

украинской черно-пестрой молочной породы. Установлено, что лучшими по оценке оказались дочери, полученные от производителей голштинської породы в сравнении с ровесницами, отцами которых являются быки-производители украинской черно-пестрой молочной. Получена положительная достоверная связь большинства линейных признаков с величиной удоя дочерей быков-производителей по первой лактации убедительно свидетельствует о ведущей роли их наследственности в улучшении экстерьерного типа своего потомства. Обнаружены высокие коэффициенты изменчивости отдельных описательных статей экстерьера свидетельствуют о необходимости их улучшения в части животных подконтрольного стада на современном этапе селекции через соответствующий корректирующий подбор быков-улучшателей, оцененных по типу их дочерей.

Ключевые слова: украинская черно-пестрая молочная порода, линейная оценка типа, корреляция, стати экстерьера.

Laduka V. I., Khmel'nichiy L. M., Shevchenko A. P. LINEAR ESTIMATION OF BULLS-PRODUCERS OF HOLSTEIN AND UKRAINIAN BLACK-AND-WHITE DAIRY BREEDS ON EXTERIOR TYPE OF THEIR DAUGHTERS

The results of researches are resulted as evaluated by the bulls-producers of different origin on the exterior type of their daughters in a herd on breeding of Sumy type into a breed type of the Ukrainian black-and-white dairy breed. It is set that by estimation daughters, got from производителей Holstein of breed by comparison to the persons of the same the age, parents of which are bulls-producers of Ukrainian black-and-white dairy, appeared the best. Positive reliable connection of most linear signs is got with on the first lactation convincingly testifies the size of yield of milk of daughters of bulls-producers to the leading role of their heredity in the improvement of exterior type of the posterity. Found out the high coefficients of changeability of separate descriptive reasons of exterior testify to the necessity of their improvement for part of animals of under control herd on the modern stage of selection through the proper correcting selection of bulls-improving, appraised on the type of their daughters.

Key words: Ukrainian black-and-white dairy breed, linear estimation of type, correlation, traits of exterior.

Дата надходження до редакції: 14.01.2015 р.

Рецензент: д.б.н., професор Ю. В. Бондаренко

УДК 636.2.082.2:575.22

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГАМЕТ И ГЕНОТИПОВ ЖИВОТНЫХ В ПОПУЛЯЦИИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ КОНСОЛИДАЦИИ ИХ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

И. П. Петренко, д.с.-х.н., главный научный сотрудник;

О. Д. Бирюкова, к.с.-х.н., зав. лаборатории селекции красно-пестрых пород.

Институт разведения и генетики животных имени М.В.Зубца НААН

Разработана методика, соответствующие формулы, программы для теоретического анализа вероятностного образования генетической изменчивости гамет и генотипов у сельскохозяйственных животных (птицы) по аддитивному генетическому потенциалу активности («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) при различных уровнях консолидации их наследственности. Конкретный анализ генетической изменчивости гамет и генотипов животных, а также генотипической структуры генофонда породы и гамет по балансу хромосом (гаплотипов) с («+» и «-» А.Г.П.А.) при различных уровнях консолидации их наследственности проведен для крупного рогатого скота в условиях длительной, интенсивной селекции (быков и коров) по признакам молочной продуктивности.

Ключевые слова: генотипы, генетическая изменчивость, популяция, консолидация, гомологичные хромосомы, аддитивный генетический потенциал активности (А.Г.П.А.) хромосом, «аддитивные ряды» хромосом.

Племенная ценность животных в породе, популяции, которая обусловлена ее суммарным аддитивным генетическим потенциалом активности всех хромосом, а также их реальное состояние в генотипах (гетерологичность, консолидованность), являются основными движущими факторами селекционного процесса в поколениях потомства при проведении методичного отбора и подбора животных в условиях крупномасштабной

селекции [1-3].

Считаем, что больший (Б.А.Г.П.А. «+»), меньший (М.А.Г.П.А. «-») или равный (Р.А.Г.П.А. «=»), то есть консолидированный, аддитивный генетический потенциал активности хромосом во всех гомологичных парах генотипа каждого животного по влиянию на проявление определенных количественных селекционных признаков продуктивности (и их сочетание) в породе, попу-

ляции создается реальным, объективным разнообразием аллельного состава всех функционально активных локусов в хромосомах, что подтверждается современными генетическими исследованиями [4-8].

Проведение исследований ассоциативной взаимосвязи влияния одного, двух или трех конкретных локусов количественных признаков (QTL), их полиморфных аллелей и создающееся при этом ограниченное количество генотипов с проявлением определенного селекционного признака продуктивности у животных является, на наш взгляд, не вполне надежным методом анализа причинно-следственной взаимосвязи на хромосомном (генетическом) уровне. Этот подход практически не учитывает влияние взаимодействия всех других хромосом, локусов, аллелей в генотипе животных на формирование определенных хозяйственно полезных признаков продуктивности и их изменчивость в популяции.

Считаем, что анализ аддитивного генетического влияния наследственности на формирование количественных селекционных признаков продуктивности у животных необходимо проводить методически более комплексно, углубленно, то есть с обязательным привлечением действия исключительно всех пар хромосом в генотипах животных, как единой, целостной генетической (генотипической) системы влияния на проявления признака.

Признание того, что все пары хромосом неравнозначны по аддитивному генетическому потенциалу активности влияния на проявление определенных количественных признаков продуктивности, как, соответственно, неравнозначны между собой и гомологичные хромосомы («+» и «-») в каждой паре, предоставляет реальную методическую возможность (при условии обозначения «+» и «-» всех пар хромосом по А.Г.П.А.) для проведения моделирования и теоретического анализа ряда важных селекционных процессов при разведении животных как на индивидуальном, так и популяционном уровнях их проявления [4].

Цель наших исследований – разработка соответствующей методики, формул и компьютерной программы для теоретического анализа генетической изменчивости гамет и генотипов по аддитивному генетическому потенциалу активности хромосом («+» и «-») А.Г.П.А. для разных видов сельскохозяйственных животных и птицы при различных уровнях консолидации их наследственности в породе, популяции в условиях длительной, интенсивной селекции.

Материал и методы исследований. Для теоретического моделирования генетической изменчивости гамет и генотипов животных в породе, популяции по количественному сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом для всех видов сельскохозяйственных животных и птицы при

разных уровнях консолидации их наследственности (0, 20, 40, 60, 80, 100%) нами были разработаны следующие формулы (1-3):

$$P_{\Gamma} = 2^{N-n} \cdot \sum_{i=0}^n \cdot C_n^i \cdot k^{i+\frac{N-n}{2}} \cdot a^{N-(i+\frac{N-n}{2})} \quad (1);$$

(1) - для четных чисел (2, 4, 6, ...) гетерологичных пар хромосом в кариотипе животного (птицы);

$$P_{\Gamma} = 2^{N-(n+1)} \cdot \sum_{i=0}^{n+1} \cdot C_{n+1}^i \cdot k^{i+\frac{N-(n+1)}{2}} \cdot a^{N-(i+\frac{N-(n+1)}{2})} \quad (2);$$

(2) - для нечетных чисел (1, 3, 5, ...) гетерологичных пар хромосом в кариотипе животного (птицы);

где P_{Γ} – генетическая изменчивость гамет по сочетанию хромосом (гаплотипов) с большим (Б.А.Г.П.А. «+») и меньшим (М.А.Г.П.А. «-») аддитивным генетическим потенциалом активности; N – количество пар гомологичных хромосом в кариотипе животных (птицы); K , a – хромосомы с большим и меньшим аддитивным генетическим потенциалом активности в геноме гамет;

$$i + \frac{N-n}{2}; \quad N - (i + \frac{N-n}{2}); \quad i + \frac{N-(n+1)}{2}; \quad N - (i +$$

$\frac{N-(n+1)}{2}$) – разные показатели степени при K и

a , что определяет количество хромосом соответствующего потенциала («+» и «-» А.Г.П.А.) в той

или иной гамете; $\sum_{i=0}^n$, $\sum_{n=0}^{n+1}$ – знаки сумм, которые показывают количество вероятностных комбинаций хромосом в приведенных формулах (1,2); C_n^i , C_{n+1}^i – вероятностные комбинации хромосом с различным генетическим потенциалом активности («+» и «-» А.Г.П.А.), которые определяют количество гамет в каждом классе соответствующих сочетаний; n – количество пар хромосом в генотипе животного в гетерологичном состоянии; i – переменная величина, которая принимает соответствующие целые числовые значения от 0 до n .

$$P_{\Pi} = 2^{(N-n)} \cdot \sum_{i=0}^{2n} \cdot C_{2n}^i \cdot a^{(N-n+i)} \cdot b^{(N+n-i)} \quad (3);$$

где: P_{Π} – разнообразие потомства (генотипов) по балансу хромосом (гаплотипов) с их разным («+» и «-») А.Г.П.А.; N – количество пар гомологичных хромосом в кариотипе анализируемого вида животных (птицы);

$\sum_{i=0}^{2n}$ – знак суммы, которая показывает количество вероятностных комбинаций в приведенной формуле (3); C_{2n}^i – вероятностные комбинации хромосом с разным («+» и «-») А.Г.П.А. в потомстве; a, b – хромосомы (гаплотипы) в генотипе животного с большим «+» и меньшим «-» А.Г.П.А.; $(N-n+1)$, $(N+n-1)$ – разные показатели степени в формуле (3) для a, b , которые определяют количество хромосом соответствующего

потенциала аддитивной генетической активности в генотипе той или иной особи в потомстве; n – количество пар гомологичных хромосом в генотипе животного в гетерологичном состоянии; i – переменная величина, которая принимает целые числовые значения от 0 до $2n$.

Формулы (1,2) применяются для определения генетической изменчивости гамет, (3) – генотипической изменчивости животных (птицы) при различных уровнях консолидации их наследственности. На основе формул (1-3) были разработаны соответствующие программы для компьютера и сделаны расчеты вероятностного образования генетического разнообразия гамет и генотипической изменчивости животных по количественному сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом у быков и коров для шести различных уровней консолидации их наследственности (0, 20, 40, 60, 80, 100%), что соответствует следующему количественному гетерологичному состоянию гомологичных пар хромосом в их кариотипах ($n = 30; 24; 18; 12; 6; 0$).

Непосредственное моделирование динамики генетической изменчивости гамет и генотипов животных, а также теоретическое обобщение генотипической структуры генофонда пород и гамет по количественному балансу (сочетанию) хромосом (гаплотипов) с («+» и «-») А.Г.П.А. при различных уровнях консолидации их наследственности (0; 20; 40; 60; 80; 100%) проведено для отрасли молочного скотоводства в условиях длительной, интенсивной селекции по показателям молочной продуктивности.

Результаты исследований. Закономерность образования генетической изменчивости гамет по количественному сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипов) у быков и коров при разных уровнях консолидации их наследственности приведена в таблице 1. Данные свидетельствуют, что наибольший спектр генетической изменчивости гамет по количественному сочетанию хромосом с Б.А.Г.П.А. «+» и М.А.Г.П.А. «-» аддитивным генетическим потенциалом активности наблюдается у животных с нулевым уровнем (0%) консолидации наследственности (гомологичных хромосом) и составляет теоретически 31 класс гамет (по вертикали) от (30 хр. Б.А.Г.П.А. «+» 0 хр. М.А.Г.П.А. «-») до (0 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 30 хр. М.А.Г.П.А. «-») их изменчивости.

При повышении уровня консолидации наследственности у животных (от 0 до 20, 40, 60, 80, 100%) генетическая изменчивость гамет по этому показателю постоянно уменьшается, соответственно, от 31 до 25, 19, 13, 7 и 1 классов, то есть от 100% до 0% их генетической изменчивости.

Итак, вероятностная закономерность образования гамет по количественному сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом у животных с разным уровнем консолидации их наследственности

наблюдается следующая общая изменчивость и доля гамет (количественно и в процентах, %), которые отличаются от среднего класса (15 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 15 хр. М.А.Г.П.А. «-»), представляющей половину (1/2) аддитивного генетического потенциала наследственности животного, постоянно уменьшается от 85,55; 83,88; 81,45; 77,44; 68,75 и до 0%, а количество гамет среднего класса постоянно растет от 14,45, 16,12; 18,55; 22,56; 31,25 и достигает 100% при полной консолидации наследственности у животных.

Средний класс гамет при 100% уровне консолидации наследственности, как следствие длительной, интенсивной селекции животных, постепенно приобретает другую конечную генетическую структуру, а именно, (15хр.Б.А.Г.П.А. «+» «Max»+ 15хр.Б.А.Г.П.А.«+» «Max») или, соответственно, (30хр.Б.А.Г.П.А. «+»«Max» + 0хр.М.А.Г.П.А. «-» «Min»).

Следует отметить, что теоретически возможная аддитивная изменчивость гамет у быков-производителей по уровню («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипов) практически всегда полностью может реализоваться как межклассовая изменчивость (по вертикали), так и внутриклассовая изменчивость (по горизонтали) в каждом эякуляте спермы, который содержит не менее, чем 1,2-1,3 млрд. спермиев, независимо от уровня консолидации наследственности у животного. Однако, подобная аддитивная изменчивость гамет не может реализоваться полностью (100%, теоретически и практически) не только у одной коровы за всю её биологическую жизнь, а даже у 10 млн. популяции коров голштинской породы при нулевом уровне (0%) консолидации их наследственности и в течении 100 лет их использования при условии получения одного телёнка в год от каждой коровы. Это свидетельствует о том, что маточное поголовье животных в породе, популяции, вероятно, всегда несет консервативную, стабилизирующую, сдерживающую функции относительно полноты (степени) реализации теоретически возможной аддитивной комбинативной изменчивости наследственности, то есть хромосом, (в гаметах и генотипах животных), которая зависит от уровня консолидации их наследственности, и дополнительно подтверждает научную гипотезу В.А.Геодакяна [9] о различной роли полов в эволюционном процессе животного мира.

Однако, при этом следует отметить, что у маточного поголовья животных возможности относительно полноты (степени) теоретической и практической реализации комбинативной изменчивости наследственности, то есть хромосом, значительно возрастают с повышением уровня консолидации их наследственности от 0% до 100%, но с одновременным сужением, ограничением количества самих теоретических классов комбинативной изменчивости (по вертика-

ли)(табл. 1, 2).

Так, например, при 80%-ом уровне консолидации наследственности у животных (быков и коров) определённая, но не полная практическая возможность реализации комбинативной изменчивости хромосом в теоретически возможных классах их генотипов (по вертикали) начинает осуществляться уже с 5 тыс. поголовья коров, а именно от генотипов (36 хр. Б.А.Г.П.А.«+» + 24

хр. М.А.Г.П.А.«-» до 24 хр. Б.А.Г.П.А.«+» + 36 хр. М.А.Г.П.А.«-») (табл. 2), а для частичной практической реализации генетической изменчивости их гамет такая возможность (для 5 тыс. коров) достигается и при меньшем (60%) уровне консолидации их наследственности в пределах следующих классов их изменчивости (от 21 хр. Б.А.Г.П.А.«+» + 9 хр. М.А.Г.П.А.«-» до 9 хр. Б.А.Г.П.А.«+» + 21 хр. М.А.Г.П.А.«-») (табл. 1).

Таблица 1

Генетическая изменчивость гамет у быков и коров по количественному сочетанию («+», «-») А.Г.П.А.) хромосом при разных уровнях консолидации их наследственности

Вероятностные классы гамет по количественному сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипов)	Уровни консолидации наследственности у животных, %					
	0	20	40	60	80	100
	Распределение гамет, %					
30 хр. Б + 0 хр. М	0,9·10 ⁻⁷	-	-	-	-	-
29 хр. Б + 1 хр. М	0,3·10 ⁻⁵	-	-	-	-	-
28 хр. Б + 2 хр. М	0,4·10 ⁻⁴	-	-	-	-	-
27 хр. Б + 3 хр. М	0,4·10 ⁻³	0,60·10 ⁻⁵	-	-	-	-
26 хр. Б + 4 хр. М	0,003	0,14·10 ⁻³	-	-	-	-
25 хр. Б + 5 хр. М	0,01	0,16·10 ⁻²	-	-	-	-
24 хр. Б + 6 хр. М	0,06	0,012	0,4·10 ⁻³	-	-	-
23 хр. Б + 7 хр. М	0,19	0,063	0,007	-	-	-
22 хр. Б + 8 хр. М	0,54	0,25	0,06	-	-	-
21 хр. Б + 9 хр. М	1,33	0,80	0,31	0,024	-	-
20 хр. Б + 10 хр. М	2,80	2,06	1,17	0,29	-	-
19 хр. Б + 11 хр. М	5,09	4,38	3,27	1,61	-	-
18 хр. Б + 12 хр. М	8,06	7,79	7,08	5,37	1,56	-
17 хр. Б + 13 хр. М	11,15	11,69	12,14	12,09	9,37	-
16 хр. Б + 14 хр. М	13,54	14,88	16,69	19,34	23,44	-
15 хр. Б + 15 хр. М	14,45	16,12	18,55	22,56	31,25	100
14 хр. Б + 16 хр. М	13,54	14,88	16,69	19,34	23,44	-
13 хр. Б + 17 хр. М	11,15	11,69	12,14	12,09	9,37	-
12 хр. Б + 18 хр. М	8,06	7,79	7,08	5,37	1,56	-
11 хр. Б + 19 хр. М	5,09	4,38	3,27	1,61	-	-
10 хр. Б + 20 хр. М	2,80	2,06	1,17	0,29	-	-
9 хр. Б + 21 хр. М	1,33	0,80	0,31	0,024	-	-
8 хр. Б + 22 хр. М	0,54	0,25	0,06	-	-	-
7 хр. Б + 23 хр. М	0,19	0,063	0,007	-	-	-
6 хр. Б + 24 хр. М	0,06	0,012	0,4·10 ⁻³	-	-	-
5 хр. Б + 25 хр. М	0,01	0,16·10 ⁻²	-	-	-	-
4 хр. Б + 26 хр. М	0,003	0,14·10 ⁻³	-	-	-	-
3 хр. Б + 27 хр. М	0,4·10 ⁻³	0,60·10 ⁻⁵	-	-	-	-
2 хр. Б + 28 хр. М	0,4·10 ⁻⁴	-	-	-	-	-
1 хр. Б + 29 хр. М	0,3·10 ⁻⁵	-	-	-	-	-
0 хр. Б + 30 хр. М	0,9·10 ⁻⁷	-	-	-	-	-

Примечание. В этой и последующих таблицах Б – Б.А.Г.П.А.(+); М – М.А.Г.П.А.(-).

Следовательно, полнота (степень) реализации теоретических возможностей аддитивной комбинативной изменчивости хромосом (гаплотипов) в гаметах и генотипах у маточного поголовья животных как (по вертикали), так и (по горизонтали) непосредственно зависит от количества пар хромосом в их кариотипе, численности особей в популяции и от уровня консолидации их наследственности в пределах (0-100%).

Генетическая изменчивость гамет у животных по сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипов) при различных уровнях консолидации их наследственности является основным фактором соответствующего вероятностного образования (при оплодотворении яйцеклеток) ге-

нотипической изменчивости животных (потомства) по этому генетическому показателю в породе, популяции.

Моделирование этого генетико-популяционного процесса в породе (популяции) при длительной, интенсивной селекции животных показало, что теоретически образуется 61 класс генотипической изменчивости животных (по вертикали) – от количественного сочетания типа (60 хр. Б.А.Г.П.А.«+»+0 хр. М.А.Г.П.А.«-») до (0 хр. Б.А.Г.П.А.«+»+60 хр. М.А.Г.П.А.«-»), как наиболее простой, достаточно обобщенный и понятный показатель генотипической изменчивости животных при нулевом уровне (0%) консолидации наследственности по аддитивному генетическо-

му потенциалу активности хромосом («+» и «-» А.Г.П.А.) (табл.2).

Отметим, что индивидуальная генотипическая изменчивость животных (по горизонтали) по А.Г.П.А. также проявляется, но менее значительная, нежели (по вертикали), при этом разная в каждом классе и всегда соответствует непосредственно количеству животных в том или ином однотипном классе (теоретически или практически) в породе, популяции. Горизонтальная (внутренняя) индивидуальная генотипическая изменчивость животных в каждом однотипном классе (по вертикали) определяется исключительно только за счет различной вероятностной комбинации неоднозначных индивидуально каждой гомологичной пары хромосомы из кариотипа с большим (Б.А.Г.П.А. «+») и меньшим (М.А.Г.П.А.«-») аддитивным генетическим потенциалом активности хромосом (гаплотипов) и всегда соответствует постоянно равному соотношению их различных генотипов (1:1:1:1...1) в пределах их численности в каждом однотипном классе (или это в классе 50 хр. Б.А.Г.П.А.«+» + 10 хр.М.А.Г.П.А.«-» или, допустим, в классе 30 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 30 хр.М.А.Г.П.А.«-»).

Неоднозначность, различие («+» и «-») исключительно каждой гомологичной хромосомы из всех пар кариотипа за уровнем А.Г.П.А. в популяции животных определяет непосредственно их внутреннюю (внутриклассовую) индивидуальную изменчивость генотипов животных (по горизонтали) по А.Г.П.А., то есть по суммарному аддитивному генетическому потенциалу активности хромосом (гаплотипов) у животных в пределах каждого однотипного класса из 61 теоретически четко образующихся (по вертикали) в скотоводстве.

Следует отметить, что в полностью гетерогенной популяции животных (0% консолидации) генетико-аддитивная изменчивость их гамет и генотипов (по вертикали, т.е. межклассовая) всегда теоретически и практически более высокая (вероятней всего, что в кратном измерении), нежели соответствующая их изменчивость (по горизонтали, т.е. внутриклассовая). С повышением уровня консолидации наследственности у животных в породе, популяции от 0% до 100% реальное кратное превосходство (теоретической и практической) индивидуальной генетико-аддитивной изменчивости гамет и генотипов животных (по вертикали) над изменчивостью (по горизонтали) постоянно и динамично снижается и, в конечном итоге, достигает нулевого (0%) значения (в идеальном варианте) как в межклассовой, так и внутриклассовой их изменчивости.

Данные табл. 2 свидетельствуют, что при постепенном росте уровня консолидации

наследственности у животных в породе (популяции) (от 0% до 20, 40, 60, 80, 100%) при длительной, интенсивной селекции в потомстве существенно уменьшается генотипическая изменчивость животных по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом, соответственно, до 61; 49, 37, 25, 13 и 1 классов (от 100% до 80,3; 60,7; 41,0; 21,3; 0%) изменчивости для крупного рогатого скота. Отметим, что количество генотипов животных среднего класса по аддитивному генетическому потенциалу активности хромосом (30 хр. Б.А.Г.П.А.«+» + 30 хр. М.А.Г.П.А.«-») постоянно растет (+) при повышении уровня консолидации наследственности в породе (популяции) в такой динамичной последовательности (10,26; 11,46; 13,21; 16,14; 22,56; 37,5, 100 %) и достигает максимума при 100% уровне консолидации наследственности у животных. Все остальные 60 классов теоретической изменчивости генотипов животных с большим (31хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 29 хр. М.А.Г.П.А.«-» и выше) и меньшим (29 хр.Б.А.Г.П.А.«+» + 31 хр.М.А.Г.П.А.«-»и ниже) аддитивным генетическим потенциалом активности хромосом, которые характерны для полностью гетерогенной популяции животных (0% консолидации), постоянно уменьшаются в потомстве (89,74; 88,54; 86,79; 83,86; 77,44; 62,5...0%) из-за роста степени консолидации наследственности животных в породе (популяции) и полностью исчезают при достижении 100%. Итак, теоретически в породе (популяции) остается формально только один средний класс генотипов потомства (30 хр.Б.А.Г.П.А.«+» + 30 хр.М.А.Г.П.А.«-»), который в условиях длительной, интенсивной селекции животных достигает конечной генотипической структуры (30 хр. Б.А.Г.П.А.«+»«Мах» + 30 хр. Б.А.Г.П.А.«+»«Мах»), то есть (60 хр. Б.А.Г.П.А.«+»«Мах»+0 хр. М.А.Г.П.А.«-»«Min»). Для гамет это структура – (30 хр. Б.А.Г.П.А. «+» «Мах» +0 хр. М.А.Г.П.А.«-»«Min») из, имеющегося гетерогенного генофонда породы при нулевом (0%) уровне его консолидации, что и свидетельствует о достижении «селекционного плато» в генофонде породы (популяции) по определенному количественному селекционному признаку продуктивности.

Исследования показывают, что повышение консолидации наследственности у животных в скотоводстве на каждую одну хромосому из 30-гомологичных пар в генотипах, теоретически всегда приводит к соответствующему уменьшению генетической изменчивости гамет на 1 класс (из 31) и генотипической изменчивости потомства на 2 класса (из 61) при их вероятностном образовании у животных в породе (популяции) (см.табл.1, 2).

Генотипическая изменчивость животных у крупного рогатого скота по количественному сочетанию («+», «-») А.Г.П.А. хромосом при разных уровнях консолидации их наследственности (теоретическая популяция)

Вероятностные классы генотипов животных по количественному сочетанию («+» и «-») А.Г.П.А. хромосом	Уровни консолидации наследственности в породе, популяции и распределение генотипов животных, %					
	0	20	40	60	80	100
60 хр. Б + 0 хр. М	$0,87 \cdot 10^{-16}$	-	-	-	-	-
59 хр. Б + 1 хр. М	$0,52 \cdot 10^{-14}$	-	-	-	-	-
58 хр. Б + 2 хр. М	$0,15 \cdot 10^{-12}$	-	-	-	-	-
57 хр. Б + 3 хр. М	$0,30 \cdot 10^{-11}$	-	-	-	-	-
56 хр. Б + 4 хр. М	$0,42 \cdot 10^{-10}$	-	-	-	-	-
55 хр. Б + 5 хр. М	$0,47 \cdot 10^{-9}$	-	-	-	-	-
54 хр. Б + 6 хр. М	$0,43 \cdot 10^{-8}$	$0,36 \cdot 10^{-12}$	-	-	-	-
53 хр. Б + 7 хр. М	$0,34 \cdot 10^{-7}$	$0,17 \cdot 10^{-10}$	-	-	-	-
52 хр. Б + 8 хр. М	$0,22 \cdot 10^{-6}$	$0,40 \cdot 10^{-9}$	-	-	-	-
51 хр. Б + 9 хр. М	$0,13 \cdot 10^{-5}$	$0,61 \cdot 10^{-8}$	-	-	-	-
50 хр. Б + 10 хр. М	$0,65 \cdot 10^{-5}$	$0,69 \cdot 10^{-7}$	-	-	-	-
49 хр. Б + 11 хр. М	$0,30 \cdot 10^{-4}$	$0,61 \cdot 10^{-6}$	-	-	-	-
48 хр. Б + 12 хр. М	$0,12 \cdot 10^{-3}$	$0,44 \cdot 10^{-5}$	$0,15 \cdot 10^{-8}$	-	-	-
47 хр. Б + 13 хр. М	$0,45 \cdot 10^{-3}$	$0,26 \cdot 10^{-4}$	$0,52 \cdot 10^{-7}$	-	-	-
46 хр. Б + 14 хр. М	$0,15 \cdot 10^{-2}$	$0,13 \cdot 10^{-3}$	$0,92 \cdot 10^{-6}$	-	-	-
45 хр. Б + 15 хр. М	$0,46 \cdot 10^{-2}$	$0,60 \cdot 10^{-3}$	$0,10 \cdot 10^{-4}$	-	-	-
44 хр. Б + 16 хр. М	0,013	$0,23 \cdot 10^{-2}$	$0,86 \cdot 10^{-4}$	-	-	-
43 хр. Б + 17 хр. М	0,034	$0,80 \cdot 10^{-2}$	$0,55 \cdot 10^{-3}$	-	-	-
42 хр. Б + 18 хр. М	0,080	0,025	$0,28 \cdot 10^{-2}$	$0,59 \cdot 10^{-5}$	-	-
41 хр. Б + 19 хр. М	0,18	0,069	0,012	$0,14 \cdot 10^{-3}$	-	-
40 хр. Б + 20 хр. М	0,36	0,17	0,044	$0,16 \cdot 10^{-2}$	-	-
39 хр. Б + 21 хр. М	0,69	0,39	0,14	0,012	-	-
38 хр. Б + 22 хр. М	1,23	0,80	0,37	0,063	-	-
37 хр. Б + 23 хр. М	2,03	1,51	0,87	0,27	-	-
36 хр. Б + 24 хр. М	3,13	2,60	1,82	0,80	0,02	-
35 хр. Б + 25 хр. М	4,50	4,10	3,36	2,06	0,29	-
34 хр. Б + 26 хр. М	6,06	5,95	5,52	4,38	1,61	-
33 хр. Б + 27 хр. М	7,63	7,93	8,10	7,79	5,37	-
32 хр. Б + 28 хр. М	9,00	9,73	10,63	11,69	12,09	-
31 хр. Б + 29 хр. М	9,93	11,00	12,51	14,87	19,34	-
30 хр. Б + 30 хр. М	10,26	11,46	13,21	16,14	22,56	100
29 хр. Б + 31 хр. М	9,93	11,00	12,51	14,87	19,34	-
28 хр. Б + 32 хр. М	9,00	9,73	10,63	11,69	12,09	-
27 хр. Б + 33 хр. М	7,63	7,93	8,10	7,79	5,37	-
26 хр. Б + 34 хр. М	6,06	5,95	5,52	4,38	1,61	-
25 хр. Б + 35 хр. М	4,50	4,10	3,36	2,06	0,29	-
24 хр. Б + 36 хр. М	3,13	2,60	1,82	0,80	0,02	-
23 хр. Б + 37 хр. М	2,03	1,51	0,87	0,27	-	-
22 хр. Б + 38 хр. М	1,23	0,80	0,37	0,063	-	-
21 хр. Б + 39 хр. М	0,69	0,39	0,14	0,012	-	-
20 хр. Б + 40 хр. М	0,36	0,17	0,044	$0,16 \cdot 10^{-2}$	-	-
19 хр. Б + 41 хр. М	0,18	0,069	0,012	$0,14 \cdot 10^{-3}$	-	-
18 хр. Б + 42 хр. М	0,080	0,025	$0,28 \cdot 10^{-2}$	$0,59 \cdot 10^{-5}$	-	-
17 хр. Б + 43 хр. М	0,034	$0,80 \cdot 10^{-2}$	$0,55 \cdot 10^{-3}$	-	-	-
16 хр. Б + 44 хр. М	0,013	$0,23 \cdot 10^{-2}$	$0,86 \cdot 10^{-4}$	-	-	-
15 хр. Б + 45 хр. М	$0,46 \cdot 10^{-2}$	$0,60 \cdot 10^{-3}$	$0,10 \cdot 10^{-4}$	-	-	-
14 хр. Б + 46 хр. М	$0,15 \cdot 10^{-2}$	$0,13 \cdot 10^{-3}$	$0,92 \cdot 10^{-6}$	-	-	-
13 хр. Б + 47 хр. М	$0,45 \cdot 10^{-3}$	$0,26 \cdot 10^{-4}$	$0,52 \cdot 10^{-7}$	-	-	-
12 хр. Б + 48 хр. М	$0,12 \cdot 10^{-3}$	$0,44 \cdot 10^{-5}$	$0,15 \cdot 10^{-8}$	-	-	-
11 хр. Б + 49 хр. М	$0,30 \cdot 10^{-4}$	$0,61 \cdot 10^{-6}$	-	-	-	-
10 хр. Б + 50 хр. М	$0,65 \cdot 10^{-5}$	$0,69 \cdot 10^{-7}$	-	-	-	-
9 хр. Б + 51 хр. М	$0,13 \cdot 10^{-5}$	$0,61 \cdot 10^{-8}$	-	-	-	-
8 хр. Б + 52 хр. М	$0,22 \cdot 10^{-6}$	$0,40 \cdot 10^{-9}$	-	-	-	-
7 хр. Б + 53 хр. М	$0,34 \cdot 10^{-7}$	$0,17 \cdot 10^{-10}$	-	-	-	-
6 хр. Б + 54 хр. М	$0,43 \cdot 10^{-8}$	$0,36 \cdot 10^{-12}$	-	-	-	-
5 хр. Б + 55 хр. М	$0,47 \cdot 10^{-9}$	-	-	-	-	-
4 хр. Б + 56 хр. М	$0,42 \cdot 10^{-10}$	-	-	-	-	-
3 хр. Б + 57 хр. М	$0,30 \cdot 10^{-11}$	-	-	-	-	-
2 хр. Б + 58 хр. М	$0,15 \cdot 10^{-12}$	-	-	-	-	-
1 хр. Б + 59 хр. М	$0,52 \cdot 10^{-14}$	-	-	-	-	-
0 хр. Б + 60 хр. М	$0,87 \cdot 10^{-16}$	-	-	-	-	-

В табл. 3 представлена практическая предложенная генетическая структура по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) для 10 млн. поголовья голштинской породы. Данные свидетельствуют, что для такого количества животных практически не реализуются в популяции около 20 классов теоретически возможных генотипов при 0% консолидации, 14 при 20% и 6 при 40% (по вертикали). При 60; 80; 100% уровнях консолидации наследственности в популяции проявляются уже

практически все теоретически возможные классы генотипов (25; 13; 1), хотя и не в полном объеме их реализации, что обеспечено непосредственно существенным сужением генетической изменчивости животных в генофонде породы, неизбежно обусловленной повышением уровня консолидации их наследственности при длительной, интенсивной селекции по определённым количественным признакам продуктивности (удой, кг; молочный жир, кг; молочный белок, кг, живая масса, кг и другие).

Таблица 3

Предполагаемая структура генофонда голштинской породы по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) у животных при разных уровнях консолидации наследственности (для 10 млн. голов)

Структура генотипов животных по сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов)	Уровни консолидации наследственности у животных в породе (%) и количественное распределение их генотипов (n):					
	0	20	40	60	80	100
50 хр. Б+10 хр. М	1	-	-	-	-	-
49 хр. Б+11 хр. М	3	-	-	-	-	-
48 хр. Б+12 хр. М	12	-	-	-	-	-
47 хр. Б+13 хр. М	45	3	-	-	-	-
46 хр. Б+14 хр. М	150	13	-	-	-	-
45 хр. Б+15 хр. М	500	60	1	-	-	-
44 хр. Б+16 хр. М	1300	230	9	-	-	-
43 хр. Б+17 хр. М	3000	800	55	-	-	-
42 хр. Б+18 хр. М	8000	2500	280	1	-	-
41 хр. Б+19 хр. М	18000	6900	1200	14	-	-
40 хр. Б+20 хр. М	36000	17000	4400	160	-	-
39 хр. Б+21 хр. М	69000	39000	14000	1200	-	-
38 хр. Б+22 хр. М	123000	80000	37000	6300	-	-
37 хр. Б+23 хр. М	203000	151000	87000	27000	-	-
36 хр. Б+24 хр. М	303000	260000	182000	80000	2000	-
35 хр. Б+25 хр. М	450000	410000	336000	206000	29000	-
34 хр. Б+26 хр. М	606000	595000	552000	438000	161000	-
33 хр. Б+27 хр. М	763000	793000	810000	779000	537000	-
32 хр. Б+28 хр. М	900000	973000	1063000	1169000	1209000	-
31 хр. Б+29 хр. М	993000	1100000	1251000	1487000	1934000	-
30 хр. Б+30 хр. М	1026000	1146000	1321000	1614000	2256000	10000000
29 хр. Б+31 хр. М	993000	1100000	1251000	1487000	1934000	-
28 хр. Б+32 хр. М	900000	973000	1063000	1169000	1209000	-
27 хр. Б+33 хр. М	763000	793000	810000	779000	537000	-
26 хр. Б+34 хр. М	606000	595000	552000	438000	161000	-
25 хр. Б+35 хр. М	450000	410000	336000	206000	29000	-
24 хр. Б+36 хр. М	313000	260000	182000	80000	2000	-
23 хр. Б+37 хр. М	203000	151000	87000	27000	-	-
22 хр. Б+38 хр. М	123000	80000	37000	6300	-	-
21 хр. Б+39 хр. М	69000	39000	14000	1200	-	-
20 хр. Б + 40 хр. М	36000	17000	4400	160	-	-
19 хр. Б+ 41 хр. М	18000	6900	1200	14	-	-
18 хр. Б+ 42 хр. М	8000	2500	280	1	-	-
17 хр. Б+ 43 хр. М	3000	800	55	-	-	-
16 хр. Б + 44 хр. М	1300	230	9	-	-	-
15 хр. Б + 45 хр. М	500	60	1	-	-	-
14 хр. Б + 46 хр. М	150	13	-	-	-	-
13 хр. Б+ 47 хр. М	45	3	-	-	-	-
12 хр. Б + 48 хр. М	12	-	-	-	-	-
11 хр. Б + 49 хр. М	3	-	-	-	-	-
10 хр. Б + 50 хр. М	1	-	-	-	-	-

Примечание. Б – Б.А.Г.П.А.(+); М – М.А.Г.П.А.(-).

Животных, несущих суммарно очень высокий, но не максимальный («Мах») из теоретически возможных генотипов (60 хр.Б.А.Г.П.А.«+» + 0 хр.М.А.Г.П.А.«-»), аддитивный генетический потенциал активности хромосом (гаплотипов) из генофонда породы (например, генотипы 45 хр.Б.А.Г.П.А.«+»+15 хр.М.А.Г.П.А.«-» и выше) и

наиболее желательных для селекции, образуются крайне мало в популяции (всего, около 800 голов на 10 млн. животных в породе), что составляет 0,0080% и только у животных с нулевым (0%) и (20%) уровнями консолидации их наследственности (табл.3). У животных же с 40%-ным уровнем консолидации наследственно-

сти и выше вообще, практически не образуются подобные генотипы среди 10 млн. поголовья породы. При 80%-ном уровне консолидации наследственности в 10 млн. популяции голштинской породы образуется лишь 13 классов генетической изменчивости животных (по вертикали) от генетической структуры (36хр.Б.А.Г.П.А.«+»+24хр.М.А.Г.П.А.«-») до (24хр.Б.А.Г.П.А.«+»+36хр.М.А.Г.П.А.«-»), то есть наблюдается сужение изменчивости генотипов по сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов), а, соответственно, и уровня их племенной ценности в 3,1 раза по сравнению с такой же популяцией при нулевом (0%) уровне консолидации наследственности (см. табл. 3).

Таким образом, разработана и предложена методика теоретического анализа, определения генотипической структуры генофонда породы любого вида сельскохозяйственных животных и птицы по аддитивному генетическому потенциалу активности (продуктивности), то есть по их племенной ценности, а, именно, по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) с непосредственным учётом её численности, уровня консолидации наследственности в количественном и процентном соотношении. И это уже, а наш взгляд, определённый прогресс в теоретическом и практическом понимании генетической структуры (в%) генофонда пород по уровню племенной ценности генотипов животных.

Не вызывает сомнения практическая значимость точного выявления животных (быков и «быкопроизводящих» коров) с лучшими (45 хр.Б.А.Г.П.А.«+»+15 хр.М.А.Г.П.А.«-» и выше) и близкими к ним генотипами для нужд селекции среди 10 млн. поголовья породы (или даже среди меньшего количества животных подконтрольной, активной части породы). В этом аспекте есть оптимистические прогнозы относительно решения этой сложной селекционной проблемы с помощью генетических маркеров «нового поколения» - ДНК-маркеров (SNP- Single Nucleotide Polymorphism), которые методически охватывают при анализе генотипа животного одновременно все его хромосомы [10-13]. Будущие исследования в этом направлении и время покажут их практическую реальность и эффективность.

В этой связи отметим, что ранее высказанные теоретические предположения [4] о генотипической структуре генофонда породы по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом у животных, в определенной степени, согласуются с современными сообщениями [10-14] о том, что начатая в США и других странах мира геномная оценка племенной ценности быков и коров, которая включает в себя 58000 и более, информативных генетических маркеров - «СНиПов» (SNPs) различной активности. Они дают возможность обеспечить высочайшую плотность

маркеров [15], что охватывает при анализе исключительно все пары хромосом генотипа животного и практически создает реальные предпосылки для более интенсивной селекции животных. Это (на современном этапе оценки) составляет, приблизительно в среднем, 950-1000 маркеров на одну хромосому (гаплотип), которые имеют при этом разное по аддитивной активности влияние на проявление определенных количественных селекционных признаков продуктивности [10-13]. И так, совокупное аддитивное действие «СНиПов» различных по генетической активности влияния на количественные селекционные признаки, и разнообразных комбинаций их сочетания индивидуально в каждой из 30 гомологичных пар хромосом и создает их реальную, объективную аддитивную неоднозначность (отличие) одновременно, совместно с другими генетическими факторами – большим (Б«+») и меньшим (М«-») наследственным аддитивным потенциалом влияния («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом, что и предполагалось ранее теоретически [4]. Отметим, что с помощью ДНК-маркеров, как отмечают [10-15] можно проанализировать весь геном животного одновременно с учетом всех 30 пар хромосом (или 60 гаплотипов), также как это проводилось и в исследованиях [4].

Вероятнее всего, что выявленные SNPs являются одними из составляющих среди других многочисленных генетических факторов прямого или косвенного воздействия (локусов QTL, их различных аллелей, генотипов) и других генетических функциональных структур во всех хромосомах (гаплотипах), как единой генетической (генотипической) системы, которая контролирует в целом функционирование организма животного, в том числе, и проявление количественных признаков продуктивности.

В научных работах [10-15] акцентируется внимание на необходимости анализировать с помощью SNP-маркеров весь геном животного одновременно с учетом всех 30 пар хромосом (или 60 гаплотипов) в скотоводстве, что полностью соответствует ранее предложенному методическому подходу анализа генотипической структуры генофонда породы с учетом («+» и «-» А.Г.П.А.) всех пар хромосом в исследованиях [4].

Отмечаем, что понятие большего (Б "+") и меньшего (М «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипов) связано не только с наличием в ней аддитивных генов определенных количественных признаков продуктивности, то есть с локусами количественных признаков (QTL) и выявленными SNP-маркерами, а и с комплексным, в том числе опосредованным, косвенным влиянием и взаимодействием всех других генов, аллелей, которые в ней локализованы и положительно, благоприятно влияют на нормальное формирование, развитие и функционирование исключительно всех систем

здорового, резистентного и адаптированного организма животного (сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной, эндокринной, воспроизводительной, экстерьера и конституции и др.), которые в наиболее оптимальном варианте сочетание наследственности (хромосом - гаплотипов) из имеющегося генофонда породы (популяции) при селекции животных способствуют их генотипическому обеспечению максимального проявления такого селекционного признака, например, как уровень молочной продуктивности коровы за 305 дней лактации, количества молочного жира, белка, живой массы и прочее. Именно такое комплексное, научное понимание вкладывается нами в понятие большего (Б "+") и меньшего (М «-») или равного (Р «=») аддитивного генетического потенциала активности (А.Г.П.А.) той или иной хромосомы (гаплотипа) из гомологичных пар генофонда породы, популяции животных в молочном скотоводстве или у других видов сельскохозяйственных животных и птицы.

Предполагаем (и это принципиально важно), что в целом в генофонде любой породы, популяции животных в скотоводстве, как и у других видов животных и птицы, отдельно, индивидуально, каждая пара гомологичных хромосом (гаплотипов) из 30 имеет определенный (но неизвестный пока науке) спектр изменчивости аддитивного генетического потенциала по функциональной активности от минимального (Min «-») до максимального (Max «+») их значения (A_{\min} «-», A_1 , A_2 , A_3 ... $A_{\text{ср}}$... A_n ... A_{\max} «+») А.Г.П.А. хромосом по суммарному аддитивному генетическому влиянию на проявление определенных количественных селекционных признаков индивидуально у каждого животного (птицы).

Следует отметить, что современной генетической и селекционной науке пока неизвестны факты не только спектра (диапазона) изменчивости каждой пары гомологичных хромосом (гаплотипов) из 30 по значению А.Г.П.А. от (Min «-» до Max «+»), но и частоты (закономерностей) их распределения (встречаемости) в генофонде любой породы молочного скотоводства по этому генетическому параметру, что очень важно для понимания и развития теории и практики селекционных процессов в популяциях животных. Известно, что М.Г.Смарагдов [16] в своих исследованиях отмечает, что размещение QTLs, определяющих показатели молочности у крупного рогатого скота, по хромосомам достаточно равномерное и соответствует биномиальному характеру их распределения в генофонде породы, популяции.

По нашему предположению, в исследованиях [4] и данной статье разработана теоретическая база распределения генотипов животных в молочном скотоводстве (для генофонда любой породы) и для анализа возможного вероятностного сочетания гаплотипов (хромосом) с суммар-

ным желательным «+» набором ДНК-маркеров (SNPs) и менее желательным «-», то есть, соответственно, с (Б.А.Г.П.А.«+») и (М.А.Г.П.А.«-») аддитивным генетическим потенциалом активности хромосом (гаплотипов) при различных уровнях консолидации наследственности животных в породе, популяции.

В разработанной теоретической модели генотипической структуры генофонда породы представлена частота (в %) распределения генотипов животных по различному сочетанию их с («+» и «-» гаплотипами), что можно, соответственно, и сопоставить их с уже полученными практическими данными геномного анализа по SNP - маркерам их племенной ценности у животных для любой породы.

Следовательно, современное выявление многочисленных маркеров (SNPs, QTLs и других) во всех парах хромосом генотипов животных, различной аддитивной активности относительно их влияния на проявление определенных количественных селекционных признаков продуктивности, то есть не что иное, как начальный этап познания, практической реализации и подтверждения ранее предложенной теоретически обоснованной генотипической структуры животных (птицы) в генофондах пород на индивидуальном и популяционном уровнях анализа их племенной ценности именно по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов)[4].

Очевидно, что в генофондах пород любых видов сельскохозяйственных животных и птицы от природы, объективно существуют «аддитивные ряды» (A_{\min} «-», A_1 , A_2 , A_3 ... $A_{\text{ср}}$... A_n ... A_{\max} «+») у всех пар гомологичных хромосом (гаплотипов) по общему, суммарному уровню А.Г.П.А. от минимального (A_{\min} «-») до максимального (A_{\max} «+») их значения по различному наследственному влиянию на проявление определенных количественных селекционных признаков и их сочетанию у животных (птицы).

Количество таких «аддитивных рядов» в генофондах пород животных (птицы) естественно определяется непосредственно числом пар гомологичных хромосом в их кариотипах, а их внутренняя генетико-аддитивная ценность непосредственно природным генетическим разнообразием генофонда породы, популяции, которая зависит также от численного ареала их распространения.

Форма кривых распределения хромосом (гаплотипов) всех «аддитивных рядов» в генофондах пород животных (птицы) пока неизвестная, но разная, нестабильная, динамичная в поколениях потомства и определяется в каждом ряду внутренней количественно-соотносительной (в %) генетической структурой их хромосом (гаплотипов) по суммарному уровню А.Г.П.А. по влиянию на определенные количественные селекционные признаки или их сочетание у животных

(птицы) породы, популяции в том или ином поколении потомства.

Внутренняя количественная (в %) и генетическая структура распределения всех «аддитивных рядов» в генофондах пород животных (птицы) по суммарному уровню А.Г.П.А. хромосом (гаплотипов) и диапазону их изменчивости (A_{\min} «-», ... A_{\max} «+») разная и всегда зависит от их численности в популяции, гетерологичности и консолидованности их наследственности, а также интенсивности селекции по определенным количественным признакам (или их сочетаниям) в поколениях потомства.

Отметим, что длительная, интенсивная селекция животных, птицы в породах, популяциях всегда приводит к целенаправленной, динамической, желаемой смене генетической структуры всех «аддитивных рядов» гомологичных пар хромосом (гаплотипов) в их генофондах с постоянным, прогрессивным вектором движения, накопления и концентрации (гаплотипов) с более высокой аддитивной активностью (A_{\min} «-»... A_{\max} «+») по (Б.А.Г.П.А.«+») в каждом ряду и зависит от влияния наследственных и паратипических факторов.

Реальное наличие «аддитивных рядов» гомологичных пар хромосом (гаплотипов) в генофондах пород, популяций животных (птицы) является фундаментальной базисной основой (наследственного фактора) генетической детерминации и изменчивости определенных количественных селекционных признаков у животных; предопределяет непосредственно практические возможности дальнейшего динамического процесса наследственного улучшения генофонда пород в поколениях потомства по хозяйственно-полезным признакам.

Следовательно, при длительной, прогрессивной (+) селекции животных в скотоводстве по количественным селекционным признакам продуктивности вектор отбора и накопления лучших хромосом с (Б.А.Г.П.А. «+») генетическим потенциалом из генофонда породы, популяции в потомстве через лучшие генотипы оцененных быков и коров будет постоянно и постепенно проявляться в каждом новом поколении потомков по общим желаемым, прогрессивным направлениям движения наследственности (в каждой паре из всех 30 гомологичных хромосом (гаплотипов) от ... $A_{\text{ср}}$... \rightarrow к A_{max} «+»). Это приводит, как следствие, в генофонде породы, популяции к направленному действию по уменьшению, сужению генотипической изменчивости животных по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом непосредственно за счет их перехода в консолидированное состояние у животных (от ... $A_{\text{ср}}$ $A_{\text{ср}}$... \rightarrow A_{n} A_{n} ... \rightarrow A_{max} A_{max}) в каждой гомологичной паре с (1-й) по (30-ю), а также к постоянному повышению генетического потенциала продуктивности животных в грядущих

поколениях.

Тщательный анализ проведенных теоретических расчетов (см. табл.2) генотипической изменчивости животных по балансу («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) в скотоводстве при различных уровнях консолидации их наследственности (от 0 до 100%) в породе, популяции дает основания для следующих генетико-селекционных обобщений:

- спектр изменчивости уровня племенной ценности животных (быков и коров) по количественным селекционным признакам продуктивности в породе, популяции постоянно уменьшается при возрастании уровня консолидации их наследственности и составляет, соответственно, на 1 млн. голов следующее их (теоретическое) значение: при 0% консолидации – 43; 20% -37; 40% -31; 60% -25; 80% -13; 95% -5 классов разных генотипов по уровню их племенной ценности (по вертикали);

- генетический потенциал продуктивности животных в новых поколениях потомства в породе, популяции постоянно растет при повышении уровня консолидации наследственности, как следствие интенсивной селекции животных на желаемое накопление (концентрацию) в их генотипах лучших хромосом с (Б.А.Г.П.А. «+») из каждой гомологичной пары (от $A_{\text{ср}}$... A_{max}) во всех образованных классах их генотипической изменчивости по сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом;

- общее (процентное, %) количество быков и коров с более высокой племенной ценностью (т.е. улучшателей) и более низкой племенной ценностью (т.е. ухудшателей) в породе, популяции при длительной, интенсивной селекции и повышении уровня консолидации их наследственности постоянно уменьшается (44,9; 44,3; 43,4; 41,9; 38,7; 31,25; 0%) и полностью исчезает (0%), а нейтральных по племенной ценности (быков и коров) постоянно увеличивается (10,26; 11,46; 13,21; 16,14; 22,56; 37,50, 100%) и достигает (100%) при 100%-ом уровне консолидации наследственности в породе (популяции) по количественному селекционируемому признаку;

- уровень племенной ценности быков и коров (улучшателей) в породе, популяции при длительной, интенсивной селекции и росте степени консолидации наследственности у животных постоянно уменьшается (-); у быков и коров (ухудшателей) повышается (+), как следствие роста генетического потенциала продуктивности животных и снижения уровня их генотипической изменчивости (100; 80,3; 60,7; 41; 21,3; 8,2; 0%), и достигает нулевого значения (0%) при 100%-ом уровне консолидации наследственности. В таком случае исключительно все животные (100%, быки и коровы) в породе, популяции становятся генетически (генотипически) нейтральными (ПЦ \approx 0) из-за полного отсутствия их генетической из-

менчивости по определенному количественному селекционному признаку продуктивности (т.е. относятся к одному генотипическому классу 60хр.Б.А.Г.П.А.«+»Мах+0хр.М.А.Г.П.А.«-»Min);

- диапазон изменчивости всех «аддитивных рядов» хромосом (гаплотипов) в генофонде породы по количественным селекционным признакам продуктивности животных постоянно сужается в желаемом направлении (асимметрично от $A_{cp...}$ к A_{max} «+») и достигает (в идеальном варианте интенсивной селекции) максимального их значения (A_{max} «+») в каждом «аддитивном ряду» хромосом у всех животных в породе, популяции. Для наследственного расширения, обогащения генофонда любой породы необходимо проводить ее скрещивание с другими породами, у которых максимальное (A_{max} «+») аддитивное значение хромосом (гаплотипов) обязательно должно быть существенно выше, чем в исходной селекционируемой популяции по определенному количественному признаку продуктивности и, желательно, в нескольких (или во всех) вариантах их «аддитивных рядов». Скрещивание пород должно всегда приводить к наследственному обогащению, расширению значений спектра изменчивости отдельных или большинства «аддитивных рядов» хромосом (желательно, от $A_{cp...}$ к A_{max} «+») по селекционируемому признаку в генофонде помесного потомства и тем самым открывает новые возможности для селекционного процесса;

- современная геномная оценка племенной ценности быков и коров по многочисленным (58 тыс. и более) информативным генетическим маркерам (SNPs) различной активности, которая охватывает при анализе все пары хромосом генотипа животного (и другие генетические маркеры, QTL-локусы) дополнительно подтверждают правильность, логичность методического подхода [4], теоретического анализа генотипической структуры генофонда пород, а также реальность наличия в генотипах животных гомологичных пар хромосом (гаплотипов) с (Б.А.Г.П.А.«+») и (М.А.Г.П.А.«-») аддитивным генетическим потенциалом активности, которые и составляют «аддитивные ряды» хромосом в генофонде пород по различному наследственному влиянию на проявление количественных селекционных признаков продуктивности (и их сочетанию) у животных. Отметим, что именно на такой базисной генетической основе разработана и предложена (для творческой научной дискуссии) обобщенная теоретическая модель генотипической структуры генофонда пород любых видов сельскохозяйственных животных (птицы) по урону их племенной ценности в соответствующих классах расщепления (по вертикали и горизонтали) с непосредственным учетом их кариотипов и количественного сочетания в генотипе хромосом с большим (Б.А.Г.П.А. «+»), меньшим (М.А.Г.П.А. «-») или равным (Р.А.Г.П.А. «=») генетическим по-

тенциалом активности как на индивидуальном, так и популяционном уровнях их анализа при различных степенях консолидации их наследственности в процессе длительной, интенсивной селекции;

- следует отметить, что при подборе животных (птицы) по урону их племенной ценности по определенным количественным селекционным признакам их продуктивности в генофонде пород (генотипах потомства) всегда происходят три генетических процесса: прогрессивная (+) реконсолидация хромосом (гаплотипов), регрессивная (-) и их полная консолидация (=) по значениям («+» и «-» А.Г.П.А.). В генотипах животных гомологические хромосомы из каждого «аддитивного ряда» генофонда пород одновременно могут комбинироваться по-разному: в одних парах проявляется желательная прогрессивная (+) реконсолидация хромосом, в других - желательная регрессивная (-), а у остальных происходит просто их полная консолидация (+) на желательном (+/+) или нежелательном (-/-) уровне. Именно соотношение и проявление этих трех генетических процессов на уровне отдельных пар хромосом по значению («+» и «-» А.Г.П.А.) в генотипах сельскохозяйственных животных (птицы) и обеспечивает соответствующий суммарный успех наследственного (селекционного) процесса их улучшения в поколениях потомства по количественным признакам продуктивности. Несомненно, что наиболее оптимальный (идеальный) вариант для эффективного селекционного процесса в стаде, породе – это постоянная (100%) прогрессивная (+) реконсолидация всех хромосом по значению («+» и «-» А.Г.П.А.) из каждого «аддитивного ряда» к значениям (...А«+»Мах) в поколениях потомства при подборе животных (птицы) и полное отсутствие как процесса регрессивной (-) реконсолидации хромосом, то есть к (...А«-» Min), так и ее полной консолидации (+) в генотипах животных при длительной, интенсивной селекции в том или ином генофонде породы, популяции. Следовательно, прогрессивная (+) реконсолидация у всех пар хромосом по значению («+» и «-» А.Г.П.А.) при подборе животных (птицы) – это всегда желательный эффективный генетический и селекционный прогресс, а регрессивная (-) реконсолидация хромосом или их полная консолидация (=) – это, соответственно, нежелательный регресс и временное замедление селекционного процесса, стабилизация его на определенном достигнутом генетическом уровне;

- теоретически, резервы общего, начального гетерогенного генофонда любой породы, популяции в скотоводстве (и у других видов животных и птицы) относительно генетических, селекционных возможностей повышения уровня продуктивности животных по количественным селекционным признакам до их максимальных значений при длительной, интенсивной селекции

животных полностью исчерпываются и достигают максимального генетического потенциала (предела), то есть «селекционного плато», только в том случае, когда исключительно каждая пара гомологичных хромосом (гаплотипов) в генотипе животных (по А.Г.П.А.) с первой по тридцатую перейдет в консолидированное состояние по его максимальному значению ($A_{\max} \llcorner + \gg A_{\max} \llcorner + \gg$) из всех имеющихся «аддитивных рядов» генофонда породы и станет общим, индивидуальным достоянием исключительно у всех животных в породе, популяции типа ($A_{\max}^1 A_{\max}^1 \dots A_{\max}^{15} A_{\max}^{15} \dots A_{\max}^{30} A_{\max}^{30}$).

Таким образом, предлагаемая теоретическая модель динамики образования и взаимосвязи генотипической изменчивости потомства по количественному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом при различных уровнях консолидации наследственности (0, 20, 40, 60, 80, 100%) у животных в породе (популяции) в краткой, обобщенной форме раскрывает динамичный селекционный процесс формирования высокой индивидуальной изменчивости разного уровня их племенной ценности, особенностей ее наследования в поколениях потомства, широкого разнообразия проявления селекционных признаков продуктивности у животных (в стаде, породе), роста генетического потенциала продуктивности в поколениях потомства, количественного и процентного (%) их соотношение в породе, популяции по этим параметрам и прочее в условиях длительной, интенсивной селекции.

Акцентируем внимание, что в целом, все указанные в статье генетико-популяционные процессы при длительной, интенсивной селекции и повышении уровня консолидации наследственности в породе (популяции) происходят у всех видов сельскохозяйственных животных и птицы, имеют, вероятно, общее биологическое значение. Однако, у разных видов сельскохозяйственных животных и птицы, они имеют свои специфические особенности, которые зависят от количества пар хромосом в их кариотипе, что обуславливает необходимость адаптации предложенной методики теоретического анализа для каждого конкретного вида животных (птицы).

Выводы. Предполагаемая закономерность образования генетической изменчивости гамет и генотипов животных по количественной структуре хромосом с (Б.А.Г.П.А.«+» и М.А.Г.П.А.«-») аддитивным генетическим потенциалом активности при различных уровнях консолидации их наследственности в породе (популяции) всегда программируется двумя основными факторами: количеством пар гомологичных хромосом в кариотипе животных и количественным, процентным (%) соотношением их состояния (гетерологичность и консолидованность) в генотипах.

Генетическая изменчивость гамет и генотипов животных в скотоводстве по количествен-

ному сочетанию («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом при повышении уровня консолидации их наследственности в процессе длительной, интенсивной селекции постоянно уменьшается от 100% при нулевом уровне (0%) консолидации, соответственно, до 0% при 100%-ном ее значении и последовательно динамично возрастает средний генетический потенциал продуктивности породы, популяции и достигает «селекционного плато» по определенному количественному селекционному признаку или их сочетанию.

Индивидуальная генетико-аддитивная изменчивость гамет и генотипов животных по суммарному значению («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов), то есть племенной ценности и генетическому потенциалу продуктивности от ($A_{\min} \llcorner - \gg$) до ($A_{\max} \llcorner + \gg$) в неконсолидированной (0%) породе, популяции (по вертикали), то есть межклассовая, всегда теоретически и практически, несомненно, более высокая (вероятней всего, что в кратном измерении), нежели соответствующая внутрикласовая их изменчивость (по горизонтали) у всех видов сельскохозяйственных животных и птицы.

С нарастанием же уровня консолидации наследственности в породе, популяции (от 0 до 100%) реальное превосходство межклассовой аддитивной изменчивости гамет и генотипов животных над внутрикласовой постоянно и неуклонно падает, снижается и доходит до нулевого значения (0%).

Общее (процентное, %) количество быков и коров (улучшателей и ухудшателей) в породе, популяции при длительной, интенсивной селекции и повышении уровня консолидации их наследственности (от 0 до 100%) постоянно уменьшается (-) в поколениях потомства (89,74; 88,54; 86,79; 83,86; 77,44; 62,5 ... 0%) и полностью исчезает (0%), а нейтральных, наоборот, неуклонно растет (+) (10,26; 11,46; 13,21; 16,14; 22,56; 37,50 ... 100%) и достигает (100%) при 100% уровне консолидации наследственности по селекционному признаку.

Уровень племенной ценности быков и коров (улучшателей) при повышении степени консолидации наследственности (от 0 до 100%) у животных в породе, популяции постоянно уменьшается (-) в поколениях потомства и достигает нулевого (ПЦ = 0) значения при 100% консолидации наследственности, а (ухудшателей), наоборот, повышается (+), как следствие роста среднего генетического потенциала продуктивности животных и снижения их генотипической изменчивости до нулевого (0%) значения в породе, популяции.

Предполагаем, что в генофондах пород любых видов сельскохозяйственных животных и птицы от природы, объективно и структурно существуют «аддитивные ряды» ($A_{\min} \llcorner - \gg, A_1, A_2, A_3 \dots A_{cp} \dots A_n \dots A_{\max} \llcorner + \gg$) у всех пар гомологичных

хромосом (гаплотипов) по общему, суммарному уровню их А.Г.П.А. для каждой хромосомы от минимального (A_{\min} «-») до A_{\max} «+») их значения по наследственному аддитивному влиянию на проявление определенных количественных селекционных признаков продуктивности и их сочетаний.

Спектр изменчивости всех «аддитивных рядов» (A_{\min} «-», $A_1, A_2, A_3 \dots A_{\text{ср}} \dots A_n \dots A_{\max}$ «+») гомологичных пар хромосом (гаплотипов) в генофондах пород сельскохозяйственных животных и птицы в условиях длительной, интенсивной селекции по количественным признакам и возрастанию уровня консолидации (от 0 до 100%) их наследственности, постоянно и динамично ассиметрично сужается в желаемом положительно-векторном направлении (от $A_{\text{ср}}$ к A_{\max} «+»), и обеспечивает при этом достижение максимально возможного генетического потенциала продуктивности животных (птицы) по селекционным признакам (или их сочетанию) изначального гетерогенного генофонда породы).

Гистограммные модели генетической

структуры каждого «аддитивного ряда» хромосом (гаплотипов) по уровню их значений («+» и «-» А.Г.П.А.) и частотой распределения в генофондах пород сельскохозяйственных животных и птицы пока что неизвестны, но, вероятно, разные по динамике изменчивости (от A_{\min} «-» ... $A_{\text{ср}}$ к A_{\max} «+») и значениям их лимитов во всех рядах при длительной, интенсивной селекции в каждом поколении потомства.

Предложенная методика теоретического анализа (моделирования) генетико-аддитивной изменчивости позволяет определять предполагаемую генотипическую структуру породы любого вида сельскохозяйственных животных (птицы) по аддитивному генетическому потенциалу активности (продуктивности) на основе количественного сочетания («+», «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) по группам особей с учетом уровня консолидации (%) их наследственности, численности (N) породы и их кариотипов, что очень важно для дальнейшего развития теории и практики селекционных процессов в популяциях животных и птицы.

Список використаної література:

1. Петренко І. П., Зубець М. В., Вінничук Д. Т., Петренко А. П. Генетико-популяційні процеси при розведенні тварин. – К.: Аграрна наука, 1997. – 473с.
2. Полупан Ю.П., Петренко І.П. Теоретичні і практичні аспекти проблеми консолідації порід і типів тварин та оцінки препотентності плідників / У зб.: Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К.: Лотос, 2001. – Т.4. – С.116-137.
3. Басовський М.З., Буркат В.П., Вінничук Д.Т. та ін. Розведення сільськогосподарських тварин. – Б.Церква: БДАУ, 2001. – 398с.
4. Петренко І.П. Зубець М.В., Вінничук Д.Т. Структура генофонда породи по аддитивному генетическому потенціалу продуктивності // Вісник аграрної науки. – 1995. – №1. – С. 73-81.
5. Дымань Т.Н., Глазко В.И. Полиморфизм гена каппа-казеина, его связь с хозяйственно-ценными признаками у крупного рогатого скота // Цитология и генетика. – 1997. – Т.31 (4). – С. 114-118.
6. Копилова К.В., Копилов К.В., Метлицька О.І. Взаємозв'язок поліморфізму генів з показниками продуктивності у великої рогатої худоби // Вісник аграрної науки. – 2007. – №7. – С. 40-44.
7. Копилов К.В. Поліморфізм генів асоційованих з господарсько-корисними ознаками (QTL) у різних порід великої рогатої худоби // Науково-технічний бюлетень Інституту тваринництва. – 2008. – Вип.96. – С. 218-222.
8. Калашникова Л. Геномная оценка молочного скота // Молочное и мясное скотоводство. – 2010. – №1. – С. 10-12.
9. Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов / В сб.: Математические методы в биологии. – К., 1977. – С. 84-106.
10. Рубан С.Ю., Костенко О.І. Оцінка ефективності застосування традиційної та геномної схем селекції в молочному скотарстві / У Зб. наук. праць.: Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. – Біла Церква, 2010. – № 3(72). – С. 135-139.
11. Кузнецов В.М. Методы племенной оценки животных: прошлое, настоящее, будущее / У зб. наук. праць.: Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. – Біла Церква, 2010. – № 3(72). – С. 156-160.
12. Рубан Ю.Д. Геномная селекция и линейная оценка // Проблемы зооинженерии. – 2009. – № 9 (1). – С. 209-213.
13. Коваль Л. Прибыльная корова без проблем // Животноводство России. – 2012. – №6. – С. 38-39.
14. Alison V.E. Marker-assisted selection in beef cattle / V.E. Alison // Uc Davis. – 2007. – P.1-2.
15. Lai E. Application of SNP technologies in medicine: lessons learned and future challenges / E.Lai // Genome Researches. – 2001. – Vol.11, №6. – P.927./
16. Смарагдов М.Г. Расположения локусов, влияющих на показатели молока, в хромосомах крупного рогатого скота // Генетика. – 2008. - № 44 (6). – С. 829-834.

Петренко І.П., Бірюкова О.Д. ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ГАМЕТ І ГЕНОТИПІВ У ТВАРИН В ПОПУЛЯЦІЇ ЗАЛЕЖНО ВІД РІВНЯ КОНСОЛІДАЦІЇ ЇХ СПАДКОВОСТІ

Розроблено методуку, відповідні формули, програми для теоретичного аналізу вірогідного утворення генетичної мінливості гамет та генотипів у сільськогосподарських тварин (птиці) за адитивним генетичним потенціалом активності («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) за різних рівнів консолідації їх спадковості. Конкретний аналіз генетичної мінливості гамет, генотипів тварин, а також генотипової структури генофонду породи, гамет за балансом хромосом (гаплотипів) з («+», «-» А.Г.П.А.) за різних рівнів консолідації їх спадковості проведено для великої рогатої худоби в умовах тривалої, інтенсивної селекції (бугаїв та корів) за ознаками молочної продуктивності.

Ключові слова: генотипи, генетична мінливість, популяція, консолідація, гомологічні хромосоми, адитивний генетичний потенціал активності (А.Г.П.А.) хромосом, «адитивні ряди» хромосом.

Petrenko I.P., Birykova O.D. GAMETES AND GENOTYPES GENETIC CHANGEABILITY FOR ANIMAL POPULATION IN DEPENDENCE ON LEVEL OF CONSOLIDATION OF THEIR HEREDITY

Method, corresponding formulas, programs for the theoretical analysis of probabilistic formation of genetic changeability of gametes and genotypes for agricultural animals (birds) on additive genetic potential of activity ("+" and "-" A.G.P.A.) of chromosomes (haplotypes) at the different levels of consolidation of their heredity are worked out. Concrete analysis of genetic changeability of gametes and genotypes of animals, and also genotypic structure of gene pool of breed and gametes on balance of chromosomes (haplotypes) with ("+" and "-" A.G.P.A.) at the different levels of consolidation of their heredity conducted for a cattle in the conditions of the protracted, intensive selection (bulls and cows) on the signs of the suckling productivity.

Keywords: genotypes, genetic changeability, population, consolidation, homologous chromosomes, additive genetic potential of activity (A.G.P.A.) of chromosomes, "additive rows" of chromosomes.

Дата надходження до редакції: 06.04.2015 р.

Рецензент: д.б.н., професор Ю. В. Бондаренко

УДК 636.2.034/.082.22

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИМ'Я КОРІВМОЛОЧНИХ ПОРІД ТА ЇХ ЗВ'ЯЗОК З НАДОЄМ

Ю. П. Полупан, д.с.-г.н.,

В. П. Олешко, к.с.-г.н.,

Інститут розведення і генетики тварин імені М. В. Зубця НААН

Міжпородні відмінності, ступінь генетичної детермінації та рівень співвідносної мінливості з надоем морфологічних ознак вим'я і дійок досліджено на 52 коровах первістках племзаводу "Агросвіт" і 32 – ім. Щорса Київської області. Істотної різниці між висококрівними тваринами української чорно-рябої молочної породи та чистопорідними голштинськими ровесницями за окремими промірами та індексами вим'я не встановлено. Успадковуваність окремих морфологічних ознак вим'я (сила впливу батька) коливається у межах від 3,0 до 73,1%, а вплив лінійної належності – 0,5-25,9%. Встановлені закономірності співвідносної мінливості з надоем засвідчують найбільшу прогностичну цінність промірів ширини ($r = 49,9-50,1\%$), обхвату (30,5-34,4%) і довжини (22,6-39,8%) вим'я, довжини (14,0-32,7%) і відстані (20,4-41,3%) між передніми дійками та індексів умовної (11,7-39,6%) і відносної (34,5-42,0%) величини вим'я.

Ключові слова: корова, молочна порода, морфологія вим'я, успадковуваність, співвідносна мінливість

Серед ознак екстер'єру в оцінці корів молочно-породних порід у численних дослідженнях як вітчизняних [2, 4, 8-10, 12, 15, 17-23, 28-33], так і зарубіжних вчених [3, 5-7, 11, 13, 14, 24-27, 34-48] значна увага приділяється морфології вим'я і дійок. Підвищений інтерес до оцінки морфології вим'я у корів молочно-породних порід зумовлений, насамперед, логікою природного кореляційного зв'язку його промірів та пропорцій будови з головною селекціоною ознакою молочної продуктивності [2, 4, 8, 10, 13, 17, 19, 20, 25, 28-32, 35, 36, 38, 40-48].

Встановлено, що розмір і форма вим'я зу-

мовляються, зокрема, віком [2, 23], належністю до породи чи внутрішньопорідного типу [4, 7, 8, 12, 18-20, 32, 33], лінії або спорідненої групи [3, 10, 21], умовною кровністю за поліпшувальними породами [9, 19, 20, 27], походженням за батьком [4, 31, 38].

У повідомленнях більшості авторів стверджується, що за схрещування з голштинською породою значно поліпшуються морфологічні та функціональні властивості вим'я. Висококрівні за голштином тварини є більш адаптованими до машинного доїння. У наших попередніх дослідженнях встановлено, що підвищення умовної кровності за поліпшувальною голштинською по-