

ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ ОПТИМІЗУЮЧОГО ВІДБОРУ В ПОПУЛЯЦІЯХ МОЛОЧНОЇ ХУДОБИ

М. С. Бердичевський, Є. І. Федорович, М. І. Кузів, І. В. Новак

Інститут біології тварин УААН

Узагальнені літературні дані та результати власних досліджень значимості різних форм відбору при формуванні генетичної структури популяцій молочної худоби. Оцінюється роль можливих генетичних механізмів оптимізуючого відбору як своєрідної динамічної форми стабілізуючого, діючого кооперативно із дизруптивним, рухомим та штучним у відповідних агроекосистемах. Показано, що адаптивна норма популяцій молочної худоби еволюціонує від M^- до M^+ фенокласу, стабілізуючись в M^0 фенокласі при рівнозначності дії векторів природнього і штучного відборів. Визначено п'ять етапів формування молочних типів худоби шляхом внутрішньо- і міжпородних схрещувань. Сформульована гіпотеза, згідно з якою формування селекціонованих морфо-фізіологічних типів тварин обумовлено алейним станом генів: гормону росту (19 хромосома) і регулятором його активності PIG-1 (1 хромосома), пролактину в комплексі з генами казеїнового комплексу та мікросателітів розміщених у 6 хромосомі.

Ключові слова: ПОРОДА, ПОПУЛЯЦІЯ, ГЕНОТИП, ГЕНЕТИЧНІ МАРКЕРИ (MAS), ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ, ГЕНЕТИЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ, АДАПТИВНА НОРМА, АГРОЕКОСИСТЕМА, ФОРМИ ВІДБОРУ, ЕТАПИ ОПТИМІЗУЮЧОГО ВІДБОРУ, ГОЛОВНІ ГЕНИ (QTL).

Загальна характеристика форм відбору в популяціях. Динаміка структури генетичної мінливості популяцій значною мірою обумовлена дією різних форм відбору, яких, згідно з феноменологічною класифікацією [1], виділяють п'ять: відносної життєздатності, фенотипової ознаки, стабілізуючий, рухомий, дизруптивний (розриваючий). Окрім того, виділяють ще дестабілізуючий [2], К-відбір [3], презиготичний [4, 5], модальний [6] та відбір за генетичними маркерами [7].

Очевидно, що вищеназвані форми відбору у своїй основі реалізуються завдяки тому універсальному принципу, що будь-який організм з обмеженими запасами енергії, при інших рівних умовах, формується з такою оптимальною структурою, яка забезпечує найменшу витрату метаболічної енергії. [8]. Це універсальна біологічна закономірність, яка в рівній мірі справедлива для будь-якого типу популяцій (як природної, так і штучної), хоч рівень генетичної мінливості останніх відрізняється від перших близькоспоріднених видів [9]. Саме тому, оцінюючи біологічні особливості парнокопитних (Artiodactyla) взагалі та родини порожнисторогих (Bovidae) зокрема, слід констатувати, що вони обумовлені наявністю єдиної трофічної системи організмів, при якій обмін речовин і енергії забезпечуються з шляхом мінімізації рівня ентропійності біогеоцинозів (агроекосистем), та оптимізацією в них процесів внутрішньоклітинного метаболізму [10], завдяки чому забезпечується прогресивна еволюція та широка іррадіація життєвих форм.

Окремі положення цього принципу висвітлені [11–13], що забезпечило в комплексі з отриманими експериментальними даними обґрунтування використання розроблених способів: оптимізуючого відбору [14] та формування високоцінних генотипів у популяціях молочної худоби [15]. Проте, у названих роботах не розглядалися питання відбору, як суто

біологічного явища, у зв'язку з чим виникає необхідність характеристики кожної із вищеназваних форм відбору.

Форма відбору відносно життєздатності характеризується кількістю вибутих найменш життєздатних тварин.

Особливості відбору за фенотипічною ознакою або генотипом полягають в тому, що при ньому формується шлейф генів-модифікаторів [1] (елементів фенотипового середовища), що підвищують відносну життєздатність і забезпечують полігенність ознак або властивостей.

Стабілізуючий відбір, як найбільш обґрунтований теоретично [16], позитивно впливає на домінуючий генотип [3], у результаті чого забезпечується адаптація вихідної форми виду до несприятливих факторів середовища і досягає такої високої межі, що він вступає у конкуренцію за енергетичні ресурси екологічної ніші. Саме тому в найбільш загальному виді стабілізуючий відбір є однією із форм природного, дія направлена проти генотипів, які впродовж довгого періоду часу формувались у певній стабільній екологічній ніші. Згідно з цим означенням такий відбір за будь-яких обставин мусить вести до підвищення пристосованості тварин і в результаті його дії дисперсія ознаки зменшується, а середньоквадратичне значення суттєво не змінюється [17]. При цьому пристосованість організму полягає у зайнятті певного місця в умовному багатомірному просторі, що являє собою різні напрямки адаптацій. У такому випадку наявне деяке оптимальне положення місця, що відповідає максимально можливій мірі адаптації організму до умов середовища [18]. У такій системі ключова роль відводиться змінам умов середовища, при яких організми повільно відособлюються протягом еволюції [3] з накопиченням унікальних генних комплексів, при яких видова специфіка геному забезпечується набором певних взаємно збалансованих (коадаптивних) генів.

Направлений відбір [19] має місце тоді, коли оптимальне значення фенотипової ознаки суттєво відрізняється від середнього і його дія в основному обмежується ситуаціями, коли вид постає перед якимись новими вимогами з боку зовнішнього середовища.

Дизруптивний [20] відбір характеризується тим, що при наявності в тій чи іншій популяції двох чи більше оптимумів, пристосованих до відповідної агроєкосистеми, відбираються крайні форми, а все, що знаходиться посередині — елімінується.

Наслідком дії дестабілізуючого відбору [2] є порушення сформованого природним відбором (особливо його стабілізуючою формою) фенотипу, перебудовою кореляційних систем організму, внутрішньою зміною самого прояву і виразу мутацій.

Відбір, який спрямований на підвищення виживання кожної особини популяцій у результаті підвищення піклування батьків про нащадків, називають К-відбором [3, 21]. Такий відбір проходить в умовах переповнення ресурсів екологічної ніші і характерний лише для природних популяцій, а також меншою мірою для популяцій м'ясної худоби.

Презиготичний відбір [4, 5] стосується зигот і зумовлений особливістю їх формування, яка залежить від стану хромосомного апарату клітини та генетичної гетерогенності генеративних клітин самця і самки. Слід підкреслити, що різні автори неоднаково розглядають механізми такого відбору. З одного боку, стверджується, що відбір здійснюється на основі нерівнозначності морфологічної будови хромосом обумовлених їх порушеннями (делеції, дуплікації, транслокації, інверсії і т. д.) З іншого — стверджується, що вибірковість запліднення є результатом презиготичної селекції чоловічих гамет у статевих шляхах самки, спрямованих на відбір статевих клітин для попередження високого рівня гомозиготності нащадків, що обумовлює зниження життєздатності особин в онтогенезі. При цьому відбір генотипів по супергену В-локусу груп крові реалізується на основі специфічності антигенів чоловічих статевих клітин, що контролюються генами, об'єднаними в єдиний сегрегон [5].

Стосовно модального відбору [6], то він, по суті, віддзеркалює стабілізуючий відбір і тому розглядається як його різновидність.

Певною мірою проблематичним є питання відбору за генетичними маркерами. По-перше, очевидним є факт відбору тварин за рядом моногенних якісних (фенотипових) генетичних маркерів (масть, генетичні особливості екстер'єру, спадкові аномалії і т. д.) [20]. По-друге, наявність численних робіт по взаємозв'язках цілого ряду генетичних маркерів із господарсько корисними ознаками [21–26] все ще не мають завершеної форми використання в селекційному процесі, окрім, хіба що, контролю за походженням та загальної характеристики генетичної структури популяції. По-третє, сьогодні не існує чіткого розмежування понять генетичних маркерів (MAS) [7], сигнальних генів [27], головних генів господарсько корисних ознак (QTL).

Таким чином, основні розглянуті форми відбору в популяціях сільськогосподарських тварин мають біологічну сутність і саме тому розглядаються такими, що складають основну суть природного відбору. Відносно штучного відбору, то він, базуючись на біологічній основі, в кінцевому рахунку являє собою результат кооперативної дії усіх факторів природного відбору в кожній конкретній агроєкосистемі.

Оптимізує відбір у популяціях молочної худоби. У популяціях молочної худоби оптимізує відбір розглядається як своєрідна форма стабілізуючого, діючого в кооперативній взаємодії із штучним відбором у відповідних агроєкосистемах. При цьому в популяціях сільськогосподарських тварин реалізуються найбільш загальні форми штучного відбору [28], які розглядаються нижче:

1. Тандемної (послідовної) селекції, при якій відбір ведуть послідовно за кожною ознакою окремо. Якщо досягнуте бажане значення за однією ознакою, починається відбір за другою. Пізніше можна знову вести відбір за першою ознакою, а потім — за другою.

2. Незалежних рівнів, на основі встановлення мінімальних, фенотипових вимог до кожної ознаки, тому усі особини, які мають показники нижчі від мінімальних, виключаються із розведення незалежно від якості відносно інших ознак.

3. Залежних рівнів і ознак, при яких вираховуються селекційні індекси, за якими окремі ознаки отримують різну селекційну значимість, і тому відбір на їх основі дає максимальний економічний ефект.

Цілком очевидно, що вищезазвані форми штучного відбору відображають найбільш загальні його принципи. Конкретика полягає в тому, що в нашому розумінні він відноситься до такого типу тварин, які мають чітко виражені морфо-фізіологічні характеристики адаптовані до генотипів певних агроєкосистем. Виходячи із цього, отримані експериментальні дані слід розглядати в контексті законів популяційної генетики стосовно перерахованих форм внутрішньопопуляційного відбору. У найбільш загальному вигляді при оцінці загального ряду екстер'єрних показників, що в сукупності характеризують морфо-фізіологічний тип тварини фенокласу M^+ переважають тварин фенокласу M^+ , а тварини фенокласу M^0 займають проміжне місце.

Аналіз наявних у нашому розпорядженні даних, отриманих на досить великих популяціях української чорно-рябої молочної, симентальської, української червоно-рябої молочної порід, дає підставу стверджувати, що їх еволюція здійснювалася і здійснюється на основі морфо-фізіологічного типу адаптацій.

Це означає, що в популяціях молочної худоби основною формою відбору є оптимізує відбір, який оптимально поєднує усі вищезазвані форми стосовно морфо-фізіологічних типів тварин, враховуючи при цьому і відбір за енергетичними і речовинними реакціями генотипу (внутрішніми адаптаціями за Шварцем [10]) селекціонованих груп тварин. Саме тому на першому етапі внутрішньопородного розведення діє виключно стабілізуює відбір на користь домінуючого, найбільш адаптованого до відповідних агроєкосистем генотипу.

Таким чином, двовершинність чи багатOVERшинність кривих внутрішньогрупового розподілу свідчить про те, що великі групи тварин у популяціях характеризуються подібністю або навіть тотожністю за цією ознакою чи їх сукупністю і що концентрація цього фенотипу змінюється не плавно, а переходить через якісь порогові значення.

Така форма відбору, названа оптимізуючою, і здійснюється на основі постійного моніторингу рівня генетичної мінливості та скринінгу популяцій з метою формування групи високоцінних генотипів, адаптивна норма яких співмірна з характерними особливостями агроєкосистем, в яких проходить їх використання. Цей висновок випливає з результатів дослідження динаміки формування фенокласів у племрепродукторі «Селекціонер» протягом 1970–2000 рр.

За 30-річний період відбулася суттєва зміна морфо-фізіологічного типу тварин та рівня їх продуктивності. При цьому тварини фенокласу M^+ в усі часові періоди переважали тварин фенокласу M , а тварини фенокласу M^0 займали проміжне значення.

Заслуговує на увагу те, що оптимальний, співмірний з адаптивною нормою, феноклас представлений мінімальною кількістю особин, тоді як крайні фенокласи M^- і M^+ представлені великою кількістю тварин. Зіставляючи отримані дані з аналогічними даними, представленими різними авторами [29, 30], неважко побачити їх суттєву відмінність, оскільки у них модальний клас M^0 завжди представлений найбільшою кількістю (понад 50 % від репрезентативної популяційної вибірки) особин, що дає підставу для констатації високої ефективності дії стабілізуючого відбору. Однак, модальний клас, або адаптивна норма популяції, формується впродовж не менше 5–6 поколінь відтворювального схрещування у відповідній агроєкосистемі у зв'язку з цим за умов ввідного, поглинального чи будь-якого іншого міжпородного схрещування вона не є константною і постійно зміщується в напрямку становлення екстер'єрно-конституційних параметрів покращуючої породи. Такий висновок можна зробити на основі того, що протягом вказаного періоду відбувається міжпородний обмін, рекомбінація, поетапний відбір та стабілізація новоствореної генетичної ознаки.

При цьому протягом першого–третього поколінь відбувається передача генів покращуючих порід покращуванню, а у четвертому–шостому — стабілізація новоствореного генетичного матеріалу. Цілком очевидно, що вищеназвана динаміка генетичної інформації обумовлює міру консолідації створюваних популяцій, оскільки ті з них, які за нашими даними консолідувались навколо певного морфо-фізіологічного класу (українська червоно-ряба молочна, симентальська породи), M^0 феноклас представлений 55 % особин нормованого розподілу тварин, в той час як в української чорно-рябої молочної він нижчий. У зв'язку з цим слід констатувати, що усі досліджувані популяції, внаслідок перебування під постійним трансформуючим впливом покращуючих порід, характеризуються таким фенотиповим розподілом тварин у популяціях.

Таким чином, згідно з ідеєю оптимізуючого відбору розподіл тварин у популяціях здійснюється так, що модальний (середній) M^0 феноклас, який як біологічна найбільш адаптована до конкретних агроєкосистем реальність, розділяє її на два різні морфо-фізіологічні типи (M та M^+).

Узагальнення

Обґрунтовуючи суть оптимізуючого відбору в популяціях молочних порід, слід підкреслити — це не є якась особлива форма. Вона базується на усіх відомих, розглянутих у нашій роботі формах і враховує динаміку формування нових порід і внутрішньопородних структур на основі внутрішньопородних та міжпородних схрещувань і міжлінійних кросів.

Сказане означає, що формування молочних порід відбувається на основі наявного рівня генетичної мінливості покращуваної та покращуючої порід і відбору у відповідній агроєкосистемі високоцінних у селекційному відношенні генотипів у новостворених

популяціях. При цьому слід наголосити, що процес удосконалення молочної худоби внутрішньопородним шляхом довший, ніж за рахунок міжпородного схрещування. Таким чином, формування високоінтенсивних порід молочної худоби являє собою поетапний багатоступеневий процес.

На першому етапі протягом п'яти–шести поколінь під дією стабілізуючого відбору формується відповідна порода з певною генетичною структурою, яка функціонує у відповідній агроєкосистемі до того часу, поки задовільняє виробництво або до зменшення енергетичних та речовинних параметрів останньої.

На другому — за умов необхідності підвищення генетичного потенціалу молочності необхідно підвищити параметри енергетичної та речовинної спроможності агроєкосистем здатних забезпечити його повну реалізацію.

На третьому — у популяції на певний період часу встановлюється динамічна рівновага між покращуваними і покращеними генотипами тварин. У цьому випадку настає час дії дизруптивного відбору в межах описаних фенокласів M^- та M^+ .

На четвертому — настає період дії рухомого відбору, при якому інтенсивно відбираються і включаються в подальший селекційний процес лише високоцінні з наперед заданими параметрами продуктивності тварини.

На п'ятому — в міру стабілізації генетичної структури популяцій і відповідних їм параметрів енергетичного і речовинного стану агроєкосистем знову вступає в дію стабілізуючий відбір, який продовжується як завгодно довго до зміни вищезазначених чинників.

Таким чином, адаптивна норма популяцій еволюціонує від M^- до M^+ фенокласу стабілізуючись в M^0 фенокласі при рівнозначній дії векторів відбору (природного та штучного) та необхідному енергетичному і речовинному балансі агроєкосистем їх формування.

Разом з тим, цим висновком проблематичність дії різних форм природного відбору популяцій сільськогосподарських тварин далека від розв'язання. По-перше, на думку деяких авторів [10], у таких популяціях знімається дія стабілізуючого відбору за рахунок домінування штучного, і саме тому генотип тварин, спеціалізуючись в одному виді продуктивності, різко дестабілізується в усіх інших, створюючи тим самим ефект дестабілізуючого відбору. По-друге, сьогодні не існує визначених і чітко окреслених механізмів, обумовлюючих формування різних морфо-фізіологічних типів тварин. У зв'язку з тим, можливо гіпотетично констатувати, що при наявності численних літературних даних [31–36] та патентної інформації [37, 38] їх формування обумовлене алельним станом генів: гормону росту (19 хромосома) і регулятором його активності PIG-1 (1 хромосома) та пролактину в комплексі з генами казеїнового комплексу і мікросателітів [38, 39], розміщених у 6 хромосомі.

Резюмуючи сказане, слід констатувати що оптимізуючий відбір — це постійний моніторинг рівня генетичної мінливості і скринінг популяцій великої рогатої худоби з метою формування високоцінних генотипів, адаптивна норма яких співмірна з агроєкосистемами їх використанням.

Перспективи подальших досліджень. У майбутньому дослідження слід було б спрямувати на виявлення та вивчення чітко окреслених молекулярно-генетичних механізмів, обумовлюючих формування різних морфо-фізіологічних типів тварин.

M. S. Berdychevsky, E. I. Fedorovich, M. I. Kuziv, I. V. Novak

GENETIC ASPECTS OF OPTIMIZING SELECTION IN POPULATIONS OF DAIRY CATTLE

S u m m a r y

Generalized literature data and results of their research value of different forms of selection in shaping genetic population structure of dairy cattle. Assessed the role of possible genetic mechanisms for optimizing the selection of a peculiar form of dynamic and stabilizing, the current co-op with disruptive moving and artificial in the appropriate agroecosystems. Shown that the adaptive rate of dairy cattle populations evolve from M to M fenoclass stabilizing in M fenoclass at equality of vectors of natural and artificial selections. Defined 5 stages of dairy cattle by type of domestic and interbreeding crossing. Formulated hypothesis according to which formation of selective types of animals caused by alelnym as genes: hormone of growth (chromosome 19) and control its activity RIT-1 (chromosome 1), prolactin in combination with genes casein Complex and Microsatellites in chromosome 6.

Н. С. Бердичевский, Е. И. Федорович, М. И. Кузиев, И. В. Новак

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОПТИМИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА В ПОПУЛЯЦИЯХ МОЛОЧНОГО СКОТА

А н н о т а ц и я

Обобщены литературные данные и результаты собственных исследований значимости разных форм отбора при формировании генетической структуры популяций молочного скота. Оценивается роль возможных генетических механизмов оптимизирующего отбора как динамической формы стабилизирующего, действующего кооперативно с дизруптивным, движущим и искусственным в соответствующих агроэкосистемах. Показано, что адаптивная норма популяции молочного скота эволюционирует от M^- к M^+ феноклассу, стабилизируясь в M^0 феноклассе при равнозначности действий естественного и искусственного отборов. Определено пять этапов формирования молочных типов скота путем внутри- и межпородного скрещивания. Сформулирована гипотеза, согласно которой формирование селекционированных морфофизиологических типов животных обусловлено аллельным состоянием генов: гормона роста (19 хромосома) и регулятором его активности RIT-1 (1 хромосома), пролактина в комплексе с генами казеинового комплекса и микросателлитов размещенных в 6 хромосоме.

1. Тимофеев-Росовский Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Тимофеев-Росовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. — М., 1969. — 498 с.

2. Беляев Д. К. Генетические аспекты domestикации животных / Беляев Д. К. // Проблемы domestикаций животных и растений. — М. : Наука, 1972. — С. 39–45.

3. Суходолец В. В. Механизмы вертикальной эволюции и теория нейтральности / Суходолец В. В. / Генетика. — 1991. — Т. 27, № 10.

4. Демин Ю. С. Презиготический отбор / Демин Ю. С., Сафронова Л. Д. // Успехи современной генетики. — М. : Наука, 1985. — С. 201–203.

5. Бороздин Э. К. Презиготический отбор в многоаллельных локусах у крупного рогатого скота / Бороздин Э. К., Охупкин С. К. // Генетика. — 1984. — Т. 20, № 2. — С. 330–334.

6. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. / Алтухов Ю. П. — М. : Наука, 1983. — С. 203–228.

7. Машуров А. М. Генетические маркеры в селекции животных / Машуров А. М. — М. : Наука, 1980. — 316 с.

8. Розен Р. Принципы оптимальности в биологии / Розен Р. — М. : Мир, 1969. — С. 11–23.

9. Глазко В. И. Влияние факторов отбора на ряды гемологической изменчивости у сельскохозяйственных видов животных / Глазко В. И. / Известия ТСХА. — 2007. — № 5. — С. 42–147.

10. Шварц С. С. Доместикация и эволюция (к теории искусственного отбора) / Шварц С. С. // Проблемы доместикации животных и растений. — М. : Наука, 1972. — С. 13–17.

11. Бердичевский Н. С. Генетические возможности создания высокопродуктивных пород крупного рогатого скота : материалы научно-виробничої конференції / Бердичевский Н. С., Бобрушко Т. Е., Якимчук Л. Л. — К., 1996. — С. 18.

12. Бердичевський М. С. Оптимізуєчий (модальний) відбір та проблеми консолідації типів і порід виду BOS / Бердичевський М. С. // Розведення і генетика тварин. — К., 1999. — № 31–32. — С. 16–17.

13. Бердичевський М. С. Генетика, філогенез і методи розведення деяких популяцій виду BOS (Теорія і практика селектогенезу) : збірник 7-го з'їзду генетиків і селекціонерів України, 2001 «Генетика і селекція на межі тисячоліть» / Бердичевський М. С. — Т. 4. — С. 239–244.

14. Бердичевський М. С. Феногенетичні тести в системі моніторингу генетичної мінливості великої рогатої худоби / Бердичевський М. С. / Наук.-техн. бюл. Ін. біол. тварин УААН. — Львів, 2001. — С. 233–239.

15. Деклараційний патент на винахід. UA 51933A. Спосіб оптимізуєчого відбору в популяціях молочної худоби / М. С. Бердичевський, В. С. Грицевич, М. І. Кузів, С. І. Гнатюк. — 2002.

16. Патент на корисну модель № 29234. Спосіб формування високоцінних генотипів в популяціях молочної худоби / Федорович Є. І., Бердичевський М. С., Кузів М. І., Бабій Н. М. — Бюл. № 1, 2008.

17. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора / Шмальгаузен И. И. — М. : Наука, 1969. — 451 с.

18. Меттлер Л. Генетика популяций и эволюция / Меттлер Л., Грег Г. — М. : Мир, 1972. — С. 168–179.

19. Кейлоу П. Принципы эволюции / Кейлоу П. — М. : Мир, 1986. — С. 179–189.

20. Fisher R. A. The genetical theory of normal selection / Fisher R. A. — Oxford : Clarendon Press. — 1930. — 272 p.

21. Давыдов С. Г. Селекция молочного скота / Давыдов С. Г. — Сельгосгиз, 1931. — 330 с.

22. Маринчук Г. Е. Полиморфные системы лактопротеинов крупного рогатого скота как генные маркеры / Маринчук Г. Е. — Днепрпетровск, 2007. — 234 с.

23. Soller M. Genetical candidate genes as QTL international society for Animal Genetics / Soller M. — 1998. — 29 (V. 1). — P. 1–7.

24. Cruickshank J. Evidence for quantitative trait loci affecting twinning rate in North American Holstein cattle / Cruickshank J., Dentine M. R., Berger P. J., Kirkpatrick B. W. // Anim. Genet. — 2004 Jun. — 35 (3) : 206–12.

25. Li C. Identification and fine mapping of quantitative trait loci for backfat on bovine chromosomes 2, 5, 6, 19, and 23 in a commercial line of *Bos taurus* / Li C., Basarab J., Snelling W. M. et al. // J. Anim. Sci. — 2004 Apr. 15. — 103(8) : 3233–40.

26. Балацкий Н. М. Генетический полиморфизм соматотропина / Балацкий Н. М., Лисовский И. Л. // Цитология и генетика. — 1988. — Т. 32, № 8. — С. 98–103.

27. Серебровский А. С. Генетический анализ / Серебровский А. С. — М. : Наука, 1961. — 340 с.

28. Иогансон И., Рендель Я., Граверт О. — М. : Колос, 1979. — 343 с.

29. Барабаш В. И. Экспрес-метод оцінки нормованого розподілу корів стада за типами конституції та оптимізуєчої селекції / Барабаш В. И., Петренко В. И., Геккиев А. Д. та ін. // НТБІТ УААН. — 2001. — Вип. 1–2. — С. 251–254.

30. *Гиль М.* Молочна продуктивність корів різних класів розподілу за ознаками тілобудови / Гиль М. // Тваринництво України. — 2003. — № 3. — С. 13–20.
31. *Yue Kai.* Effect of genetic variation of the POU1F1 gene on growth traits of Nanyang cattle Y. chann Huansbuo / Yue Kai, Chen Hong et al. // Acta genet. Sin. — 2006. — № 10. — P. 901–907.
32. *Смаргадов М. Г.* Анализ расположения локусов влияющих на показатели молока в хромосомах крупного рогатого скота / Смаргадов М. Г. / Генетика. — 2008. — Т. 44, № 6. — С. 829–834.
33. *Коновалова Е. Н.* Гены белков молока и микросателлитные профили в популяции симментальского скота различного происхождения / Коновалова Е. Н., Львина О. А., Сельцов В. И., Зиновева И. Н. // Сельскохозяйственная биология. — 2006. — № 6. — С. 35–40. — (Серия биология животных)
34. *Woollanel.* Rapid communication; Localisation of POU1F1 bovin, ovine and carpin lg 21–22 / Woollanel, Tuggle C. K., Poncède Leon K. D. // American Society of Animal Hience. — 2000. — S. 242–243.
35. *Casas E.* Quantitative trait loci for male reproductive traits in beef cattle / Casas E., Lunstra D. D., Stone R. T. // Anim.Genet. — 2004 Dec. — 35 (6) : 451–3.
36. *Kneeland J. Li C.* Identification and fine mapping of quantitative trait loci for growth traits on bovine chromosomes 2, 6, 14, 19, 21 and 23 within jne commercial line of Bos Taurus / Kneeland J. Li C., Basarab J, Snelling W. M. et al. // J. Anim. Sci. — 2004 Dec. — 82 (12) : 3405–14.
37. Патент № 2317704 Россия. Способ определения генетического потенциала крс по количеству молока / Сулимова Г. Е., Лазебная И. В., Лазебный О. Е. — 2008.
38. Patent US 5, 614, 364. Genetic marcer for improved milk production traits in cattle / Tuggle C. K. Freeman A. E. — 1997.
39. *Freyer G.* Search for pleiotropic QTL on chromosome BTA6 affecting yield trains of milk production / Freyer G., Sorensen P., Kuhn C. et al. // 7 : Dairy Sci. 2003 Mar. — 86(3) : 999–1008.

Рецензент: головний науковий співробітник НВЦ з вивчення пріонних інфекцій, доктор с.-г. наук Остапів Д. Д.