

17. Kramarenko, S. S., and A. O. Bondar. 2010. Genetic variation of the quantitative shell traits of the land snails genus *Brephulopsis* (enidae), intermediate host of trematoda. *Naukovyj visnyk L'vivs'koho natsional'noho universytetu veterynarnoyi medytsyny ta biotekhnolohiy imeni S.Z. Hzhys'tkoho*. L'viv, 12, 4(46):221–224.

УДК 636.2.082.2:575.22

ТЕОРЕТИЧНА МОДЕЛЬ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ГАМЕТ І ГЕНОТИПІВ ТВАРИН В ПОРОДІ, ПОПУЛЯЦІЇ

І. П. ПЕТРЕНКО

Інститут розведення і генетики тварин імені М.В.Зубця НААН (Чубинське, Україна)

Проведено теоретичний аналіз ймовірного утворення генетичної структури та мінливості гамет і генотипів тварин в скотарстві за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) при нульовому рівні (0 %) консолідації їх спадковості і побудовано відповідні гістограми закономірностей їх розподілу в генофонді породи, популяції.

Ключові слова: гомологічні хромосоми, генетична структура гамет і генотипів тварин, мінливість, адитивний генетичний потенціал активності («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом, генофонд породи, популяції, «адитивні ряди» хромосом

THEORETICAL MODEL OF GENETIC STRUCTURE OF GAMETES AND ANIMAL GENOTYPES IN BREED, POPULATION

I. P. Petrenko

Institute of Animal Breeding and Genetics nd. a M.V.Zubets of NAAN (Chubynske, Ukraine)

The theoretical analysis of the probabilistic formation of genetic structure and variability of gametes and animal genotypes in cattle breeding on the quantitative unity (“+” and “-” A.G.P.M.) of chromosomes (haplotypes) for zero level (0 %) consolidation their heredity and the appropriate histograms of the normally distribution in genofond of breed, population have been analised.

Key words: homological chromosomes, genetic structure of gamete and animal genotypes, diversity, additive genetic potential activity («+» and «-» A.G.P.M.) chromosomes, genofond of breed, population, «additive ranks» of chromosomes

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГАМЕТ И ГЕНОТИПОВ ЖИВОТНЫХ В ПОРОДЕ, ПОПУЛЯЦИИ

И. П. Петренко

Інститут розведення і генетики животних імені М.В.Зубця НААН (Чубинське, Україна)

Проведен теоретический аналіз вероятностного образования генетической структуры и изменчивости гамет и генотипов животных в скотоводстве по количественной сочетаемости («+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов) при нулевом уровне (0 %) консолидации их наследственности и построены соответствующие гистограммы закономерностей их распределения в генофонде породы, популяции.

Ключевые слова: гомологические хромосомы, генетическая структура гамет и генотипов животных, изменчивость, адитивный генетический потенциал активности

(«+» и «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипов), генофонд породи, популяції, «аддитивные ряды» хромосом

Вступ. Генофонд породи сільськогосподарських тварин та птахів зумовлений її чисельністю та сумарною, різноманітною генетичною структурою всіх гомологічних пар хромосом їх каріотипів та інших клітинних спадкових структур.

Загально визнано, що кількісні селекційні ознаки продуктивності у тварин і птахів зумовлені як спадковістю, тобто їх адитивним і загальним генотипами (до 20-70%), так і різними факторами зовнішнього середовища (до 30-80%) [1].

Вважаємо, що в генофондах порід завжди існує більший (Б.А.Г.П.А. «+») і менший (М.А.Г.П.А. «-») або рівний (Р.А.Г.П.А. «=»), тобто консолідований, адитивний генетичний потенціал активності хромосом (гаплотипів) у всіх гомологічних парах генотипу кожної тварини (птаха) за впливом на прояв певних кількісних селекційних ознак продуктивності в породі, популяції, який створюється, зумовлюється реальним, об'єктивним різноманіттям алельного складу всіх функціонально активних локусів у всіх парах гомологічних хромосом, що підтверджується сучасними генетичними дослідженнями [2-10].

Мета досліджень – розробка методики та побудова загальної теоретично-гістограмної моделі генетичної структури та мінливості гамет і генотипів для сільськогосподарських тварин і птахів у породах, популяціях на рівні гомологічних пар хромосом (гаплотипів), які несуть, відповідно, більший (Б.А.Г.П.А. «+») і менший (М.А.Г.П.А. «-») адитивний генетичний потенціал активності хромосом за впливом на певні кількісні селекційні ознаки продуктивності в повністю гетерогенній популяції (0% консолідації спадковості).

Матеріали та методи досліджень. Теоретичне моделювання (достатньо простої і досить узагальненої) генетичної структури та мінливості гамет і генотипів у тварин проведено тільки для великої рогатої худоби, яка має в своєму каріотипі 30 пар гомологічних хромосом (N), кожна з яких, як між собою, так і в парах, має різний більший (Б.А.Г.П.А. «+») і менший (М.А.Г.П.А. «-») адитивний генетичний потенціал активності хромосоми (гаплотипу) за впливом на певні кількісні селекційні ознаки продуктивності тварин.

Для теоретичних досліджень застосовувались наступні розроблені формули (1-3), які на ймовірній основі відображають закономірність утворення генетичної структури гамет і генотипів у бугаїв і корів за кількісним поєднанням хромосом (гаплотипів) з більшим (Б.А.Г.П.А. «+») і меншим (М.А.Г.П.А. «-») адитивним генетичним потенціалом активності хромосом для повністю гетерогенних і різного рівня консолідованих тварин.

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

(1) – для парних чисел (2;4;6;...) гетерологічних пар хромосом в каріотипі тварини (птаха):

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

(2) – для непарних чисел (1;3;5;...) гетерологічних пар хромосом в каріотипі тварини (птаха):

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

(1, 2) – P_{Γ} – різноманітність гамет, (3) – P_{Π} – різноманітність потомства (генотипів) за балансом хромосом з їх різним («+» і «-») А.Г.П.А. Значення символів у формулах (1-3) детально висвітлено в статтях [11, 12].

На основі формул (1-3) були розроблені відповідні програми для комп'ютера і проведено (кількісно і у відсотках, %) розрахунки ймовірної генетичної структури та

мінливості гамет і генотипів у бугаїв і корів (як по вертикалі, так і по горизонталі) за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом виключно тільки для гетерогенної популяції тварин, тобто для нульового рівня (0%) консолідації їх спадковості.

На основі теоретичних розрахунків були відповідно побудовані схематично гістограми закономірностей розподілу генетичної структури та мінливості гамет і генотипів тварин у скотарстві як по вертикалі (вісь ордината), так і по горизонталі (вісь абсциса) в генофонді породи, популяції.

Результати досліджень. Аналітичні дослідження свідчать, що в породах, популяціях різних видів сільськогосподарських тварин та птахів постійно в кожному поколінні потомства завжди створюється закономірна, упорядкована генетична структура гамет і генотипів за адитивним генетичним потенціалом активності («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів), тобто за рівнем їх племінної цінності та генетичним потенціалом продуктивності, виключно на ймовірній основі комбінування гомологічних хромосом (гаплотипів) різних за їх рівнем адитивної активності (А.Г.П.А.), як між окремими парами гомологічних хромосом, так і в кожній їх парі, що відповідає найбільш складному варіанту аналізу таких структур у повністю гетерогенній популяції (0% консолідації).

Загалом генетична структура гамет і генотипів тварин (птахів) у породі, популяції змінюється в кожному поколінні потомства і залежить, зумовлюється в реальній практиці чотирма основними чинниками: кількістю пар гомологічних хромосом в каріотипі тварин (птахів), рівнем консолідації спадковості їх генотипів, інтенсивністю селекції за кількісними селекційними ознаками продуктивності та чисельністю тварин (птахів) в породі, популяції. Зазначимо, що чинник інтенсивності селекції тварин (птахів) більше впливає на динаміку змін якісних показників безпосередньо («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) у поколіннях потомства, тобто на динаміку процесу зростання рівня їх генетичного потенціалу продуктивності та на мінливість рівня їх племінної цінності, зумовленої неминучим зростанням рівня консолідації спадковості тварин (птахів) при інтенсивній їх селекції за кількісними ознаками продуктивності.

Теоретичне моделювання ймовірних процесів комбінування гомологічних хромосом з їх різним рівнем («+» і «-» А.Г.П.А.), як при утворенні генетичної структури гамет, так і генотипів тварин (птахів), засвідчує закономірну наявність двох взаємозалежних рівнів їх генетичної структуризації в породі, популяції, а саме: 1) генетична структуризація гамет і генотипів тварин, птахів в породі, популяції за класами їх різного кількісного поєднання хромосом (гаплотипів) з більшим (Б.А.Г.П.А. «+») і меншим (М.А.Г.П.А. «-») адитивним генетичним потенціалом активності, тобто міжкласова (групова) мінливість генетичної структури гамет і генотипів тварин, птахів (по вертикалі, по вісі ордината) від $A_{\min.}$ до $A_{\max.}$; теоретична кількість класів гамет і генотипів різних тварин, птахів (по вертикалі) зумовлюється завжди кількістю пар гомологічних хромосом в їх каріотипах (N), відповідно, для гамет (N+1), а генотипів тварин, птахів (2N+1), а практично, також залежить від кількості утворюваних гамет і загальної кількості тварин, птахів в породі, популяції при умові нульового рівня (0%) консолідації їх спадковості;

2) генетична структуризація мінливості гамет і генотипів тварин, птахів (по горизонталі, по вісі абсциси) тобто в середині кожного класу (по вертикалі) або внутрішньокласова (індивідуальна) їх мінливість за сумарним рівнем («+» і «-» А.Г.П.А.) від $A_{\min.}$ до $A_{\max.}$, яка створюється виключно тільки за рахунок комбінування індивідуального рівня хромосом за рівнем («+» і «-» А.Г.П.А.) при сталому, постійному їх співвідношенні в кожному класі (по вертикалі); наприклад, індивідуальна мінливість гамет у класі (10 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 20 хр. М.А.Г.П.А. «-») або в класі генотипів (45 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 15 хр. М.А.Г.П.А. «-») чи у всіх інших класах (31 – для гамет та 61 – для генотипів) для великої рогатої худоби (N=30), (рис. 1.2).

Саме нерівнозначність, відмінність («+» і «-») виключно кожної гомологічної хромосоми із всіх пар каріотипу за рівнем А.Г.П.А. в популяціях тварин (птахів) і зумовлює, визначає внутрішню індивідуальну генетичну мінливість гамет і генотипів тварин (птахів) за

А.Г.П.А. (по горизонталі) від A_{\min} ... до A_{\max} , тобто за сумарним адитивним генетичним потенціалом активності хромосом (гаплотипів) у тварин у межах кожного однотипного класу із сталим співвідношенням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом із всіх теоретично можливих при утворенні (по вертикалі) у всіх видів тварин (птахів).

Слід відмітити, що в гетерогенній популяції тварин, птахів (0% консолідації спадковості) генетико-адитивна мінливість їх гамет і генотипів (по вертикалі, тобто міжкласова, групова) від A_{\min} до A_{\max} завжди теоретично і практично безсумнівно більш висока (найбільш за все, що в рази), ніж відповідна, їх мінливість (по горизонталі, тобто внутрішньокласова, індивідуальна) від A_{\min} до A_{\max} , як за лімітами значень А.Г.П.А., так і за сиграмами (σ) і коефіцієнтами мінливості (C_v).

Зазначимо, що мінливість гамет і генотипів тварин, птахів в класах (по вертикалі, тобто міжкласова) в кількісному і відсотковому (%) відношенні завжди різна і дзеркально симетрична по відношенню до їх середнього класу, а внутрішньокласова мінливість, тобто по горизонталі, за індивідуальними рівнями адитивного потенціалу («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) в кожному класі (по вертикалі) в кількісному відношенні завжди однотипна, рівномірна, стабільна і відповідає співвідношенню (1:1:1...1) в безпосередньому зв'язку з їх чисельністю.

Нами проведено конкретний теоретичний аналіз ймовірної генетичної структури гамет і генотипів тварин в скотарстві за рівнем кількісного поєднання («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) (A_{\min} «-» ... до A_{\max} «+») і запропоновано ймовірну закономірність їх розподілу, структуризації в породі, популяції у вигляді наочних гістограм (повної для гамет – рис. 1, спрощеної для генотипів – рис. 2).

Із наведених гістограм чітко видно, що в популяції гамет в скотарстві теоретично створюється 31 клас їх генетичної мінливості (по вертикалі), тобто міжкласової за адитивним генетичним потенціалом активності хромосом (гаплотипів) від A_{\min} (0 хр. Б.А.Г.П.А. «+») + 30 хр. М.А.Г.П.А. «-») до A_{\max} (30 хр. Б.А.Г.П.А. «+») + 0 хр. М.А.Г.П.А. «-») (рис. 1) і, відповідно, 61 клас генотипової мінливості тварин (по вертикалі) від A_{\min} (0 хр. Б.А.Г.П.А. «+») + 60 хр. М.А.Г.П.А. «-») до A_{\max} (60 хр. Б.А.Г.П.А. «+») + 0 хр. М.А.Г.П.А. «-») (рис. 2).

Для кожного класу генетичної структури гамет і генотипів тварин (рис. 1, 2) (по вертикалі) дана ймовірна закономірність, динаміка їх індивідуальної мінливості (по горизонталі) на гістограмах (від A_{\min} ... $A_{\text{сеп}}$... A_{\max}) за сумарним адитивним впливом потенціалу (А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) на прояв певних кількісних селекційних ознак продуктивності тварин. Із рис. 1,2 наочно видно, що найбільша внутрішньокласова, індивідуальна мінливість гамет відзначається в класі (15 хр. Б.А.Г.П.А. «+») + 15 хр. М.А.Г.П.А. «-»), чисельність якого складає 14,45%, а серед генотипів тварин в класі (30 хр. Б.А.Г.П.А. «+») + 30 хр. М.А.Г.П.А. «-») і, відповідно, чисельність якого становить 10,26% від загальної теоретичної кількості їх утворень (для гамет – 2^{30} , а для генотипів тварин – 4^{30}).

Із гістограм моделей генетичної структури гамет і генотипів тварин у скотарстві видно (рис. 1, 2), що із постійним відхиленням кількісного співвідношення («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) у всіх теоретичних класах від середнього, як в сторону збільшення або зменшення кількості хромосом з більшим (Б.А.Г.П.А. «+») і меншим (М.А.Г.П.А. «-») генетичним потенціалом активності, ймовірна закономірність утворення таких класів (гамет і генотипів тварин) постійно знижується, внаслідок закономірного кількісного зменшення ймовірних, математичних можливостей комбінування вказаних поєднань («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом і досягають таких мінімальних теоретичних величин (для гамет крайніх класів $0,9 \cdot 10^{-7}$ та генотипів тварин – $0,87 \cdot 10^{-16}$). На гістограмах (справа) показана динаміка змін наявності гамет і тварин (в %) в кожному класі (по вертикалі) від теоретичної кількості їх утворень (для гамет – 2^{30} , для генотипів – 4^{30}).

Структура класів гамет за («+» і «-») А.Г.П.А.) хромосом (по вертикалі)	Динаміка гамет за адитивним генетичним потенціалом А.Г.П.А. ($A_{min} \dots A_{сеп} \dots A_{max}$) в класах (по горизонталі)	Частка гамет (%)
30xp.Б.А.Г.П.А.«+»+0xp.М.А.Г.П.А. «-»	A_{max}	$0,9 \cdot 10^{-7}$
29xp.«+»+1xp.«-»		$0,3 \cdot 10^{-5}$
28xp.«+»+2xp.«-»		$0,4 \cdot 10^{-4}$
27xp.«+»+3xp.«-»		$0,4 \cdot 10^{-3}$
26xp.«+»+4xp.«-»		0,003
25xp.«+»+5xp.«-»	(1/4) «А» (1/4) «Б»	0,01
24xp.«+»+6xp.«-»		0,06
23xp.«+»+7xp.«-»	A_{1max}	0,19
22xp.«+»+8xp.«-»		0,54
21xp.«+»+9xp.«-»	A_{min} A_m	1,33
20xp.«+»+10xp.«-»		2,80
19xp.«+»+11xp.«-»		5,09
18xp.«+»+12xp.«-»	A_{min} A_{1min} $A_{сеп}$ A_{1max}	8,06
17xp.«+»+13xp.«-»		11,15
16xp.«+»+14xp.«-»		13,54
15xp.«+»+15xp.«-»	A_{min} A_{1min} $A_{сеп}$ A_{1max}	14,45
14xp.«+»+16xp.«-»		13,54
13xp.«+»+17xp.«-»		11,15
12xp.«+»+18xp.«-»	A_{min} A_{1min} $A_{сеп}$ A_{1max}	8,06
11xp.«+»+19xp.«-»		5,09
10xp.«+»+20xp.«-»		2,80
9xp.«+»+21xp.«-»	A_{min} A_{max}	1,33
8xp.«+»+22xp.«-»		0,54
7xp.«+»+23xp.«-»	A_{1min}	0,19
6xp.«+»+24p.«-»		0,06
5xp.«+»+25xp.«-»	(1/4) «В» (1/4) «Г»	0,01
4xp.«+»+26xp.«-»		0,003
3xp.«+»+27xp.«-»		$0,4 \cdot 10^{-3}$
2xp.«+»+28xp.«-»		$0,4 \cdot 10^{-4}$
1xp.«+»+29xp.«-»		$0,3 \cdot 10^{-5}$
0xp.Б.А.Г.П.А.«+»+30xp.М.А.Г.П.А. «-»	A_{min}	$0,9 \cdot 10^{-7}$

Рис. 1. Гістограма генетичної структури гамет бугаїв і корів за кількісним поєднанням («+» і «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипів)

Структура генотипів тварин за («+» і «-») А.Г.П.А.) хромосом (по вертикалі)	Динаміка генетичного потенціалу тварин за А.Г.П.А. ($A_{min} \dots A_{сеп} \dots A_{max}$) в однотипних класах (по горизонталі)		Частка генотипів в тварин (%)	
60хр.Б.А.Г.П.А.«+»+0хр.М.А.Г.П.А. «-»	A_{max}		$0,87 \cdot 10^{-16}$	
- + -			-	
- + -			-	
50хр.«+»+10хр.«-»	(1/4) «А»	A_{1max}	(1/4) «Б»	$0,65 \cdot 10^{-5}$
- + -			-	
- + -			-	
39хр.«+»+21хр.«-»			0,69	
38хр.«+»+22хр.«-»	A_{min}		A_{max}	1,23
37хр.«+»+23хр.«-»				2,03
36хр.«+»+24хр.«-»				3,13
35хр.«+»+25хр.«-»	A_{min}	A_{1min} $A_{сеп}$	A_{1max} A_{max}	4,50
34хр.«+»+26хр.«-»				6,06
33хр.«+»+27хр.«-»				7,63
32хр.«+»+28хр.«-»				9,00
31хр.«+»+29хр.«-»				9,93
30хр.«+»+30хр.«-»	A_{min}	A_{1min} $A_{сеп}$	A_{1max}	10,26
29хр.«+»+31хр.«-»				9,93
28хр.«+»+32хр.«-»				9,00
27хр.«+»+33хр.«-»				7,63
26хр.«+»+34хр.«-»				6,06
25хр.«+»+35хр.«-»	A_{min}	A_{1min} $A_{сеп}$	A_{1max}	4,50
24хр.«+»+36хр.«-»				3,13
23хр.«+»+37хр.«-»				2,03
22хр.«+»+38хр.«-»		A_{min}	A_{max}	1,23
21хр.«+»+39хр.«-»				0,69
- + -				-
- + -				-
10хр.«+»+50хр.«-»	(1/4) «В»	(1/4) «Г»		$0,65 \cdot 10^{-5}$
- + -				-
- + -				-
0хр.Б.А.Г.П.А.«+»+60хр.М.А.Г.П.А. «-»		A_{min}		$0,87 \cdot 10^{-16}$

Рис. 2. Спрощена гістограма генетичної структури генотипів бугаїв і корів за кількісним поєднанням («+» і «-») А.Г.П.А. хромосом (гаплотипів)
(Примітка: скорочено 38 класів по вертикалі)

Отже, у зв'язку з тим, що кількість гамет і генотипів тварин за генетичною структурою («+» і «-») А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) у кожному класі (по вертикалі) симетрично зменшується як вниз до значень A_{min} , так і вгору до значень A_{max} від середнього класу, загальний вигляд наочної генетичної структури гамет і генотипів тварин за кількісним поєднанням («+» і «-») А.Г.П.А.) хромосом завжди набуває форми фігурної гістограми – ромба (рис. 1, 2). В наведених гістограмах – ромбах для кожного класу генетичної структури гамет і генотипів (по вертикалі) також відображена їх внутрішньокласова індивідуальна

мінливість (по горизонталі) адитивного генетичного потенціалу активності від $A_{\min} \dots A_{\text{сер}} \dots A_{\max}$ за умов різного індивідуального поєднання сталої кількості («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом в тому чи іншому класі.

Зазначаємо, що кожна гістограма (рис. 1, 2) має 2 ромби різних за величиною: більші із них (A_{\min} ; A_{\min} ; A_{\max} ; A_{\max}) відповідають теоретичним популяціям мінливості гамет (2^{30}) і генотипів (4^{30}) тварин у скотарстві за генетичною структурою кількісного поєднання («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів), а менші ромби ($A_{1\min}$; $A_{1\min}$; $A_{1\max}$; $A_{1\max}$) це ймовірні дані різноманітності утворення гамет 1000 коровами за один статевий цикл (рис. 1) та можливої мінливості генетичної структури генотипів тварин в 10 млн популяції корів голштинської породи (рис. 2).

Щодо гістограми – ромба (рис. 1) зазначимо, що теоретичний ромб (A_{\min} ; A_{\min} ; A_{\max} ; A_{\max}) утворення мінливості гамет за всіма їх класами як по вертикалі (вісь ордината), так і по горизонталі (вісь абсциса) повністю реалізується у бугаїв-плідників в кожному еякуляті сперми, який має не менше як 1,2-1,3 млрд гамет. Що стосується корів, то їх практичні можливості щодо реалізації теоретичної мінливості гамет (яйцеклітин) дещо обмежені. На рис. 1 показано другий ромб ($A_{1\min}$; $A_{1\min}$; $A_{1\max}$; $A_{1\max}$), який відображає можливості реалізації мінливості гамет (яйцеклітин) за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) для 1000 корів за один статевий цикл, а це теоретично тільки в межах 17 класів гамет із 31 (по вертикалі), що відповідає практично мінливості від класу (23 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 7 хр. М.А.Г.П.А. «-») до (7 хр. Б.А.Г.П.А. «+» + 23 хр. М.А.Г.П.А. «-»). Як видно, різниця відносно реалізації мінливості гамет у бугаїв і корів за аналізованими параметрами достатньо суттєва, вагома з генетичної і селекційної точки зору. Відносно гістограми – ромба (рис. 2) відмітимо, що теоретична модель її можливого утворення (A_{\min} ; A_{\min} ; A_{\max} ; A_{\max}) різноманітних генотипів тварин в скотарстві (4^{30}), тобто 61 клас генотипів (по вертикалі) за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) не може повністю реалізуватися на нашій планеті із-за обмеженої загальної кількості голів великої рогатої худоби. Другий ромб на (рис. 2) ($A_{1\min}$; $A_{1\min}$; $A_{1\max}$; $A_{1\max}$) відображає практично можливу генотипову структуру тварин для 10 млн популяції корів голштинської породи. Як видно із гістограми, в 10 млн популяції корів практично може утворитися 41 клас генотипів тварин (по вертикалі) із 61 і всього лише 1 голова класу з генетичною структурою (50хр.Б.А.Г.П.А.«+»+10хр.М.А.Г.П.А. «-»), який відповідно представляє тварин найвищої племінної цінності і генетичного потенціалу продуктивності в наявному генофонді породи.

Передбачаємо, що в генофондах порід будь-яких видів сільськогосподарських тварин і птахів від природи, об'єктивно і структурно існують «адитивні ряди» (A_{\min} . «-»; A_1 ; A_2 ; A_3 ; ... $A_{\text{сер}}$; ... A_n ; ... A_{\max} . «+») у всіх парах гомологічних хромосом (гаплотипів) за загальним, сумарним рівнем А.Г.П.А. кожної хромосоми (гаплотипу) від мінімального (A_{\min} . «-») до максимального (A_{\max} . «+») їх значення різного за спадковим впливом на прояв певних кількісних селекційних ознак продуктивності і їх поєднань.

Кількість таких «адитивних рядів» в генофонді порід тварин (птахів) природно визначається безпосередньо кількістю пар гомологічних хромосом в їх каріотипах, а їх внутрішня генетико-адитивна цінність природною генетичною різноманітністю генофонду породи, популяції, яка залежить від кількісного ареалу її розповсюдження.

Форма кривих розподілу хромосом (графічна) у всіх «адитивних рядів» в генофондах порід тварин (птахів) невідома, але різна, нестабільна, мінлива, динамічна в поколіннях потомства і визначається в кожному ряду внутрішньою кількісно-співвідносною (в %) генетичною структурою їх окремих індивідуальних хромосом (гаплотипів) за сумарним рівнем А.Г.П.А. та лімітами (A_{\min} . «-» ... A_{\max} . «+») за впливом на певні кількісні селекційні ознаки продуктивності та їх поєднанням у тварин (птахів) породи, популяції в тому чи іншому поколінні потомства.

Динаміка генетичної структури всіх «адитивних рядів» гомологічних хромосом (гаплотипів) за сумарним рівнем А.Г.П.А. та діапазоном їх мінливості від (A_{\min} «-») ... до A_{\max} «+») в генофондах порід безсумнівно різна від природи і залежить від чисельності популяції,

гетерологічності і консолідованості їх спадковості, а також інтенсивності їх селекції за певними кількісними селекційними ознаками їх продуктивності та поєднаності в поколіннях потомства.

Відзначимо, що тривала інтенсивна селекція в породах, популяціях тварин та птахів приводить до цілеспрямованої, динамічної, бажаної зміни структури всіх «адитивних рядів» гомологічних пар хромосом (гаплотипів) в їх генофондах із постійним прогресивним вектором руху, накопичення та концентрації (гаплотипів) з більш високою адитивною активністю від A_{\min} . «-» ... до $A_{\text{сер.}}$... до A_{\max} . «+» за (Б.А.Г.П.А. «+») в кожному ряду, тобто за генетичним, спадковим впливом на певні кількісні селекційні ознаки продуктивності та їх спадкового поєднання в поколіннях потомства. Динаміка та швидкість змін структури всіх «адитивних рядів» за хромосомами (гаплотипами) (від A_{\min} . «-» ... до A_{\max} . «+») в генофонді порід при тривалій інтенсивній селекції відбувається по-різному в кожному ряду і залежить від дії генетичних та інших чинників.

Реальна наявність «адитивних рядів» гомологічних пар хромосом (гаплотипів) в генофондах порід, популяцій тварин (птахів) є фундаментальною базисною основою (спадкового фактору) генетичної детермінації та мінливості певних кількісних селекційних ознак продуктивності у тварин (птахів) і забезпечує безпосередньо практичні можливості подальшого динамічного процесу спадкового удосконалення генофонду порід в поколіннях потомства за господарськи корисними ознаками продуктивності.

Практично, в світовій популяції тварин молочного скотарства реально не має достатньої кількості бажаних генотипів класу ($60\text{хр.Б.А.Г.П.А.}\langle+\rangle+0\text{хр.М.А.Г.П.А.}\langle-\rangle$) або близьких до них ($55\text{хр.Б.А.Г.П.А.}\langle+\rangle+5\text{хр.М.А.Г.П.А.}\langle-\rangle$) та інших, які відображають найкращі генотипи тварин за певними кількісними селекційними ознаками продуктивності із існуючого світового генофонду молочної худоби і його найвищий генетичний потенціал.

Можна впевнено сказати, що реально, об'єктивно влюбій породі сільськогосподарських тварин та птахів практично не має (природно, стихійно ніколи не створюється) жодної особини, яка б відображала найвищий або максимально можливий генетичний потенціал продуктивності із наявного їх генофонду типу ($60\text{хр.Б.А.Г.П.А.}\langle+\rangle+0\text{хр.М.А.Г.П.А.}\langle-\rangle$) або ($60\text{хр.Б.А.Г.П.А.}\langle+\rangle$ «Мах.»+ $0\text{хр.М.А.Г.П.А.}\langle-\rangle$ «Мін.»).

Виникає запитання. Як же отримати тварин з такою бажаною генетичною структурою за («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосомами, які практично не утворюються в тій чи іншій породі, популяції із-за обмеженої їх кількості при розведенні (0,5; 1; 5 чи 10 млн. голів). Відповідь одна: тільки селекція тварин, причому тривала та інтенсивна на протязі n-ої кількості поколінь може дати бажаний ефект і на обмеженому поголів'ї тварин тієї чи іншої породи, проте тільки виключно в межах генетичного потенціалу цього генофонду, але не світового.

Акцентуємо увагу, що тільки за рахунок тривалої, інтенсивної селекції тварин, в першу чергу бугаїв-плідників і «бугайвідтворних» корів, оцінених за якістю потомства, та племінного ядра породи і постійною прогресивною («+») реконсолідацією хромосом з (Б.А.Г.П.А. «+») з кожного «адитивного ряду» всіх гомологічних пар (із 30) в генофонді породи (при підборі тварин) за вектором їх руху та інтенсивного накопичення кращих бажаних хромосом (від $A_{\text{сер.}}$... до A «+» «Мах.» в кожному «адитивному ряду») можна створити максимально можливі генотипи тварин навіть типу ($60\text{хр.Б.А.Г.П.А.}\langle+\rangle$ «Мах.» + $0\text{хр.М.А.Г.П.А.}\langle-\rangle$ «Мін.») та близьких до них для того чи іншого генофонду породи і тим самим виявити максимально можливий їх генетичний потенціал продуктивності за певними кількісними селекційними ознаками та їх поєднаннями. Тільки постійна прогресивна (+) реконсолідація хромосом у тварин з кожного «адитивного ряду» гомологічних пар (при підборі тварин) за вектором їх руху (від $A_{\text{сер.}}$ → ... до A_{\max}) сприяє ефективному селекційному процесу; консолідація хромосом (спадковості) у тварин з кожного «адитивного ряду» генофонду породи завжди сповільнює, стабілізує селекційний процес. Особливо, якщо відбувається консолідація значної кількості гомологічних хромосом

у тварин із різних «адитивних рядів» і не з максимальним рівнем (A_{\max}) їх адитивної активності з ряду в існуючому генофонді.

Слід зазначити, що при підборі тварин за рівнем їх племінної цінності (ПЦ) за певними кількісними селекційними ознаками продуктивності в генофонді порід (у тварин) завжди відбуваються три генетичні процеси: прогресивна (+) реконсолідація хромосом (спадковості), регресивна (-) та її повна консолідація (=). В генотипах тварин гомологічні хромосоми з кожного «адитивного ряду» одночасно можуть комбінуватися по різному: в одних парах проявляється бажана прогресивна (+) реконсолідація хромосом, в других небажана регресивна (-), а в інших відбувається просто їх повна консолідація (=) на бажаному (+//+) або небажаному (-//-) рівні. Саме співвідношення та прояв цих трьох генетичних процесів на рівні окремих пар хромосом в генотипах сільськогосподарських тварин і птахів забезпечує відповідний сумарний адитивний успіх селекційного процесу їх удосконалення в поколіннях потомства за кількісними ознаками продуктивності.

Звичайно, що найбільш оптимальний (ідеальний) варіант для ефективного селекційного процесу в стаді, породі – це постійна (100%) прогресивна (+) реконсолідація всіх пар хромосом за значенням («+» і «-» А.Г.П.А.) з кожного «адитивного ряду» з постійним напрямком руху до (\rightarrow до A_{\max} «+») при підборі тварин в генофонді порід і повна відсутність процесів як регресивної (-) реконсолідації хромосом, тобто до (\rightarrow A_{\min} «-»), так і її повної консолідації (=) в поколіннях потомства при тривалій, інтенсивній селекції до межі можливого досягнення при цьому «селекційного плато» в тому чи іншому генофонді стада, породи, популяції.

Отже, прогресивна (+) реконсолідація всіх пар хромосом (спадковості) за значенням («+» і «-» А.Г.П.А.) при підборі тварин – це завжди бажаний, ефективний селекційний і генетичний процес, а регресивна (-) реконсолідація хромосом та їх повна консолідація (=) – це, відповідно, небажаний регрес та сповільнення дії селекційного процесу, стабілізація його на певному досягнутому генетичному рівні.

Якщо, представлені гістограми - ромби (рис. 1, 2) мінливості генетичної структури гамет і генотипів тварин в скотарстві умовно розділити на рівні четвертини (1/4) і позначити їх зліва \rightarrow направо А і Б (зверху) і В, Г (знизу), то легко передбачити і зрозуміти, що найкращі гамети і генотипи тварин в породі, популяції за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосомами (гаплотипів) зосереджені в четвертині (1/4) Б, потім (1/4) А і менш цікаві для селекції в четвертинах (1/4) Г і (1/4) В. Теоретично найкращі для селекції звичайно тварини з четвертини (1/4) Б гістограми-ромба (рис. 2). Проте, практичні селекційні і методичні можливості достовірного, безпомилкового виявлення таких тварин в породі, популяції ще повністю не вирішені і залишаються поки проблематичними. Велика надія в цьому відношенні покладається на використання сучасних генетичних маркерів «нового покоління» - ДНК – маркерів (SNP – «сніпів») при геномній селекції, які методично охоплюють при аналізі генотипу тварини одночасно всі його хромосоми [6, 7, 9]. Майбутні дослідження в цьому напрямку покажуть їх реальну практичну надійність та перспективність.

Отже, загалом мінливість генетичної структури гамет і генотипів за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів), тобто за рівнями їх індивідуальної племінної цінності та генетичним потенціалом продуктивності для всіх видів тварин та птахів в породах, популяціях з нульовим рівнем (0%) консолідації їх спадковості, має завжди вигляд фігурної гістограми – ромба різних за величиною.

Вважаємо, що запропонована теоретично-гістограмна модель генетичної структури гамет і генотипів тварин та птахів (кількісно, у відсотках і графічно) за рівнем їх адитивного генетичного потенціалу («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) в породах, популяціях надає можливість схематично сприймати їх внутрішню закономірну структуру більш зрозуміло і кваліфіковано з наукової, генетичної, селекційної і практичної точок зору як на індивідуальному, так і популяційному рівнях аналізу їх племінної цінності.

Висновки. 1. Генофонд будь-якої породи сільськогосподарських тварин та птахів завжди має упорядковану, закономірно обумовлену внутрішню генетичну структуру як гамет,

так і їх генотипів за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів), яка постійно забезпечується виключно ймовірними процесами поєднання гомологічних хромосом на двох рівнях її реалізації в породах, популяціях (при утворенні гамет і заплідненні яйцеклітин).

2. Ймовірна закономірність утворення генетичної структури гамет і генотипів тварин та птахів за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) в породах, популяціях завжди програмується двома основними чинниками: кількістю пар гомологічних хромосом в каріотипі тварини (птаха) та кількісним, відсотковим (%) співвідношенням їх стану (гетерологічності «+/-» та консолідованості «=») в їх генотипах.

3. На основі розробленої методики запропонована теоретично-гістограмна модель можливої генетичної структури гамет і генотипів для генофонду породи, популяції любого виду тварин та птахів, яка розширює можливості більш свідомого, поглибленого розуміння та сприйняття всіх генетико-селекційних процесів, які відбуваються в породах, популяціях тварин та птахів, при тривалій, інтенсивній селекції як на індивідуальному, так і популяційному рівнях їх аналізу.

4. Теоретично-гістограмна модель генетичної структури гамет і генотипів тварин (птахів) за кількісним поєднанням («+» і «-» А.Г.П.А.) хромосом (гаплотипів) розроблена і представлена тільки для неконсолідованих популяцій, як найбільш складний варіант аналізу, коли проявляється максимально можлива мінливість гамет і генотипів тварин в породах, популяціях. Зазначимо, що із підвищенням рівня консолідації спадковості тварин (птахів) (20, 40, 60, 80, 100%) в породах, популяціях запропонована модель генетичної структури гамет і генотипів дещо змінюється відносно фігурних форм ромба, які також піддаються теоретичному аналізу, як більш прості варіанти.

5. Передбачаємо, що в генофондах порід будь-яких видів сільськогосподарських тварин та птахів від природи, об'єктивно і структурно існують «адитивні ряди» (A_{\min} , «-»; A_1 ; A_2 ; A_3 ; ... $A_{\text{сеп.}}$; ... A_n ; ... A_{\max} , «+») у всіх пар гомологічних хромосом за загальним, сумарним рівнем їх А.Г.П.А. для кожної хромосоми (гаплотипу) від мінімального (A_{\min} , «-») до максимального (A_{\max} , «+») їх значення за спадковим (адитивним) впливом на прояв певних кількісних селекційних ознак продуктивності та їх спадкових поєднань.

6. Графічна модель генетичної структури кожного «адитивного ряду» хромосом (гаплотипів) за рівнем їх значень («+» і «-» А.Г.П.А.) і частотою розподілу в генофондах порід сільськогосподарських тварин та птахів поки що невідома, різна і асиметрично, динамічно змінюється (від $A_{\text{сеп.}}$... до A_{\max} , «+») у всіх «адитивних рядах» при тривалій, інтенсивній селекції в кожному поколінні потомства.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. Розведення сільськогосподарських тварин / М. З. Басовський., В. П. Буркат, Д. Т. Вінничук [та ін.]. – Б.Церква : БДАУ, 2001. – 398 с.
2. Петренко, И. П. Структура генофонда породы по аддитивному генетическому потенциалу продуктивности / И. П. Петренко, М. В. Зубец, Д. Т. Винничук // Вісник аграрної науки. – 1995. - № 1. – С. 73–91.
3. Дымань, Т. Н. Полиморфизм гена каппа-казеина, его связь с хозяйственно-ценными признаками у крупного рогатого скота / Т. Н. Дымань, В. И. Глазко // Цитология и генетика. – 1997. – Т. 31. – № 4. – С. 114–118.
4. Копилова, К. В. Взаемозв'язок поліморфізму генів з показниками продуктивності у великої рогатої худоби / К. В. Копилова, К. В. Копилов, О. І. Метлицька // Вісник аграрної науки. – 2007. – № 7. – С. 40–44.
5. Копилов, К. В. Поліморфізм генів асоційованих з господарсько-корисними ознаками (QTL) у різних порід великої рогатої худоби / К. В. Копилов // Науково-технічний бюлетень. – Харків, 2008. – № 96. – С. 218–222.
6. Калашникова, Л. Геномная оценка молочного скота / Л. Калашникова // Молочное и мясное скотоводство. – 2010. – № 1. – С. 10–12.

7. Рубан, С. Ю. Оцінка ефективності застосування традиційної та геномної схем селекції в молочному скотарстві / С. Ю. Рубан, О. І. Костенко // Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. – Біла Церква, 2010. – № 3 (72). – С. 135–139.

8. Кузнецов, В. М. Методы племенной оценки животных: прошлое, настоящее, будущее. / В. М. Кузнецов // Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. – Біла Церква, 2010. – № 3 (72). – С. 156–160.

9. Коваль, Л. Прибыльная корова без проблем / Л. Коваль // Животноводство России. – 2012. – № 6. – С. 38–39.

10. Смарагдов, М. Г. Расположения локусов, влияющих на показатели молока, в хромосомах крупного рогатого скота / М. Г. Смарагдов // Генетика. – 2008. – 44 (6). – С. 829–834.

11. Петренко, І. П. Генетична мінливість гамет у бугаїв і корів при різних рівнях консолідації їх спадковості / І. П. Петренко, О. Д. Бірюкова // Вісник Сумського національного аграрного університету. – 2012. – № 12 (21). – С. 50–53.

12. Петренко, І. П. Генотипова мінливість тварин у скотарстві залежно від рівня консолідації їх спадковості / І. П. Петренко, О. Д. Бірюкова, М. С. Гавриленко // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2013. – Т. 11 (1). – С. 120–128.

REFERENCES

1. Basovs'kyu, M. Z., V. P. Burkat, and D. T. Vinnychuk. 2001. *Rozvedennya sil'skohospodars'kykh tvaryn – Breeding livestock*. Bila Tserkva. BDAU. 398 (in Ukrainian).

2. Petrenko, I. P., M. V. Zubec, and D. T. Vinnychuk. 1995. Struktura genofonda porody po additivnomu geneticheskomu potencialu produktivnosti – The structure of the gene pool of breed additive genetic potential productivity. *Visnik agrarnoi nauki. – Bulletin of Agrarian Science*. 1: 73–81 (in Ukrainian).

3. Dyman', T. N., and V. I. Glazko. 1997. Polimorfizm gena kappa-kazeina, ego svjaz' s hozhajstvenno-cennymi priznakami u krupnogo rohatogo skota – Polymorphism of kappa-casein gene, its relationship with economically valuable traits in cattle. *Citologija i genetika. – Cytology and genetics*. 31 (4): 114–118 (in Russian).

4. Kopylova, K. V., K. V. Kopylov, and O. I. Metlyts'ka. 2007. Vzayemozv'yazok polimorfizmu heniv z pokaznykamy produktyvnosti u velykoyi rohatoyi khudoby – The relationship of gene polymorphism of performance indicators in cattle. *Visnyk ahrarnoyi nauky. – Bulletin of Agrarian Science*. 7: 40–44 (in Ukrainian).

5. Kopylov, K. V. 2008. Polimorfizm heniv asotsiyovanykh z hospodars'ko-korysnymy oznakamy (QTL) u riznykh porid velykoyi rohatoyi khudoby – Polymorphisms of genes associated with economically useful traits (QTL) in different breeds of cattle. – *Naukovo-tekhnichnyy byuletен' – Bulletin of the scientific and technical*. Kharkiv. 96: 218–222 (in Ukrainian).

6. Kalashnikova, L. 2010. Genomnaja ocenka molochnoho skota – Genomic evaluation of dairy cattle. *Molochnoe i mjasnoe skotovodstvo. – Dairy and Beef Cattle*. 1: 10–12 (in Russian).

7. Ruban, S. Yu., and O. I. Kostenko. 2010. Otsinka efektyvnosti zastosuvannya tradytsiynoyi ta henomnoyi skhem selektsiyi v molochnomu skotarstvi – Evaluation of effectiveness of traditional schemes and genomic selection in dairy cattle. *Tekhnolohiya vyrobnytstva i pererobky produktsiyi tvarynnytstva*. Bila Tserkva. 3 (72): 135–139 (in Ukrainian).

8. Kuznecov, V. M. 2010. Metody plemennoj ocenki zhivotnyh: proshloe, nastojashhee, budushhee. – Methods Tribal otsenki animals: proshloe, nastojashchee, future. *Tehnologija virobniictva i pererobki produktsii tvarinnictva – Manufacturing and processing of livestock products*. Bila Tserkva. 3 (72): 156–160 (in Russian).

9. Koval', L. 2012. Pribyl'naja korova bez problem. – Profitable cow without problems. *Zhivotnovodstvo Rossii – Animal Husbandry of Russia*. 6: 38–39 (in Russian).

10. Smaragdov, M. G. 2008. Raspolozhenija lokusov, vlijajushhih na pokazateli moloka, v hromosomah krupnogo rohatogo skota. – Location of loci affecting the characteristics of milk, in the chromosomes of cattle. *Genetika – Genetics*. 44 (6): 829–834 (in Russian).

11. Petrenko, I. P., and O. D. Biryukova. 2012. Henetychna minlyvist' hamet u buhayiv i koriv pry riznykh rivnyakh konsolidatsiyi yikh spadkovosti – Genetic variability of gametes in bulls and cows at different levels of consolidation of heredity. *Visnyk Sums'koho natsional'noho ahrarnoho universytetu – Bulletin of Sumy National Agrarian University*. 12 (21): 50–53 (in Ukrainian).

12. Petrenko, I. P., O. D. Biryukova, and M. S. Havrylenko. 2013. Henotypova minlyvist' tvaryn u skotarstvi zalezno vid rivnya konsolidatsiyi yikh spadkovosti – Genotypic variability of animal in cattle breeding depending on the level of consolidation of heredity. *Visnyk Ukrayins'koho tovarystva henetykiv i seleksioneriv – Bulletin of the Ukrainian Society of Geneticists and Breeders*. 11 (1): 120–128 (in Ukrainian).

УДК 576.3: 636.2.034

ВПЛИВ ЕКЗОГЕННИХ ФАКТОРІВ НА СТАБІЛЬНІСТЬ КАРІОТИПУ ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ

Л. Ф. СТАРОДУБ

*Інститут розведення і генетики тварин НААН імені М.В.Зубця (Чубинське, Україна)
Starodublf@yandex.ua*

Проведено цитогенетичний моніторинг корів червоної польської локальної породи української селекції. Встановлено хромосомну мінливість: підвищення кількісних порушень хромосом (анеуплоїдії) у 3 рази порівняно з рівнем спонтанної мінливості та структурні порушення (хромосомні розриви) у 20 % тварин із розмахом мінливості 10-50 %. Проведено цитогенетичний моніторинг корів симентальської породи. Встановлено, що причиною підвищення цитогенетичних параметрів лімфоцитів периферійної крові (мікроядра, двоядерні лімфоцити, мітотичний індекс) може бути дія паратипових чинників (періодична поява сірки у воді).

Ключові слова: червона польська порода, симентальська порода, цитогенетичний контроль, анеуплоїдія, структурні порушення хромосом, мікроядерний тест

EFFECT OF EXOGENOUS FACTORS ON STABILITY OF KARYOTYPE A CATTLE

L. F. Starodub

*Institute of Animal Breeding and Genetics nd. a M.V. Zubets NAAS (Chubynske, Ukraine)
Starodublf@yandex.ua*

A cytogenetic monitoring of local Polish red cattle breed of Ukrainian selection was held. The chromosome variation was established: increasing quantity of violations of chromosomes (aneuploidy) in a 3-fold compared with the level of spontaneous variability and structural abnormalities (chromosome breaks) in 20% of animals with scale variation of 10-50%.

Key words: Red Polish breed, Simmental beef cattle, cytogenetic control, aneuploidy, structural abnormalities of chromosomes, micronucleus test

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА СТАБИЛЬНОСТЬ КАРИОТИПА КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

Л. Ф. Стародуб

*Інститут розведення і генетики животнох імені М.В.Зубця (Чубинське, Україна)
Starodublf@yandex.ua*