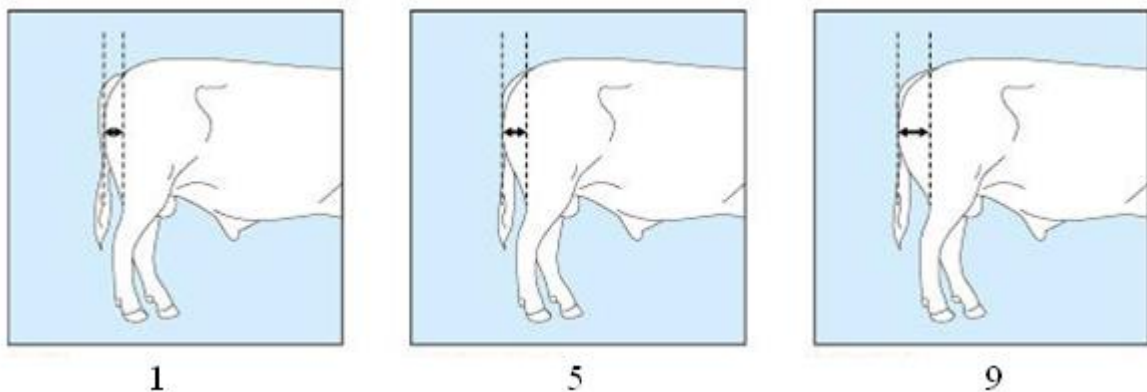


Рис. 11.63. Вимірювання округлості стегон збоку м'ясної худоби

21. Ширина стегон ззаду (англ. thigh width rear view)

1 Вузькі (англ. narrow)

5 Середні (англ. intermediate)

9 Широкі (англ. wide)

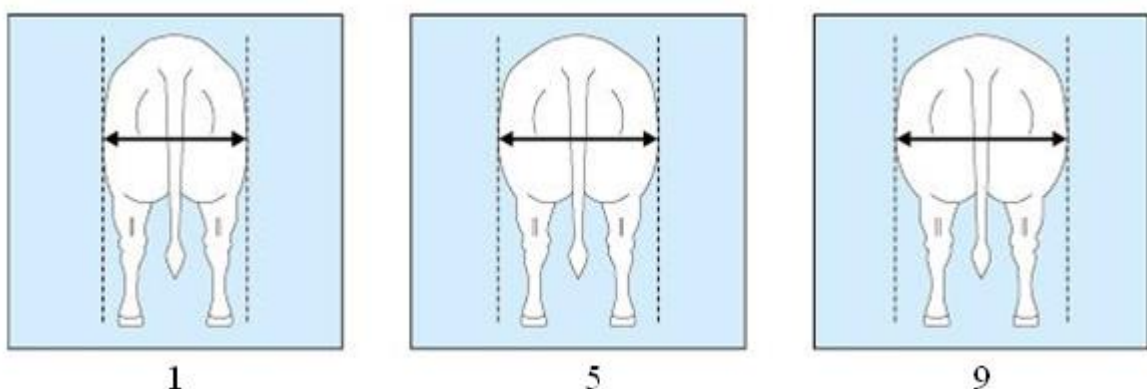


Рис. 11.64. Вимірювання ширини стегон ззаду м'ясної худоби

22. Довжина стегон (англ. thigh length)

Вимірюється як довжина між сідничними горбами і місцем прикріплення стегон до задніх кінцівок.

1 Короткі (англ. short)

5 Проміжні (англ. intermediate)

9 Довгі (англ. tall)

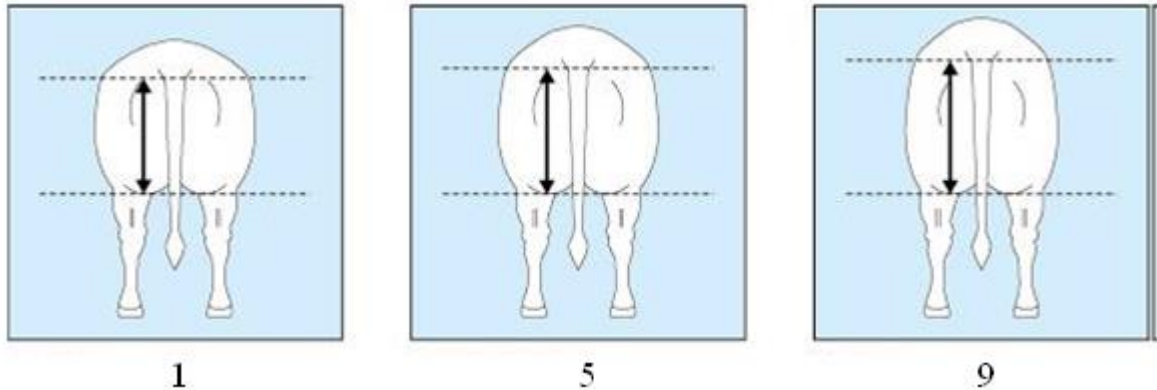


Рис. 11.65. Вимірювання довжини стегон м'ясної худоби

23. Стан вгодованості (англ. body condition score)

Оцінюється як жирове покриття на хвості і крижах.

1 Низький. (англ. poor).

5 Середній. (англ. intermediate).

9 Багато жиру. (англ. grosslyfat).

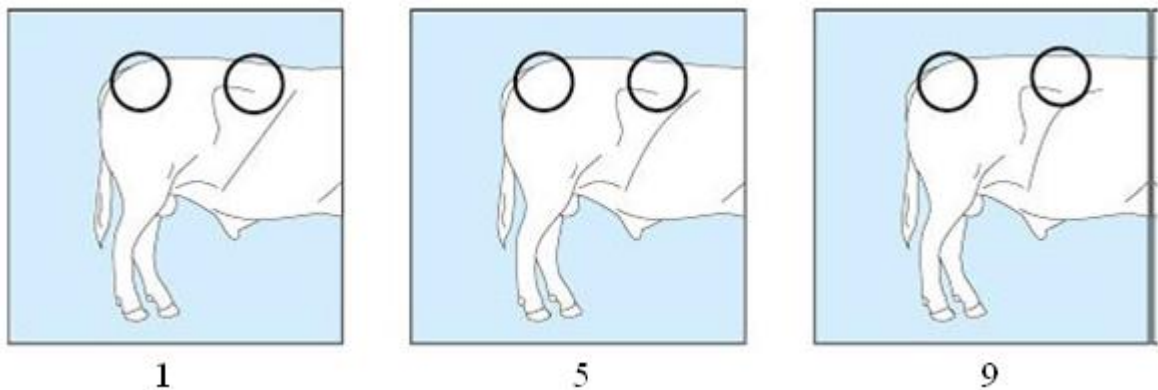


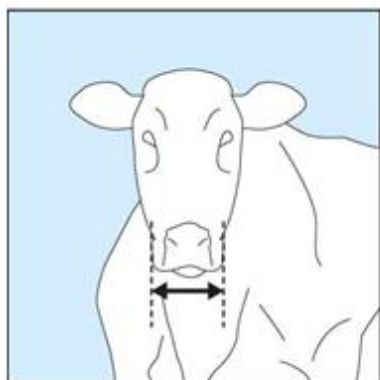
Рис. 11.66. Оцінка стану вгодованості м'ясної худоби

24. Ширина морди (англ. muzzle width)

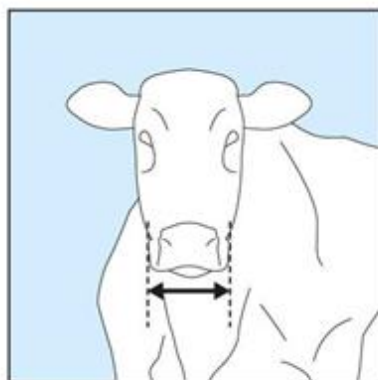
1 Вузька (англ. narrow)

5 Середня (англ. intermediate)

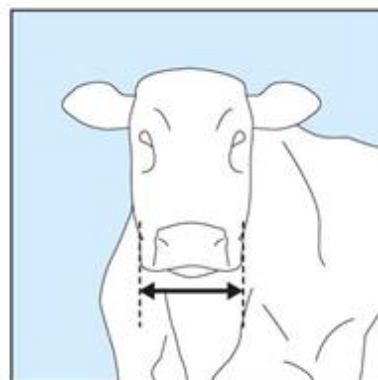
9 Широка (англ. wide)



1



5



9

Рис. 11.67. Оцінка ширини морди м'ясної худоби

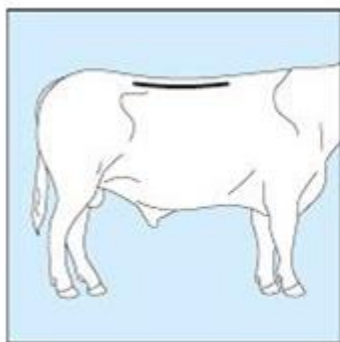
25. Лінія спини (англ. top line)

Лінія спини від плечей до стегон.

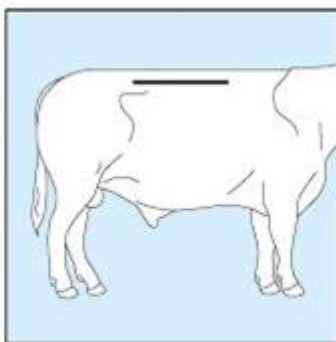
1 Слаба, запала (англ. weak, concave)

5 Проміжна (англ. intermediate)

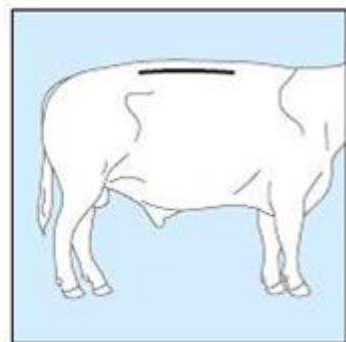
9 Сильна, опукла (англ. strong, convex)



1



5



9

Рис. 11.68. Оцінка лінії спини м'ясної худоби

26. Товщина шкіри (англ. skin thickness)

1 Тонка.(англ. thin).

5 Середня.(англ. intermediate).

9 Товста. (англ. thick).

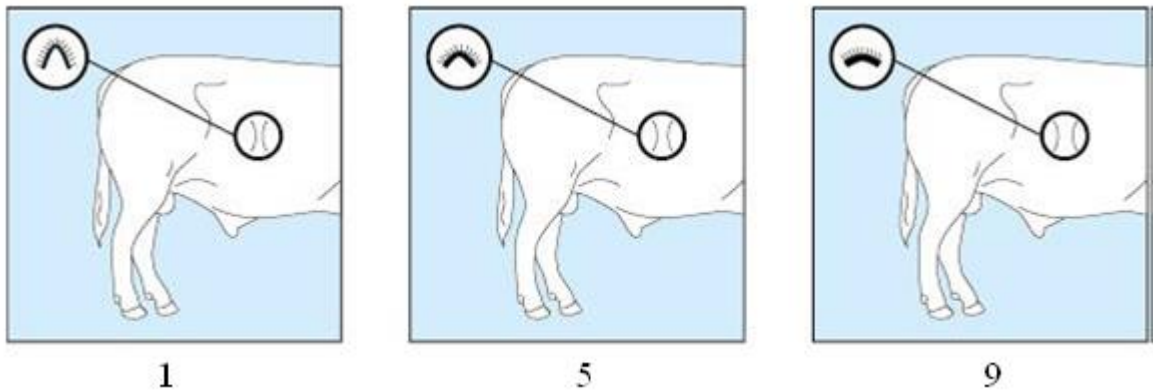


Рис. 11.69. Оцінка товщини шкіри м'ясної худоби

27. Передні кінцівки вид спереду (англ. front legs front view)

Оцінюється як напрямок копит передніх кінцівок.

1Копита всередину.(англ. toesin).

5 Проміжний.(англ. intermediate).

9Копита назовні. (англ. toesout).

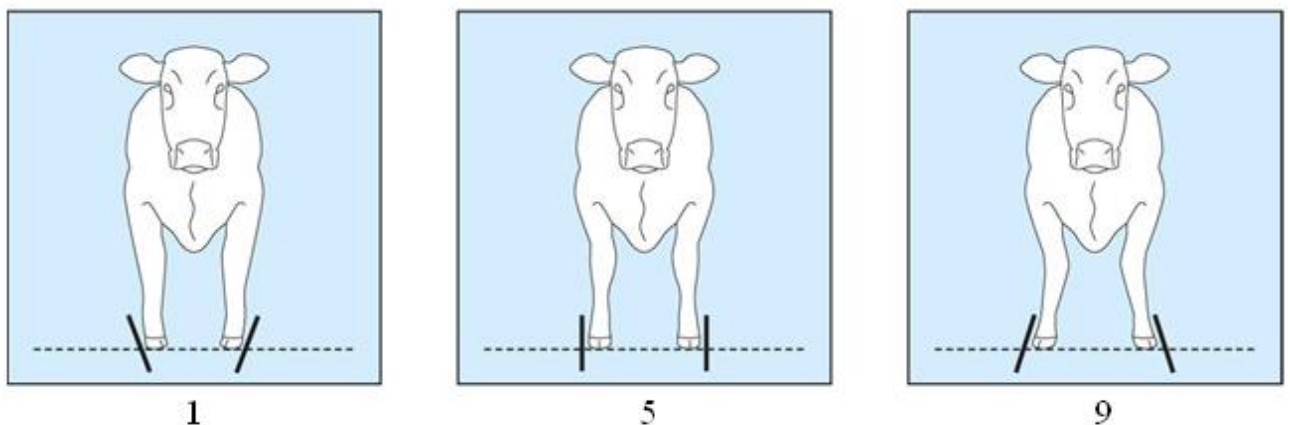


Рис. 11.70. Оцінка передніх кінцівок вид спереду м'ясної худоби

28. Бабки передніх кінцівок, вид збоку (англ. fore pasterns side view)

Оцінюється як кут нахилу бабок передніх кінцівок відносно землі.

1 Пологий.(англ. low).

5 Проміжний.(англ. intermediate).

9 Крутий. (англ. steep).

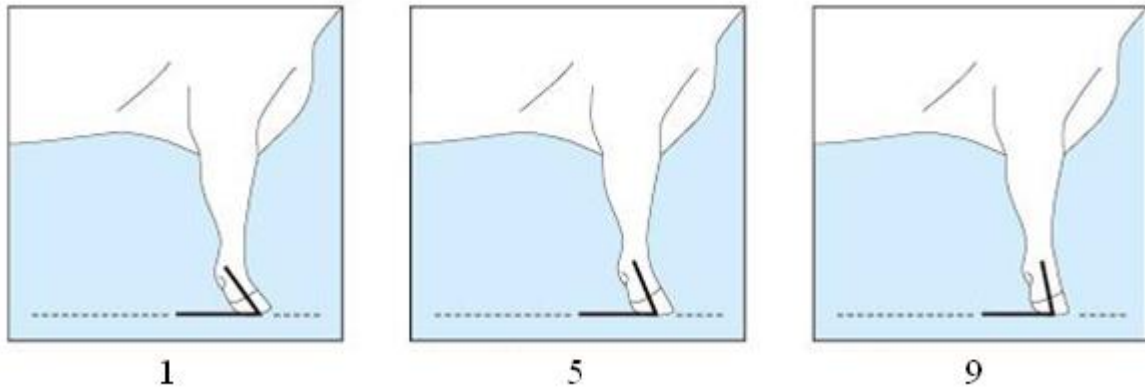


Рис. 11.71. Оцінка бабок передніх кінцівок вид збоку м'ясної худоби

29. Задні кінцівки вид ззаду (англ. rear legs rear view)

Оцінюється як напрямок задніх кінцівок ззаду.

1 Копита всередину.(англ. toes in).

5 Проміжний.(англ. intermediate).

9 Копита назовні. (англ. toes out).

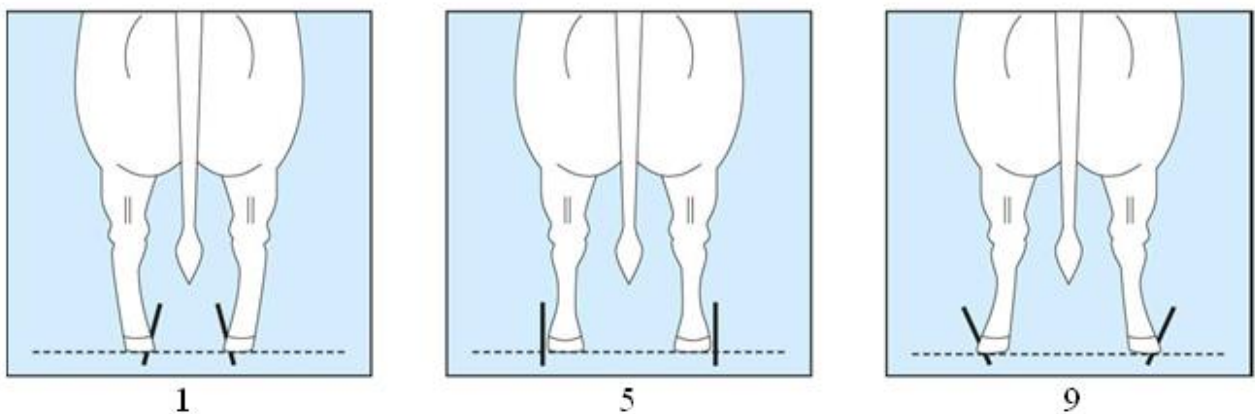


Рис. 11.72. Оцінка задніх кінцівок вид ззаду м'ясної худоби

30. Задні кінцівки вид збоку (англ. rear legs side view)

Оцінюється як кут в районі заплюсни.

1 Прямі.(англ. straight).

5 Проміжні.(англ. intermediate).

9 Серповидні. (англ. sickled).

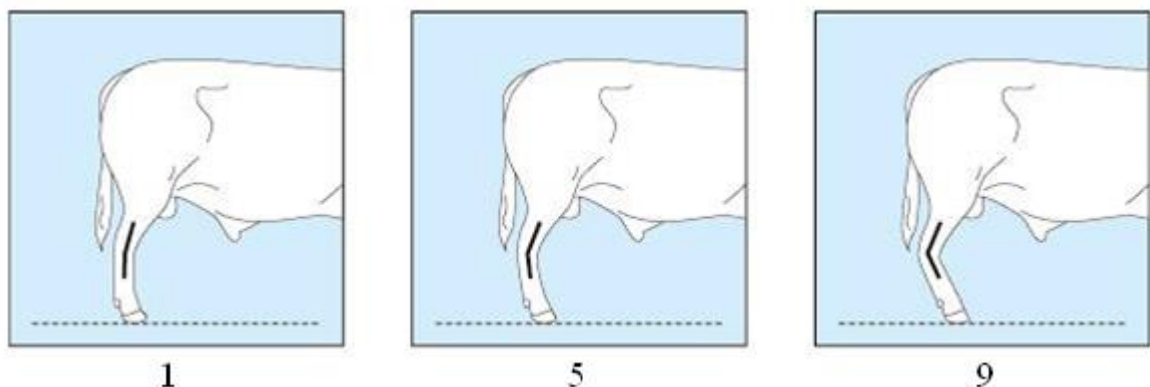


Рис. 11.73. Оцінка задніх кінцівок вид ззаду м'ясної худоби

31. Бабки задніх кінцівок, вид збоку(англ. hind pasterns side view)

Оцінюється як кут нахилу бабок задніх кінцівок відносно землі.

1 Пологий.(англ. low).

5 Проміжний.(англ. intermediate).

9 Крутий. (англ. steep).

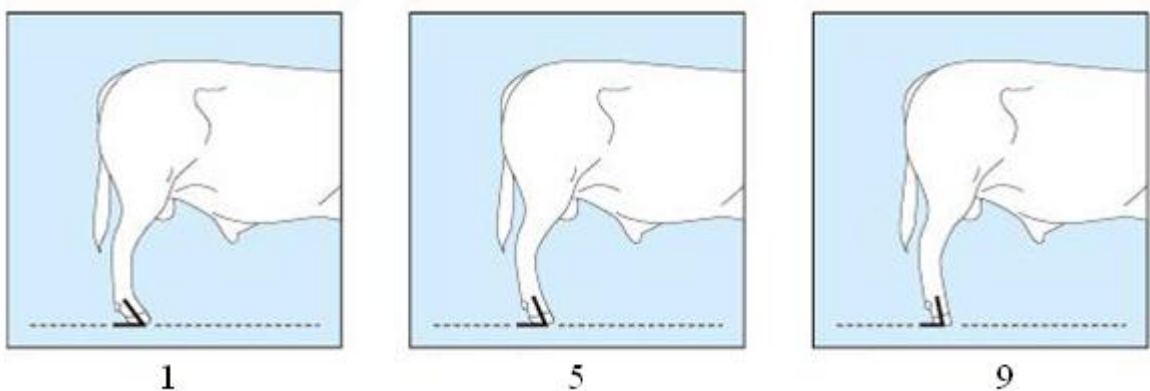


Рис. 11.74. Оцінка бабок задніх кінцівок вид збоку м'ясної худоби

32. Кут нахилу ратиць (англ. claw angle)

Оцінюється як кут нахилу ратиць задніх кінцівок.

1 Пологий.(англ. low).

5 Проміжний.(англ. intermediate).

9 Крутий. (англ. steep).

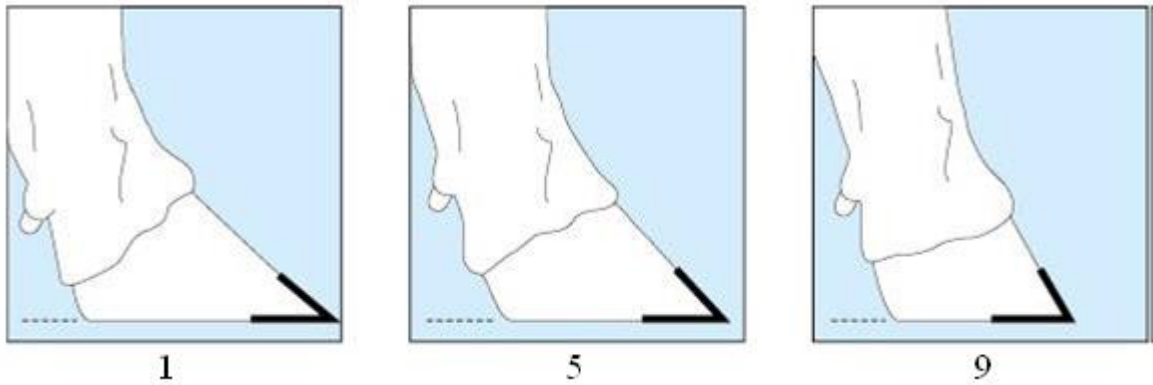


Рис. 11.75. Оцінка куту нахилу ратиць задніх кінцівок вид збоку м'ясної худоби

33. Товщина кістки (англ. thickness of bone)

Оцінюється як товщина кістки передніх кінцівок в районі п'ястка.

1 Тонка.(англ. thin).

5 Середня.(англ. intermediate).

9 Товста. (англ. thick).

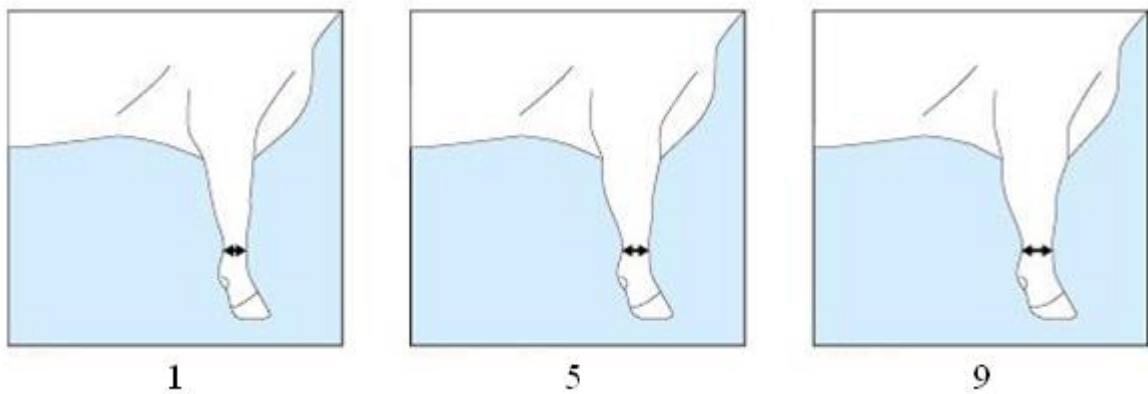


Рис. 11.76. Оцінка товщини кістки м'ясної худоби

34. Товщина дійок (англ. teat thickness)

Оцінюється як товщина передніх дійок в їх середній частині.

1 Тонкі.(англ. thin).

5 Середні.(англ. intermediate).

9 Товсті. (англ. thick).

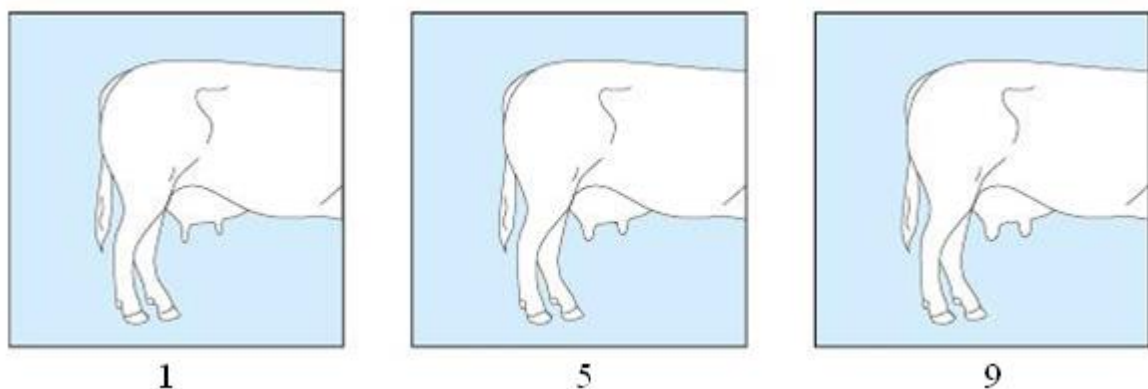


Рис. 11.77. Оцінка товщини дійок м'ясної худоби

35. Довжина дійок (англ. teat length)

Оцінюється як довжина передніх дійок.

1 Короткі.(англ. short).

5 Середні.(англ. intermediate).

9 Довгі.(англ. long).

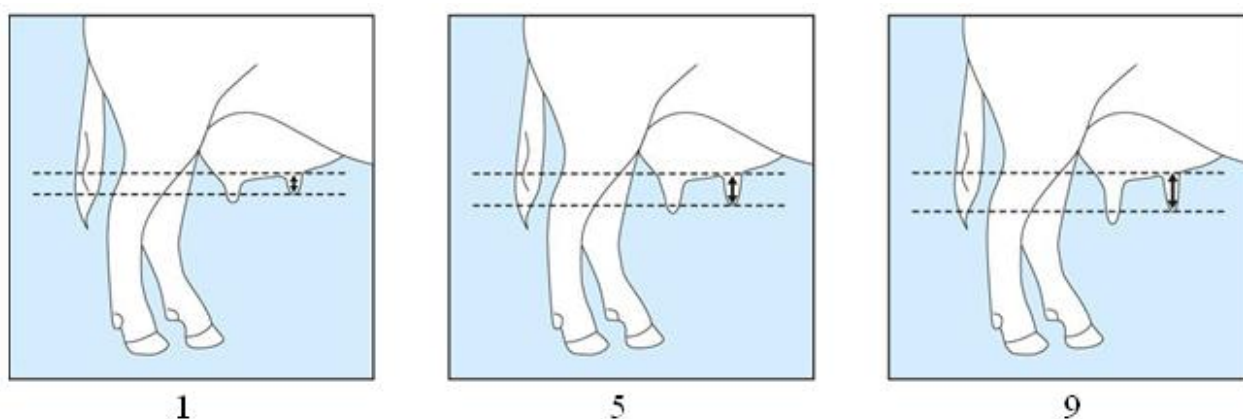


Рис. 11.78. Оцінка довжини дійок м'ясної худоби

36. Рівновага вимені (англ. udder balance)

Оцінюється як рівновага дна між передніми і задніми чвертями вимені.

1 Передні чверті вище ніж задні.(англ. front quarter higher than rear quarter).

5 Проміжний.(англ. intermediate).

9 Передні чверті нижче ніж задні.(англ. front quarter higher than rear quarter).

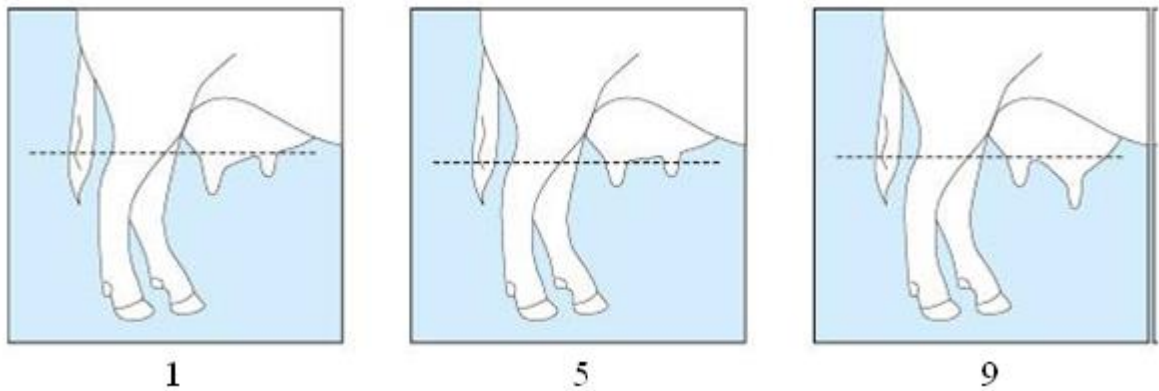


Рис. 11.79. Оцінка рівноваги вимені м'ясної худоби

37. Глибина вимені (англ. udder depth)

Оцінюється як відстань між верхньою частиною і дном вимені, вид збоку.

1 Глибоке.(англ. deep).

5 Проміжне.(англ. intermediate).

9 Неглибоке.(англ. shallow).

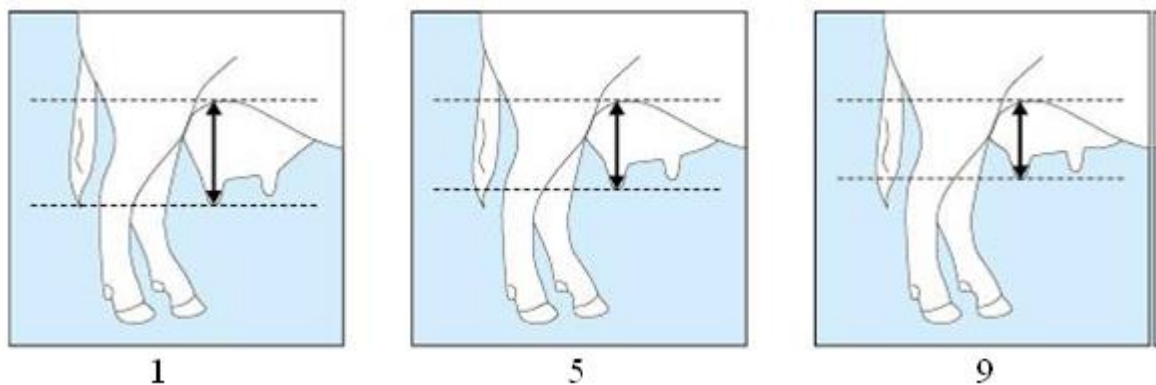


Рис. 11.80. Оцінка глибини вимені м'ясної худоби

Селекція м'ясної худоби включає дві схеми: **оцінка за власною продуктивністю (англ. performance testing)** і **оцінка по потомству (англ. progeny testing)**. Оцінка за власною продуктивністю здійснюється за ознаками, облік яких проводиться до відлучення. У багатьох країнах після оцінки за власною продуктивністю проводиться оцінка бугаїв по потомству, і на кожному з цих етапів здійснюється відбір тварин.

Генетична оцінка м'ясної худоби проводиться з використанням методу BLUP, при цьому по деяких ознаках (наприклад, вага при народженні і відлученні) враховуються як прямі, так і материнські генетичні ефекти (див. розд. 6.4.2.4). В деяких країнах оцінки виражаються як **очікувані різниці потомства (англ. expected progeny difference, EPD)**. Очікувана різниця потомства дорівнює половині оцінки племінної цінності.

На сьогоднішній день у деяких породах м'ясної худоби впроваджено геномну селекцію [36, 52], хоча у м'ясному скотарстві цей процес проходить значно повільніше, ніж у молочному скотарстві. Це обумовлено низкою факторів [7, 52]. По-перше, існує багато порід м'ясної худоби з дуже різними характеристиками, у тому числі відносно їх пристосованості до умов середовища. По-друге, недостатнім рівнем племінного обліку. По-третє, у м'ясному скотарстві штучне осіменіння використовується не так широко, як у молочному, так що кількість бугаїв-плідників з високою надійністю оцінок племінної цінності, які можуть бути основою референтних популяцій (див. розд. 8.4.2), є дуже обмеженою. Як результат, розмір референтних (тренінгових) популяцій, які використовуються у м'ясному скотарстві, значно менший, ніж у молочному, що обмежує точність геномних оцінок племінної цінності – від 0,3 до 0,7 [52].

Незважаючи на вказані труднощі, геномна селекція використовується для генетичного покращення певних порід м'ясної худоби. Наприклад, в США і Австралії оцінки племінної цінності для тварин ангуської породи розраховуються з використанням геномної інформації. Це робиться двома способами [36]. Перший спосіб: генотипи тварин надаються організаціям, які

здійснюють традиційну оцінку племінних цінностей і на основі цих оцінок будують рівняння для розрахунку геномних оцінок племінних цінностей. Другий спосіб: комерційні організації, такі як Zoetis або GeneSeek, надають послуги з генотипування тварин і використовують власні рівняння для розрахунку так званих «молекулярних племінних цінностей», які потім включають до оцінок племінних цінностей.

11.3. Свинарство

Виробництво свинини має велике значення, оскільки свинина є важливим джерелом тваринного білка. Частка свинини у споживанні червоного м'яса складає 43%.

Особливість галузі свинарства полягає у постійному збільшенні частки свинини, яка виробляється невеликою кількістю великих комерційних компаній, які використовують вертикальну інтеграцію (табл. 11.10).

Таблиця 11.10.

Генетичні організації та їх частка на ринку племінного свинарства різних країн світу [12].

Організація	Частка ринку у розвинутих країнах, %	Частка ринку у світі, %
Європейський Союз		
PIC (Pig Improvement Company), Великобританія	18	10
TOPIGS, Нідерланди	8	5
Danbred, Данія	6	3
Hypor-Genex, Нідерланди	6	3
JSR, Великобританія	3	1
Seghers Rattlerow, Бельгія і Великобританія	3	1
Herdbooks/Nucleus, Франція	3	1
АСМС, Великобританія	2	1
Племінна книга, Польща	2	1
Племінні книги, Італія	2	0,5
Племінні книги, Німеччина	2	0,5
BHZR, Німеччина	1,5	0,5
France Hybrides, Франція	1,5	0,5
Племінні книги, східна Європа	2	0,5
Всього по Європейському Союзу	60	28,5
Північна Америка		
Monsanto, США	5	2
Smithfield Genetics, США	3	1
Genetiporc, Канада	3	1
National Swine Registry, США	5	2
Canadian National Breeders, Канада	5	2
Всього по Північна Америка	21	8

Сучасні селекційні програми у свинарстві побудовані за принципом піраміди (рис. 11.81). Вершинами цієї піраміди є чистопородні нуклеусні (лат. **nucleus** – **ядро**) популяції, представлені різними лініями або породами. Тварин цих популяцій розводять «у собі», при цьому проводиться ретельний облік селекційних ознак, генетична оцінка з використанням методу BLUP, відбір та забезпечується швидка зміна поколінь з метою досягнення високого рівня генетичного прогресу при одночасному обмеженні рівня інбридингу.

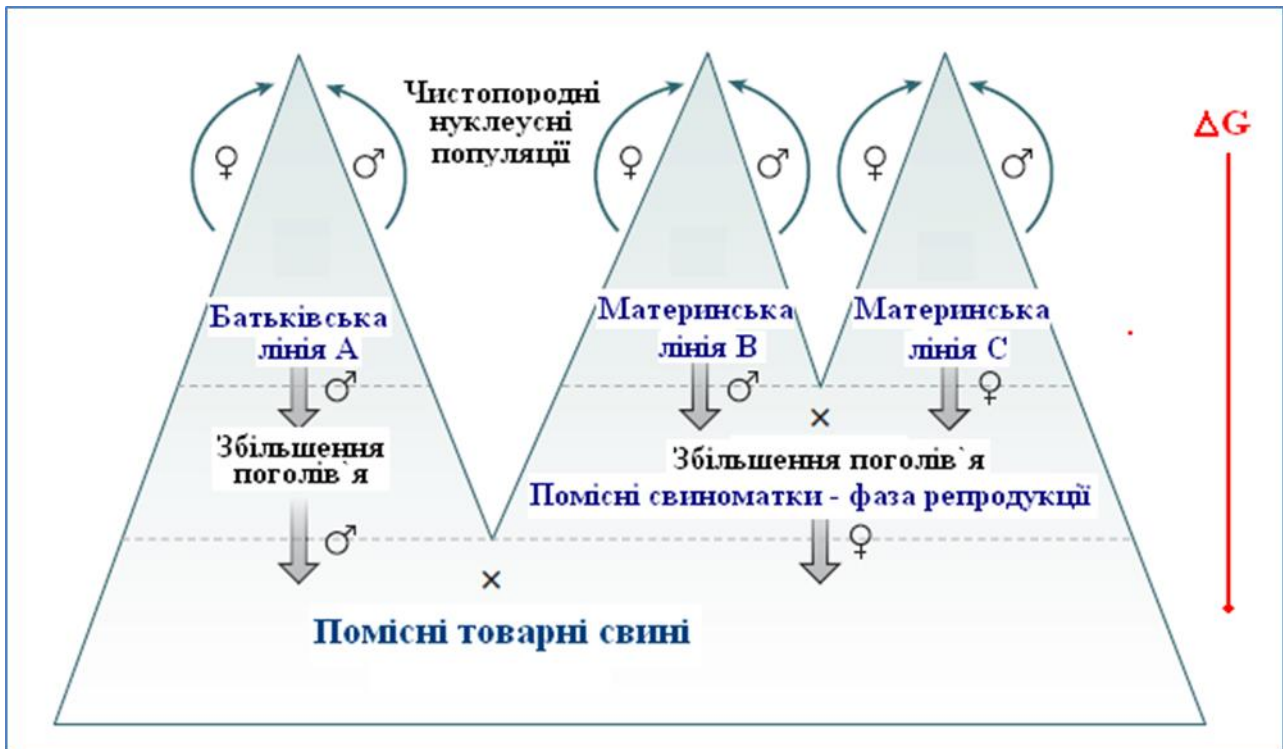


Рис. 11.81. Типова піраміда селекційної програми у свинарстві [52].

Відбір у нуклеусних популяціях ведеться за показниками відтворення, материнськими ознаками (багатоплідність (число поросят, народжених від однієї свиноматки), маса гнізда при відлученні), а також за швидкістю росту і виходом пісної свинини. Саме на рівні нуклеусних популяцій «створюється» генетичний прогрес, який потім передається на нижчі щаблі піраміди (Рис. 11.81.).

Середній щабель піраміди (фаза репродукції) формують свиноматки F_1 – помісі першого покоління, що дозволяє використовувати ефект гетерозису за показниками відтворення і материнськими ознаками. Цих свиноматок парують

(або осіменяють спермою) з плідниками термінальних (прикінцевих, і як правило, помісних) тварин, відбір в яких ведуть за швидкістю росту, смертністю поросят, виходом пісної свинини та іншими показниками якості м'яса. Це дозволяє отримувати додатковий прибуток за рахунок ефекту гетерозису на поколінні товарних поросят.

Хоча такі селекційні програми дозволяють досягти значного генетичного прогресу, вони мають певні обмеження: 1) рівні генетичного прогресу за ознаками відтворення свиноматок не можуть бути високими, що обумовлено їх низькою успадковуваністю і тим, що їх облік можливий лише у свиноматок після досягнення репродуктивного віку; 2) більшість показників якості м'яса вимірюються лише після забою; 3) утримання нуклеусних стад потребує забезпечення високого рівня біологічної безпеки.

У 1980-х роках було розпочато роботу щодо пошуку генетичних маркерів, які можна використовувати в селекції свиней. Першим успіхом стало відкриття гену *RYR1* (стійкість до галотанового тесту), який визначає стійкість свиней до стресу. Пізніше були ідентифіковані інші гени (генетичні маркери), які використовуються в селекції (табл. 11.11).

Таблиця 11.11.

Генетичні маркери і гени, які використовуються в селекції свиней[12]

Генетичний маркер або ген	Ознаки
<i>RYR1</i> (Галотан)	Стійкість до стресу, якість м'яса
<i>RN</i> (RendementNapole)	Якість м'яса
<i>MC4R</i> (Melanocortin-4Receptor)	Швидкість росту, споживання корму
<i>IGF2</i> (Insulin like Growth Factor 2)	Швидкість росту, розмір гнізда
<i>c-KIT</i> Receptor	Колір щетини і шкіри
<i>MC1R</i> (Melanocortin-1Receptor)	Колір щетини
<i>PRKAG3</i> (Protein KinaseAMP ActivatedGamma3-RegulatorySubunit)	Якість м'яса
<i>HMGA1</i> (High MobilityGroup AT-hook1)	Товщина шпигу, швидкість росту
<i>CCKAR</i> (Cholecystokinin type A Receptor)	Споживання корму і швидкість росту
<i>CAST</i> (Calpaininhibitor)	Ніжність і якість м'яса
<i>EPOR</i> (Erythropoietin)	Розмір гнізда
<i>E. coli receptor F18</i> <i>E. coli receptor K88</i>	Стійкість до діареї

У 2009 році, після початку випуску чипу 60K SNP, почалося впровадження методів геномної селекції у свинарстві. Однак порівняно з молочним скотарством вигода від відбору за геномними оцінками племінної цінності відносно вартості генотипування була набагато нижчою, а можливості скорочення генераційних інтервалів дуже обмеженими. Пізніше використання чипів з низькою щільністю дозволив суттєво знизити вартість генотипування.

В таблиці 11.12 наведено значення точності геномних оцінок племінної цінності свиней за низкою ознак порівняно з традиційними (на основі родоvodu) оцінками.

Таблиця 11.12.

Точність геномних оцінок племінної цінності свиней за низкою ознак порівняно з традиційними оцінками [44]

Ознака	Точність оцінки племінної цінності		Збільшення точності оцінки, %
	традиційної	геномної	
Число поросят при народженні	0,25	0,42	68
Число поросят, народжених мертвими	0,26	0,43	65
Виживаність поросят від народження до відлучення	0,17	0,26	53
Вага гнізда при відлученні	0,23	0,35	52
Тривалість періоду від відлучення до парування	0,17	0,30	76

Як видно з даних таблиці 11.12., використання геномних оцінок племінної цінності дозволило підвищити їх точність на 52–76% відносно традиційних.

11.4. Вівчарство і козівництво

Вівці використовуються для виробництва вовни, а також м'яса і молока. Для виробництва різних видів продукції вівчарства використовуються спеціалізовані породи овець. На сьогоднішній день у світі налічується більше 1500 порід овець [34].

Системи виробництва у вівчарстві є екстенсивними і переважно базуються на використанні пасовищ. Головними виробниками продукції вівчарства є Австралія, Франція, Нова Зеландія, Південна Африка і Велика Британія. В цих країнах використовуються великомасштабні програми генетичної оцінки овець. Особливістю цих програм порівняно з програмами, які використовуються в таких інтенсивних галузях як свинарство є їх «плоска» структура, тобто до селекційної роботи залучено багато виробничих ферм. Рівень відтворення баранів-плідників є відносно низьким порівняно з іншими видами сільськогосподарських тварин, що ускладнює інтенсивність відбору. Об'єм товарної продукції є невеликим, що знижує можливі прибутки від інвестицій у селекційну роботу цієї галузі. Це ускладнює впровадження нових технологій в племінну роботу. Тим не менш система генетичного покращення овець дає позитивні результати. В рамках деяких програм використовується штучне осіменіння і оцінка баранів проводиться у розрізі отар, що підвищує її точність.

Прикладом великомасштабної системи генетичної оцінки овець є система «Lambplan», яка діє в Австралії. Вона орієнтована на покращення м'ясної продуктивності і охоплює біля 450 крупних отар. Облік продуктивності здійснюється на рівні ферм (тобто використовується «розподілене» племінне ядро). Частка тварин з відомим родоводом є досить великою, що дозволяє використовувати метод BLUP при проведенні генетичної оцінки. Схожа система (Sheep Improvement Limited, SIL) функціонує у Новій Зеландії (вона включає біля 750 отар). База даних SIL містить інформацію про більш ніж 5 млн. овець. Аналогічні системи, хоча і меншого масштабу, використовуються у Великій Британії, Франції, Норвегії та Південній Африці.

В таблиці 11.13 наведені основні селекційні ознаки овець із зазначенням їх коефіцієнтів успадковуваності.

Таблиця 11.13.

Основні селекційні ознаки овець[49].

Ознака	Коефіцієнт успадковуваності, h^2
Показники відтворення:	
плодючість овець	0,05
багатоплідність	0,10
обхват мошонки (калитки)	0,35
вік досягання статевої зрілості	0,25
виживаність ягнят	0,05
Показники росту:	
жива маса при народженні	0,15
жива маса у віці 60 днів	0,10
жива маса у віці 90 днів	0,15
жива маса у віці 120 днів	0,20
жива маса у віці 240 днів	0,40
середньодобовий приріст до відлучення (народження – 60 днів)	0,15
середньодобовий приріст після відлучення (60 – 120 днів)	0,25
Показники туші:	
маса	0,35
маса відрубів для роздрібної торгівлі	0,45
частка відрубів для роздрібної торгівлі, %	0,40
площа або глибина вічка у попереку	0,35
товщина жиру на рівні 12-го ребра	0,30
Показники вовнової продуктивності:	
настриг брудної вовни	0,35
настриг чистої вовни	0,25
довжина волокна	0,55
діаметр волокна	0,40
завиток	0,45
колір	0,45
Показники молочної продуктивності:	
надій молока	0,30
вміст жиру	0,35
вміст білка	0,45
кількість молочного жиру	0,30
кількість молочного білка	0,30

Кіз використовують для виробництва молока і молочних продуктів, м'яса, вовни, волокна та шкіри. Породи кіз класифіковані відповідно до напрямку виробництва молока, м'яса або вовни (мохер або кашемір). Багато порід кіз є комбінованими.

Комітет ICAR розробив рекомендації щодо оцінки показників екстер'єру кіз молочного напрямку продуктивності за лінійною шкалою (Рис.11.82.–11.100). Рекомендовано всього 19 описових ознак екстер'єру кіз [28].

1. Зріст (англ. stature)

Вимірюється із верхівки спини між лопатками до землі.

1 Низький (англ. short)

5 Середній (англ. intermediate)

9 Високий (англ. tall).

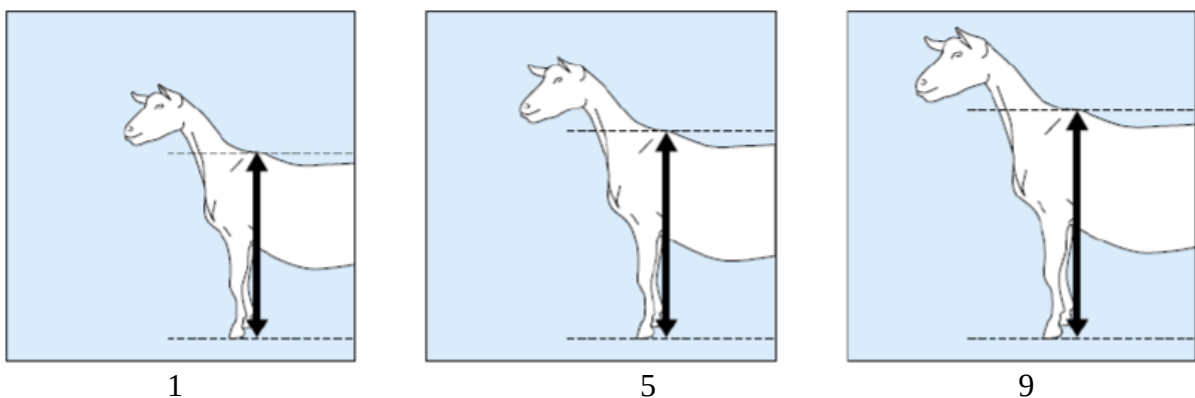


Рис. 11.82. Вимірювання зросту молочної кози

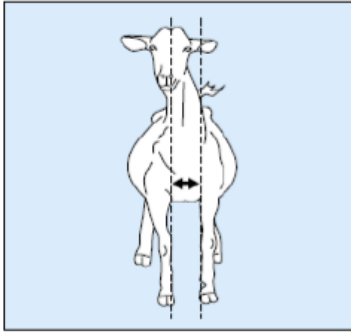
2. Ширина грудей (англ. chest width)

Відстань між верхньою частиною передніх кінцівок.

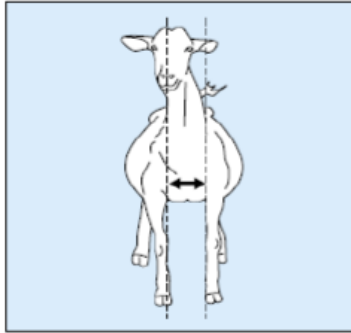
1 Вузька (англ. narrow)

5 Середня (англ. intermediate)

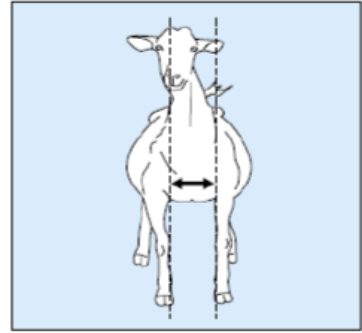
9 Широка (англ. wide)



1



5



9

Рис. 11.83. Вимірювання ширини грудей молочної кози

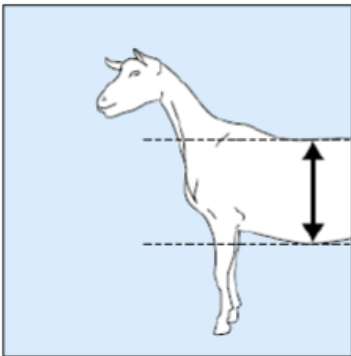
3. Глибина тіла (англ. body depth)

Відстань між верхівкою спини по останньому ребру до живота.

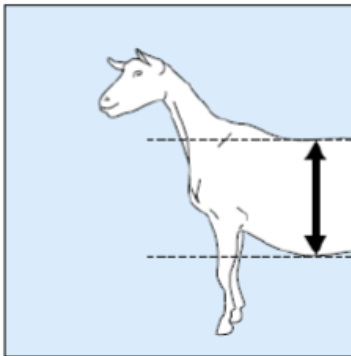
1 Неглибока (англ. shallow)

5 Проміжна (англ. intermediate)

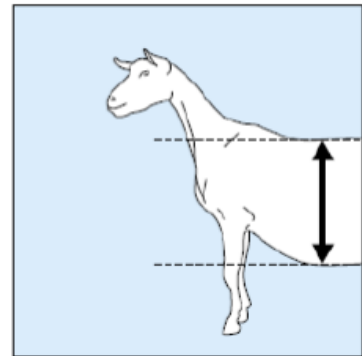
9 Глибока (англ. deep)



1



5



9

Рис. 11.84. Вимірювання глибини тіла молочної кози

4. Ширина в маклоках (thurl width)

Відстань між маклоками.

1 Вузька (англ. narrow)

5 Середня (англ. intermediate)

9 Широка (англ. wide)

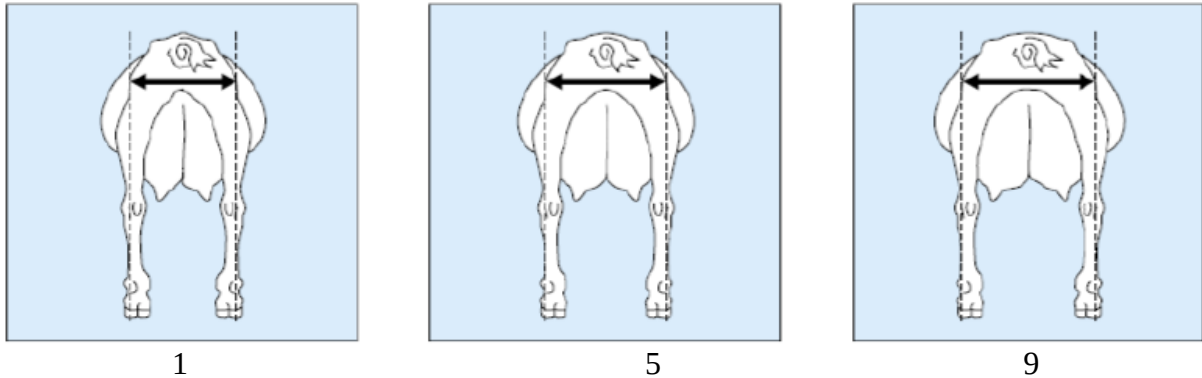


Рис. 11.85. Вимірювання ширини в маклоках молочної кози

5. Нахил крижів (англ. rump angle)

Вимірюється кут нахилу тазу

1-Слабкий нахил (англ. less slope)

5-Середній (англ. intermediate)

9-Сильний нахил (англ. extreme slope)

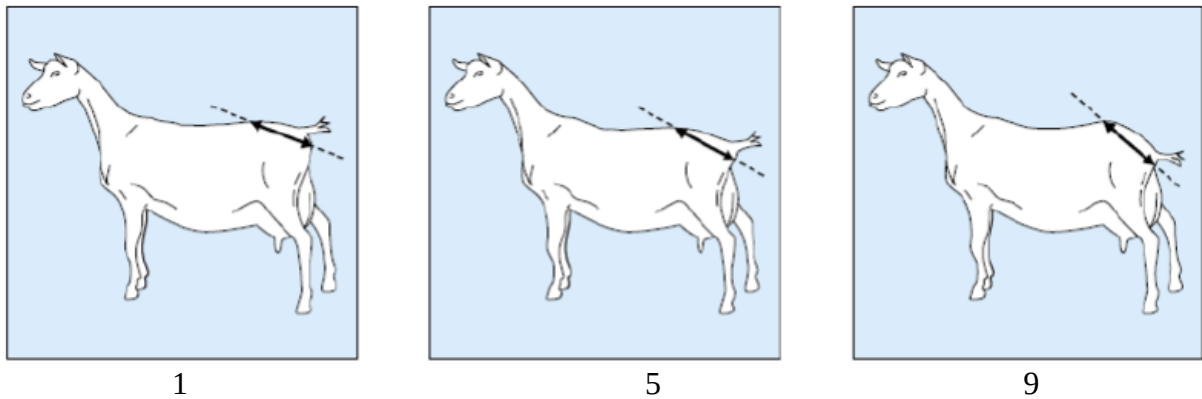


Рис. 11.86. Вимірювання нахилу крижів молочної кози

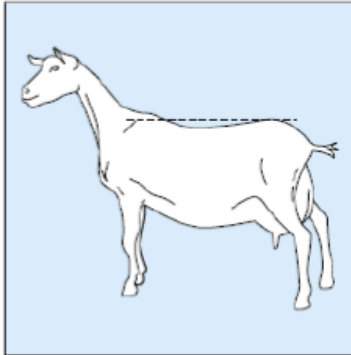
6. Міцність попереку (англ. loin strength)

Напруженість хребта.

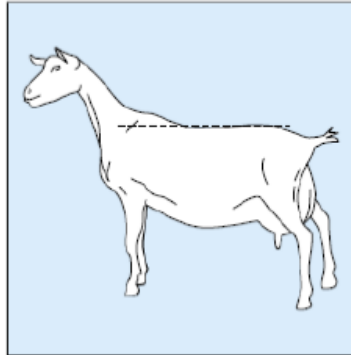
1-Слабкий (англ. weak)

5-Середній (англ. intermediate)

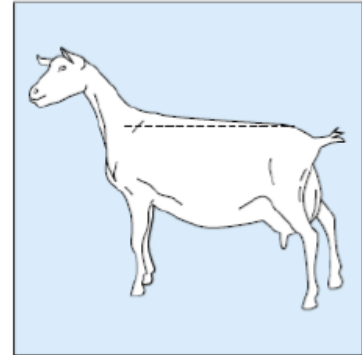
9-Міцний (англ. strong)



1



5



9

Рис. 11.87. Вимірювання міцності попереку молочної кози

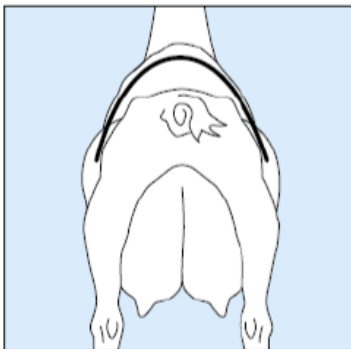
7. Кутастість (англ. angularity)

Округлість ребер.

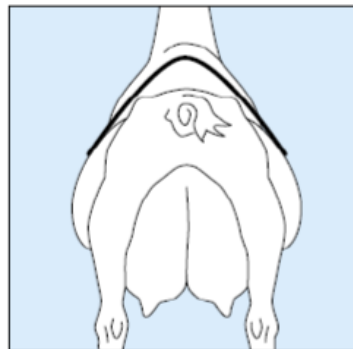
1-Малий кут (англ. small angle)

5-Середній (англ. intermediate)

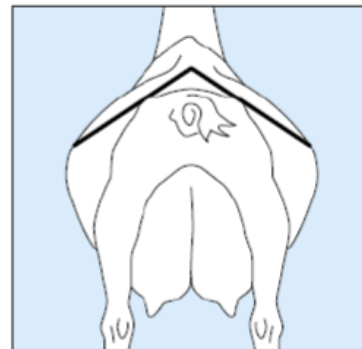
9-Великий кут (англ. large angle)



1



5



9

Рис. 11.88. Вимірювання кутастісті молочної кози

8. Задні кінцівки, вид ззаду

Відстань між скакальними суглобами.

1-Мала (х-подібні) (англ. small (x-legs))

5-Середня (прямі) (англ. intermediate)

9-Велика (о-подібні) (англ. large (o-legs))

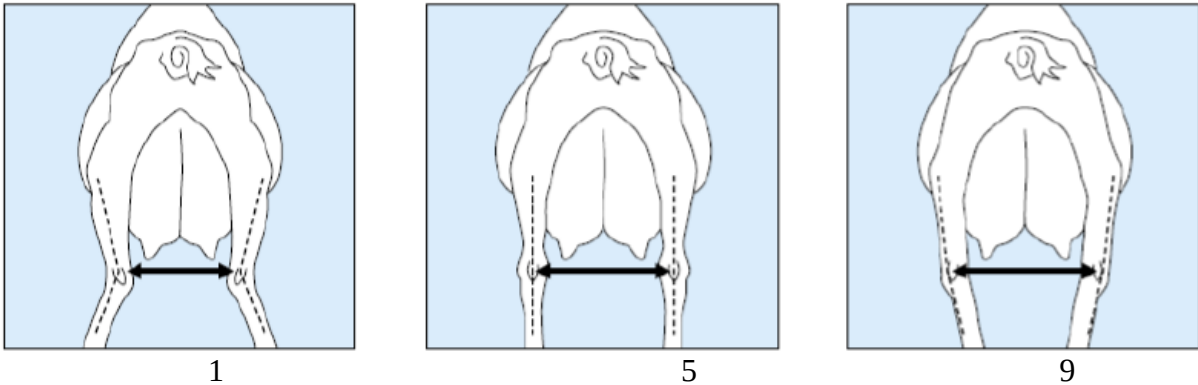


Рис. 11.89. Оцінка задніх кінцівок вид ззаду молочної кози

9. Задні кінцівки, вид збоку (англ. rear legs set side view)

Кут, перед скакальним суглобом, вигляд збоку.

1-Прямі (англ. straight)

5-Середні (англ. intermediate)

9-Зігнуті (англ. sickled)

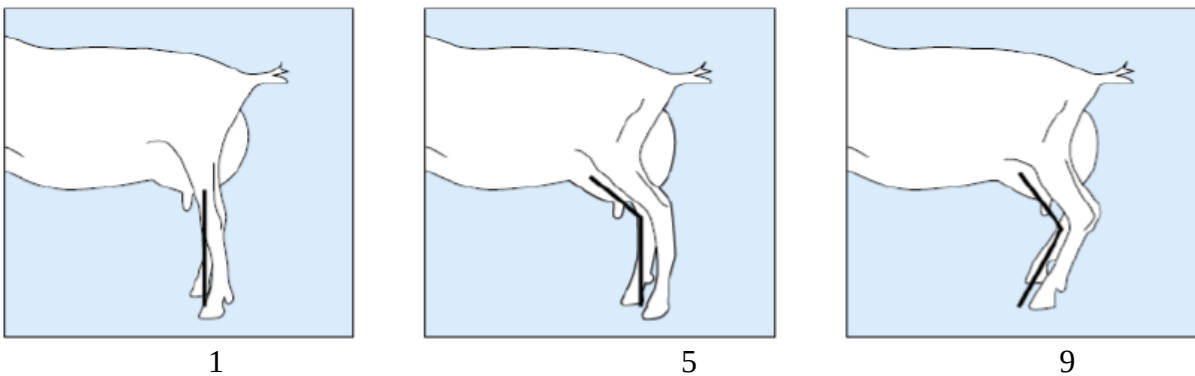


Рис. 11.90. Оцінка задніх кінцівок вид збоку молочної кози

10. Пересування (англ. locomotion)

Напрямок та відстань кроку.

1-Сильне відведення, короткий крок (англ. short stride)

5-Слабке відведення, середній крок (англ. medium stride)

9-Без відведення, довгий крок (англ. long stride)

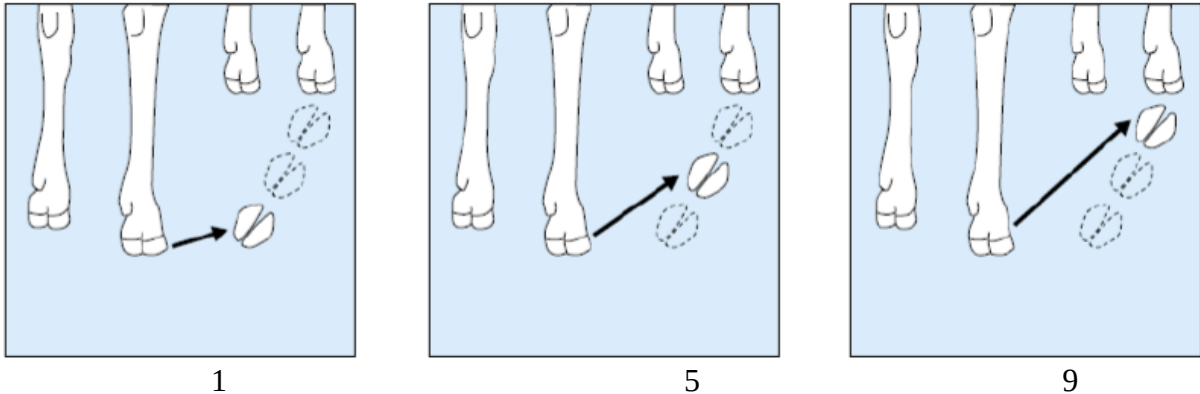


Рис. 11.91. Оцінка пересування молочної кози

11. Кріплення вимені спереду (англ. fore udder attachment)

Не є справжньою лінійною ознакою

1-Слабке (45°) (англ. weak and loose)

5-Середнє (90°) (англ. intermediate)

9-Дуже напружене (120°) (англ. extremely strong and tight)

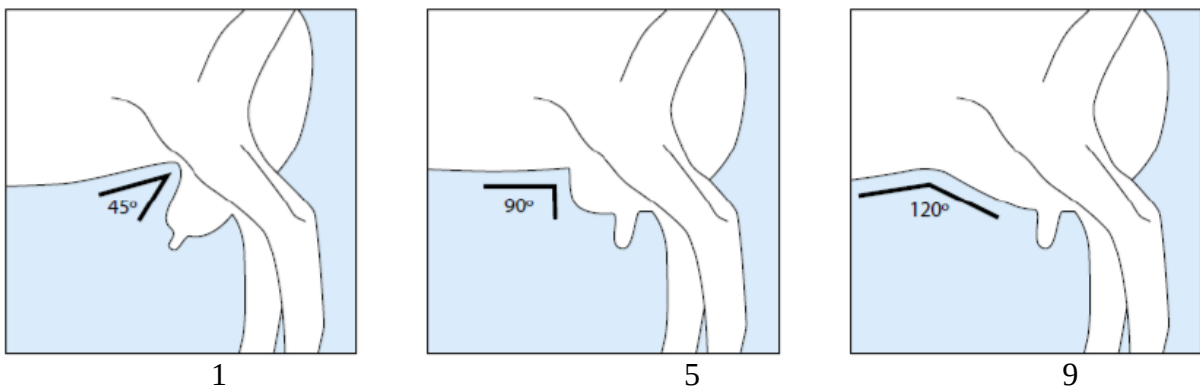


Рис. 11.92. Вимірювання кріплення вимені спереду молочної кози

12. Висота задньої частини вимені (англ. rear udder hight)

Відстань між нижньою межею вульви та початком вимені.

1-Низька (англ. low)

5-Середня (англ. intermediate)

9-Висока (англ. high)

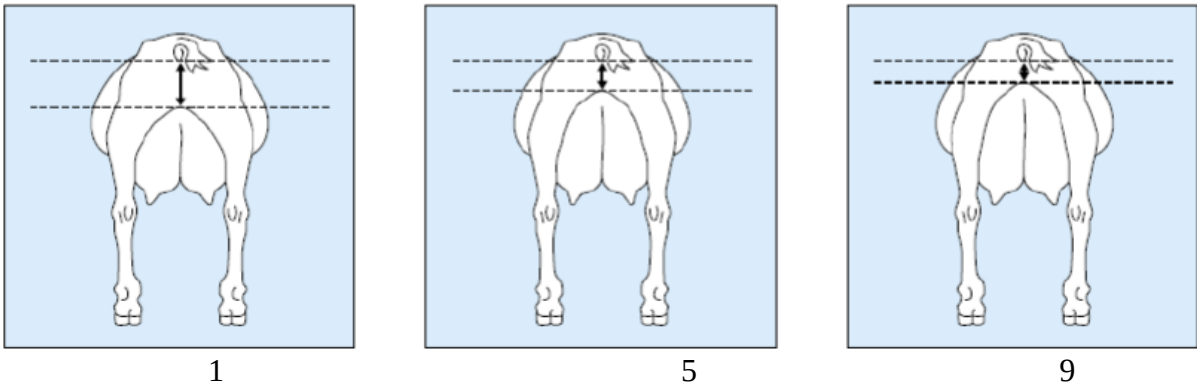


Рис. 11.93. Вимірювання висоти задньої частини вимені молочної кози

13. Центральна зв'язка (англ. central ligament)

Глибина закладання складки вимені

1-Не виражена (англ. convex to flat floor (flat), broken ligament)

5-Середня (англ. intermediate)

9-Глибока вирізка (англ. deep cleft/strong ligament)

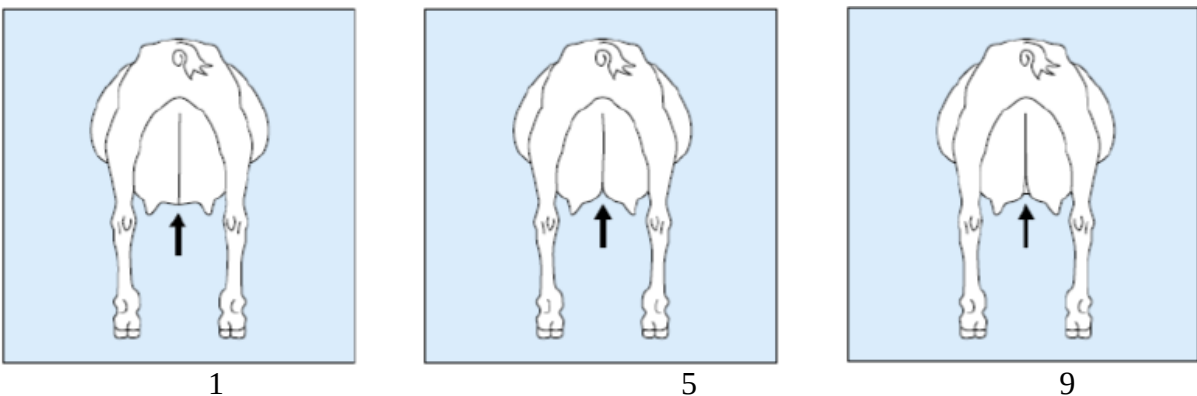


Рис. 11.94. Оцінка центральної зв'язки вимені молочної кози

14. Ширина задньої частини вимені (англ. rear udder width)

Ширина вимені в точці, де вим'я приєднується до тіла

1-Вузька (англ. narrow)

5-Середня (англ. intermediate)

9-Широка (англ. wide)

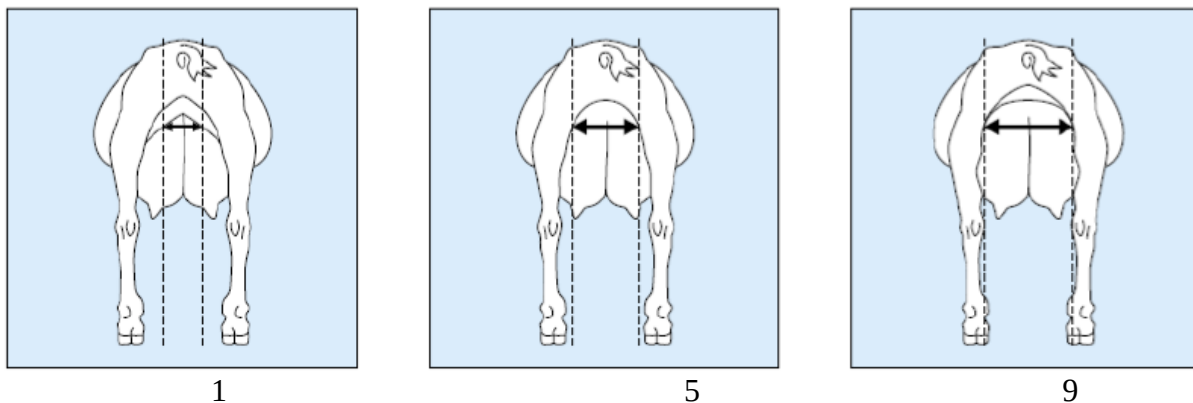


Рис. 11.95. Вимірювання ширини задньої частини вимені молочної кози

15. Глибина вимені (англ. udder depth)

Відстань між дном вимені та скакальними суглобами

1-Глибоке (англ. deep)

5-Середнє (англ. intermediate)

9-Коротке (англ. shallow)

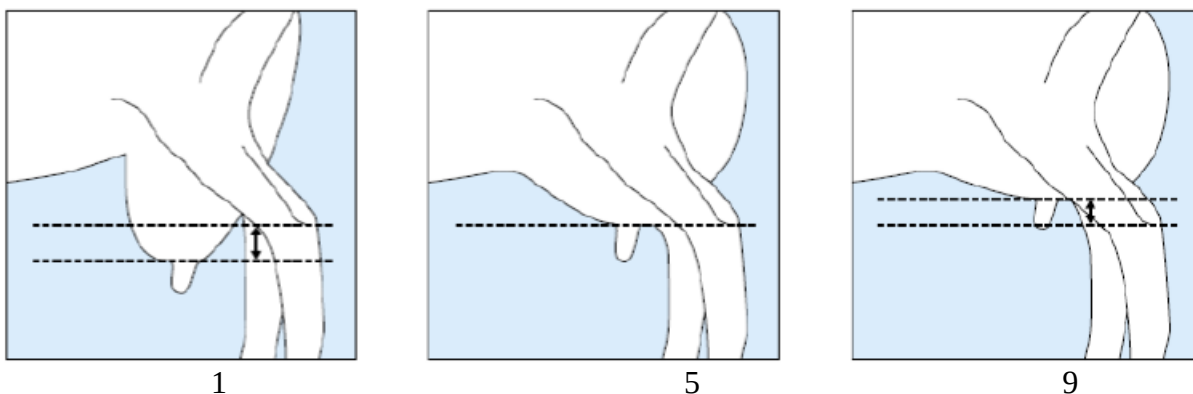


Рис. 11.96. Вимірювання глибини вимені молочної кози

16. Розміщення дійок, вид ззаду (англ. teat placement rear view)

Направлення дійок.

1-Стрімко назовні (англ. outside)

5-Середнє (англ. intermediate)

9-Вниз (англ. downwards)

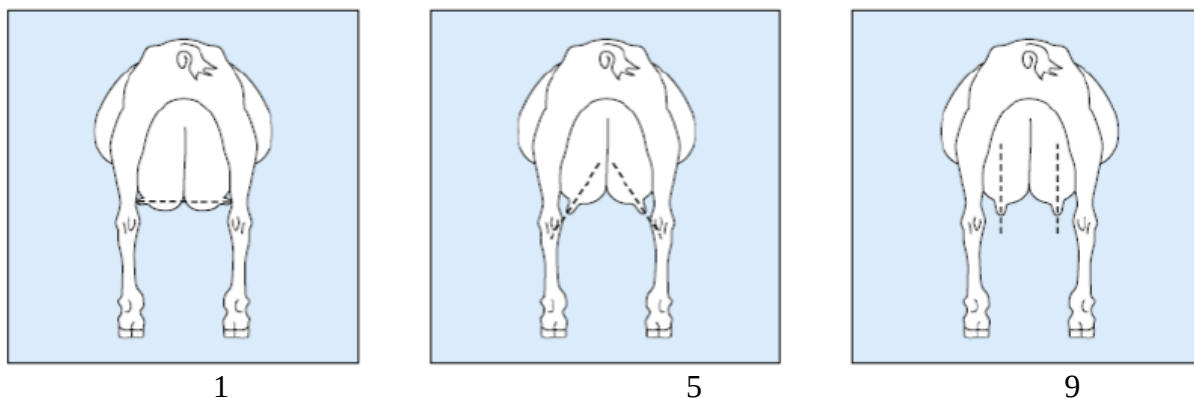


Рис. 11.97. Оцінка розміщення дійок вид ззаду молочної кози

17. Розміщення дійок, вид збоку (англ. teat placement side view)

Направлення дійок, вигляд збоку

1-Вперед (англ. in front)

5-Посередині (англ. intermediate)

9-Назад (англ. at bottom)

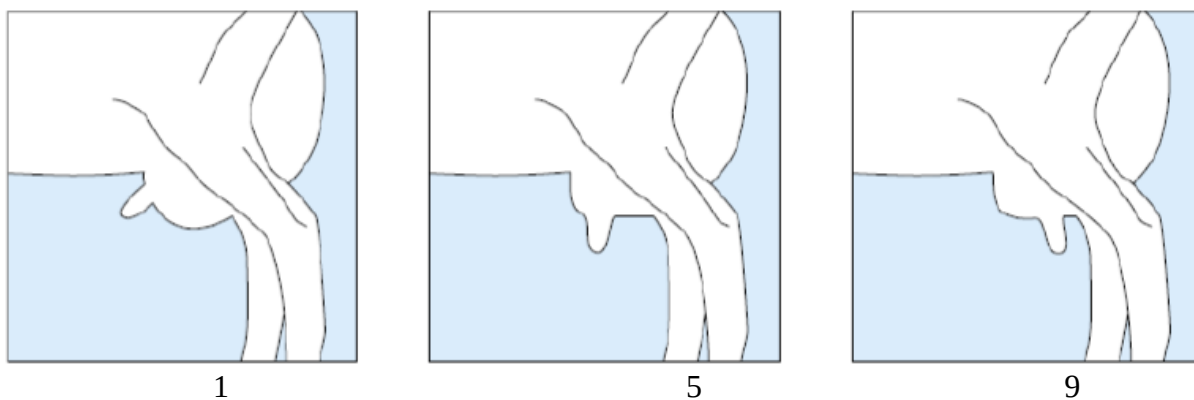


Рис. 11.98. Оцінка розміщення дійок вид збоку молочної кози

18. Довжина дійок (англ. teat length)

1-Короткі (англ. short)

5-Середні (англ. intermediate)

9-Довгі (англ. long)

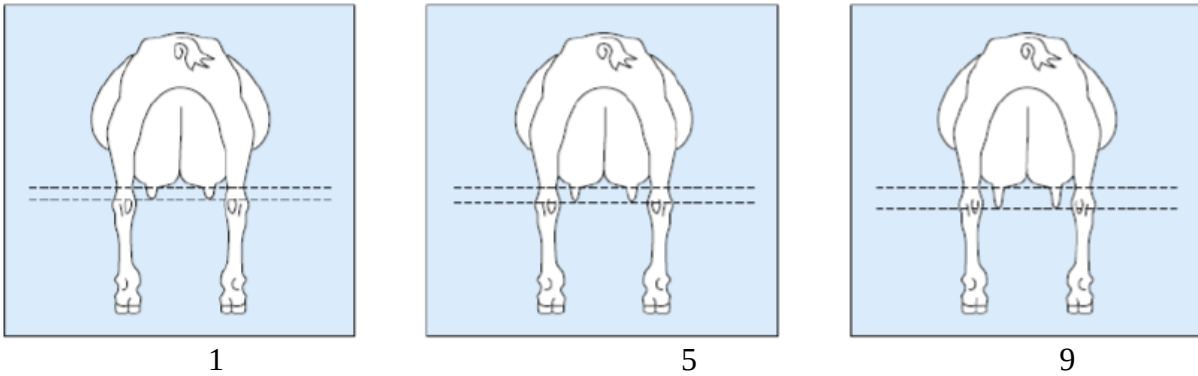


Рис. 11.99. Вимірювання довжини дійок молочної кози

19. Форма дійок (англ. teat form)

1-Широкі (трикутнікоподібні) (англ. triangle shape - wide)

5-Середні (англ. intermediate)

9-Вузькі (пальцеподібні) (англ. finger shape - narrow)

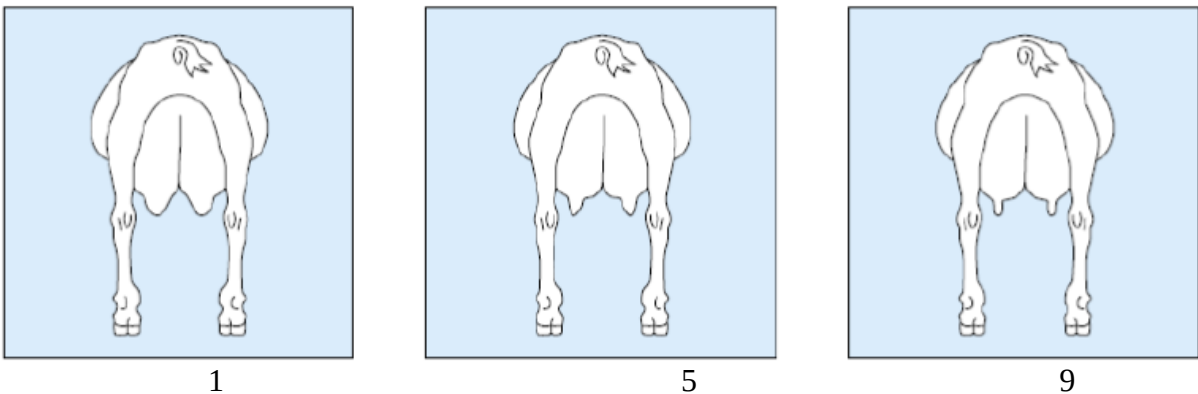


Рис. 11.100. Оцінка форми дійок молочної кози

У овець і кіз ідентифіковано низку генів, які впливають головним чином на показники відтворення, стійкості до захворювань і якість м'яса (таблиця 11.14).

Таблиця 11.14.

Вплив деяких генів на ознаки овець кіз

Ген	Ефект або його кодування
Вівці [50]	
Booroola (хромосома 6)	Впливає на рівень овуляції
Inverdale (X-хромосома)	Збільшує число народжених ягнят в середньому на 0,6, але в гомозиготному стані викликає безпліддя вівцематок
PrP	Впливає на стійкість до спонгіформної енцефалопатії, що передається (Transmissible spongiform encephalopathy, TSE)
DQA2	Дозволяє передбачати сприйнятливість овець до гниття кінцівок
Ген адренергічного рецептору β -3	Пов'язаний зі смертністю ягнят внаслідок простуди
Callipyge (хромосома 18)	Викликає гіпертрофію м'якушів (у випадку, якщо був успадкований від батька)
Carwell (хромосома 18)	Діє подібно до гену callipyge, але обумовлює зниження ніжності м'яса
Halohair (HH1)	Викликає підвищену волосатість
Agouti	Обумовлює пігментацію вовни
Кози [60]	
Chloride channel 1 (CLCN1)	Міотонія
N-acetylglucosamine-6 sulphatase	Mucopolysaccharidosis IIID
Lysosomal beta A mannosidase	Beta-mannosidosis
Локус синдрому комолості/гермафродитизму	Синдром комолості/гермафродитизму
Thyroglobulin	Congenital goiter and hypothyroidism
Казеїн α s1	Різні рівні казеїну α s1 (CSN1S1*01, N,E,F,G)
Казеїн α s2	Відсутність казеїну α s2 (CSN1S2*0)
Протеїн PRNP	Чутливість до хвороби скрепі
TLR Toll like Receptor	Стійкість до захворювань
DQA2 MHC	Стійкість до захворювань

Незважаючи на наявність геномної інформації (див. табл. 8.2), ефект від впровадження геомної селекції в розведенні овець і кіз значно менший, ніж у молочному скотарстві (див. табл. 8.5). Це обумовлено недостатньо високим рівнем організації селекційної роботи в цілому (в тому числі обсягами ведення

племінного обліку), а також значним різноманіттям цілей розведення і селекційних програм. Тим не менш у перспективі геномна селекція може сприяти підвищенню рівня генетичного прогресу в популяціях овець та кіз[51].

11.5. Птахівництво

До кінця 1920-х років курей розводили головним чином для отримання яєць, а м'ясо курчат вважалося побічним продуктом. Комбіновані породи курей поступово трансформувалися у напрями спеціалізованих порід, які використовуються для виробництва яєць або м'яса. У 1940-х роках почалися перші спроби щодо впровадження у галузі птахівництва програм генетичного покращення. Збільшення попиту на продукцію тваринництва обумовило удосконалення методів розведення. Були створені лінії курей-несучок з високим рівнем продуктивності і конверсією корму. У виробництві бройлерів значна увага приділялась використанню ефекту гетерозису, що привело до розробки систематичних програм схрещування різних порід і ліній.

Порівняно з іншими видами сільськогосподарських тварин у птахівництві можна досягти високого генетичного прогресу за рахунок значного скорочення генераційного інтервалу, можливості отримання великої кількості потомків за короткий період часу, використання методу штучного осіменіння, створення спеціалізованих ліній в закритих науклеусних стадах.

На сьогоднішній день птахівництво забезпечує щонайменше 30% віх всього об'єму продуктів харчування тваринного походження [35]. Виробництво такого масштабу стало можливим завдяки впровадженню спеціалізованої, високо механізованої комерційної структури у птахівництві. Дана галузь базується на вертикально інтегрованій системі інкубаційних станцій, виробників товарної продукції і селекційних центрів. В результаті жорсткої конкуренції сформувалася невелика кількість крупних міжнародних компаній, які займаються розведенням племінної птиці: більше 90% племінних курей виробляють декілька компаній [20].

Так наприклад, в яєчному птахівництві компанія «Ломанн Тірцухт» для Східної та Західної Європи реалізує гібридів «Класік» з білим та коричневим забарвленням оперення із середньою масою яєць; для США та Мексики – «Ломанн Літе», з меншою величиною яєць; для Ізраїля, напроти крупнояєчні –

«ЛСЛ Екстра». У Південній Америці перевагу віддають кросу «Ломанн Сільвер», кури якого зносять яйця з масою біля 60 грамів, а в Європі користується попитом той же крос, але із зменшеною масою яєць та більш пристосований для утримання на вигулї.

В м'ясному птахівництві подібну тенденцію можна простежити на прикладі селекційної компанії «Aviagen Group Ltd», яка об'єднує фірми «Росс», «Арбор Ейкерс» і «Ломанн Індіан Рівер». Створювані м'ясні кроси курей мають також як і яєчні значну різноманітність та специфічність. Наприклад, кроси торгівельної марки «Ross» охоплюють весь спектр – від «Росс ПМ-3» (материнська форма є носієм гена карликовості), до «Росс 700» (бройлери мають меншу швидкість росту, але в кінці вирощування сягають значно більших показників, у порівнянні з іншими кросами маси тіла та виходу грудних м'язів).

Таким чином, розвиток світового племінного птахівництва зосереджено на двох окремих напрямках.

По-перше, це стосується економічно обґрунтованих підходів щодо консолідації та монополізації крупних селекційних програм (фірм) по створенню промислової м'ясної та яєчної птиці (наприклад, об'єднання генетичних ресурсів індиків провідних світових брендів «Nicholas Turkey Breeding Farms» (Nicholas) та «British United Turkeys» (BUT) та входження їх до селекційної компанії «Aviagen Group Turkey Breeding»), які частково враховують національні особливості населення тих чи інших країн (білі, кремові, або коричневі яйця, які мають високу, чи знижену масу).

По-друге – розвиток (значно менших за капіталом та ринком збуту) регіональних селекційних програм (фірм), які знаходяться в окремій країні чи регіоні та враховують місцевий менталітет. Основним напрямком діяльності таких підприємств є створення та розповсюдження різноманітної за кольором оперення та напрямку продуктивності птиці.

Селекційні програми у птахівництві за звичай побудовані за принципом піраміди і включають схрещування чотирьох порід або ліній, що дозволяє використовувати ефект гетерозису (рис. 11.101).

Результатом використання таких програм є збільшення економічної ефективності виробництва м'яса бройлерів на 2–3% щороку.

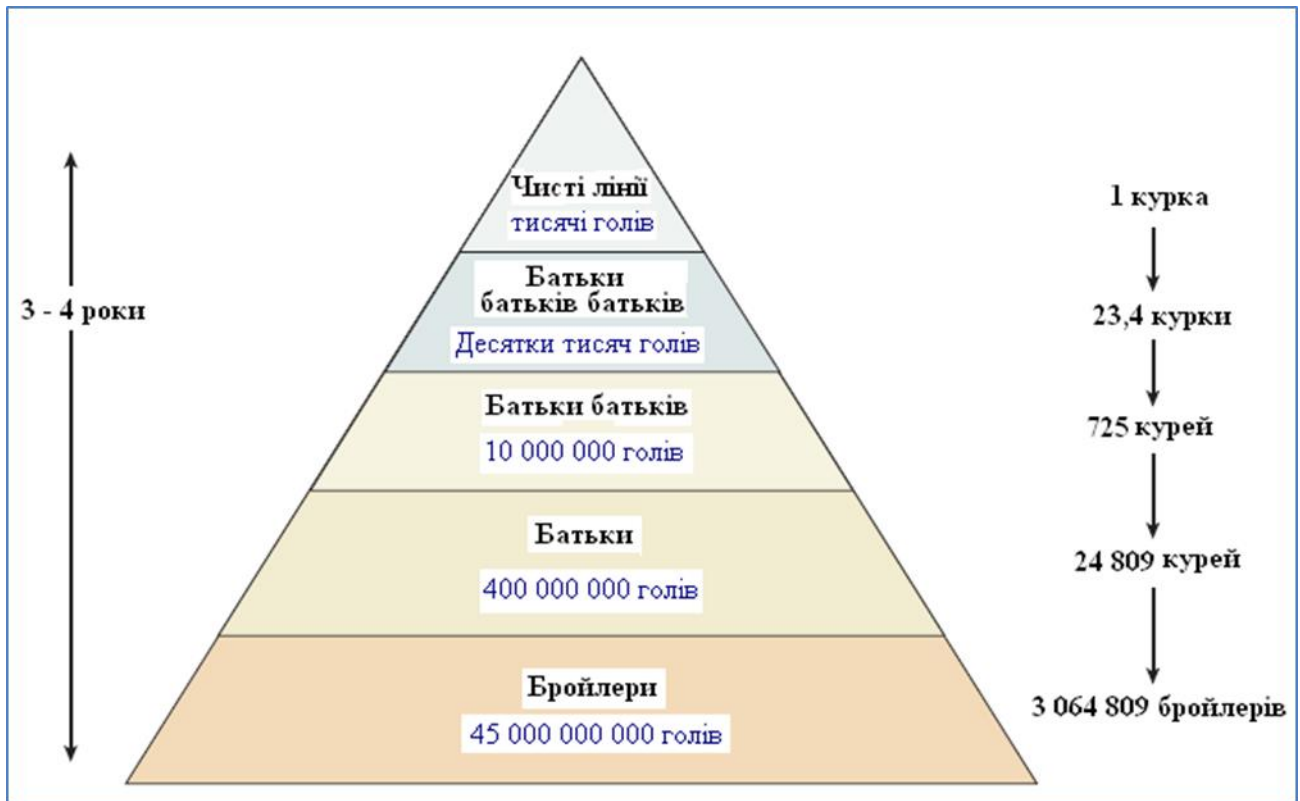


Рис. 11.101. Типова пірамідальна селекційна програма при виробництві бройлерів [52].

Г. Б. Хейєнстайн зі співавторами [24] провели порівняння продуктивності бройлерів 2001 року народження з контрольною лінією, яку розводили без застосування селекції з 1957 року (рис. 11.102). Згідно з наведеними оцінками 85% покращення показників продуктивності було досягнуто завдяки селекційній роботі.

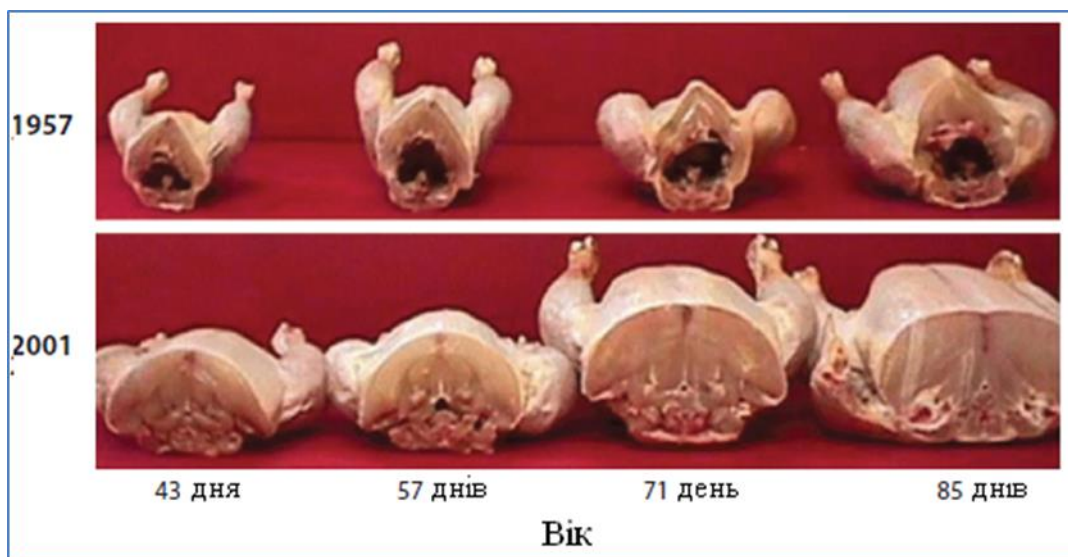


Рис. 11.102. Туші бройлерів 2001 року народження і контрольної лінії [24]

В США при вирощуванні бройлерів до живої ваги 2,27 кг швидкість росту і вихід м'яса грудини покращуються щорічно на 0,74 дня і 0,5 %, відповідно. При цьому конверсія корму (кількість корму, яка витрачається на отримання 1 кг приросту живої ваги) зменшується на 0,025, а виживання бройлерів збільшується на 0,22% [35].

У виробництві курячих яєць в США відбір ведеться за яйценосністю, розміром і якістю яєць, виживанням, стабільністю продуктивності, конверсією корму і живою масою. Щорічно несучість збільшується на більш ніж одне яйце, конверсія корму - на 0,01, виживання у періоди від народження до 60 і 80 тижнів на 0,12% і 0,18%, відповідно [35].

В таблиці 11.15 наведені значення коефіцієнтів успадковуваності несучості та якісних показників яєць курей чистих ліній яєчних кросів з білою шкаралупою.

Таблиця 11.15.

Коефіцієнти успадковуваності яйценосності і якісних показників яєць курей чистих ліній яєчних кросів з білою шкаралупою [3]

Показник	Лінія			
	А	Б	С	Д
Несучість на початку	0,38	0,44	0,50	0,41
Несучість на піку	0,08	0,05	0,14	0,15

Продовження табл.11.15.

Несучість наприкінці	0,16	0,14	0,20	0,24
Жива маса	0,69	0,81	0,67	0,75
Денне споживання корму	0,36	0,45	0,27	0,30
Середня вага яйця	0,70	0,65	0,67	0,74
Міцність шкаралупи	0,33	0,31	0,31	0,29
Кількість насічок на шкаралупі	0,42	0,24	0,52	0,31
Колір шкаралупи	0,69	0,64	0,61	0,73
Висота білка	0,33	0,28	0,37	0,38
Частка включень	0,06	0,07	0,02	0,01
Процент жовтка	0,46	0,29	0,36	0,28
Гладкість шкаралупи	0,09	0,07	0,17	0,14

Геном курки був секвенований у 2004 році, що дозволило ідентифікувати мільйони SNP. Перший чип містив тільки 3 тис. SNP-маркерів і виявився недостатньо ефективним. Пізніше були розроблені чипи на 60K (60 тис. SNP-маркерів), а потім високої щільності 600K (600 тис. SNP-маркерів).

У 2015 році були опубліковані результати трирічного експерименту, у якому популяція курей-несучок була розділена на дві лінії, в одній з яких проводився традиційний відбір за фенотипом, а в іншій тварин відбирали за результатами геномних оцінок племінної цінності [59]. Було проведено чотири цикли геномної селекції і два цикли відбору за фенотипом. В результаті експерименту було встановлено, що геномна селекція дозволила досягти значно вищого генетичного прогресу за більшістю з 16 ознак, за якими вівся відбір в обох лініях, при нижчому рівні росту інбридингу. На рис. 11.103 наведено приклад використання геномної селекції у птахівництві.



Рис. 11.103. Схема геномної селекції у птахівництві [3]

Слід зазначити, що системи геномної селекції, які використовуються у птахівництві, суттєво відрізняються від систем аналогічних систем молочного скотарства (табл. 11.16).

Таблиця 11.16.

Різниця між геномною селекцією у скотарстві і птахівництві [3]

Скотарство	Птахівництво
У світі використовується невелика кількість порід	Селекція ведеться тільки в межах однієї племінної компанії, використовується багато ліній
Використовуються єдині для всього світу SNP-чіпи	Кожна компанія розробляє власні SNP-чіпи
Обмін інформацією між племінними організаціями	Використання інформації лише в межах однієї компанії

Існує декілька специфічних факторів, які обумовлюють особливості впровадження геномної селекції в птахівництві [57]:

- 1) генераційні інтервали у птахівництві є досить короткими, тому можливості їх подальшого скорочення є дуже обмеженими;
- 2) інтенсивність відбору в сучасних селекційних програмах, які

використовуються у птахівництві, є дуже високою (кожне покоління генерує десятки тисяч кандидатів на відбір в межах кожної лінії і для відтворення відбирається лише 1–3% півнів), що також знижує можливі вигоди від використання геномної селекції;

3) генетичний прогрес створюється у чистих лініях і потім передається через пірамідальну селекційну програму (рис. 11.101), так що внесок кожної чистої ліній в генетичний прогрес складає лише 25%;

4) відсутні ефективні методи заморожування сперми півнів, що обмежує її використання;

5) відсутність родоводів робить неможливою оцінку індивідуального внеску предків в генотипи потомків.

Незважаючи на вказані обмеження, впровадження геномної селекції у птахівництві дало певні позитивні результати. За даними фахівців [58], використання 23,4К чипів для генетичної оцінки, дозволило підвищити точність оцінки курей за ознаками яєчної продуктивності на величину до 200% при відборі у ранньому віці і 88% при відборі у пізнішому віці. Використання геномної селекції при виробництві бройлерів виявилось менш результативним, оскільки тут відбір ведеться у більш ранньому віці серед тварин обох статей (див. розд. 8.4.3, табл. 8.5), проте і в цій галузі комерційні компанії (наприклад, Aviagen і Cobb-Vantress) застосовують геномні підходи.

11.6. Конярство

Сучасна галузь конярства характеризується великим різноманіттям цілей, для яких розводять коней. Можна виділити три основні групи [42]:

- 1) **чистокровні (англ. thoroughbreds);**
- 2) **рисисті (англ. trotters);**
- 3) **спортивні (англ. sport horses).**

Чистокровних коней розводять для виступів на скачках. Складним питанням при цьому є визначення і вибір селекційних ознак. Найпростішим рішенням є використання величини виграшу на змаганнях (призовий фонд), однак ця ознака є нелінійною за своєю природою і, крім того, багато коней на скачках взагалі не отримують виграшу. Більш привабливою селекційною ознакою є час досягнення фінішу, але вона є менш корисною на довгих дистанціях і часто враховується лише для переможців скачок. Виходом з цієї ситуації є використання рангів, які коні отримують під час змагань. Оцінки успадковуваності показників результативності на скачках є в цілому невисокими і знаходяться в межах від 0,1 до 0,4 [42].

Результативність рисаків, на відміну від чистокровних коней, характеризується наявністю кваліфікаційних випробувань перед змаганнями, більш довгою тривалістю спортивної діяльності і наявністю декількох порід (наприклад, стандартbredної породи, французьких рисаків і локальних північних порід). Природним показником результативності коней рисистих порід є швидкість. Підсумковим результатом є час досягнення фінішу на певній дистанції з урахуванням її довжини (до 2000 м, 2000 м і більше 2000 м), виду старту і типу покриття доріжки. Коефіцієнт успадковуваності часу досягання фінішу знаходиться в межах від 0,1 до 0,5 [42]. Часто в якості показника результативності використовується величина виграшу на скачках. Ця ознака має експоненціальний розподіл і до неї застосовують різні варіанти

математичної трансформації. В таблиці 11.17 наведено коефіцієнти успадковуваності величини виграшу рисистих коней різних порід.

Таблиця 11.17.

Коефіцієнти успадковуваності величини виграшу рисистих коней різних порід

[42]

Порода	Коефіцієнт успадковуваності, h^2
Французькі рисаки	0,26
Стандартbredна порода	0,21
Нідерландські рисаки	0,20-0,36
Норвезькі рисаки	0,15-0,25
Північно-шведські рисаки	0,19-0,28
Фінські рисаки	0,17

У спортивних коней цілі розведення включають ряд показників, які вимірюють у різному віці. Головною метою є покращення здібностей коней щодо виїздки і стрибків на змаганнях. Загальною ціллю розведення є комбінування ознак, пов'язаних з цими здібностями, які вимірюються на різних етапах випробувань, які варіюють в залежності від місця проведення змагань, віку і статі коней. В деяких європейських країнах молодих жеребців і кобил у віці 1 року випробовують на станціях з загальним тренінгом впродовж 30-100 днів для жеребців або на польових випробуваннях протягом одного дня без загального тренінгу для кобил. На основі цих випробувань власники коней або племінні організації проводять попередній відбір. Відібрані жеребці і кобили використовуються для відтворення. На випробувальних станціях і на польових випробуваннях оцінюють будову тіла, основні алюри, здатність до верхової їзди і стрибків. Оцінки надаються суддями за 10-бальною шкалою.

На змаганнях результативність спортивних коней вимірюється величиною виграшу (з використанням математичних трансформацій) або балами відповідно до отриманого рангу. В деяких країнах враховуються всі коні, які приймали участь у змаганнях, в інших – лише 30% найкращих. Для

подальшого аналізу іноді використовують сумарні виграші або бали, отримані конем за рік.

В таблиці 11.18 наведено коефіцієнти успадкованості ознак результативності спортивних коней.

Таблиця 11.18.

Коефіцієнти успадкованості показників спортивних коней
при випробуванні і на змаганнях [42]

Місце проведення/ тип змагань	Ознака	Коефіцієнт успадкованості, h^2	Коефіцієнт повторюваності, r_w
Випробування			
Випробувальні станції (жеребці)	Крок	0,23- 0,55	
	Рись	0,34 – 0,58	
	Галоп	0,56	
	Здатність до верхової їзди	0,44	
	Вільні стрибки	0,56	
	Характер /темперамент	0,41	
Полюві випробування (кобили)	Крок	0,25	
	Рись	0,30	
	Галоп	0,27	
	Здатність до верхової їзди	0,20	
	Вільні стрибки	0,24	
Спортивні змагання			
Стрибки	Ранг	0,02 – 0,25	0,10- 0,45
	Найвищий довічний рівень	0,16	
	Величина виграшу	0,05 – 0,10	
	Довічна сума балів	0,28	
Виїздка	Найвищий довічний рівень	0,11	
	Ранг	0,11	0,27
	Величина виграшу	0,10	

З середини 1970-х років почалося використання методу BLUP для оцінки племінної цінності коней. Вперше його використали для оцінки верхових коней Франції [32] для оцінки рисистих коней в Нідерландах [39]. У 1980 році він був використаний для оцінки ісландських коней [6], а в 1982 році – німецьких рисистих коней [14]. У всіх цих випадках використовувалась «модель плідника». У 1984 році [5] була використана «модель тварини» для оцінки племінної цінності ісландських коней. На сьогоднішній день BLUP «модель тварини» є стандартним методом оцінки племінної цінності у конярстві [4].

У коней виявлено багато генетичних дефектів, деякі з яких є домінантними (тобто проявляються у гетерозиготних тварин), інші – рецесивними (табл. 11.19).

Таблиця 11.19.

Деякі генетичні дефекти коней [8]

Генетичний дефект	Прояв
Домінантні	
Гіперкалемічний періодичний параліч (Hyperkalemic periodic paralysis, HYPP)	Епізоди м'язового тремору і паралічу, може привести до загибелі
Polysaccharide storage myopathy (PSSM)	Порушення роботи м'язів
Рецесивні	
Тяжка хвороба комбінованого імунodefіциту (Severe combined immunodeficiency disease, SCID, CID)	Викликає нестачу імуноглобулінів, внаслідок чого більшість уражених лошат гинуть до 5-річного віку
Спадкова місцева шкіряна астения коней (Hereditary equine regional dermal asthenia, HERDA)	Шкіра недостатньо прикріплена до тканини і при травмах відділяється від неї.
Glycogen branching enzyme deficiency (GBED)	Викликає дефект у здатності м'язів формувати глікоген, що веде до абортів, мертвонароджуваності або загибелі лошат після народження.
Абіотрофія мозочку (Cerebellar abiotrophy, CA)	Викликає тремор голови і атаксію.
Захворювання червоних кінцівок (Junctional epidermolysis bullosa, JEB)	Викликає покриття епітелію пухирями і скидання копитець у лошат, що веде до їх загибелі.

У 2009 році було завершено секвенування геному коней [55]. Були розроблені 50k чипи (близько 54 тис. SNP-маркерів), які потім були замінені чипами на 70k. Пізніше були розроблені чипи з високою щільністю 670k, що дало змогу використовувати геномні підходи в селекції коней. В результаті проведення повно-геномних досліджень було ідентифіковано ряд генів (локусів кількісних ознак, QTL), пов'язаних зі спортивними ознаками коней (табл. 11.20).

Таблиця 11.20.

Вплив деяких генів (локусів кількісних ознак, QTL)
на ознаки скакових і верхових коней [48]

Ген або QTL	Хромосома	Ознака
<i>MSTN</i> (myostatin)	18	Найкраща дистанція на скачках /здатність до спринту
<i>PDK4</i> (Pyruvate dehydrogenase kinase, isozyme 4)	4	Результативність на скачках
<i>DMRT3</i> (double-sex and mab-3-related transcription factor 3)	23	Алюр, результативність на рисі (координація кінцівок)
QTL, близький до <i>PAPSS2</i> (3'-phosphoadenosine 5'-phosphosulfate synthase 2) (імовірний QTL, близький до <i>NRAP</i> - nebulin-related anchoring protein)	1	Здатність до стрибків
Імовірний QTL	3	
QTL, близький до <i>MYL2</i> (myosin, light chain 2,)	8	
QTL, близький до <i>TRHR</i> (thyrotropin-releasing hormone receptor)	9	
Імовірний QTL, близький до <i>TBX4</i> (T-box 4)	11	
Імовірний QTL	17	
QTL, близький до <i>GABPA</i> (GA binding protein transcription factor)	26	
Імовірний QTL, близький до <i>RYR2</i> (ryanodine receptor 2)	1	Результативність на конкурах

Хоча повно-геномні дослідження зв'язків дали певні результати, більшість селекційних ознак коней контролюються великою кількістю генів, що обумовлює доцільність використання повно-геномного передбачення племінної цінності. Оцінки племінної цінності коней можуть бути отримані у віці не менше 8-12 років, тобто коли з'являються дані про результати участі потомства у змаганнях. Таким чином, впровадження геномної селекції може дозволити скоротити генераційний інтервал в декілька разів (рис. 11.104).

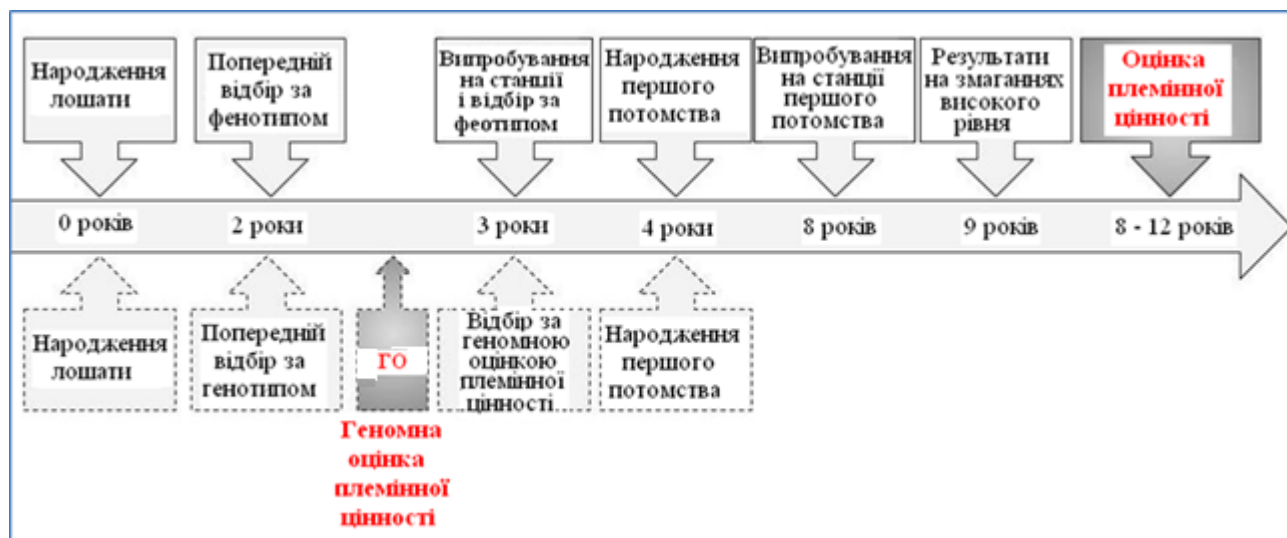


Рис. 11.104. Порівняння ефективності схем традиційної (вгорі) і геномної (знизу) схем селекції спортивних коней на прикладі данських теплокровних коней [19]

За даними С.А.Г.Фаврель [19] впровадження відбору жеребців у віці 3 років за геномними оцінками племінної цінності у популяції данських теплокровних коней дозволить підвищити рівень генетичного прогресу на величину до 30%.

Окрім скорочення генераційного інтервалу перевагою впровадження геномної селекції у конярстві є можливість досягання однакової точності оцінки племінної цінності як жеребців, так і кобил, що дозволить інтенсифікувати використання технології пересадки ембріонів у конярстві.

Традиційним залишається оцінка коней за показниками особливостей екстер'єру та руху, але методики такої оцінки за останні часи змінилися.

Сучасним цілям здійснення такої оцінки є принципи лінійної оцінки, які були описані в розділі 11.1. Інформація про лінійний опис тварини, яка використовується для запису в племінну книгу і для визначення селекційної цінності коней, наведено на рис. 11.105., 11.106., 11.107.

Keuringsplaats:	Datum:	Afd:	Inspr.:
Paardnaam:	Paardenr:	Cat. Nr:	
Geb./datum:	Vader:	Type:	
Stekmaat: 1. m	Opname: ja / nee	Inzchrifving bet. ja/nee	
Eigenaar 1:	Eigenaar 2:	Paspoort: ja / nee	
Naam:	Naam:		
Adres:	Adres:		
Wegpts:	Wegpts:		
Kleur:	Afl. hoofd		
K.Nr.:			
L.Nr.:			
L.A.:			
F.A.:			
overig			

EXTERIEURKENMERK		A	B	C	D	E	F	G	H	I	
Conditie											
Mond											
Hoofd											
1. Rump: model	rechtwaak										
2. Rump: richting	opwaarts										
3. Hoofd-hals verbind.	kort										
4. Halslangte	lang										
5. Halsrichting	verloopt										
6. Halsbevestiging	zwaar										
7. Hoogte schouf	hoog										
8. Schouderligging	schuin										
9. Verloop rug	stok										
10. Verloop lendenen	stok										

BEWEGINGKENMERK		A	B	C	D	E	F	G	H	I	
20. Stap: ruimte	lang										
21. Stap: correctheid	correct										
22. Draf: ruimte	lang										
23. Draf: souplesse	soepel										
24. Draf: kracht	krachtig										
25. Draf: balans	diepend										
26. Galop: ruimte	ruim										
27. Galop: afdruk	krachtig										
28. Galop: balans	diepend										

SPRINGENKENMERK		A	B	C	D	E	F	G	H	I	
29. Afdruk: richting	naar voren										
30. Afdruk: snelheid	snel										
31. Techniek: voorbeen	gevoelen										
32. Techniek: rug	ruud										
33. Techniek: achterb.	spien										
34. Vermogen	veel										
35. Souplesse	veel										
36. Voorzichtigheid	voorzichtig										

Рис. 11.105. Оціночний листок для скакових коней від королівської організації спортивних коней, KWPN

Заповнивши оціночний лист, (кола на ньому від «а» до «і») експерт передає інформацію власникам щодо того, чи є певна ознака середньою (діапазон d-e-f) або відхиляється більше до однієї або іншої крайності.

Ознаки для скакових (для конкуру) коней, які оцінює експерт (рис. 11.105): 1) корпус: модель (форма); 2) корпус: напрямок; 3) кріплення голови та шиї; 4) довжина шиї; 5) напрямок шиї; 6) мускулатура шиї; 7) висота в холці; 8) розміщення плеча; 9) нахил шиї назад; 10) нахил попереку; 11) розміщення крупу; 12) довжина лопаток; 13) положення передньої кінцівки; 14) положення задньої кінцівки; 15) положення гомілки; 16) форма копита; 17) п'ятка; 18) якість кроку; 19) довжина кроку; 20) крок: напрям; 21) крок: правильність; 22)

рись: напрям; 23) рись: еластичність; 24) рись: сила; 25) рись: баланс; 26) галоп: простір; 27) галоп: відбиток (сила); 28) галоп: баланс.

Keuringsplaats:	Datum:	Adf:	Insp.:
Paardnaam:	Paardnr:	Cat. Nr	
	Vader:		
Geb.datum:	Geslacht:	Type:	
Stokmaat: 1. m	Opname: ja / nee	Inschrijving bet. Ja/nee	
Eigenaar 1:	Eigenaar 2:	Paspoort: ja / nee	
Naam:	Naam:		
Adres:	Adres:		
Wspits:	Wspits:		
Kleur:	Afz. hoofd		
r.w.1			
L.w.2			
L.w.3			
r.w.1			
overig			
EXTERIEURKENMERK		duidelijk aanzichtig	gemiddeld aanzichtig
Candide			
Mond			
Hoofd			
		A B C D E F G H I	
1. Rump: model	rechtbrek	O O O O O O O O O	vierkant
2. Rump: richting	opwaarts	O O O O O O O O O	reterwaarts
3. Hoofd-hals verbind.	kort	O O O O O O O O O	zwaar
4. Halslengte	lang	O O O O O O O O O	kort
5. Halsrichting	verticaal	O O O O O O O O O	horizontaal
6. Halsbespiering	zwaar	O O O O O O O O O	aan
7. Hoogte schouder	hoog	O O O O O O O O O	laag
8. Scheuderligging	schuin	O O O O O O O O O	steil
9. Verloop rug	vlak	O O O O O O O O O	veert
10. Verloop lendenen	vlak	O O O O O O O O O	veert

BOVENSALK	EXTERIEUR:	BEWEGING:	
		Stap : Draf : Galop : Houding :	
INSTELLING:			
	A B C D E F G H I		
11. Kruisligging	kolven	O O O O O O O O O	richt
12. Kruislengte	lang	O O O O O O O O O	kort
13. Stand voorbeen	kolven	O O O O O O O O O	kol
14. Stand achterbeen	zwaar	O O O O O O O O O	steil
15. Kootstand	vlak	O O O O O O O O O	steil
16. Hoefvorm	breed	O O O O O O O O O	amal
17. Vezenen	hoog	O O O O O O O O O	laag
18. Kwaliteit beenwerk	hard	O O O O O O O O O	zwaar
19. Omvang beenwerk	zwaar	O O O O O O O O O	lijn
BEWEGINGKENMERK		duidelijk aanzichtig	gemiddeld aanzichtig
20. Stap: ruimte	lang	O O O O O O O O O	kort
21. Stap: correctheid	correct	O O O O O O O O O	ruw
22. Draf: ruimte	lang	O O O O O O O O O	kort
23. Draf: souplesse	veert	O O O O O O O O O	stap
24. Draf: kracht	krachtig	O O O O O O O O O	stap
25. Draf: balans	dragend	O O O O O O O O O	duwend
26. Galop: ruimte	ruim	O O O O O O O O O	kort
27. Galop: afdruk	krachtig	O O O O O O O O O	stap
28. Galop: balans	dragend	O O O O O O O O O	duwend

Рис. 11.106. Оціночний листок коней для виїздки від королівської організації спортивних коней, KWPN

Ознаки для коней для виїздки, які оцінює експерт (рис. 11.106): 1) корпус: модель (форма); 2) корпус: напрям; 3) кріплення голови та шиї; 4) довжина шиї; 5) напрямок шиї; 6) мускулатура шиї; 7) висота в холці; 8) розміщення плеча; 9) нахил шиї назад; 10) нахил попереку; 11) розміщення крупу; 12) довжина лопаток; 13) положення передньої кінцівки; 14) положення задньої кінцівки; 15) положення гомілки; 16) форма копита; 17) п'ятка; 18) якість кроку; 19) довжина кроку; 20) крок: напрям; 21) крок: правильність; 22) рись: напрям; 23) рись: еластичність; 24) рись: сила; 25) рись: баланс; 26) галоп: простір; 27) галоп: відбиток (сила); 28) галоп: баланс; 29) відбиток (сила): правильність; 30) відбиток (сила): швидкість; 31) техніка: передньої кінцівки;

32) техніка: задньої кінцівки; 33) техніка: руху; 34) потужність; 35) піддатливість; 36) обережність.

Schau/Concours: _____ Datum/Date: _____ Richter/Juge: _____	
ID-Nr.: _____ Vater/Père: _____	
Geburtsdatum/Date de naissance: _____ ☐ m. ☐ f. ☐ D ☐ S Rasse: DS _____	

☐ = Optimalnote / Note optimale

Typ/Type		Gesamtersch./Impression générale: _____ Körperbau/Conformation: _____ Gänge/Allures: _____ Stockmass/H. au garrot: _____											
		extrem 1 2 3 4 5 6 7 8 9 extrem									Mängel/Défaux		
1. Kopfausdruck Expression de la tête	ausdruckslos sans expression	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	ausdrucksvoll expressive	☐	
2. Ganaschen Ganache	voll pleine	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	frei libre		
3. Halslänge Long. de l'encolure	kurz courte	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	lang longue	☐	
4. Halsaufsatz Attache de l'encolure	tief basse	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	hoch haute	☐	
5. Halsmuskulatur Musculature de l'enc.	wenig peu	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	schwer massive		
6. Widerristhöhe Hauteur du garrot	flach plat	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	hoch haut		
7. Widerristlänge Longueur du garrot	kurz court	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	lang long	☐	
8. Schulterlänge Longueur de l'épaule	kurz courte	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	lang longue		
9. Schulterneigung Inclin. de l'épaule	steil droite	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	schräg inclinée		
10. Rückenlänge Longueur du dos	kurz court	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	lang long		
11. Rückenlinie Ligne du dos	weich mou	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	gerade horizontale	☐	
12. Kruppenlänge Long. de la croupe	kurz courte	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	lang longue		
13. Kruppenneigung Inclin. de la croupe	horizontal horizontale	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	abfallend avalée		
14. Behosung Fesse	wenig peu culottée	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	viel fortem. culottée		
15. Vorderbein Jambe antérieure	rückbiegig renvoyée	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	vorbiebig brassicourt	☐ knieeng genoux en x	☐ knieweit genoux ouverts
16. Sprunggelenkwinkelung Angle des jarrets	steil droit	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	gewinkelt coudé	☐ kuhhessig jarrets clos	☐ fassbeinig cambrés
												☐ eingeschnürt vo. étranglé ant.	☐ hinten post.
17. Fesselwinkelung Angle des paturons	steil droit	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	weich mou	☐ Bockhuf sabot bot	☐ unterg. Trachten talons fuyants
18. Fundament Fondement	schwammig spongieux	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	trocken sec	Kappen/capelets: ☐	☐ HL/PG ☐ HR/PD
19. Schritt Pas	kurz court	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	raumgreifend ample	☐ lahm vo. li. boiterie ant. g.	☐ hi. li. post. g.
20. Trab Trot	kurz court	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	raumgreifend ample	☐ lahm vo. re. boiterie ant. dr.	☐ hi. re. post. dr.
21. Trab: Schub Trot: engagement	wenig peu	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	viel beaucoup	☐	
22. Trab: Elastizität Trot: élasticité	steif raide	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	elastisch élastique		
23. Korrektheit der Gänge Correct. des allures	fuchtelnd billarde	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	bügelnd coup de manche	unregelmässig/ irrégulières:	☐ VL/AG ☐ VR/AD ☐ HL/PG ☐ HR/PD
24. Typ Type	typlos peu typé	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	typvoll très typé	☐ überbaut surba	☐ schmal étroit
	extrem										extrem		

Bemerkungen/Remarques: _____

Рис. 11.107. Схема лінійної оцінки спортивних коней породного об'єднання

Швейцарії

Ознаки, які оцінює спеціаліст з лінійної оцінки спортивних коней породного об'єднання Швейцарії (рис. 11.107): 1) вираз голови; 2) ганаші; 3) довжина шиї; 4) висота шиї; 5) м'язи шиї; 6) висота в холці; 7) довжина холки; 8) довжина плеча; 9) нахил плеча; 10) довжина спини; 11) лінія спини; 12) довжина крупу; 13) нахил крупу; 14) сіднична; 15) передня кінцівка; 16) кут плесна; 17) кут п'ястка; 18) копито (основа); 19) крок; 20) рись; 21) рись: тяга; 22) рись: еластичність; 23) правильність ходи; 24) тип.

Дані лінійної оцінки коней представляють у відповідних каталогах та рекламних проспектах.

11.7. Кінологія

Порода собак визначається як група особин, які мають однорідний фенотип, що відтворюється в ряду поколінь [9]. Для того щоб собака вважалась чистопородною, обидва її батьки мають бути зареєстрованими у відповідному клубі. Інтенсивний відбір за певними морфологічними і поведінковими ознаками привів до формування більше 400 дуже різнорідних порід собак. Більшість цих порід є відносно молодими і сформувалися за останні 250 років.

Існує значне різноманіття груп порід собак відповідно до напрямку їх використання (мисливські собаки, собаки-пастухи, собаки-поводирі тощо), і відповідно дуже багато ознак для оцінки. В таблиці 11.21 наведені значення коефіцієнтів успадковуваності деяких ознак собак.

Таблиця 11.21.

Коефіцієнти успадковуваності деяких ознак собак [27]

Ознака	h^2
Ознаки мисливських собак	
Нюх (відчуття запаху)	0,19 – 0,35
Пошук	0,12 – 0,48
Стійка	0,10 – 0,31
Можливість взяти сліду	0,13 – 0,80
Бажання працювати	0,05 – 0,31
Співпраця	0,08 – 0,34
Ментальні (розумові здібності) ознаки німецьких собак-пастухів	
Привітність	0,09
Схильність до самозахисту	0,26
Схильність до самозахисту і захисту хазяїна	0,16
Схильність до боротьби	0,21
Сміливість	0,13
Здатність відповідати раптовому сильному шумовому подразнику	0,15
Схильність забувати неприємні інциденти	0,17
Адаптивність до різних ситуацій	0,04
Ознаки собак-поводирів	
Успіх	0,44
Страх	0,46
Відвернення уваги	0,09
Збудливість	0,08

Слід зазначити, що селекція собак ведеться на основі даних фенотипу, причому часто використовуються суб'єктивні оцінки, хоча використання сучасних методів (найкращий лінійний незміщений прогноз, BLUP) могли б дозволити принаймні більш об'єктивно оцінювати результати селекції (приклад наведено на рис. 11.108).

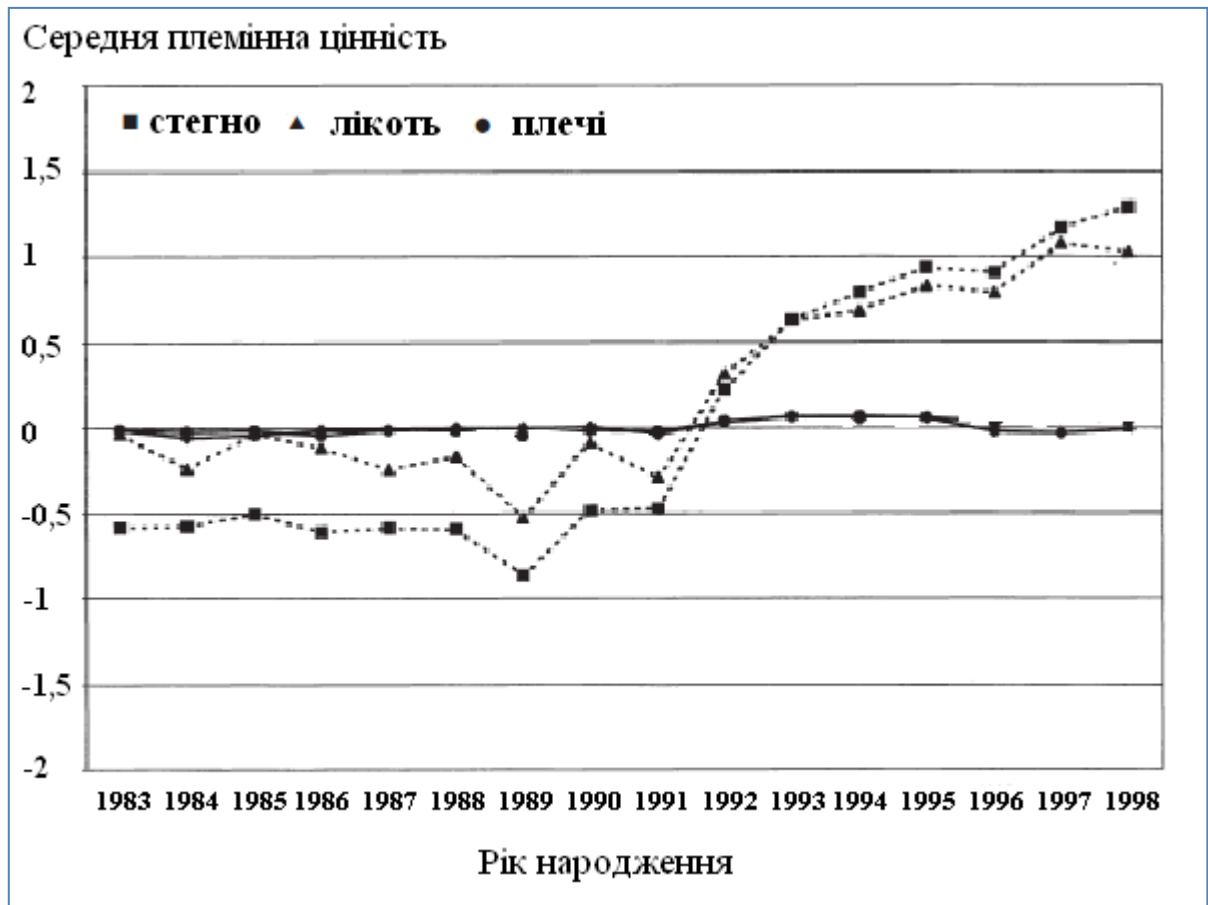


Рис. 11.108. Зміни середніх оцінок промірів собак породи Лабрадор, отримані з використанням методу BLUP [18]

Геном собаки був секвенований у 2003 році, після чого почали проводити повно-геномні дослідження зв'язків, головним чином з метою ідентифікації регіонів геному, пов'язаних з захворюваннями [9].

Питання

1. Дати стислу характеристику трьох найбільш розповсюджених виробничих моделей ведення галузі молочного скотарства.
2. Охарактеризувати категорії селекційних ознак молочної худоби.
3. Дати формули розрахунку молочного жиру та білка.
4. Дати формулу розрахунку рівня тільності.
5. Описати принципи роботи міжнародної служби Interbull.
6. Перелічити основні селекційні ознаки м'ясної худоби.
7. Описати типову пірамідальна селекційна програма у свинарстві.
8. Описати сучасні системи виробництва у вівчарстві.
9. Перелічити основні селекційні ознаки овець.
10. Перелічити три основні групи коней. Надати їх стислу характеристику.

Перелік посилань

1. МакАдам Дж. Современные генетические достижения в области бройлерной индустрии. Aviagen през., 2012, 27 с.
2. Рубан С.Ю., Даншин В.О., Федота О.М. Світовий досвід та перспективи використання геномної селекції в молочному скотарстві. // Біологія тварин, 2016, т.18, №1. С.117-125.
3. Шмутц М. Геномная селекция в племенном разведении несушек. Lohmann Tierzucht. През., 2012, 22 с.
4. Arnason T. and L.D.Van Vleck. Genetic improvement of the horse. *In: The genetics of the horse*. Edited by A.T.Bowling and A.Ruvinsky. CAB International. 2000. 536pp.
5. Arnason, T. Genetic studies on conformation and performance of Icelandic toelter horses. IV. Best linear unbiased prediction of ten correlated traits by use of an 'animal model'. // *Acta Agriculturae Scandinavica*, 1984, Vol.34, p.450–462.
6. Arnason, T. Genetic studies on Icelandic toelter horses (estimation of breeding values). // *31st Annual Meeting of the European Association of Animal Production*, 1980, 1–4 September, Munich, Germany.
7. Berry D.P., J.F. Garcia, and D.J. Garrick. Development and implementation of genomic predictions in beef cattle. // *Animal Frontiers*, 2016, Vol.6, N1, p.32-38.
8. Bormann J.M. Equine genetics. *In: Khatib H. 2015. Molecular and Quantitative Animal Genetics*. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
9. Clark L.N. and A.Starr-Moss. Genetics and Genomics of the Domestic Dog. *In: Khatib H. 2015. Molecular and Quantitative Animal Genetics*. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
10. Cole J. B. and P. M. VanRaden. Possibilities in an age of genomics: The future of selection indices. // *J.Dairy Sci.*, 2018, Vol.101, pp. 3686–3701.

11. Cole J. B., D. J. Null, and P. M. VanRaden. Phenotypic and genetic effects of recessive haplotypes on yield, longevity, and fertility. //J.Dairy Sci., 2016, Vol.99, p. 7274–7288.
12. Dekkers J. C.M., Pramod K. Mathur and E. F. Knol. Genetic improvement of the pig. *In: The Genetics of the Pig*, 2nd Edition. Ed. by M. F. Rothschild and A. Ruvinsky. CAB International, 2011, 526 p.
13. Dickinson, F. N., H. D. Norman, R. L. Powell, L. G. Waite, B. T. McDaniel, and US Department of Agriculture. 1976. Procedures used to calculate the USDA-DHIA Modified Contemporary Comparison. USDA-ARS Prod. Res. Reprod. 165:18–34.
14. Distl, O., Katona, O. and Krausslich, H. (1982) Vergleich der Zuchtwertschätzmethoden BLUP und CC beim Traber. //Zuchtungskunde, 1982, N54, 157–164.
15. Ducrocq V. and G.Wiggans. Genetic improvement of dairy cattle. *In: Garrick D.J. & A. Ruvinsky. 2015. The Genetics of Cattle. 2nd Edition. CAB International.*
16. European Medicines Agency. Sales of veterinary antimicrobial agents in 29 European countries in 2014. Trends from 2011 to 2014. 6th ESVAC report. 176 p.p.
17. Everett R.W., Keown J.F. Mixed model sire evaluation with dairy cattle - experience and genetic gain. //J.Anim.Sci., 1984, Vol.59, p.529.
18. Famula T.R. Genetics of Quantitative Traits and Improvement of Dog Breeds. *In: Ruvinsky A. and J. Sampson. The genetics of the dog. CAB International, 2001, 571 p.*
19. Favrelle S. A. G. Implementing Genomic Information in Breeding Schemes of Danish Warmblood Horses. MSc Thesis. Aarhus University. 2017. 90pp.
20. Flint AP, Woolliams JA. 2008. Precision animal breeding. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 363:573–590.
21. Garcia-Ruiz A., J.B. Cole, P.M. VanRaden, G.R. Wiggans, F. J. Ruiz-Lopez, and C.P. Van Tassell. Changes in genetic selection differentials and

generation intervals in US Holstein dairy cattle as a result of genomic selection. PNAS. Published online June 27, 2016, E3995–E4004.

22. Garrick D.J. and A. Ruvinsky. 2015. The Genetics of Cattle. 2nd Edition. CAB International.

23. Grosu H., P. A. Oltenacu, L.R. Schaeffer, G. Banos, D. Norman, R. Powell, R. Mrode, J. Carvalheirra, J. Jamrozik, V. Kremer, C. Dragenescu., S. Lungu. History of Genetic Evaluation Methods in Dairy Cattle. The Publishing House of the Romanian Academy. 2014, 360p.p.

24. Havenstein G.B., Ferket P.R., Qureshi M.A. Growth, livability and feed conversion of 1957 versus 2001 broilers when fed representative 1957 and 2001 broiler diets. //Poult. Sci. 2003, Vol.82, p.1500–1508.

25. Hazel L.N., Lush J.L. The efficiency of three methods of selection. //J.Hered., 1942, V.33, p.393.

26. Henderson, C. R. 1953 Estimation of variance and covariance components. //Biometrics 9: 226-252.

27. Houpt K.A. and M.B. Willis. Genetics of Behaviour. *In*: Ruvinsky A. and J. Sampson. The genetics of the dog. CAB International, 2001, 571 p.

28. International Committee for Animal Recording Guidelines. Section 5 – ICAR Guidelines for Conformation Recording of Dairy Cattle, Beef Cattle, Dual Purpose Cattle and Dairy Goats. Version October, 2017.

29. International Committee for Animal Recording. Yearly enquiry on the situation of cow milk recording in ICAR member countries. Results for the years 2012 – 2013.

30. Khare V. and A. Khare. Modern Approach in Animal Breeding by Use of Advanced Molecular Genetic Techniques. //International Journal of Livestock Research, 2017, Vol. 7 (5) May'17, 22p.p.

31. Kinghorn B.P., R.G. Banks and G. Simm. Genetic improvement of dairy cattle. *In*: The Genetics of Cattle. 2nd Edition. Edited by Garrick D.J. and A. Ruvinsky. CAB International. 2015. 642pp.

32. Langlois, B. Analyse statistique et genetique des gains des Pur Sang anglais de trois ans dans les courses plates francaises. // *Annales de Genetique et de Selection Animale*, 1975, N7, p.387–408.
33. Lush, J. L. The optimum emphasis on dams' records when proving dairy sires. // *J. Dairy Sci.*, 1944, Vol.27, p.937–951.
34. Mason's World Dictionary of Livestock Breeds, Types and Varieties. 2002. Revised by V. Porter. CABI Publishing, Wallingford, UK.
35. McKay J.C. 2009. The genetics of modern commercial poultry. In *Biology of Breeding Poultry*, ed. PM Hocking, pp. 3–9. Wallingford, UK: CAB Int.
36. Meuwissen T. H. E., Hayes B. J. Goddard M. E. Genomic selection: A paradigm shift in animal breeding. // *Animal Frontiers*, 2016, Vol.6, N1, p.6-14.
37. Miglior F., A. Fleming, F. Malchiodi, L.F. Brito, P. Martin, and C. F. Baes. Identification and genetic selection of economically important traits in dairy cattle. // *J. Dairy Sci.*, 2017, V.100, p.p.10251–10271.
38. Miglior F., J. Chesnais, and B. J. Van Doormaal. Genetic improvement: a major component of increased dairy farm profitability. Canadian Dairy Network Publication, 2012, 13 p.p.
39. Minkema, D. Studies on the genetics of trotting performance in Dutch trotters: II. A method for the breeding value estimation of trotter stallions. // *Annales de Genetique et de Selection Animale*, 1976, N 8, p.527–535.
40. Norman, H. D., R. L. Powell, and F. N. Dickinson. Modified contemporary and herdmate comparisons in sire summary. // *J. Dairy Sci.*, 1976, Vol.59, p.2155–2161.
41. Pryce J.E., R. Woolaston, D.P. Berry, E. Wall, M. Winters, R. Butler and M. Shaffer. World Trends in Dairy Cow Fertility. // *Proc. 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, 2014, 6p.
42. Ricard A., E. Bruns, E.P. Cunningham. Genetics of performance traits. In: *The genetics of the horse*. Edited by A.T. Bowling and A. Ruvinsky. CAB International. 2000. 536pp.

43. Robertson, A., and J. M. Rendel. The performance of heifers got by A.I. //J. Agric. Sci. 1954., Vol.44, p.184–192.
44. Rothschild M. F. Genetic and Genomic Improvement of Pigs. *In*: Khatib H. 2015. Molecular and Quantitative Animal Genetics. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
45. Schaeffer L.R. Multiple-country comparison of dairy sires. //J. Dairy Sci., 1994, V.77, p.2671.
46. Schaeffer, L. R. Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. //J. Anim. Breed. Genet., 2006, V.123, p.218.
47. Simm, G. 1998. Genetic improvement of cattle and sheep. *Farming Press*. Old Pond Publishing, Ipswich.
48. Stock K.F., L. Jonsson, A. Ricard, and T. Mark. Genomic applications in horse breeding. //Animal Frontiers, 2016, Vol.6, N1, p.45-52.
49. Thomas D. L. Genetic Improvement in Sheep through Selection. *In*: Khatib H. 2015. Molecular and Quantitative Animal Genetics. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
50. Van der Werf J.H.J. Ch.13. Marker-assisted selection in sheep and goats. *In*: Marker-assisted selection. Current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. Edited by E. P. Guimaraes, J. Ruane, B. D. Scherf, A. Sonnino, J. D. Dargie. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2007.
51. Van der Werf J.H.J. Potential benefit of genomic selection in sheep. //Proc. Assoc. Advmt. Anim. Breed. Genet. 2009, 18, p.38–41.
52. Van Eenennaam A. L., K.A. Weigel, A. E. Young, M. A. Cleveland, and J.C.M. Dekkers. Applied Animal Genomics: Results from the Field. //Annual Review of Animal Biosciences. 2014, 2:105–39.
53. VanRaden P. M. 2008. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. //J. Dairy Sci., Vol.91, p.4414–4423.
54. VanRaden P.M.,¹ K. P. Gaddis, and J. Cole. Improved genomic selection for health and other traits. World Dairy Expo Prez., WI, 2018.

55. Wade, C.M., E. Giulotto, S. Sigurdsson, M. Zoli, S. Gnerre, F. Imsland, T.L. Lear et al. Genome sequence, comparative analysis and population genetics of the domestic horse (*Equus caballus*). //Science, 2009, N326, p.865–867.
56. Weigel K.A., P.M. VanRaden, H.D. Norman, and H. Grosu. A 100-Year Review: Methods and impact of genetic selection in dairy cattle - from daughter-dam comparisons to deep learning algorithms. //J.Dairy Sci., 2017, V.100, N12, p.10234 – 10250.
57. Wolc A., A. Kranis, J. Arango, P. Settar, J.E. Fulton, N.P. O’Sullivan, A. Avendano, K.A. Watson, J.M. Hickey, G. de los Campos, R.L. Fernando, D.J. Garrick, and J.C.M. Dekkers. Implementation of genomic selection in the poultry industry. //Animal Frontiers, 2016, Vol.6, N1, p.23-31.
58. Wolc A., Stricker C., Arango J., Settar P., Fulton J.E. et al. Breeding value prediction for production traits in layer chickens using pedigree or genomic relationships in a reduced animal model. //Genet. Sel. Evol. 2011, Vol.43, p.5.
59. Wolc, A., H.H. Zhao, J. Arango, P. Settar, J.E. Fulton, N.P. O’Sullivan, R. Preisinger, C. Stricker, D. Habier, R.L. Fernando, D.J. Garrick, S.J. Lamont, and J.C. Dekkers. Response and inbreeding from a genomic selection experiment in layer chickens. //Genet. Sel. Evol. 2015. Vol.47, p.59.
60. Worku M. Goat Genetics and Genomic Progress. In: Khatib H. 2015. Molecular and Quantitative Animal Genetics. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
61. www.cdcb.us
62. www.interbull.org
63. www.norwegianred.com/Start/Norwegian-Red/about-norwegian-red/genomic-selection/

12. Експериментальне обґрунтування оцінки ефективності конверсії корму в молочному скотарстві

Враховуючи те, що 65–70 % усіх витрат на виробництво молока в грошовому еквіваленті складають корми, оцінка ефективності таких витрат на кінцеву продукцію займає першочергове значення. Разом з цим виробництво білка тваринного походження дуже часто піддається критиці через низький рівень перетворення рослинного білка на тваринний.

На думку деяких фахівців [1, 2] необхідно враховувати той факт, що білки рослинного походження можуть бути неїстівними для людини, а їх трансформація можлива лише через свійських тварин. Провівши дослідження в умовах 30-ти австрійських молочних ферм, Ertl P., Knaus W., Zollitsch W [1] зробили висновок, що між кількістю рослинного білка корму, який споживають тварини (вхідний протеїн) та тваринного білка молока (вихідний протеїн) існує різниця 27-53 % на користь вхідного протеїну, або має місце співвідношення 1,4-1,87 на користь вхідного протеїну (білка рослинного походження). Такі підходи наштовхують на думку про необхідність оцінки ефективного перетворення кормів на відповідну продукцію, в даному випадку у молоко з певним складом [2].

За даними P.Huhtanen, J.I. Nousiainen, M. Rinne, K. Kytölä, H. Khalili [3] додали до такої оцінки значення рівня сечовини в сечі, яка тісно корелює з рівнем сечовини в молоці. На переконання фахівців Іллінойського університету США [4], оцінити ефективність можна за співвідношенням отриманого молока, скорегованого по рівню жиру та білка на одиницю сухої речовини корму, який був спожитий коровами.

Автори [4] вказують, що оптимальні значення таких коливань знаходяться на рівні 1,4-1,8 кг молока (тобто на 1 кг сухої речовини спожитого корму коровами було синтезовано 1,4-1,8 кг молока певного складу). Важливою також залишається оцінка впливу на зазначені критерії таких чинників як фаза лактації, вік та розміри корови, вгодованість, маса тіла, якість корму, кормові

добавки та особливості управління на фермі (кратність задавання кормів, час та кратність доїння, мікроклімат тощо).

Застосовуючи результуюче значення молочної ефективності – DE (від англ. Dairy efficiency – молочна ефективність), М.Хатченс [4] наводить значення таких оцінок, які можуть коливатись від 1,1 кг до 2,0 кг залежно від технологічних або виробничих груп (табл. 12.1).

12.1. Можливі коливання показників молочної ефективності [4]

Виробничі групи	Дні лактації	Показник DE*
Корови, у середньому	150-225	1,4-1,6
1 лактація	<90	1,5-1,6
-//-	>200	1,2-1,3
2 лактація	<90	1,6-1,8
-//-	>200	1,3-1,4
Первістки	<21	1,1-1,2
Проблемні господарства	150-200	<1,3

Примітка. * DE – молочна ефективність або кількість молока на 1 кг сухої речовини корму.

Поєднуючи запропоновані підходи з системою бенчмаркінгу (від англ. *Benchmarking* – система порівняння бізнес-процесів за ключовими характеристиками), М.Натјенс [4] виділяє основні фактори впливу на DE, до яких віднесено: 1) показники DE у первісток на 0,1-0,2 одиниці менші ніж у корів по другій лактації; 2) фаза лактації впливає на значення DE через необхідність витрат поживних речовин корму на розвиток ембріона (*gestation period* – період вагітності); 3) прямою дією на зниження DE є високий рівень нейтрально-детергентної клітковини або NDF (від англ. Neutral detergent fiber); 4) прояв ацидозу зменшує значення DE; 5) різні температурні перепади (спека або холод) зменшують DE; 6) застосування кормових добавок (буфери, іонофори, дріжджі) покращують процеси ферментації рубця (травлення) і сприяють підвищенню рівня DE; 7) ін'єкції BST (бичачий соматотропін) підвищує значення DE.

На основі зроблених висновків запропоновано методику оцінки ефективності, яку можна використати для будь-яких виробничих умов без суттєвих витрат на її реалізацію [4]. Для точного застосування таких підходів необхідно визначити кількість залишкового корму, який не був спожитий

коровами тієї чи іншої технологічної групи. Кількість таких залишків не може перевищувати 4 % до загальної кількості, а сама вага залишків має бути віднята від розданого корму для визначення кількості спожитого коровами [2].

За критерій оцінки спожитого та виділеного з молоком протеїну було запропоновано [2, 5] формулу GECР (від англ. *Gross Efficiency of crude protein* – загальна ефективність чистого протеїну):

$$GECР = \frac{CPM}{CPI},$$

де *CPM* – чистий протеїн молока;

CPI – чистий протеїн на вході (корми).

У табл. 12.2 наведено динаміку можливих змін показника зворотної ефективності чистого протеїну (GECР) від різних значень рівнів вхідного (корми) та вихідного (молоко) протеїнів.

Рівень ефективності буде високий у тих випадках, коли загальна кількість вихідного білка буде сягати рівня 40–50 % відносно спожитого вхідного. Як груповий показник для певних технологічних груп, значення GECР опосередковано свідчить про можливість синтезу білка за рахунок мікробіальної флори рубця у корів.

12.2. Зміни GECР (%) залежно від різних значень вхідного та вихідного протеїнів за добу

Вихідний* з молоком, кг	Вхідний з кормом, кг**			
	3,0	3,2	3,4	3,6
0,800	26,6	25,0	23,5	22,2
0,900	30,0	28,1	26,4	25,0
1,000	33,3	31,2	29,4	27,7
1,200	40,0	37,5	35,3	33,3
1,400	46,6	43,7	41,1	38,8

Примітка. * - «Вихідний» білок молока визначають шляхом множення показника добового надою на вміст білка та розділеного на 100; ** - «Вхідний» білок корму визначають шляхом множення значення сухої речовини корму на відсоток чистого протеїну та розділеного на 100.

За даними С.Ю.Рубана [2], по деяких групах ефективних корів такий показник досягає 38-40 %, а по господарствах такої країни як США знаходиться на рівні 24,7 %, а країн Євроспільноти – 27,7 %.

Прибутковість молочного скотарства залежить не тільки від кількості отриманої продукції, на яку впливає рівень продуктивності корів, а й від якісних показників, до яких, крім вмісту білка в молоці, можна віднести рівень сечовини, соматичних клітин, кислотність молока. Ціна на молоко знаходиться в певній залежності від коливань зазначених компонентів; крім того, ефективність застосованих систем та підходів годівлі худоби оцінюють не тільки за співвідношенням отриманого молока до кількості спожитого корму в перерахунку на суху речовину, а й за співвідношенням жиру до білка. Аналіз досвіду країн Євросоюзу та північної Америки, спонукало авторів до апробації зазначених підходів безпосередньо в умовах крупнотоварного виробництва.

Перші спроби системного використання показників MUN (від англ. *milk urea nitrogen* – азот сечовини, який міститься в молоці) були зроблені фахівцями університету штату Меріленд (США) I.S.Jonker, R.A.Kohn, I. Nigh [6], які після тривалих досліджень, проведених на базі двох молокопереробних підприємств та 454 ферм постачальників молока, зробили певні висновки щодо зв'язку особливостей годівлі з рівнем MUN.

Поєднуючи високий рівень MUN з високим виходом азоту разом з екскрементами та молоком, автори [6] при проведенні досліджень успішно вирішили основні задачі:

- 1) визначили оптимальні (порогові) значення MUN для молочних стад;
- 2) дали рекомендації щодо балансу азоту за рахунок екзогенних (кормових) компонентів;
- 3) оцінили економічні та екологічні наслідки великих «викидів» азоту.

Згідно з матеріалами електронної публікації фахівця по впровадженню університету штату Юта – Allen Yonng [7], у більшості господарств США на рівень вмісту сечовини в молоці сильно впливають особливості годівлі та в меншій мірі – порода, сезон року, період лактації. Високий рівень сечовини, на думку автора, вказує на високий вміст в кормі білка і низький – енергії; як правило така ситуація «підсилюється» малою кількістю легкодоступних вуглеводів саме в рубці корови та надто високим рівнем білка, що руйнується

(RDP – від англ. *rumen degradable protein* – протеїн, що руйнується в рубці). Запропонувавши термін «депресія» молочного жиру (зниження молочного жиру при білковому перегодовуванні), дослідник констатує, що більшість підконтрольних стад знаходились у стані загрози прояву кетозу.

У зв'язку з цим для більшості господарств США рекомендована норма MUN – 12 – 16 мг/децилітр, або 12-16 мг/%, а в окремих штатах Америки, таких як Пенсільванія, рекомендована значно жорсткіша норма MUN яка становить 10-14 мг%.

В електронній статті служби впровадження Іллінойського університету «Управління молочними компонентами» Michael Hatjens [8] висловлює основні вимоги щодо рівня та співвідношення компонентів молока: 1) вихід молочного жиру та білка – основні економічні чинники прибуткового скотарства; 2) тест на вміст молочного жиру (процент жиру в молоці) свідчить про вплив багатьох чинників, які треба аналізувати; 3) зміни молочного білка більш консервативні, але також, за необхідності, потребують певних підходів щодо корекції раціонів годівлі; 4) загальні зміни у значеннях і молочного жиру, і білка залежать перш за все від особливостей годівлі та можливостей забезпечення певними кормовими компонентами раціону корів, або питомою вагою тих чи інших кормів. На основі експериментальних даних M.F. Hatjens [8] наводить вимоги щодо співвідношення вмісту жиру до вмісту білка у тварин різних порід (табл. 12.3).

12.3. Рекомендоване співвідношення вмісту жиру та білка в молоці корів різних порід [8]

Порода	Вміст, %		Співвідношення білок/жир	
	жиру	білка	%	в одиницях
Айрширська	3,91	3,21	82	1,21
Швіцька	4,03	3,38	84	1,19
Гернзейська	4,55	3,38	74	1,34
Голштинська	3,66	3,00	82	1,22
Джерсейська	4,76	3,62	76	1,31

З основних підходів щодо контролю та впливу на підвищення рівня білка в молоці М.Хатченс [8] виділяє: 1) необхідність оцінки рівня амінокислот в

кормах і особливо можливостей їх синтезу, оскільки мікробіальний процес у рубці може забезпечувати до 60 % потреби організму корови в амінокислотах; 2) оцінку рівня нерозщепленого в рубці протеїну (RUP – *rumen undegraded protein*) та можливостей використання резервів тіла для енергетичного балансу (обмежений чинник); 3) доведення до норми рівня лізину та метіоніну відповідно до 6,2–6,6 % та 2–2,2 % при співвідношенні 3:1, а основним джерелом цих амінокислот є соя (лізин) та рибне борошно (метіонін).

Низка зазначених методик дуже мало використовуються в управлінській практиці молочних господарств України, тому автори здійснили спробу їх виробничої апробації.

Як експериментальну базу нами було використано поголів'я корів ТОВ «МБК «Єкатеринославський» Дніпропетровської області (1500 гол.). Утримання корів групове у боксах з гумовими килимками та вирощуванням молодняку в групових секціях під навісами з використанням накопичувальної або довгонезмінної підстилки з соломи. Доїння корів трикратне на установці типу «Паралель» 2 х 20 фірми «Де Лаваль» з комп'ютерною системою моніторингу стада «Dairy Comp – 350».

Годівля основного стада проводиться із застосуванням загальнозмішаних раціонів та випоюванням телятам незбираного молока із групових або індивідуальних поїлок. Система відтворення здійснюється на основі штучного осіменіння з використанням в окремих випадках, корекції або синхронізації охоти у корів. Селекційна робота проводиться на основі закріплення за маточним поголів'ям сперми бугаїв швіцької породи із Німеччини, Австрії та США. Для розширення поголів'я стада частина тварин закуповувалася з різних господарств України, а їх породній склад був представлений тваринами вітчизняних молочних порід (українські чорно-ряба, червоно-ряба і бура молочні).

В умовах ТОВ «МБК «Єкатеринославський» щодня по кожній з технологічних груп фіксували такі показники: кількість тварин у технологічній групі (голів); надій по групі (кг); вміст жиру та білка в молоці (%); рівень

соматичних клітин у молоці (тис. шт./мл); вміст сечовини в молоці (мг%); кількість спожитих кормів раціону у вигляді сухої речовини корму за мінусом залишків (кг). Тварини швіцької породи утримувались у виробничих секціях №№ 33 та 34, а поголів'я вітчизняних порід – у секції № 31 (табл. 12.4). Крім цього, нами проаналізовано 478 щоденних спостережень протягом року (з травня 2016 до травня 2017 року) по дванадцяти технологічних групах, куди входили дійні корови на різних стадіях лактаційного циклу і з різним станом здоров'я (табл. 12.4)

12.4. Характеристика і призначення основних технологічних груп ТОВ «МБК «Єскатеринославський»

Номер секції	Кількість корів, голів	Призначення	Днів лактації (Л) або тільності (Т)	Раціон годівлі (номер)	Середній добовий надій, кг
31	120-140	2 лактація і >	Л-21-72	1	34,6
32	120-140	Первістки	Л-60-100	1	27,8
33	120-140	2 лактація і >	Л-60-100	1	33,5
34	120-140	2 лактація і >	Л-100-160	1	30,0
41	120-140	Первістки		1	29,4
42	120-140	Низькопродуктивні тільні	Л-200 і >	2	22,0
43	120-140	Передзапускні	Т-250 і >	2	
44	120-140	Проблемні (відтворення)	Л-250 і >	2	22,2
11	40	Проблемні (мастит)	-	3	23,4
12	40	Проблемні (метрит, ендометрит)	-	3	23,4
13	75	Проблемні (кінцівки)	-	3	23,4
14	75	Новотільні	Л – до 20 днів	3	26,0
21	75	Пізній сухостій	Т-250	Раціон В	-
22	30	Ранній сухостій	Т-210	Раціон А	-
24	30	Передзапускні	Т-250 і >	Раціон А	-

Для дійних корів використовували три раціони годівлі, які розраховані на відповідний рівень продуктивності та живої маси корів (табл. 12.5). Так, перший раціон розрахований на живу масу корів 635 кг, добовий надій 32 кг, другий – відповідно 650 кг та 24 кг, третій – відповідно 635 кг та 24 кг. Планові

показники вмісту жиру та білка в усіх трьох раціонах становили 4,0 % і 3,4 % відповідно.

Раціони годівлі корів складено та збалансовано на основі комп'ютерної програми за участі представників компанії «Каргіл» для чого використовувались „Вимоги живлення молочної худоби 2001 року” [8, 9]. Характеристика раціонів наведена в табл. 12.5.

12.5. Характеристика раціонів годівлі різних технологічних груп (дані по кількості сухої речовини корму – СРК*)

Показники	Раціони дійних корів			Сухостійні корови	
	1	2	3	А(ранній)	Б(пізній)
Корми раціону					
Сінаж люцерни	4,5	5,8	2,1	1,5	1,4
Силос кукурудзи	3,9	3,0	5,0	5,7	6,1
Пивна дробина (волога) 24% СРК	2,4	1,0	1,4	0,9	-
Зерно кукурудзи, сухе	4,4	3,6	1,5	0,220	-
Макуха сої	1,8	1,5	1,8	0,260	1,0
Сіно злакове	1,7	2,7	1,1	4,1	3,0
Патока	1,1	-	0,8	-	-
Тритикале	0,590	0,500	1,7	0,250	0,200
Премікс	0,200	0,160	0,200	0,030	0,200
Добавки	0,400	0,170	0,210		0,100
Барда кукурудзи	-	0,5	1,2	-	-
Разом СРК, кг	20,78	19,0	17,0	13,0	12,0
Чистий протеїн	16,332	16,424	17,010	12,986	14,167
RDP - розщеплюваний протеїн	10,9	10,8	10,9	8,61	9,50
RUP - нерозщеплюваний протеїн	5,34	5,56	6,04	4,86	4,66
Чиста енергія лактації (ЧЕЛ), МДж	6,945	6,64	7,09	6,134	6,02
NDF	30,65	32,98	31,70	45,5	42,7
NDFd	16,223	16,348	17,0	20,5	19,2
ADF	17,887	20,8	17,8	28,7	27,4
Крохмаль	22,5	20,5	21,45	13,756	14,0

Примітка. *СРК – суха речовина корму; 1 – високопродуктивні, 2 – низькопродуктивні, 3 – новотільні.

Для розрахунку надою, приведеного до стандартизованого вмісту жиру (в даному випадку 3,50 %), використано формулу:

$$\text{СНж} = (0,4324 \times \text{Н}) + (16,216 \times \text{ВМЖ}),$$

де СНж – надій, стандартизований за вмістом жиру, кг;
0,4324 та 16,216 – коефіцієнти;

Н – надій, кг;

ВМЖ – вихід молочного жиру (кг) для визначеного надою Н.

При розрахунку надою, приведенного до стандартизованих показників вмісту жиру та білка (СНжб), в молоці (за базис білка знову взято 3,50 %) ці значення підставляють у наступну формулу:

$$\text{СНжб} = (12,82 \times \text{ВМЖ}) + (7,13 \times \text{ВМБ}) + (0,323 \times \text{Н}),$$

де ВМБ – стандартизований вихід молочного білка, кг;

12,82; 7,13 та 0,323 – коефіцієнти;

Н – надій, кг.

Баланс чистого протеїну вираховували за формулою CPB (від англ. *Grude protein balance*):

$$\text{CPB} = \text{CPI} - \text{CPM},$$

Біометричне опрацювання цифрового матеріалу здійснювали за методиками Є. К. Меркур'євої [11] та з використанням стандартного ліцензійного пакету прикладних статистичних програм.

Згідно з даними, отриманими за підконтрольні 12 місяців, що охоплювали усі сезони року, по вказаних технологічних групах (кількість спостережень по кожній із технологічних груп n=478 при чисельності 130-135 корів у кожній групі) середній добовий надій становив 27,1 кг молока при вмісті жиру 3,68 %, білка -3,32 % (табл. 12.6.).

12.6. Показники продуктивності виробничих груп дійного стада

Показники	Середнє	Середнє квадратичне відхилення
Добовий надій, кг	27,132	5,2125
Вміст жиру в молоці, %	3,680	0,3508
Вміст білка в молоці, %	3,321	0,1363
Рівень соматичних клітин, тис. шт/ мл	277,52	28,694
Рівень сечовини в молоці, мг%	17,336	2,537
Спожито сухої речовини корму за добу, кг	19,916	3,162
Конверсія корму	1,384	0,2964
Співвідношення <i>жир</i> : <i>білок</i>	1,10	-

Особливості організації процесу годівлі суттєво вплинули на показники продуктивності. Так, середнє значення конверсії корму (ступінь перетравності корму при його «перетворенні» в молочну продукцію з певними показниками якості молока) становило 1,38 кг молока на кілограм сухої речовини корму, а співвідношення жиру до білка – 1,10, що нижче існуючих нормативів.

В окремих випадках, і особливо в перехідний весняно-літній період, у практиці більшості господарств України (а досліджуване господарство не є винятком) використовується поступове додавання до загальнозмішаного раціону зеленої маси бобових, злакових або технічних культур.

Такі дії в господарствах пов'язані з певними виробничими можливостями, а також необхідністю додаткової даванки дешевих вітамінних і білкових компонентів за рахунок зеленої маси. Усе це, у поєднанні з кліматичними змінами, вплинуло на сезонні коливання виробництва молока та його якості в умовах ТОВ «МБК «Єкатеринославський» [7].

12.7. Сезонні коливання добового надою та якісних показників молока (n=454)

Сезон	n	Добовий надій, кг	Вміст, %		Рівень		
			жиру	білка	соматичних клітин, тис. шт/мл	сечовини, мг%	кислотності, ° Т
Зима	87	27,13	3,89	3,65	309,3	16,8	17,8
Весна	178	27,91	3,62	3,32	261,9	17,7	17,5
Літо	110	27,12	3,51	3,30	292,0	16,7	17,6
Осінь	79	25,37	3,80	3,28	262,7	17,2	17,6
Разом	454	27,13	3,68	3,32	277,7	17,2	17,6

Для зручності нами представлено графічні зображення таких коливань (рис. 1), що у свою чергу тісно пов'язані зі змінами в годівлі тварин по сезонах року, після чого можна констатувати наступне: 1) зменшення рівня вмісту жиру й білка у весняно-літній період пов'язане з модифікуючими факторами зовнішнього середовища; 2) максимальний рівень добових надоїв за показниками стандартизованого молока припадає на зимовий період, який також супроводжується підвищеним рівнем соматичних клітин (табл. 12.7).

Для перевірки робочої гіпотези щодо ступеню або сили впливу модифікуючих факторів зовнішнього середовища таких як «сезон року» та «раціон», нами було проведено оцінку їх впливу за двофакторною моделлю дисперсійного комплексу.

Крім того це дало змогу додатково визначити взаємодію цих факторів (раціон годівлі x сезон року). Загальну структуру вибірки (генеральна сукупність) для проведення такого аналізу наведено в табл. 12.8.

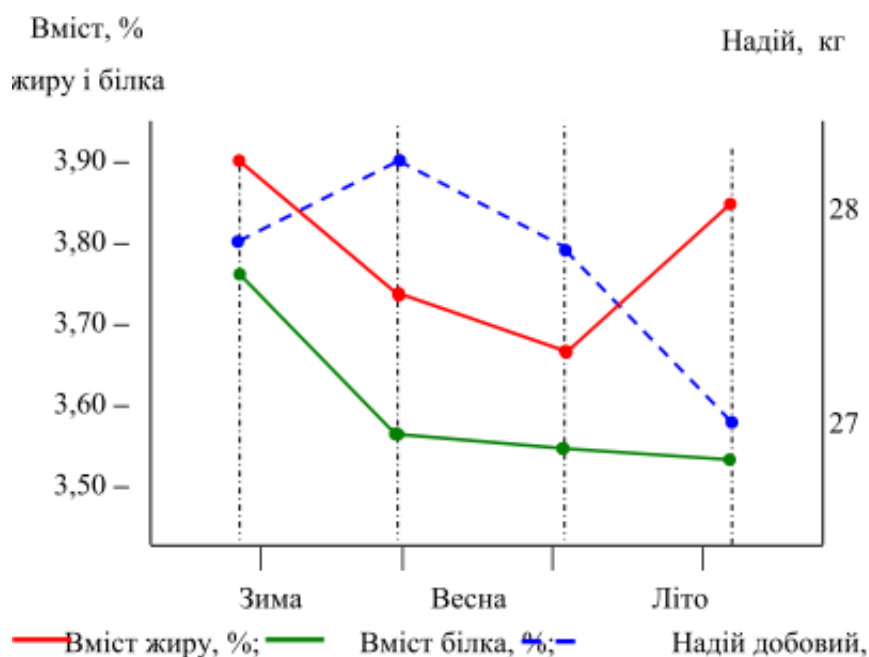


Рис. 12.1. Зміни показників добового надою та якості молока по сезонах року:

12.8. Коливання середніх значень вмісту жиру й білка в молоці та їх співвідношення по сезонах року і раціонах годівлі

Раціон	Сезон	Вміст жиру		Вміст білка		Співвідношення жир : білок
		середнє, %	σ	середнє, %	σ	
1	зима	3,783	0,2035	3,338	0,105	1,13
	весна	3,466	0,2035	3,278	0,115	1,05
	літо	3,445	0,2325	3,267	0,097	1,05
	осінь	3,700	0,1329	3,255	0,1100	1,13
Середнє		3,558	0,2434	3,282	0,111	1,08
2	зима	3,815	0,1875	3,377	0,1024	1,13
	весна	3,620	0,2261	3,356	0,1303	1,08
	літо	3,586	0,2088	3,3638	0,1048	1,06
	осінь	3,715	0,1348	3,8670	0,1172	1,13
Середнє		3,664	0,2189	3,3494	0,1222	1,09
3	зима	4,500	0,6000	3,437	0,1796	1,31
	весна	4,177	0,5492	3,443	0,2322	1,21
	літо	3,900	0,1870	3,325	0,0839	1,17
	осінь	4,233	0,5460	3,376	0,1084	1,25
Середнє		4,174	0,5223	3,400	0,1788	1,22
Загальне	зима	3,899	0,3822	3,365	0,1218	1,15
	весна	3,60	0,3757	3,327	0,1542	1,08
	літо	3,561	0,2739	3,303	0,1052	1,07
	осінь	3,805	0,3336	3,281	0,1197	1,15
Середнє		3,688	0,3705	3,321	0,1351	1,11

За матеріалами табл. 8. можна констатувати той факт, що як річні, так і сезонні коливання характеризуються високим рівнем варіабельності. Опосередковано такі зміни можна пояснити перш за все особливостями годівлі тварин про що свідчить також показник співвідношення жиру до білка протягом сезонів року (рис. 12.2).

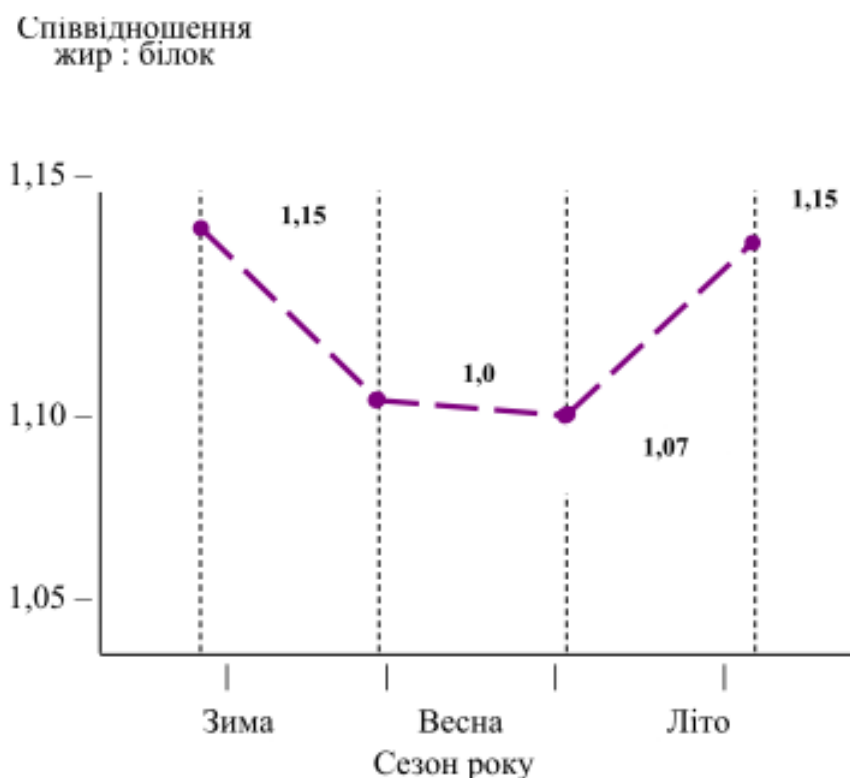


Рис. 12.2. Зміни сезонних коливань показників співвідношення вмісту жиру до вмісту білка в молоці.

Застосування дисперсійного аналізу (табл. 12.9) дало можливість виявити вірогідний вплив фактора «раціон годівлі» на такі ознаки як добовий надій (ступінь впливу $\eta^2 = 0,639$; рівень вірогідності $P \geq 0,999$), вміст жиру ($\eta^2 = 0,368$, $P \geq 0,999$), білка ($\eta^2 = 0,093$, $P \geq 0,999$), рівень соматичних клітин у молоці ($\eta^2 = 0,10$, $P \geq 0,999$).

«Сезон року» вірогідно впливав на показники надою ($\eta^2 = 0,087$, $P \geq 0,999$), вмісту жиру та білка в молоці (відповідно $\eta^2 = 0,161$, $P \geq 0,999$ і $\eta^2 = 0,044$, $P \geq 0,999$), а також рівень соматичних клітин ($\eta^2 = 0,09$, $P \geq 0,999$). Не встановлено вірогідного впливу особливостей годівлі або рівня протеїну в білках раціону на показник рівня сечовини в молоці (табл. 12.9).

12.9. Оцінка впливу (η^2) чинників «раціон годівлі», «сезон року» та їх взаємодії на добовий надій та якісні показники молока

Фактор впливу	Надій	Рівень сечовини в молоці	Вміст		Рівень соматичних клітин в молоці
			жиру	білка	
Раціон годівлі	0,639***	0,007	0,368***	0,093***	0,10***
Сезон року	0,087***	0,024	0,161***	0,044***	0,09***
Взаємодія «раціон годівлі» x «сезон року»	0,029***	0,006	0,033*	0,028	0,077***

Примітка. * – $P \geq 0,95$; *** – $P \geq 0,999$.

Отримані дані спонукали також до перевірки робочої гіпотези щодо впливу фактору «місяць року» на якісні показники молока (табл. 12.10).

12.10. Коливання якісних показників молока по місяцях року

Місяць року	N*	Показники молока				
		Вміст		соматичні клітини, тис. шт / мл	сечовини, мг%	кислотність, ° Т
		жиру, %	білка, %			
1	28	3,9±0,037	3,33±0,017	317±2403	16,9±0,318	18,51±0,137
2	46	3,89±0,522	3,38±0,021	310±21,01	16,9±0,438	17,18±0,269
3	65	3,67±0,423	3,36±0,020	262±11,89	17,48±0,551	17,55±0,115
4	56	3,65±0,059	3,29±0,021	269±9,59	18,42±0,437	18,15±0,286
5	80	3,55±0,038	3,32±0,014	256±9,45	17,50±0,382	16,88±0,061
6	66	3,51±0,035	3,33±0,011	281±9,86	16,74±0,300	17,50±0,225
7	19	3,66±0,055	3,31±0,017	302±11,96	16,73±0,494	17,40±0,222
8	25	3,61±0,045	3,21±0,019	311±4,185	16,73±0,304	17,95±0,263
9	24	3,72±0,035	3,17±0,015	308±4,48	17,48±0,250	17,47±0,139
10	40	3,84±0,067	3,31±0,018	239±3,71	16,97±0,234	18,60±0,286
11	15	3,82±0,055	3,34±0,019	252±12,50	17,52±0,378	17,30±0,136
12	14	3,83±0,073	3,34±0,014	288±23,60	16,57±0,569	18,00±0,181
Разом	478	3,68±0,016	3,32±0,006	277±3,96	17,25±0,126	17,66±0,070

Примітка. N* – кількість спостережень по виробничих секціях при середній чисельності корів в кожній 130 гол.

Структура вибірки не змінилася, але для кожного спостереження і кожної технологічної групи дійного стада додатково фіксували місяць року, в якому проводили оцінку контрольних показників (табл. 12.10).

Дисперсійний аналіз дав можливість визначити вплив місяця року на зміни якісних показників молока (табл. 12.11).

12.11. Вплив (η^2) місяця року на якісні показники молока (n=478)

Показники якості молока	Ступінь впливу	Ступінь вірогідності
Вміст жиру	0,138	$P \geq 0,999$
Вміст білка	0,140	$P \geq 0,999$
Соматичні клітини	0,078	$P \geq 0,999$
Рівень сечовини	0,043	$P = 0,913$
Кислотність молока	0,175	$P \geq 0,999$

Установлено, що практично в усіх випадках зміни умов по місяцях року вірогідно впливали на відповідні якісні характеристики молока.

Таким чином, доведено вплив сезонних та помісячних коливань на якісні показники молока.

Незважаючи на те, що сезонні коливання по продуктивних ознаках, які вивчаються, в основному спричинені кормовими та погодними чинниками, нами не виявлено суттєвого впливу останніх на рівень сечовини в молоці, хоча в окремих випадках ступінь мінливості цієї важливої ознаки перевищує середні значення на 15–20 %, що вказує на можливі проблеми, пов'язані з ацидозом у окремих тварин певних технологічних секцій. До припущень для пояснення таких фактів можна віднести низку можливих впливових чинників:

1). Раціон для кожної групи розробляється з урахуванням надою, живої маси та фази лактації корів і в середньому відповідає фізіологічним потребам тварин, які в неї входять. При цьому значних порушень обміну речовин внаслідок неправильної годівлі (ознакою чого може бути суттєве відхилення рівня сечовини в молоці від середнього рівня) здебільшого не відбувається.

2). Оскільки до аналізованих груп входять тварини, які мають потреби і вищі, і нижчі за середні (передбачені раціоном), їх вплив на середні значення якісних показників молока по групі значною мірою урівноважується.

3) Контроль якості подрібнення, однорідності змішування та вологості загальнозмішаного раціону запобігає можливості його сепарування безпосередньо самими коровами, а отже і зводить до мінімуму перекося у споживанні кормів окремими тваринами, обумовлені неякісною підготовкою корму [12];

4). Підходи до формування груп і складання для них раціонів у всіх аналізованих групах однакові, що дає змогу отримувати в усіх групах приблизно однакове співвідношення між кількістю здорових корів (які здебільшого мають нормальний вміст сечовини в молоці) і корів, схильних до ацидозу (молоко яких, імовірно, містить підвищений вміст сечовини).

Всі наведені вище чинники, які мають місце в технології утримання худоби в ТОВ «МБК «Єкатеринославський», діють у напрямку зменшення відмінностей між технологічними групами за вмістом сечовини в молоці, що й відобразилося в результатах нашого аналізу.

Як варіант підтвердження висловленої думки щодо проблеми ацидозу в тих чи інших технологічних групах основного (дійного) стада можна навести матеріал щодо корелятивних зв'язків між аналізованими ознаками (табл. 12).

Виявлено, що рівень надойв додатно корелює зі споживанням сухої речовини корму ($r = 0,454$) і рівнем конверсії корму ($r = 0,547$). Разом із цим, величина надойв від'ємно пов'язана зі вмістом жиру ($r = -0,211$) та білка ($r = -0,192$) в молоці. Рівень сечовини в молоці позитивно корелює з надходженням протеїнових компонентів безпосередньо з кормом.

12.12. Взаємозв'язок (r) між основними показниками рівня надою та якості молока

Код та назва ознаки	Код ознак							
	Н	Ж	Б	Рс	рСк	К	Срк	Ркк
Н – надій	1							
Ж – вміст жиру	-0,211***	1						
Б – вміст білка	-0,192***	0,417***	1					
Рс – рівень сечовини	-0,042	0,033	0,130**	1				
рСк – рівень соматичних клітин	-0,037	0,250***	0,020	-0,108*	1			
К – кислотність	-0,075	0,123*	0,007	0,018	-0,021	1		
Срк – суха речовина корму	0,454***	-0,431***	-0,161***	0,043	-0,145**	0,051	1	
Ркк – рівень конверсії корму	0,547***	0,260***	0,016	-0,062	0,160***	-0,125*	-0,471***	1

Примітка. * – $P \geq 0,95$; ** – $P \geq 0,99$; *** – $P \geq 0,999$.

У цілому наведені дані дали змогу виявити ступені залежностей та величини взаємозв'язків між основними господарсько-корисними ознаками технологічних груп аналізованого господарства. Високий рівень, в окремих випадках, сечовини в молоці корів свідчить про необхідність перегляду рівня забезпеченості по білку ендogenous (кормового) характеру в сторону його зменшення. Співвідношення вмісту жиру до білка підтверджує необхідність корекції раціону в напрямку підвищення рівня перетравної клітковини (розщеплюваної нейтрально-детергентної клітковини НДКд). Отримані дані дали можливість аргументовано зробити саме такі пропозиції, які з успіхом використовуються в ТОВ «МБК «Єкатеринославський».

Для оцінки ефективності виробництва молока тваринами різних генетичних груп нами були використані підходи, зазначені в роботах M.F.Hutjens [4], P.Huhtanen, J.I. Nousianen, M. Rinne, K. Kytölä, H. Khalili [3].

Для цього були відібрані три технологічні секції ТОВ «МБК «Єкатеринославський», де знаходилося в межах 130-140 корів на 3-4-му місяцях лактації. Дві технологічні секції були представлені тваринами швіцької породи (№№ 33 і 34) європейської селекції, імпортованих з Австрії (усього в межах 260-280 корів) та одна технологічна секція (№ 31) – тваринами вітчизняних української червоно-рябої та чорно-рябої молочних порід (усього 130-140 корів).

Протягом 10 місяців по кожній з цих технологічних груп майже щоденно фіксували групові значення по надою, вмісту жиру та білка, рівня соматичних клітин та сечовини, а також кислотності молока. Крім того, по кожній із секцій було зафіксовано кількість витраченого корму за мінусом залишків, які були на кормовому столі. Результати проведеного експерименту наведено в табл. 12.13.

Середня продуктивність корів знаходилась на рівні 30,96 кг молока за добу при вмісті жиру 3,56 % та білка 3,28 %. Значення рівня соматичних клітин та сечовини знаходились в межах норми, що відповідає якості молока за класом «екстра». Відзначено перевагу саме корів швіцької групи в порівнянні з представницями вітчизняних порід за показниками добового надою, вмісту

жиру та білка, а також конверсії корму. Зазначені різниці вірогідні з різними ступенями значущості (див значення t_d). До негативних різниць між порівнюваними групами не на користь тварин швіцької породи можна віднести підвищений рівень соматичних клітин в молоці, що можливо пов'язано з особливостями молочної залози у високопродуктивних тварин та необхідністю ретельної обробки дійок після доїння дезінфікуючим консервантом.

12.13. Показники якості молока у тварин різних генетичних груп (дані по технологічних секціях)

Показники	Уся вибірка	у т.ч. генетичні групи		Швіци до вітчизняних порід	
		Чистопорідні швіци*	Вітчизняні породи**	±	P
Середня чисельність корів у секції	130-140	130-140	130-140	-	-
Кількість технологічних секцій	3	2	1	-	-
Кількість спостережень протягом проведення дослідів	163	104	59	-	-
Середній добовий удій, кг	30,96±0,255	31,840±0,315	29,42±0,356	+2,42	≥0,999
Вміст жиру, %	3,56±0,018	3,58±0,024	3,53±0,024	+0,05	<0,95
Вміст білка, %	3,28±0,088	3,30±0,011	3,26±0,012	+0,04	≥0,99
Рівень соматичних клітин, тис.шт.	277,27±6,105	296,97±7,94	242,54±7,57	+54,43	≥0,999
Рівень сечовини, мг%	16,93±0,200	16,92±0,250	16,95±0,318	-0,03	<0,95
Кислотність, Т°	17,60±0,110	17,60±0,144	17,61±0,16	-0,01	<0,95
Показник конверсії корму	1,35±0,010	1,37±0,013	1,30±0,015	+0,07	<0,95

Примітка. * – чистопорідні швіци європейської селекції (завезення по імпорту з Австрії);

** – вітчизняні породи – українська червоно-ряба молочна, українська чорно-ряба молочна.

Для визначення впливу такого фактора як «порода» на основні господарсько-корисні ознаки нами проведено однофакторний дисперсійний аналіз, результати якого наведено в табл. 12.14.

12.14. Оцінка впливу фактора «генетична група» на низку ознак рівня продуктивності та якості молока

Ознака	Ступінь впливу	Критерій F	Рівень вірогідності P
Добовий удій	0,131	23,592	0,999
Вміст жиру	0,011	1,831	0,822
Вміст білка	0,025	4,105	0,956
Рівень соматички	0,113	20,575	0,999
Рівень сечовини	0,010	0,003	0,045
Кислотність	0,010	0,002	0,036
Конверсія корму	0,130	20,690	0,998

Застосування зазначеного методу виявило роль фактора «порода» в мінливості таких ознак як добовий надій, рівень соматичних клітин та конверсії корму, а також вміст білка.

Базуючись як на абсолютних, так і відносних цифрових значеннях оцінюваних генетичних груп, нами було зроблено оцінку ефективності виробництва молока із застосуванням загальноприйнятих методик (табл. 12.15).

12.15. Оцінка ефективності виробництва молока коровами різних генетичних груп в умовах ТОВ «МБК «Єкатеринославський»

Показники	Уся вибірка	у т.ч.генетичні групи		Швіци ±до вітчизняних порід
		чистопорідні швіци	вітчизняні породи	
Середній добовий надій, стандартизований за вмістом жиру і білка *	12,117	12,473	11,497	+0,976
Спожито сухої речовини корму (за добу), кг	22,93	23,240	22,630	+0,61
«Вхідний» з кормом	3,74	3,798	3,690	+0,1
«Вихідний» з молоком	1,01	1,05	0,960	+0,09
Оцінка зворотної ефективності чистого протеїну (значення СЕСР) **	27,0	27,7	26,0	+1,7
Баланс чистого протеїну (значення СРВ) ***	2,73	2,74	2,73	+0,01

* - Розрахунки проведено за формулою СНжб ;

** - Розрахунки проведено за формулою СЕСР ;

*** - Розрахунки здійснено за формулою СРВ

Отримані дані дали змогу підтвердити перевагу швіцької породи над іншими в умовах сучасного молочного комплексу (табл. 12.15).

Так, швіцькі корови мали більший добовий надій стандартизованого молока (+0,976 кг) у порівнянні з тваринами вітчизняних порід.

Одним із критеріїв переваги корів є показник «оцінки зворотної ефективності чистого протеїну» або співвідношення величини спожитого валового протеїну з кормом до «вихідного» протеїну, який ми отримуємо з молоком. Середні значення ефективності використання протеїну у корів швіцької породи становлять 27,7 %, що на 1,7 % більше ніж у аналогів інших порідних груп.

Висновки по розділу експериментальних досліджень

1. В умовах високотехнологічного виробництва молока тварини швіцької породи мають перевагу над аналогами таких вітчизняних порід, таких як українські червоно-ряба та чорно-ряба молочні.

2. Доведено вплив фактора «порода» на такі важливі господарсько-корисні ознаки як добовий надій ($\eta^2 = 0,131$) та рівень конверсії корму ($\eta^2 = 0,130$).

3. Таким чином, можна зробити основний висновок про доцільність використання тварин швіцької породи в умовах крупного високотехнологічного молочного комплексу.

З огляду на отримані результати, перспективним вбачається продовження досліджень у цьому ж напрямку, але з опрацюванням індивідуальних показників по окремих коровах та урахуванням стадій лактації.

Перелік посилань

1. Ertl P., Knaus W., Zollitsch W. An approach to including protein quality when assessing the net contribution of livestock to human food supply . *Animal* (2016), 10:11, pp 1883–1889.
2. Ruban S.YU., Borshch O.V., Borshch O.O., та інші .Suchasni tekhnolohiyi vyrobnytstva moloka. (osoblyvosti ekspluatatsiyi, tekhnolohichni rishennya, eskizni proekty) /. - КН.: STYL YZDAT, 2017. – 170 s. (Рубан С.Ю., Борщ О.В., Борщ О.О., та інші .Сучасні технології виробництва молока. (особливості експлуатації, технологічні рішення, ескізні проекти) /. - Х.: СТИЛЬ ИЗДАТ, 2017. – 170 с.)
3. Huhtanen, P., Nousiainen J.I., Rinne M., Kytölä K. and Khalili H.,. Utilization and partition of dietary nitrogen in dairy cows fed grass silage-based diets. *J. Dairy Sci.* 2008. 91: 3589-3599.
4. Michael F. Hutjens M. F. Dairy Efficiency and Dry Matter Intake University of Illinois Proceedings of the 7th Western Dairy Management Conference. March 9-11. 2005. Reno, NV. 71.
5. Pouya Zamani Efficiency of lactation. Additional information is available at the end of the chapter. <http://dx.doi.org/10.5772/50772>.
6. Jonker I.S., Kohn R.A., Hight I. Use of milk Urea Nitrogen to improve Dairy Cow Diets // *J. Dairy Sci.* 2002, №85, pp.939-946
7. Allen Yonng. Milk Urea Nitrogen Test (MVN) Utah State university extengion. Desember, 2001, p.3.
8. Managing milk components.
www.Livestocktrail.illinois.edu/uploads/dairy.net/papers/Hatjens).
9. Nutrient Requirements of Dairy Cattle Seventh Revised Edition, 2001// NATIONAL ACADEMY PRESS.2001.,.381s.
10. Ruban S.YU Orhanizatsiya normovanoyi hodivli v skotarstvi / S.YU.Ruban, M.V.Vasylevskyu. К., 2015. – 136 s. (Рубан С.Ю. Організація

нормованої годівлі в скотарстві / С.Ю.Рубан, М.В.Василевський. К., 2015. – 136 с.)

11. Merkur'eva E. K. Henetyka s osnovamy byometryy / E. K. Merkur'eva. – М.: Kolos, 1983. – 424 s/ (Меркурьева Е. К. Генетика с основами биометрии / Е. К. Меркурьева. – М.: Колос, 1983. – 424 с.)

12. Shablia V.P. Erhonomichna otsinka protsesiv pryhotuvannya ta rozdavannya kormiv / V.P.Shablya, O.YE.Admin, I.YU.Zadorozhna, N.H.Admina, YE.F.Tkach // Visnyk ahrarnoyi nauky. – № 6. – 2014. – S. 68-72. (Шабля В.П. Ергономічна оцінка процесів приготування та роздавання кормів / В.П.Шабля, О.Є.Адмін, І.Ю.Задорожна, Н.Г.Адміна, Є.Ф.Ткач // Вісник аграрної науки. – № 6. – 2014. – С. 68-72.)

13. Фотографування великої рогатої худоби

За видами та призначенням фото розподіляють на велику кількість жанрів (жанр від французького – *Genre* – вид, поняття, що відображає загальне розуміння, сприйняття найбільш суттєвих явищ світу). Жанрове фото – це дія або стан людей або любого живого об'єкта. Темою таких фото часто є сцени, вихоплені з життя, соціально-побутового середовища, природи і взаємодії з нею (рис.13.1, 13.2).



Рис. 13.1. Жанрове фото змагання ковбоїв під час родео, яке проводять в Техасі (США)



Рис. 13.2. Жанрове фото, на якому зображено зацікавленість обох сторін: фермерського хлопчика з одного боку і бугая абердин-ангусської породи з іншого

Основним методом традиційного та об'єктивного оцінювання тварин є фотографування, яке широко застосовується і дає можливість наочно зафіксувати їхні характерні особливості. В нашому випадку таке фото (рис. 13.4) несе призначення перш за все рекламного характеру і передбачає основну мету – проявити максимальну зацікавленість у спостерігача та заставити його прийняти відповідне комерційне рішення.

Процедура такого фотографування наведена на обкладинці журналу Hoard's Dairyman (August 25, 1990) і свідчить про важливість такого процесу в якому задіяно 9 чоловік (рис. 13.3).

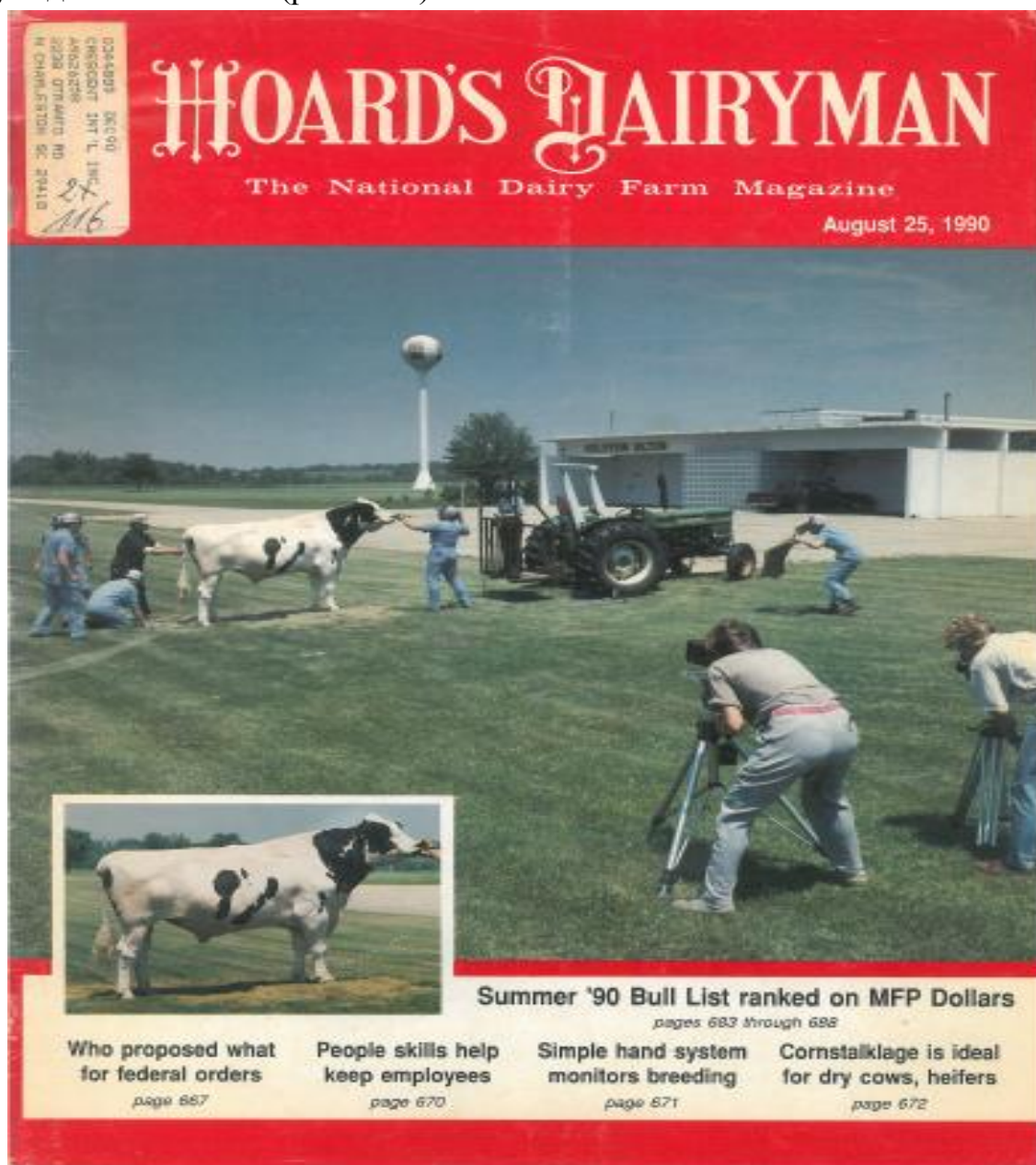


Рис. 13.3. Процедура фотографування одного з кращих бугаїв голштинської породи (за даними журналу «Hoard's Dairyman», august 25, 1990, p.1)



Рис. 13.4. Приклад рекламного (комерційного) фото голштинської корови

Але в більшості випадків добре і правильно зроблена фотографія – цінне, а в деяких випадках незамінне доповнення в оцінюванні екстер'єру тварини. Хороша фотографія дає точне і цілком об'єктивне зображення тварини, і тому повинна значно ширше використовуватися в практичній роботі селекціонера-технолога, тим більше, що сучасна техніка дає можливість швидко одержувати зображення в певному масштабі. Фотограф-аматор повинен чітко знати про основні прийоми які використовують для комерційних зйомок а саме:

1) купання та стриження тварини для того щоб надати їй певної рельєфності кістяка, мускулатури та відповідного лоску шкірного покриву;

2) застосування «комерційної» постави корови, коли задня третина розташована ближче до точки фотографування (об'єктива фотокамери), передні ноги на висоті 15 см від землі за рахунок штучного пагорба, а голова корови повернута до точки фотографування, що створює ефект короткої шиї і, відповідно, штучно збільшує розміри самої тварини. При цьому видно всі кінцівки, задню і передню частини вим'я, дійки (рис. 13.5);

3) проведення зйомки корів виконується на 2–3-му місяці лактації перед доїннями.



Рис. 13.5. Приклад „комерційної” постави корови для фотографування в каталог племінних тварин

Схема розміщення тварини відносно точки зйомки при традиційному та комерційному фотографуванні наведена на рис. 13.6.



Рис. 13.6. Основні види розміщення корови під час фотографування відносно точки зйомки (1 – традиційне фотографування ; 2 –комерційне фотографування; 3 – місце розміщення фотографа).

Фотографування тварин необхідно проводити при сонячному освітленні. Освітлення визначає не лише технічну якість фотографії, а й правильний показ особливостей екстер'єру, оскільки при зміні кута падіння світла змінюється співвідношення між затіненими і освітленими частинами тіла тварин, що спотворює зображення. Необхідно підібрати таке освітлення і так поставити тварину, щоб її зображення точно відповідало натурі.

Якість зображення тварини залежить також від її положення відносно напрямку світла, тобто кута, що утворюється площиною симетрії тварин і основним напрямком світла. Найкраще зображення буває при косому падінні світла, особливо при косому світлі справа ззаду (головою від сонця) під кутом 30-45° до площини симетрії тварини. Розміщення та положення фотографа відносно об'єкта зйомки наведено на рис. 13.7.

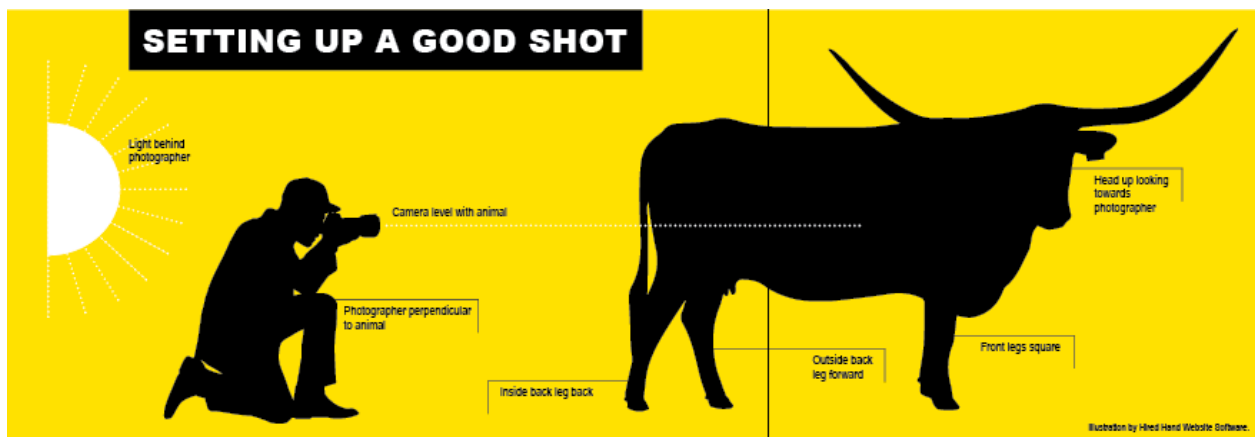


Рис. 13.7. Спосіб фотографування техаської довгорогої худоби
(<http://www.eastwindcattle.com/Default.aspx?id=95295&Title=Photography101>)

Темних тварин фотографують на світлому, а світлих – на темному фоні. Найкращим фоном є відкритий ландшафт з віддаленим заднім планом (віддалений ліс, зелені луки), або велике полотнище сірого кольору розміром 4х7 метрів. На фотографії фігура (постать) тварини повинна займати не більше двох третин довгого боку кадра, а навколо має бути вільний простір.

14. Глосарій термінів

Адитивна генетична (племінна) цінність тварини – сума адитивних генетичних ефектів алелей всіх генів тварини, які впливають на значення ознаки.

Адитивний генетичний ефект – вплив генотипу на кількісну ознаку, обумовлений дією окремих алелей незалежно від дії другого алеля, а також дії алелей і генотипів інших локусів.

Адитивний генетичний зв'язок між тваринами – імовірність того, що два випадково взяті алеля з випадково взятого локусу двох тварин ідентичні за походженням (тобто отримані від одного загального предка).

Аннотація геному (англ. genome annotation) – опис функціональних та структурних характеристик геному з фіксуванням місцезнаходження кодуючих ділянок.

Біо-економічна модель – сукупність рівнянь, які описують систему аграрного виробництва.

Біотехнологія – напрям людської діяльності з використання живих організмів і біологічних процесів у виробництві.

Відбір – диференційоване відтворення генотипів, тобто переважне розмноження тварин, які мають певні особливості.

Відповідь на відбір – різниця між середнім фенотиповим значенням цілі розведення потомків відібраних батьків і середнім фенотиповим значенням цілі розведення батьківського покоління.

Генераційний інтервал – середній вік батьків, в якому народжується їх потомство.

Генетична кореляція – кореляція між племінними цінностями тварини за двома ознаками.

Генетичний дрейф – випадкові зміни частот алелей в ряді поколінь як результат кінцевого розміру популяції.

Генетичний прогрес (генетичне покращення) – зміни селекційних ознак, які входять до цілі розведення, у бажаному напрямі, відповідно до їх економічних ваг.

Генетичний тренд – зміна середньої племінної цінності тварин за окремими ознаками і за значеннями економічного селекційного індексу по роках народження тварин.

Генна інженерія – технологія введення бажаних ознак одного виду в організм іншого виду шляхом використання рекомбінантної ДНК.

Геномна племінна цінність – сума адитивних генетичних ефектів маркерів, що покривають весь геном.

Геномна селекція – відбір особин за геномними оцінками племінної цінності, розрахованими на основі ефектів генетичних маркерів, які покривають весь геном.

Гетерозис, або гібридна сила – феномен, коли потомство має вищі показники окремих кількісних ознак, ніж батьки, за рахунок їхньої гетерозиготності за генами, які впливають на ці ознаки.

Гібридизація нуклеїнових кислот – поєднання *in vitro* (в створених умовах) комплементарних одноланцюгових нуклеїнових кислот в одну молекулу ДНК.

ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота.

ДНК-зонд (англ. DNA probe) – мічений фрагмент ДНК, який використовують для гібридизації з специфічною ділянкою молекули ДНК.

Домінантний генетичний зв'язок між тваринами – імовірність того, що генотипи цих тварин у випадково взятому локусі ідентичні, тобто включають два ідентичних за походженням алеля.

Економічна вага ознаки – зміна прибутку при збільшенні ознаки на одиницю вимірювання незалежно від значень інших ознак, які входять до цілі розведення.

Економічний селекційний індекс – селекційний індекс, в якому ознаки комбінуються з урахуванням їх економічних ваг.

Експресія генів – процес, в ході якого спадкова інформація від гена (послідовність нуклеотидів у ДНК) перетворюється у функціональний продукт – РНК та білок.

Екстракорпоральне запліднення організація процесу запліднення ооциту спермієм в лабораторних умовах.

Епістаз – взаємодія генів, коли активність одного гена знаходиться під контролем іншого гена.

Інbredна депресія – негативний вплив інбридингу на рівень продуктивності, відтворення, життєздатності та інші ознаки тварин.

Інбридинг – схрещування споріднених тварин.

Інтенсивність відбору – різниця між середніми значеннями критерію відбору відібраних батьків і всього батьківського покоління в одиницях стандартного відхилення.

Кількісна (комплексна) ознака – сукупність характеристик індивідуума на певній стадії розвитку, які є варіабельними за своєю величиною і тому можуть вимірюватись у певній кількісній шкалі.

Клонування – технологія отримання тварини, чий геном є точною копією геному іншої тварини.

Коефіцієнт інбридингу – вірогідність того, що два алелі в будь-якому локусі тварини ідентичні за походженням (отримані від одного предка) відносно базової популяції.

Кріобіологія – галузь біологічної науки, яка займається дослідженням структурно-функціональних властивостей біосистем різного рівня організації під дією низьких температур.

Критерій відбору – ознака або комплекс ознак, за якою безпосередньо ведеться відбір.

Локус кількісної ознаки – регіон геному, який безпосередньо впливає на мінливість кількісної ознаки.

Маркер – ідентифікований участок ДНК, успадкування якого може бути відстежене.

Міжпородне (міжлінійне) схрещування – схрещування тварин, які належать до різних порід (ліній).

Мікрочіп-аналіз (англ. microarray analysis) – технологія, що забезпечує статичне вимірювання (коротку характеристику) рівнів експресії великої кількості молекул РНК одночасно.

Множинна овуляція і пересадка ембріонів (англ. multiple ovulation and embryo transfer, скорочено МОЕТ) – метод отримання більшої кількості потомків від генетично цінної самиці, ніж це можливо при природному відтворенні.

Надійність оцінки племінної цінності – квадрат точності оцінки племінної цінності.

Неадитивний генетичний ефект – вплив генотипу на кількісну ознаку, обумовлений взаємодією алелей в межах одного локусу (домінантний) або між локусами (епістаз).

Нерівновага за зчепленням – не випадковий зв'язок між алелями різних локусів.

Піросеквенування – метод секвеування, що ґрунтується на виявленні вивільнення пірофосфату (аніони, солі та ефіри пірофосфорної кислоти) під час додавання нуклеотидів до ланцюга ДНК.

Племінна (адитивна генетична) цінність тварини – сума адитивних генетичних ефектів алелей всіх генів тварини, які впливають на значення ознаки.

Повторюваність – кореляція між вимірюваннями однієї й тієї ж ознаки однієї тварини, яка дорівнює частці суми загальної генетичної дисперсії і дисперсії постійних середовищних ефектів в загальній фенотиповій дисперсії кількісної ознаки.

Популяція – сукупність організмів одного виду, які довгий час перебували на певній території та були ізольовані в процесі їх розведення від інших популяцій.

Порода – група домашніх тварин одного філогенетичного кореню, які мають схожий фенотип, функціональні особливості, що відрізняє їх від інших особин того ж виду.

Пробанд – особина, яка слугує відправною точкою при дослідженні родоводу.

Редагування геному – технологія маніпулювання геномом, яка дозволяє здійснювати цільову модифікацію гену з високою точністю.

Рекомбінантна ДНК (скорочено рДНК) – це штучно створений ланцюг ДНК, отриманий в результаті поєднання двох або більше послідовностей генів різних видів.

Рівновага за зчепленням – відсутність невинного зв'язку між алелями різних локусів.

РНК – рибонуклеїнова кислота.

Секвенування – визначення послідовності нуклеотидів у геномі організму.

Секвенування наступного покоління (англ. Next Generation Sequencing, скорочено NGS) – нові технічні підходи з визначення нуклеотидної послідовності ДНК та РНК для отримання формального опису їх первинних структур.

Секвенування шляхом синтезу (англ. sequencing by synthesis, скорочено SBS) – масове паралельне (одночасне) секвенування з використанням оборотного методу на основі термінатора (термінатор транскрипції або ділянка ДНК, нуклеотидна послідовність якої служить сигналом для транскрипції), що дозволяє ідентифікувати прості основи, оскільки вони включені в ланцюги ДНК, що подовжуються.

Секвенування шляхом термінації ланцюга (метод Сенгера) – метод секвенування, оснований на використанні мічених пофарбованих дидезоксинуклеотидтрифосфатів (ddNTPs), які при включенні в молекулу, що секвенується, зупиняють подовження ланцюга.

Селекційний диференціал – різниця між середнім фенотиповим значенням цілі розведення відібраних батьків і середнім фенотиповим значенням цілі розведення всього батьківського покоління.

Селекційний індекс (сімейний) – рівняння регресії, яке комбінує різні джерела інформації (дані про продуктивність тварини і її родичів) для передбачення племінної цінності тварини.

Селекція з використанням маркерів – відбір особин з включенням окремих генетичних маркерів до критерію відбору.

Сибси – нащадки одного батька і матері, тобто брати і сестри.

Сортування сперми за статтю – технологія розділення розділяння сперми на дві частини: одна частина містить спермії, які визначають чоловічу стать, друга – жіночу.

Точність відбору – коефіцієнт кореляції між критерієм відбору і ціллю розведення.

Точність передбачення племінної цінності – коефіцієнт кореляції між істинною племінною цінністю і її оцінкою.

Тривалість продуктивного життя – проміжок часу у житті тварини, впродовж якого вона дає продукцію.

Успадковуваність в узькому сенсі – частка адитивної генетичної дисперсії в загальній фенотиповій дисперсії кількісної ознаки.

Успадковуваність в широкому сенсі – частка загальної генетичної (адитивної, домінантної і епістатичної) дисперсії в загальній фенотиповій дисперсії кількісної ознаки.

Філогенез – процес історичних змін організмів від предків до потомків, що приводить до появи нових морфологічних, функціональних та генетичних характеристик.

Фолдинг (від англ. Protein folding) – фізичний процес, при якому поліпептидна молекула згортається в характерну для даного білка тривимірну структуру, а кожний білок синтезується як лінійний поліпептид в процесі трансляції послідовностей мРНК в певну лінійну послідовність амінокислот.

Функція прибутку – рівняння, яке описує зміну прибутку як функцію комплексу фізичних, біологічних і економічних параметрів.

Ціль розведення – ознака (або комплекс ознак), значення якої (яких) в результаті відбору має бути змінено у бажаному напрямі.

Штучне запліднення – організація процесу запліднення ооциту спермієм у лабораторних умовах.

Штучне осіменіння – процес збору сперми від найкращих за генетичною цінністю самців з метою осіменіння маточного поголів'я.

BLUP (англ. Best Linear Unbiased Prediction) – найкраще лінійне незміщене передбачення племінної цінності.

GBLUP (англ. Genomic Best Linear Unbiased Prediction) – найкраще лінійне незміщене передбачення племінної цінності, отримане на основі геномної інформації.

ICAR (англ. International Committee for Animal Recording) – міжнародний комітет з обліку у тваринництві.

Interbull (англ. International Bull Evaluation Service) – міжнародна служба по оцінці племінної цінності бугаїв молочних і комбінованих порід великої рогатої худоби.

QTL (англ. Quantitative Trait Locus) – локус кількісної ознаки.

SNP (англ. Single Nucleotide Polymorphism) – різновид генетичного поліморфізму, який є результатом заміни в ДНК однієї пари нуклеотидів іншою.

15. Рекомендована література

1. Афифи А., С. Эйзен Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. Москва, «Мир», 1982, С.488.
2. Даншин В.А. 2008. Оценка генетической ценности животных. - К.: Аграрна наука. – С.179.
3. Фалконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
4. Elzo M. 2014. Animal breeding notes. Course notes. University of Florida.
5. Garrick D.J. & A. Ruvinsky. 2015. The Genetics of Cattle. 2nd Edition. CAB International.
6. Gibson J.P. and J.C.M. Dekkers. 2006. Design and Economics of Animal Breeding Strategies. Course notes. Animal breeding and genetics unit. University of New England, Armidale.
7. Gondro C., J. van der Werf and B.J. Hayes. 2013. Genome-wide association studies and genomic predictions. Humana Press. Springer Science+Business Media.
8. Hayes B.J. and H. Daetwyler. 2015. Genomic Selection. Course notes. Armidale, Australia.
9. Henderson, C. R. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. Univ. Guelph, Guelph, Ontario.
10. Khatib H. 2015. Molecular and Quantitative Animal Genetics. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
11. Legarra A., D.A.L. Lourenco and Z.G. Vitezica. 2018. Bases for Genomic Prediction. Course notes. Univ. of Georgia, Athens, USA.
12. Lush, J. L. 1943. Animal Breeding Plans, Ed. 2. Iowa State University Press, Ames, LA.
13. Lynch M. and B. Walsh. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

14. Lynch M. and B. Walsh. 2014. Evolution and Selection of Quantitative Traits. Course notes.
15. Mrode R.A. and R.Thompson. 2005. Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values. 2nd edition. CABI Publishing. CAB International, Wallingford.
16. Muir W.M. & S.E.Aggrey. 2003. Poultry Genetics, Breeding and Biotechnology. CABI Publishing. CAB International, Wallingford.
17. Roff D.A. 1997. Evolutionary Quantitative Genetics. Springer Science+Business Media.
18. Schaeffer L.R. 2010. Linear Models and Animal Breeding. Univ. of Guelph, Guelph, Ontario.
19. Schaeffer L.R. 2013. History of Genetic Evaluation Methods in Dairy Cattle. Univ. of Guelph, Guelph, Ontario.
20. Schaeffer L.R. 2016. Random regression models. Univ. of Guelph, Guelph, Ontario.
21. van der Waaij K.O.L. 2014. Animal Breeding and Genetics for BSc Students. Centre for Genetic Resources and Animal Breeding and Genomics Group, Wageningen University and Research Centre, the Netherlands.
22. Weller, J. I., 2009. Quantitative Trait Loci Analysis in Animals, Ed. 2. CABI, Wallingford, Oxford.
23. Weller, J. I. 2016. Genomic Selection in Animals. Wiley Blackwell. Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.

16. Інтернет-ресурси

Наукові журнали

<http://gsejournal.biomedcentral.com> – Genetics, Selection, Evolution (INRA, France)

www.genetics.org – Genetics (USA)

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1439-0388](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1439-0388) – Journal of Animal Breeding and Genetics

<http://jabng.org> – Journal of Animal Breeding and Genomics

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2052](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2052) – Animal Genetics

<http://bmccgenet.biomedcentral.com> – BMC Genetics

www.g3journal.org – G3 (Genes, Genomes, Genetics)

<http://journals.plos.org/plosgenetics/> – PLoS Genetics

<http://journals.plos.org/plosone/> – PLoS ONE

www.nature.com/nrg/index.html – Nature Reviews Genetics

www.nature.com/ng/index.html – Nature Genetics

www.nature.com/hdy/index.html – Heredity

<http://link.springer.com/journal/122> – Theoretical and Applied Genetics

<http://link.springer.com/journal/10709> – Genetica

<http://journal.frontiersin.org/journal/genetics> – Frontiers in Genetics

www.annualreviews.org/journal/genet – Annual Reviews. Genetics

www.scirp.org/journal/ojgen – Open Journal of Genetics

www.springer.com/life+sciences/plant+sciences/journal/13353 – Journal of Applied Genetics

<http://ijlr.org> – International Journal of Livestock Research

www.journalofdairyscience.org – Journal of Dairy Science (USA)

www.animalsciencepublications.org/publications/jas – Journal of Animal Science (USA)

www.animal-journal.eu – Animal (European Association of Animal Prouction)

www.eaap.org/index.php/publications/animal-frontiers/ – Animal Frontiers

www.journals.elsevier.com/livestock-science/ – Livestock Science

www.annualreviews.org/journal/animal – Annual Review of Animal Bioscience

www.tandfonline.com/loi/tjas/ – Italian Journal of Animal Science

www.sasas.co.za/journals – South-African Journal of Animal Science

www.agriculturejournals.cz/web/cjas.htm – Czech Journal of Animal Science

www.ajas.info – Asian-Australian Journal of Animal Sciences

<http://ighz.edu.pl/?p0=5&p1=34> – Animal Science Papers and Reports

(Poland)

www.izoo.krakow.pl/en/periodicals – Annals of Animal Science (Poland)

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1740-0929](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1740-0929) – Animal

Science Journal (Japan)

www.sjournals.com/index.php/SJAS – Scientific Journal of Animal Science

www.scirp.org/journal/ojas/ – Open Journal of Animal Sciences

www.bsas.org.uk/publications/animal-journal/ – Animal Journal (Great

Britain)

www.arch-anim-breed.net – Archives of Animal Breeding (Archiv fur Tierzucht) (Germany)

www.nrcresearchpress.com/toc/cjas/current – Canadian Journal of Animal Science (Canada)

Програмне забезпечення

<http://turing.une.edu.au/~agbu-admin/BESSiE/> - BESSiE – лінійні моделі (BLUP і байєсовський аналіз) для аналізу великих об'ємів геномних даних

www.aps.uoguelph.ca/~msargol/ - CFC (Coancestry, Inbreeding, Contribution) – програма для аналізу родоходів

<http://dmu.agrsci.dk/> - DMU – пакет для аналізу багатомірних змішаних моделей

www.vuzv.cz/index.php?p=ecoweight&site=GenetikaSlechtene -

ECOWEIGHT – пакет програм для розрахунку економічних ваг селекційних ознак у тваринництві

<http://snp.toulouse.inra.fr/~alegarra/> - програмне забезпечення А.Легарри (INRA, Франція), в тому числі для геномної селекції

<http://didgeridoo.une.edu.au/km/wombat.php> - WOMBAT - програма для аналізу змішаних лінійних моделей з використанням методу обмеженої максимальної правдоподібності (REML)

<http://nce.ads.uga.edu/html/projects/programs/> - BLUPF90 – пакет програм для аналізу на основі змішаних лінійних моделей

www6.jouy.inra.fr/gabi_eng/Our-resources/Tool-development/Pedig - PEDIG – пакет програм для аналізу родоводів у великих популяціях

<http://pypedal.sourceforge.net/> - PyPedal – програма для аналізу родоводів

<http://www.nas.boku.ac.at/nuwi/the-survival-kit/> - Survival Kit – пакет програм для аналізу виживаності тварин

<ftp://ftp.tzv.fal.de/pub/vce6/> - VCE (Variance Component Estimation) – пакет програм для оцінки компонент дисперсій і коваріанс на основі загальної лінійної моделі

<http://animalgene.umn.edu/> - GVCBLUP - пакет програм для геномного передбачення і оцінки адитивних і домінантних ефектів

ДОДАТКИ

Додаток 1.

Критичні значення t-критерію Стьюдента для різних рівнів вірогідності
(ЧСС – число ступенів свободи, $\alpha=1$ - P – рівень вірогідності)

ЧСС\alpha	0,40	0,25	0,10	0,05	0,025	0,01	0,005	0,0005
1	0,324920	1,000000	3,077684	6,313752	12,70620	31,82052	63,65674	636,6192
2	0,288675	0,816497	1,885618	2,919986	4,30265	6,96456	9,92484	31,5991
3	0,276671	0,764892	1,637744	2,353363	3,18245	4,54070	5,84091	12,9240
4	0,270722	0,740697	1,533206	2,131847	2,77645	3,74695	4,60409	8,6103
5	0,267181	0,726687	1,475884	2,015048	2,57058	3,36493	4,03214	6,8688
6	0,264835	0,717558	1,439756	1,943180	2,44691	3,14267	3,70743	5,9588
7	0,263167	0,711142	1,414924	1,894579	2,36462	2,99795	3,49948	5,4079
8	0,261921	0,706387	1,396815	1,859548	2,30600	2,89646	3,35539	5,0413
9	0,260955	0,702722	1,383029	1,833113	2,26216	2,82144	3,24984	4,7809
10	0,260185	0,699812	1,372184	1,812461	2,22814	2,76377	3,16927	4,5869
11	0,259556	0,697445	1,363430	1,795885	2,20099	2,71808	3,10581	4,4370
12	0,259033	0,695483	1,356217	1,782288	2,17881	2,68100	3,05454	4,3178
13	0,258591	0,693829	1,350171	1,770933	2,16037	2,65031	3,01228	4,2208
14	0,258213	0,692417	1,345030	1,761310	2,14479	2,62449	2,97684	4,1405
15	0,257885	0,691197	1,340606	1,753050	2,13145	2,60248	2,94671	4,0728
16	0,257599	0,690132	1,336757	1,745884	2,11991	2,58349	2,92078	4,0150
17	0,257347	0,689195	1,333379	1,739607	2,10982	2,56693	2,89823	3,9651
18	0,257123	0,688364	1,330391	1,734064	2,10092	2,55238	2,87844	3,9216
19	0,256923	0,687621	1,327728	1,729133	2,09302	2,53948	2,86093	3,8834
20	0,256743	0,686954	1,325341	1,724718	2,08596	2,52798	2,84534	3,8495
21	0,256580	0,686352	1,323188	1,720743	2,07961	2,51765	2,83136	3,8193
22	0,256432	0,685805	1,321237	1,717144	2,07387	2,50832	2,81876	3,7921
23	0,256297	0,685306	1,319460	1,713872	2,06866	2,49987	2,80734	3,7676
24	0,256173	0,684850	1,317836	1,710882	2,06390	2,49216	2,79694	3,7454
25	0,256060	0,684430	1,316345	1,708141	2,05954	2,48511	2,78744	3,7251
26	0,255955	0,684043	1,314972	1,705618	2,05553	2,47863	2,77871	3,7066
27	0,255858	0,683685	1,313703	1,703288	2,05183	2,47266	2,77068	3,6896
28	0,255768	0,683353	1,312527	1,701131	2,04841	2,46714	2,76326	3,6739
29	0,255684	0,683044	1,311434	1,699127	2,04523	2,46202	2,75639	3,6594
30	0,255605	0,682756	1,310415	1,697261	2,04227	2,45726	2,75000	3,6460
∞	0,253347	0,674490	1,281552	1,644854	1,95996	2,32635	2,57583	3,2905

Додаток 2.

Критичні значення t-критерію Фішера при рівні вірогідності $\alpha = 0,05$
(ЧСС_1 і ЧСС_2 - числа ступенів свободи, $\alpha = 1 - P$)

$\text{ЧСС}_1 / \text{ЧСС}_2$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	15	20	24	30	40	60	120	∞
1	161,45	199,50	215,71	224,58	230,16	233,99	236,76	238,88	240,54	241,88	243,90	245,95	248,01	249,05	250,09	251,14	252,19	253,25	254,31
2	18,512	19,000	19,164	19,246	19,329	19,329	19,353	19,371	19,384	19,395	19,412	19,429	19,445	19,454	19,462	19,4707	19,4791	19,4874	19,4957
3	10,1280	9,5521	9,2766	9,1172	9,0135	8,9406	8,8867	8,8452	8,8123	8,7855	8,7446	8,7029	8,6602	8,6385	8,6166	8,5944	8,5720	8,5494	8,5264
4	7,7086	6,9443	6,5914	6,3882	6,2561	6,1631	6,0942	6,0410	5,9988	5,9644	5,9117	5,8578	5,8025	5,7744	5,7459	5,7170	5,6877	5,6581	5,6281
5	6,6079	5,7861	5,4095	5,1922	5,0503	4,9503	4,8759	4,8183	4,7725	4,7351	4,6777	4,6188	4,5581	4,5272	4,4957	4,4638	4,4314	4,3985	4,3650
6	5,9874	5,1433	4,7571	4,5337	4,3874	4,2839	4,2067	4,1468	4,0990	4,0600	3,9999	3,9381	3,8742	3,8415	3,8082	3,7743	3,7398	3,7047	3,6689
7	5,5914	4,7374	4,3468	4,1203	3,9715	3,8660	3,7870	3,7257	3,6767	3,6365	3,5747	3,5107	3,4445	3,4105	3,3758	3,3404	3,3043	3,2674	3,2298
8	5,3177	4,4590	4,0662	3,8379	3,6875	3,5806	3,5005	3,4381	3,3881	3,3472	3,2839	3,2184	3,1503	3,1152	3,0794	3,0428	3,0053	2,9669	2,9276
9	5,1174	4,2565	3,8625	3,6331	3,4817	3,3738	3,2927	3,2296	3,1789	3,1373	3,0729	3,0061	2,9365	2,9005	2,8637	2,8259	2,7872	2,7475	2,7067
10	4,9646	4,1028	3,7083	3,4780	3,3258	3,2172	3,1355	3,0717	3,0204	2,9782	2,9130	2,8450	2,7740	2,7372	2,6996	2,6609	2,6211	2,5801	2,5379
11	4,8443	3,9823	3,5874	3,3567	3,2039	3,0946	3,0123	2,9480	2,8962	2,8536	2,7876	2,7186	2,6464	2,6090	2,5705	2,5309	2,4901	2,4480	2,4045
12	4,7472	3,8853	3,4903	3,2592	3,1059	2,9961	2,9134	2,8486	2,7964	2,7534	2,6866	2,6169	2,5436	2,5055	2,4663	2,4259	2,3842	2,3410	2,2962
13	4,6672	3,8056	3,4105	3,1791	3,0254	2,9153	2,8321	2,7669	2,7144	2,6710	2,6037	2,5331	2,4589	2,4202	2,3803	2,3392	2,2966	2,2524	2,2064
14	4,6001	3,7389	3,3439	3,1122	2,9582	2,8477	2,7642	2,6987	2,6458	2,6022	2,5342	2,4630	2,3879	2,3487	2,3082	2,2664	2,2229	2,1778	2,1307
15	4,5431	3,6823	3,2874	3,0556	2,9013	2,7905	2,7066	2,6408	2,5876	2,5437	2,4753	2,4034	2,3275	2,2878	2,2468	2,2043	2,1601	2,1141	2,0658
16	4,4940	3,6337	3,2389	3,0069	2,8524	2,7413	2,6572	2,5911	2,5377	2,4935	2,4247	2,3522	2,2756	2,2354	2,1938	2,1507	2,1058	2,0589	2,0096
17	4,4513	3,5915	3,1968	2,9647	2,8100	2,6987	2,6143	2,5480	2,4943	2,4499	2,3807	2,3077	2,2304	2,1898	2,1477	2,1040	2,0584	2,0107	1,9604
18	4,4139	3,5546	3,1599	2,9277	2,7729	2,6613	2,5767	2,5102	2,4563	2,4117	2,3421	2,2686	2,1906	2,1497	2,1071	2,0629	2,0166	1,9681	1,9168
19	4,3807	3,5219	3,1274	2,8951	2,7401	2,6283	2,5435	2,4768	2,4227	2,3779	2,3080	2,2341	2,1555	2,1141	2,0712	2,0264	1,9795	1,9302	1,8780
20	4,3512	3,4928	3,0984	2,8661	2,7109	2,5990	2,5140	2,4471	2,3928	2,3479	2,2776	2,2033	2,1242	2,0825	2,0391	1,9938	1,9464	1,8963	1,8432

Продовження додатку 2.

$\frac{\text{ЧСС}_1}{\text{ЧСС}_2}$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	15	20	24	30	40	60	120	∞
21	4,3248	3,4668	3,0725	2,8401	2,6848	2,5727	2,4876	2,4205	2,3660	2,3210	2,2504	2,1757	2,0960	2,0540	2,0102	1,9645	1,9165	1,8657	1,8117
22	4,3009	3,4434	3,0491	2,8167	2,6613	2,5491	2,4638	2,3965	2,3419	2,2967	2,2258	2,1508	2,0707	2,0283	1,9842	1,9380	1,8894	1,8380	1,7831
23	4,2793	3,4221	3,0280	2,7955	2,6400	2,5277	2,4422	2,3748	2,3201	2,2747	2,2036	2,1282	2,0476	2,0050	1,9605	1,9139	1,8648	1,8128	1,7570
24	4,2597	3,4028	3,0088	2,7763	2,6207	2,5082	2,4226	2,3551	2,3002	2,2547	2,1834	2,1077	2,0267	1,9838	1,9390	1,8920	1,8424	1,7896	1,7330
25	4,2417	3,3852	2,9912	2,7587	2,6030	2,4904	2,4047	2,3371	2,2821	2,2365	2,1649	2,0889	2,0075	1,9643	1,9192	1,8718	1,8217	1,7684	1,7110
26	4,2252	3,3690	2,9752	2,7426	2,5868	2,4741	2,3883	2,3205	2,2655	2,2197	2,1479	2,0716	1,9898	1,9464	1,9010	1,8533	1,8027	1,7488	1,6906
27	4,2100	3,3541	2,9604	2,7278	2,5719	2,4591	2,3732	2,3053	2,2501	2,2043	2,1323	2,0558	1,9736	1,9299	1,8842	1,8361	1,7851	1,7306	1,6717
28	4,1960	3,3404	2,9467	2,7141	2,5581	2,4453	2,3593	2,2913	2,2360	2,1900	2,1179	2,0411	1,9586	1,9147	1,8687	1,8203	1,7689	1,7138	1,6541
29	4,1830	3,3277	2,9340	2,7014	2,5454	2,4324	2,3463	2,2783	2,2229	2,1768	2,1045	2,0275	1,9446	1,9005	1,8543	1,8055	1,7537	1,6981	1,6376
30	4,1709	3,3158	2,9223	2,6896	2,5336	2,4205	2,3343	2,2662	2,2107	2,1646	2,0921	2,0148	1,9317	1,8874	1,8409	1,7918	1,7396	1,6835	1,6223
40	4,0847	3,2317	2,8387	2,6060	2,4495	2,3359	2,2490	2,1802	2,1240	2,0772	2,0035	1,9245	1,8389	1,7929	1,7444	1,6928	1,6373	1,5766	1,5089
60	4,0012	3,1504	2,7581	2,5252	2,3683	2,2541	2,1665	2,0970	2,0401	1,9926	1,9174	1,8364	1,7480	1,7001	1,6491	1,5943	1,5343	1,4673	1,3893
120	3,9201	3,0718	2,6802	2,4472	2,2899	2,1750	2,0868	2,0164	1,9588	1,9105	1,8337	1,7505	1,6587	1,6084	1,5543	1,4952	1,4290	1,3519	1,2539
∞	3,8415	2,9957	2,6049	2,3719	2,2141	2,0986	2,0096	1,9384	1,8799	1,8307	1,7522	1,6664	1,5705	1,5173	1,4591	1,3940	1,3180	1,2214	1,0000

Додаток 3.

Критичні значення t-критерію Фішера при рівні вірогідності $\alpha = 0,025$
(ЧСС₁ і ЧСС₂ - числа ступенів свободи, $\alpha = 1 - P$)

ЧСС ₁ / ЧСС ₂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	15	20	24	30	40	60	120	∞
1	647,79	799,50	864,16	899,58	921,84	937,11	948,21	956,65	963,28	968,62	976,71	984,86	993,10	997,24	1001,4	1005,6	1009,8	1014,0	1018,3
2	38,506	39,000	39,166	39,248	39,298	39,332	39,355	39,373	39,387	39,398	39,415	39,431	39,448	39,456	39,465	39,473	39,481	39,490	39,498
3	17,443	16,044	15,439	15,101	14,885	14,735	14,624	14,540	14,473	14,419	14,337	14,253	14,167	14,124	14,081	14,037	13,992	13,947	13,902
4	12,218	10,649	9,9792	9,6045	9,3645	9,1973	9,0741	8,9796	8,9047	8,8439	8,7512	8,6565	8,5599	8,5109	8,461	8,411	8,360	8,309	8,257
5	10,007	8,4336	7,7636	7,3879	7,1464	6,9777	6,8531	6,7572	6,6811	6,6192	6,5245	6,4277	6,3286	6,2780	6,227	6,175	6,123	6,069	6,015
6	8,8131	7,2599	6,5988	6,2272	5,9876	5,8198	5,6955	5,5996	5,5234	5,4613	5,3662	5,2687	5,1684	5,1172	5,065	5,012	4,959	4,904	4,849
7	8,0727	6,5415	5,8898	5,5226	5,2852	5,1186	4,9949	4,8993	4,8232	4,7611	4,6658	4,5678	4,4667	4,4150	4,362	4,309	4,254	4,199	4,142
8	7,5709	6,0595	5,4160	5,0526	4,8173	4,6517	4,5286	4,4333	4,3572	4,2951	4,1997	4,1012	3,9995	3,9472	3,894	3,840	3,784	3,728	3,670
9	7,2093	5,7147	5,0781	4,7181	4,4844	4,3197	4,1970	4,1020	4,0260	3,9639	3,8682	3,7694	3,6669	3,6142	3,560	3,505	3,449	3,392	3,333
10	6,9367	5,4564	4,8256	4,4683	4,2361	4,0721	3,9498	3,8549	3,7790	3,7168	3,6209	3,5217	3,4185	3,3654	3,311	3,255	3,198	3,140	3,080
11	6,7241	5,2559	4,6300	4,2751	4,0440	3,8807	3,7586	3,6638	3,5879	3,5257	3,4296	3,3299	3,2261	3,1725	3,118	3,061	3,004	2,944	2,883
12	6,5538	5,0959	4,4742	4,1212	3,8911	3,7283	3,6065	3,5118	3,4358	3,3736	3,2773	3,1772	3,0728	3,0187	2,963	2,906	2,848	2,787	2,725
13	6,4143	4,9653	4,3472	3,9959	3,7667	3,6043	3,4827	3,3880	3,3120	3,2497	3,1532	3,0527	2,9477	2,8932	2,837	2,780	2,720	2,659	2,595
14	6,2979	4,8567	4,2417	3,8919	3,6634	3,5014	3,3799	3,2853	3,2093	3,1469	3,0502	2,9493	2,8437	2,7888	2,732	2,674	2,614	2,552	2,487
15	6,1995	4,7650	4,1528	3,8043	3,5764	3,4147	3,2934	3,1987	3,1227	3,0602	2,9633	2,8621	2,7559	2,7006	2,644	2,585	2,524	2,461	2,395
16	6,1151	4,6867	4,0768	3,7294	3,5021	3,3406	3,2194	3,1248	3,0488	2,9862	2,8890	2,7875	2,6808	2,6252	2,568	2,509	2,447	2,383	2,316
17	6,0420	4,6189	4,0112	3,6648	3,4379	3,2767	3,1556	3,0610	2,9849	2,9222	2,8249	2,7230	2,6158	2,5598	2,502	2,442	2,380	2,315	2,247
18	5,9781	4,5597	3,9539	3,6083	3,3820	3,2209	3,0999	3,0053	2,9291	2,8664	2,7689	2,6667	2,5590	2,5027	2,445	2,384	2,321	2,256	2,187
19	5,9216	4,5075	3,9034	3,5587	3,3327	3,1718	3,0509	2,9563	2,8801	2,8172	2,7196	2,6171	2,5089	2,4523	2,394	2,333	2,270	2,203	2,133
20	5,8715	4,4613	3,8587	3,5147	3,2891	3,1283	3,0074	2,9128	2,8365	2,7737	2,6758	2,5731	2,4645	2,4076	2,349	2,287	2,223	2,156	2,085

Продовження додатку 3.

$\frac{\text{ЧСС}_1}{\text{ЧСС}_2}$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	15	20	24	30	40	60	120	∞
21	5,8266	4,4199	3,8188	3,4754	3,2501	3,0895	2,9686	2,8740	2,7977	2,7348	2,6368	2,5338	2,4247	2,3675	2,308	2,246	2,182	2,114	2,042
22	5,7863	4,3828	3,7829	3,4401	3,2151	3,0546	2,9338	2,8392	2,7628	2,6998	2,6017	2,4984	2,3890	2,3315	2,272	2,210	2,145	2,076	2,003
23	5,7498	4,3492	3,7505	3,4083	3,1835	3,0232	2,9023	2,8077	2,7313	2,6682	2,5699	2,4665	2,3567	2,2989	2,239	2,176	2,111	2,041	1,968
24	5,7166	4,3187	3,7211	3,3794	3,1548	2,9946	2,8738	2,7791	2,7027	2,6396	2,5411	2,4374	2,3273	2,2693	2,209	2,146	2,080	2,010	1,935
25	5,6864	4,2909	3,6943	3,3530	3,1287	2,9685	2,8478	2,7531	2,6766	2,6135	2,5149	2,4110	2,3005	2,2422	2,182	2,118	2,052	1,981	1,906
26	5,6586	4,2655	3,6697	3,3289	3,1048	2,9447	2,8240	2,7293	2,6528	2,5896	2,4908	2,3867	2,2759	2,2174	2,157	2,093	2,026	1,954	1,878
27	5,6331	4,2421	3,6472	3,3067	3,0828	2,9228	2,8021	2,7074	2,6309	2,5676	2,4688	2,3644	2,2533	2,1946	2,133	2,069	2,002	1,930	1,853
28	5,6096	4,2205	3,6264	3,2863	3,0626	2,9027	2,7820	2,6872	2,6106	2,5473	2,4484	2,3438	2,2324	2,1735	2,112	2,048	1,980	1,907	1,829
29	5,5878	4,2006	3,6072	3,2674	3,0438	2,8840	2,7633	2,6686	2,5919	2,5286	2,4295	2,3248	2,2131	2,1540	2,092	2,028	1,959	1,886	1,807
30	5,5675	4,1821	3,5894	3,2499	3,0265	2,8667	2,7460	2,6513	2,5746	2,5112	2,4120	2,3072	2,1952	2,1359	2,074	2,009	1,940	1,866	1,787
40	5,4239	4,0510	3,4633	3,1261	2,9037	2,7444	2,6238	2,5289	2,4519	2,3882	2,2882	2,1819	2,0677	2,0069	1,943	1,875	1,803	1,724	1,637
60	5,2856	3,9253	3,3425	3,0077	2,7863	2,6274	2,5068	2,4117	2,3344	2,2702	2,1692	2,0613	1,9445	1,8817	1,815	1,744	1,667	1,581	1,482
120	5,1523	3,8046	3,2269	2,8943	2,6740	2,5154	2,3948	2,2994	2,2217	2,1570	2,0548	1,9450	1,8249	1,7597	1,690	1,614	1,530	1,433	1,310
∞	5,0239	3,6889	3,1161	2,7858	2,5665	2,4082	2,2875	2,1918	2,1136	2,0483	1,9447	1,8326	1,7085	1,6402	1,566	1,484	1,388	1,268	1,000

Додаток 4.

Критичні значення t-критерію Фішера при рівні вірогідності $\alpha = 0,01$
(ЧСС₁ і ЧСС₂ - числа ступенів свободи, $\alpha = 1 - P$)

ЧСС ₁ / ЧСС ₂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	15	20	24	30	40	60	120	∞
1	4052,2	4999,5	5403,4	5624,6	5763,7	5859,0	5928,4	5981,1	6022,5	6055,9	6106,3	6157,3	6208,7	6234,6	6260,7	6286,8	6313,0	6339,4	6365,9
2	98,503	99,000	99,166	99,249	99,299	99,333	99,356	99,374	99,388	99,399	99,416	99,433	99,449	99,458	99,466	99,474	99,482	99,491	99,499
3	34,116	30,817	29,457	28,710	28,237	27,911	27,672	27,489	27,345	27,229	27,052	26,872	26,690	26,598	26,505	26,411	26,316	26,221	26,125
4	21,198	18,000	16,694	15,977	15,522	15,207	14,976	14,799	14,659	14,546	14,374	14,198	14,020	13,929	13,838	13,745	13,652	13,558	13,463
5	16,258	13,274	12,060	11,392	10,967	10,672	10,456	10,289	10,158	10,051	9,888	9,722	9,553	9,466	9,379	9,291	9,202	9,112	9,020
6	13,745	10,925	9,780	9,148	8,746	8,466	8,260	8,102	7,976	7,874	7,718	7,559	7,396	7,313	7,229	7,143	7,057	6,969	6,880
7	12,246	9,547	8,451	7,847	7,460	7,191	6,993	6,840	6,719	6,620	6,469	6,314	6,155	6,074	5,992	5,908	5,824	5,737	5,650
8	11,259	8,649	7,591	7,006	6,632	6,371	6,178	6,029	5,911	5,814	5,667	5,515	5,359	5,279	5,198	5,116	5,032	4,946	4,859
9	10,561	8,022	6,992	6,422	6,057	5,802	5,613	5,467	5,351	5,257	5,111	4,962	4,808	4,729	4,649	4,567	4,483	4,398	4,311
10	10,044	7,559	6,552	5,994	5,636	5,386	5,200	5,057	4,942	4,849	4,706	4,558	4,405	4,327	4,247	4,165	4,082	3,996	3,909
11	9,646	7,206	6,217	5,668	5,316	5,069	4,886	4,744	4,632	4,539	4,397	4,251	4,099	4,021	3,941	3,860	3,776	3,690	3,602
12	9,330	6,927	5,953	5,412	5,064	4,821	4,640	4,499	4,388	4,296	4,155	4,010	3,858	3,780	3,701	3,619	3,535	3,449	3,361
13	9,074	6,701	5,739	5,205	4,862	4,620	4,441	4,302	4,191	4,100	3,960	3,815	3,665	3,587	3,507	3,425	3,341	3,255	3,165
14	8,862	6,515	5,564	5,035	4,695	4,456	4,278	4,140	4,030	3,939	3,800	3,656	3,505	3,427	3,348	3,266	3,181	3,094	3,004
15	8,683	6,359	5,417	4,893	4,556	4,318	4,142	4,004	3,895	3,805	3,666	3,522	3,372	3,294	3,214	3,132	3,047	2,959	2,868
16	8,531	6,226	5,292	4,773	4,437	4,202	4,026	3,890	3,780	3,691	3,553	3,409	3,259	3,181	3,101	3,018	2,933	2,845	2,753
17	8,400	6,112	5,185	4,669	4,336	4,102	3,927	3,791	3,682	3,593	3,455	3,312	3,162	3,084	3,003	2,920	2,835	2,746	2,653
18	8,285	6,013	5,092	4,579	4,248	4,015	3,841	3,705	3,597	3,508	3,371	3,227	3,077	2,999	2,919	2,835	2,749	2,660	2,566
19	8,185	5,926	5,010	4,500	4,171	3,939	3,765	3,631	3,523	3,434	3,297	3,153	3,003	2,925	2,844	2,761	2,674	2,584	2,489
20	8,096	5,849	4,938	4,431	4,103	3,871	3,699	3,564	3,457	3,368	3,231	3,088	2,938	2,859	2,778	2,695	2,608	2,517	2,421

Продовження додатку 4.

$\frac{\text{ЧСС}_1}{\text{ЧСС}_2}$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	15	20	24	30	40	60	120	∞
21	8,017	5,780	4,874	4,369	4,042	3,812	3,640	3,506	3,398	3,310	3,173	3,030	2,880	2,801	2,720	2,636	2,548	2,457	2,360
22	7,945	5,719	4,817	4,313	3,988	3,758	3,587	3,453	3,346	3,258	3,121	2,978	2,827	2,749	2,667	2,583	2,495	2,403	2,305
23	7,881	5,664	4,765	4,264	3,939	3,710	3,539	3,406	3,299	3,211	3,074	2,931	2,781	2,702	2,620	2,535	2,447	2,354	2,256
24	7,823	5,614	4,718	4,218	3,895	3,667	3,496	3,363	3,256	3,168	3,032	2,889	2,738	2,659	2,577	2,492	2,403	2,310	2,211
25	7,770	5,568	4,675	4,177	3,855	3,627	3,457	3,324	3,217	3,129	2,993	2,850	2,699	2,620	2,538	2,453	2,364	2,270	2,169
26	7,721	5,526	4,637	4,140	3,818	3,591	3,421	3,288	3,182	3,094	2,958	2,815	2,664	2,585	2,503	2,417	2,327	2,233	2,131
27	7,677	5,488	4,601	4,106	3,785	3,558	3,388	3,256	3,149	3,062	2,926	2,783	2,632	2,552	2,470	2,384	2,294	2,198	2,097
28	7,636	5,453	4,568	4,074	3,754	3,528	3,358	3,226	3,120	3,032	2,896	2,753	2,602	2,522	2,440	2,354	2,263	2,167	2,064
29	7,598	5,420	4,538	4,045	3,725	3,499	3,330	3,198	3,092	3,005	2,868	2,726	2,574	2,495	2,412	2,325	2,234	2,138	2,034
30	7,562	5,390	4,510	4,018	3,699	3,473	3,304	3,173	3,067	2,979	2,843	2,700	2,549	2,469	2,386	2,299	2,208	2,111	2,006
40	7,314	5,179	4,313	3,828	3,514	3,291	3,124	2,993	2,888	2,801	2,665	2,522	2,369	2,288	2,203	2,114	2,019	1,917	1,805
60	7,077	4,977	4,126	3,649	3,339	3,119	2,953	2,823	2,718	2,632	2,496	2,352	2,198	2,115	2,028	1,936	1,836	1,726	1,601
120	6,851	4,787	3,949	3,480	3,174	2,956	2,792	2,663	2,559	2,472	2,336	2,192	2,035	1,950	1,860	1,763	1,656	1,533	1,381
∞	6,635	4,605	3,782	3,319	3,017	2,802	2,639	2,511	2,407	2,321	2,185	2,039	1,878	1,791	1,696	1,592	1,473	1,325	1,000

Додаток 5.

Основні параметри програм геномної селекції у молочному скотарстві деяких країн

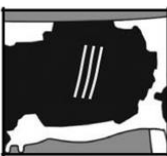
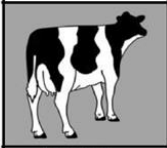
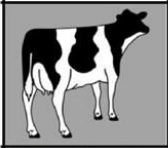
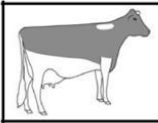
Параметр	Австралія	Ірландія	Нова Зеландія	Франція	Німеччина	Нідерланди	Данія-Швеція-Фінляндія	США – Канада
Рік початку геномної оцінки	2008	2009	2008	2008	2009	2007	2008	2008
Рік, коли геномна оцінка набула статусу офіційної	2011	2009	2008	2009	2010	2010	2011	2009
Кількість бугаїв в референтній популяції, голів	4364	5000	5503	25000	25050	24504	25000	20822
Надійність геномної оцінки за індексом економічної цінності, %	55	54	55	65	67	62	55-60	77
Надійність геномної оцінки за кількістю молочного білка, %	65	61	55	65	73	68	63	72
Число корів, включених до референтної популяції, голів	13851	поки немає	поки немає	поки немає	0	0	поки немає	34008
Число бугаїв, оцінених за потомством, голів	271	50	200	0	400	140	175	2000

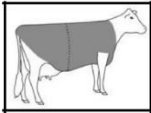
Продовження додатку 5.

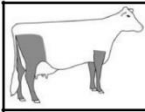
Число молодих генотипованих бугаїв, щорічно, голів	455	4000	2000	8300	13000	2500	1800	18744
Вік молодих бугаїв при початку їх використання, міс.	16	24	14	16	15	18	17	12
Число молодих бугаїв з геномною оцінкою серед 20 бугаїв, найкращих за індексом еконо- мічної цінності, голів	15	10	20	18	20	16	18	20
Частка бугаїв з геномною оцінкою, %	9	50	35	60	50	40	70	47

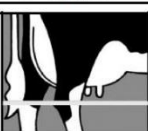
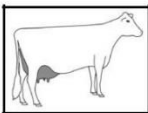
Додаток 6.

Приклад анкети для візуального оцінювання типу корів Німецької голштинської асоціації https://www.lwk-rlp.de/fileadmin/lwk-rlp.de/Tier/Tierbeurteilungsbogen_Stand_2016.pdf

Комплекс ознак «Молочний тип»				Корова 1			Корова 2			Корова 3					
				А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення			
1. Молочний характер: Оцінюється гострота в холці 1 = дуже округла 5 = середня 9 = дуже гострі				 1 = дуже округла			 5 = середня			 9 = дуже гострі					
Гармонія Лінія верху, перехід, пропорції 1 = дуже не гармонійна 5 = середні 9 = дуже гармонійна				 1 = дуже не гармонійна			 5 = середні			 9 = дуже гармонійна					
Виразеність ребер: Визначається як відстань, кут, вигнутість 1 = мала, прямі, плоскі 5 = середні 9 = відкриті, косі, виражені				 1 = мала, прямі, плоскі			 5 = середні			 9 = відкриті, косі, виражені					
Скелет: якість кісток 1 = круглі та жорсткі 5 = середні 9 = тонкі та прямі				 1 = круглі та жорсткі			 5 = середні			 9 = тонкі та прямі					
Загальна оцінка Молочний тип 10% 65-88 пунктів після 1-ї лактації															
Проміжна сума				X	X	X	X	X	X	X	X	X			

Перенесення		Корова 1			Корова 2			Корова 3		
		А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення
Комплекс ознак «Тулуб» 2. Висота Висота вимірюється в см в середині крижів (показник в см)  										
3. Глибина тулуба визначається як глибина боків на рівні останнього ребра 1 = дуже підтянутий 5 = середня глибина 9 = дуже глибокий   										
4. Мішність/ ширина грудей Визначається як ширина передньої частини тулуба. Це відстань між передніми ногами 1 = дуже мала 5 = середня 9 = дуже велика   										
5. Нахил заду: Визначається як нахил умовної лінії між сідничними горбами та маклаками. Рівний таз тазу отримує оцінку 3 оцінка 5 надається тазу з нахилом в два пальці (3-4 см) 1 = дуже високий 5 = трохи схилений (3-4 см) 9 = дуже опущений   										
6. Ширина заду: Відстань між середніми точками сідничних горбів 1 = дуже вузька 5 = середня 9 = дуже широка   										
Вгодюваність (BCS): Характеризує кондицію тіла корови. Вона визначається вираженістю ознак в площині між сідничними горбами та поперекового відділу хребта. 1 = худя 5 = середня 9 = товста, округла   										
Вали тулуба не виповнена лопатка не велика глибина серця слаба спина слабкі почки глибоко посаджений хвіст похила п'ява										
Загальна оцінка ТУЛУБ 20% (65-88 пунктів після 1-ї лактації) 										
Проміжна сума										

Перенесення												
Комплекс ознак «Кінцівки»				Корова 1			Корова 2			Корова 3		
				А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення
8. Кут задніх/тазових кінцівок: Визначається як кут тазових кінцівок на рівні скакального суглобу при оцінці збоку												
  												
1 = дуже прямий 5 = середній 9 = дуже гострий												
9. Кут ратиці: Оцінюється кут нахилу передньої частини ратиці по відношенню до підлоги.												
1 = похилий 5 = середній 9 = крутий (прямий)												
10. Скакальний суглоб: Визначається за товщиною скакального суглобу.												
1 = виповнений 5 = середній 9 = дуже плескатий, сухий												
11. Постановка задніх кінцівок: Оцінюється постановка ратиць задніх кінцівок.												
1 = сильно назовні 5 = дещо назовні 9 = паралельно												
12. Локомоція: Описується довжина кроку та відхилення від прямолінійного напрямку, а також гармонійність ходи (положення тулуба, рухливості в скакальних суглобах).												
1 = погана 5 = середня 9 = гарна												
Вади кінцівок												
Зміщені передні кінцівки												
Розміщення тазо-стегнового суглобу												
Спазматичний синдром												
Слабкі пугові суглоби												
Розкидання ратиць												
Запалення між ратицями												
Низька висота бабки												
Загальна оцінка КІНЦІВКИ 30% (65-88 пунктів після 1-ї лактації)												
												
Проміжна сума												

Перенесення		Корова 1			Корова 2			Корова 3		
Комплекс ознак «Вим'я»		А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення	А попередня оцінка	В власна оцінка	С Відхилення
13. Висота прикріплення вимені ззаду: Визначається за відстанню між нижньою частиною піхви та початком розміщення секреторної тканини вимені. Оптимальна відстань – 20 см		   1 = дуже глибоке 5 = середнє 9 = дуже високе								
14. Центральна зв'язка: Оцінюється глибина щілини між задніми долями вимені. Також враховується довжина центральної зв'язки в напрямку до верху.		   1 = дуже слабка 5 = середня 9 = дуже сильна								
15. Розміщення передніх дійок: Оцінюється місце прикріплення передніх дійок. Розміщення дійок оцінюється ззаду.		   1 = дуже змінені назовні 5 = по середині 9 = дуже змінені в середину								
16. Розміщення задніх дійок: Оцінюється місце прикріплення задніх дійок.		   1 = дуже змінені назовні 5 = по середині 9 = дуже змінені в середину								
17. Довжина дійок: Описується довжина передніх дійок.		   1 = дуже короткі 5 = середні (5см) 9 = дуже довгі								
18. Переднє прикріплення вимені: Оцінюється кут, який утворює вим'я та нижня частина тулуба (живіт).		   1 = дуже слабкий 5 = середній 9 = дуже міцний								
19. Глибина вимені: Оцінюється відстань між уявно вертикальною лінією, проведеною на рівні п'ятки, та дном вим'я. Оцінка 5 надається у випадку, коли найнижчий край вимені знаходиться на 8 см вище від п'ятки		   1 = дуже глибоке 5 = середнє 9 = дуже високе								
20. Текстура вимені: Залозистість 1 = м'язиста, наявні окремі судини 5 = середня 9 = залозиста, багато судин		   1 = м'язиста, 5 = середня 9 = залозиста, багато								
Вади вимені		Важкість передньої частини вимені								
		Ступінчасте вим'я								
		Передні дійки не вертикально направлені								
		Задні дійки не вертикально направлені								
		Тонкі дійки								
		Фістульні дійки								
		Задні дійки розташовані занадто далеко позаду								
		Короткі задні дійки								
Загальна оцінка ТУЛУБ 20% (656-88 пунктів після першої лактації)										
Проміжна сума										

**National University of Life
and Environmental Sciences of Ukraine**

S.Y.Ruban, V.O.Danshin

MODERN METHODS OF ANIMAL BREEDING

Kyiv - 2019

CONTENT

Introduction.....	10
1. World genetic resources of animals (phylogenesis, recent state).....	11
2. History of development of breeding methods.....	47
3. Application of statistical methods in the analysis of quantitative traits.....	67
3.1. Classification of traits of animals.....	67
3.2. Descriptive statistics of quantitative traits.....	69
3.3. Normal distribution of quantitative traits.....	74
3.4. Statistics of relationship between quantitative traits.....	76
3.5. Analysis of variance.....	81
3.5.1. General description.....	81
3.5.2. One-way analysis of variance.....	82
3.5.3. Two-way analysis of variance.....	85
4. Methods of animal breeding.....	90
4.1. Selection.....	90
4.2. Breeding using inbreeding.....	99
4.3. Crossbreeding and estimation of effect of heterosis.....	112
4.4. Mating systems.....	125
5. Basic model of genetic value of an animal.....	135
6. Methods of genetic value evaluation.....	157
6.1. General properties of estimated breeding values.....	157
6.2. Evaluation by phenotype.....	161
6.3. Selection index.....	165
6.4. Best linear unbiased prediction (BLUP).....	168
6.4.1. «Sire model».....	171
6.4.2. «Animal model».....	173
6.4.2.1. «Animal model» for one trait and one measurement.....	174
6.4.2.2. «Repeatability Animal model».....	175
6.4.2.3. «Multiple traits Animal model».....	177
6.4.2.4. «Animal model» with maternal effects.....	177
6.4.2.5. «Animal model» for multiple breeds.....	179
6.4.2.6. «Animal model» with non-additive genetic effects.....	180
6.4.2.7. «Animal model» with random regression.....	181
6.5. Genetic evaluation for longevity.....	183

6.6. Genetic evaluation for categorical traits.....	186
6.7. Genetic evaluation using markers.....	189
6.8. Economic selection indexes.....	191
7. Genetic progress and breeding programs.....	201
8. Use of genetic markers in animal breeding.....	214
8.1. Structure of DNA, storage and realization of heritable information.....	214
8.2. Types of genetic markers.....	220
8.3. Marker assisted selection.....	222
8.4. Genomic selection.....	227
8.4.1. History.....	227
8.4.2. Methodology.....	230
8.4.3. Results.....	233
8.4.4. Perspectives.....	234
9. Use of bioinformatics in animal genetics.....	242
9.1. Bioinformatics and animal genetics.....	243
9.2. Genome sequencing.....	246
9.3. Alignment of DNA sequences in bioinformatics.....	249
9.4. Regulation of gene expression.....	256
9.5. Processing genome data.....	256
9.6. Principles of application of IT technologies using Bioconductor.....	257
9.7. Perspectives of bioinformatics in animal genetics.....	258
10. Use of methods of reproductive and biological technologies in animal breeding.....	262
10.1. Artificial insemination.....	262
10.2. Multiple ovulation and embryo transfer.....	263
10.3. <i>In vitro</i> fertilization.....	266
10.4. Sorting sperm by sex.....	268
10.5. Cloning.....	269
10.6. Genetic engineering.....	271
10.7. Genome editing.....	273
11. Features of breeding main breeds in different species of animals (number and productivity, selection traits, congenital defects, breeding programs).....	276
11.1. Dairy cattle.....	276
11.2. Beef cattle.....	315

11.3. Pigs.....	338
11.4. Sheep and goats.....	342
11.5. Poultry.....	356
11.6. Horses.....	363
11.7. Dogs.....	373
12. Experimental grounding assessment of feed conversion efficiency in dairy cattle.....	382
13. Photographing cattle.....	403
14. Glossary.....	409
15. Recommended literature.....	416
16. Internet-resources.....	418
Appendixes	421

МОНОГРАФІЯ

НАВЧАЛЬНЕ ВИДАННЯ

Сергій Юрійович Рубан
Віктор Олександрович Даншин

СУЧАСНІ МЕТОДИ СЕЛЕКЦІЇ У ТВАРИННИЦТВІ

Науковий редактор Рубан Сергій Юрійович

Технічне редагування, комп'ютерна верстка – Матвєєв Михайло
Андрійович