

## ГЕНЕЗИС ПОНЬЯТЬ І МЕТОДІВ ТА СУЧАСНИЙ СЕЛЕКЦІЙНИЙ КОНТЕКСТ РОЗВЕДЕННЯ ТВАРИН ЗА ЛІНІЯМИ

Понад два століття метод розведення сільськогосподарських тварин за лініями лоскоче увагу і тішить надії селекціонерів на можливість досягнення за його використання прискорення генетичного прогресу та практичного селекційного поліпшення стад і порід. Розведення за лініями і наразі лишається провідним елементом вітчизняної теорії селекційного поліпшення порід [2-10, 13, 21, 23, 31, 35, 36, 38, 40, 43, 52-55, 62, 64], системної теорії породи [21, 23], а заводські лінії підтвердили свій "юридичний статус" у новій редакції законів та нормативних документів з питань селекції тварин в Україні [19, 45]. Попри зазначене, у багатьох теоретичних і практичних аспектах метод розведення за лініями, який багатьма вченими визнається вищою формою селекційно-племінної роботи з породою [24, 36, 38, 43, 52-57, 62-64], і на початку третього тисячоліття лишається предметом сумнівів та дискусій аж до визнання необхідності докорінної зміни усієї системи розведення за лініями в умовах великомасштабної селекції [42]. Тому вбачається актуальним упорядкування наявного практичного досвіду і теоретичних розробок з питання розведення тварин за лініями. З огляду на зазначене, метою досліджень було окреслення найважливіших елементів з питань генезису в історичній ретроспективі методу розведення за лініями, визначення понять, систематики ліній, їхніх основних характеристичних ознак, генетичних основ створення та розвитку, оптимальної їхньої чисельності у структурі породи, тривалості (у поколіннях) існування, співвідношення з іншими селекційними групами у системній ієрархії породи, методів та доцільності застосування інбридингу й консолідації ліній.

**Генезис практики, методології та теорії розведення тварин за лініями.** *Практичне застосування окремих методів* у розведенні тварин, які у подальшому стали вважатися основою *розведення за лініями*,

датоване XVIII ст. У значних масштабах розведення за лініями та інбридинг використовували перші англійські заводчики герефордської худоби, зокрема на початку XVIII ст. Бенджамін Томкінс та його син, дещо пізніше — Уільям і Джон Хьюер, лорд Бервік [66]. Гуджелл і Симпсон (округ Індепенденс, штат Міссурі) концентрували та змішували спадковість видатних імпортованих тварин методом розведення за лініями, що сприяло створенню одного з найбільш видатних стад герефордської породи США. Цей метод був використаний також на ранчо Кінг у Техасі при виведенні породи великої рогатої худоби санта-гертруда [66]. Наприкінці XVIII ст. Робертом Беквеллом створено породу м'ясної худоби лонгхорн із застосуванням таких елементів методу розведення за лініями, як оцінка плідників за потомством, тісний інбридинг на кращих виявлених поліпшувачів, спрямований добір і підбір тварин бажаного типу [15]. Дещо пізніше учень Р. Беквелла Чарльз Коллінг зі своїм братом Робертом із застосуванням подібних методів створили знамениту шортгорнську породу худоби.

Проте *цілеспрямоване розведення за лініями* розпочалося лише з перших років XIX ст. Насамперед тут слід відзначити О.Г. Орлова і В.І. Шишкіна, які вперше розробили систему розведення за лініями, практична реалізація якої завершилася виведенням орловської та орлово-растопчинської порід коней [11, 24, 54, 64]. У XIX ст. розведення за лініями набуло широких розмірів у практичному кіннозаводстві. У скотарстві та свинарстві його почали широко застосовувати лише з другої половини XIX і у XX ст. На початку XX ст. відомий заводчик беркширської породи свиней Джентрі (Седалія, штат Міссурі, США) використовував розведення за лініями для одержання багатьох чемпіонів виставок [66].

*Теоретичне осмислення розведення за лініями* розпочалося зі спроб з'ясувати, що являє собою у спадковому відношенні родоначальник лінії, який вирізняється видатним за своїми якостями потомством. Це спричинило появу теорії індивідуальної потенції Зеттегаста і теорії константності Г. Натугіуса [24, 37, 48, 50]. Узагальнення результатів розведення за лініями та розробку питань теорії цього методу племінної роботи здійснили у другій половині XIX — на початку XX ст. Лендорф (Lehndorff), Еттінген (Oettingen) і Шапоруж (Chapaurouge) [24, 31, 32, 64]. Саме Шапоруж у 1909 р. запропонував терміни “лінія” і “розведення за лініями”, які набули поширення у Німеччині, а потім і в інших країнах [цит. за 32, 54]. Найперше сутність методу розведення за лініями зводилась до вико-

ристання помірного інбридингу (III—III, III—IV) з метою повторення (закріплення) видатних якостей родоначальника у потомстві.

У 1928 р. на першому всеросійському з'їзді з племінної справи у селянських господарствах М.О. Юрасов виступив з критикою спрощення розуміння розведення за лініями до помірного спорідненого парування. Він визначав лінії, як своєрідні “мікропороди” у породі, які мають свій стандарт, свої особливості екстер'єру і продуктивності, свої вимоги до підбору [43, 63]. Саме необхідність урахування якісних особливостей кожної лінії та дослідження результатів їхньої поєднуваності мав на увазі відомий селекціонер М.М. Щепкін, афористично сформулювавши цю думку знаменитою фразою “без знання кровей — нет племенного дела”<sup>1</sup> [61].

У першій половині ХХ ст. у Росії (пізніше — у колишньому СРСР) значний внесок у розробку теоретичних питань та практичної реалізації розведення за лініями, крім зазначених М.М. Щепкіна [61] і М.О. Юрасова [63], зробили відомі вчені Є.А. Богданов, О.С. Серебровський, А.А. Малігонов, В.О. Вітт [11], П.М. Кулешов, Ю.Ф. Ліс-кун, О.В. Гаркаві [14], Д.А. Кисловський [30–34], М.Ф. Іванов [25], Є.О. Новіков та багато інших [15, 24, 43, 55, 64]. У Німеччині питанням розведення тварин за лініями у цей період приділяли увагу К. Кронахер (С. Kronacher) і Л. Адамєць (L. Adametz). Розвиток методу відбувався через усвідомлення значного, навіть вирішального впливу окремих видатних тварин на розвиток породи. З огляду на незрівнянно більшу чисельність одержуваного потомства найчастіше, майже винятково, родоначальниками ліній були плідники, а не самки.

До родоначальників лінії ставляться вимоги високої племінної цінності, яку визначають не лише за їхнім особистим розвитком (фенотипом), а винятково за продуктивними якостями одержуваного потомства. З числа кращих за потомством як родоначальника рекомендують добирати плідників зі стійкою спадковістю, які з високою вірогідністю передають свою високу племінну цінність наступному поколінню тварин. У сучасному розумінні родоначальник має бути препотентним поліпшувачем. Головною метою розведення за лініями визнається збереження високих індивідуальних племінних якостей родоначальника у потомстві, тобто переведення їх у групову ознаку. Це рекомендовано досягати засобами інтенсивного добору у потомстві родоначальника і застосуванням помірного інбридингу на нього у ступені не тісніше III—III.

<sup>1</sup> З огляду на афористичність цитовано мовою оригіналу.

З розвитком генетики з'являється теоретична база розведення за лініями. Цей метод з царини "скотозаводського мистецтва", тобто тривалого фахового досвіду і спостережливості селекціонера, що межують з інтуїтивним передбаченням, переходить до теоретично вмотивованого планування підбору та цілеспрямованого добору серед потомства. З'являється генетично усвідомлене пояснення стійкої спадкової передачі кращих якостей видатних *препотентних родоначалників з високим ступенем їхньої гомозиготності* за генами, що визначають ознаки продуктивності. Такої точки зору дотримувались, зокрема, Є.А. Богданов, Л. Адамєць, К. Кронахер, О.С. Сєребровський та інші автори [24].

На таких теоретичних очікуваннях підвищення рівня внутрілінійної гомозиготності, як засобу досягнення константності (у сучасному розумінні — консолідованості) лінії, базувалась розроблена М.Ф. Івановим методика створення нових порід простим відтворним схрещуванням, яка наразі вважається класичною. Пропонована і апробована при створенні української степової білої породи свиней і асканійської породи овець методика М.Ф. Іванова полягала у доборі серед помісних тварин другого покоління (умовної кровності 75% за поліпшувальною породою) найбільш вдалих генетичних комбінацій (родоначалників ліній) і закріплення їх у потомстві засобами добору однорідних генотипів або інбридингу задля одержання ліній та родин з підвищеною гомозиготністю, які за подальшого розведення не давали б розщеплень або давали б незначну їхню кількість [25]. Головним висновком М.Ф. Іванова за результатами вдалого експерименту зі створення української степової білої породи свиней стала рекомендація про застосування тісного інбридингу на видатного помісного родоначалника з одночасним посиленням бракуванням.

З критикою тверджень про гомозиготність родоначалника як причину стійкої передачі його видатних племінних якостей у поколіннях нащадків (константність ліній) у 1935 р. виступив Д.А. Кисловський [33], який на прикладах довів різнотипність такого потомства, отже, наявність помітної генотипної мінливості, яка свідчить не на користь гомозиготності родоначалника лінії. За виявлення видатного плідника метою, за твердженням Д.А. Кисловського, має бути повторення за можливості всього його генотипу в усій його різноманітній складності, отже, і гетерозиготності. Унаслідок же тісного інбридингу генотип видатного родоначалника розділяється на окремі гомозиготні комбінації, всі від нього відмінні. Тому кон-

стантність, постійність лінії створюється не лише, навіть не стільки застосуванням помірного інбридингу, як творчою працею селекціонера, а саме кваліфікованим добором [33] або, як додає О.О. Іванова [24], поєднанням у генотипі родоначальника великого числа адитивних генів, що посилюють розвиток ознаки.

Теоретичне зростання гомозиготності при застосуванні парування тварин різного ступеня спорідненості при розведенні за лініями потребувало розробки математичного апарата його обчислення. Виходячи з логіки відомого на той час з теорії генетики переконання успадкування пробандом за статевого розмноження по 50% генетичного матеріалу від кожного з батьків, С. Райт [68] запропонував коефіцієнт зростання гомозиготності  $F_x$  або інбридингу з обчисленням його за формулою:

$$F_x = \sum \left( \frac{1}{2} \right)^{n+n_1+1} \times (1+f_a),$$

де  $n$  і  $n_1$  — число поколінь відповідно між батьком, матір'ю та спільним предком;  $f_a$  — коефіцієнт інбридингу самого спільного предка. Д.А. Кисловський для зручності модифікував формулу з використанням  $n$  і  $n_1$  як позначення ряду родоводу, у якому зустрічається спільний предок відповідно з батьківського і материнського боку, тобто позначеннями ступеня інбридингу за Шапоружем:

$$F_x = \sum \left( \frac{1}{2} \right)^{n+n_1-1} \times (1+f_a).$$

У середині та другій половині ХХ ст. теорія і методологія розведення за лініями набуває подальшого розвитку і практичного впровадження переважно вченими й селекціонерами колишнього СРСР. Визначення належності до лінії та родини стає обов'язковим елементом форм первинного племінного обліку більшості галузей тваринництва. Крім уже згаданих, слід відзначити певний внесок у розвиток теорії та практики розведення за лініями у цей період таких відомих вчених, як Л.К. Гребень, М.А. Кравченко [38, 43], М.М. Колесник [36], Х.Ф. Кушнер, О.О. Іванова [24], Д.І. Старцев, С.О. Рузьський, Є.О. Новіков, Ф.Ф. Ейснер [62], Ю.Я. Борисенко, О.Ю. Яценко [64], Ю.Д. Рубан [54], Н.С. Колишкіна, А.І. Самусенко [55], Д.Т. Вінничук [12, 13, 43, 53], М.В. Зубець [3, 15, 21-23, 52], В.П. Буркат [3-10, 15, 21, 22, 36], М.Я. Єфіменко [15, 18, 37], Я.Н. Данилків [18], Б.М. Бенехіс [18], В.Ю. Недава, О.Ф. Хаврук [4], А.П. Кругляк [3, 37, 39], В.П. Коваленко [35, 53], Л.К. Ернст

[43, 57], А.П. Солдатов [43, 56, 57], М.В. Штомпель [58-60], В.І. Байда [2], Е.А. Арзуманян, А.А. Ільїнський, А.Б. Ружевський, А.В. Черкаєв, І.П. Петренко [37, 50], Й.З. Сірацький [37, 52], Б.Є. Подоба [37], М.М. Майборода, В.В. Мирось [40], Б.О. Агафонов [1, 40], Ю.П. Полупан [15, 37, 46-50] та багато інших авторів. Синтезуються і реалізуються у селекційній практиці нові ідеї та методичні підходи.

Помітною подією у розвитку питання стала опублікована у 1954 р. монографія професора М.А. Кравченка “Племінний підбір при розведенні за лініями” [38]. У зазначеній монографії автор подає глибокий аналіз і низку теоретичних положень з питань розведення за лініями на підставі узагальнення великого матеріалу за результатами практичної селекції у племінних стадах України. Результатом тривалої епістолярної дискусії М.А. Кравченка і Д.А. Кисловського є важливе теоретичне уточнення, що метою розведення за лініями є не лише повторення (переведення у групову ознаку) високої племінної цінності за певними господарськи корисними ознаками видатного родоначальника, а й посилення цінних якостей за одночасного усунення чи хоча б послаблення його недоліків. За М.А. Кравченком [38] “розведення за лініями — це не реставрація старого, а шлях створення кращого нового”. За влучним висловом Д.А. Кисловського метою розведення за лініями є одержання кращого, ґрунтуючись на вже достатньо доброму. У листі до М.А. Кравченка він пише [30]: “Розведення за лініями — це весь час напружене прагнення до створення нового і більш досконалого, спираючись на вже досягнуте. ... Розведення за лініями повинно мати око, яке спрямоване у майбутнє, навіть на ряд поколінь уперед”.

Варто також відмітити ґрунтовну аналітичну статтю О.О. Іванової [24] та найбільш повний на той час критичний огляд літератури стосовно до розведення тварин за лініями (1962) В.Н. Кареліна [цит. за 55].

З подальшим розвитком у другій половині, особливо наприкінці ХХ ст. системної теорії породи заводські лінії визнаються одним з основних її системних одиниць засобом генеалогічної та, найперше, якісної внутрішньої структуризації, що забезпечує резерви прогресивного розвитку породи як біологічної системи [1, 7, 17, 20-23, 40, 55].

У другій половині ХХ ст. остаточно формується розуміння генезису заводських ліній та визначення основних етапів їхнього створення, консолідації та селекційного удосконалення [2, 13, 35, 38,

43, 54, 56]. Найбільш повно і систематизовано сучасне уявлення про етапи створення заводських ліній подає Ф.Ф. Ейснер [42, 62]. Він виділяє наступні основні етапи генезису заводських ліній.

- Виділення на підставі всебічної оцінки племінних якостей родоначальника лінії. При цьому враховують не лише середні показники потомства, але й ступінь препотентності плідника, визначають видатних тварин у потомстві.

- Розмноження потомства родоначальника, створення гомогенним підбором достатньо численної для ефективного добору спорідненої групи. У разі необхідності застосовують найтісніший інбридинг рівня I—II і II—II.

- Типізація лінії за відповідністю цільовим стандартам лінії за типом і продуктивністю. Цільові стандарти окремо для кожної лінії визначають за показниками 25–30% кращих тварин спорідненої групи за наближених до оптимальних умов годівлі та утримання. Закріплення типу лінії внутрілінійним підбором із застосуванням помірною інбридингу ступеня III—III і III—IV.

- Завершальний етап — збагачення лінії, тобто кросування лінійних самок з плідниками інших ліній, що доповнюють і збагачують якості даної лінії.

Важливе значення при формуванні лінії надається добору її продовжувачів, у ролі яких використовують далеко не усіх синів або нащадків родоначальника наступних поколінь. Д.Т. Вінничук звертає увагу на необхідність більш раннього галуження лінії [13, 43].

Останні два-три десятиріччя минулого століття позначені другою на теренах колишнього СРСР хвилею інтенсивних процесів породоутворення засобами переважно відтворного схрещування, що зумовило *розробку в Україні новітньої теорії породи та породоутворення* [3-10, 15, 18, 21-23]. Важливим її елементом є подальша розробка теоретичних засад і методичних підходів розведення за лініями, зокрема обґрунтування добору їхніх родоначальників за відтворного схрещування. За класичної схеми відтворного схрещування М.Ф. Іванов рекомендував добирати на родоначальників ліній кращих плідників з-поміж помісей другого-третього покоління. З розширеним завезенням в останні три-чотири десятиріччя худоби поліпшувальних порід виникла чисто формальна тенденція до спроб продовження роботи з лініями, що створені на батьківщині імпортованого поголів'я. З критикою такої практики аргументовано виступив Ф.Ф. Ейснер [62]. На його думку, у племінній роботі з імпортованим поголів'ям слід не підтримувати

зарубіжні лінії, а використовувати їх для власних ліній, що поєднали б високу продуктивність з пристосованістю до місцевих умов. Зокрема, для західного внутріпорідного типу української чорнорябої молочної породи Ф.Ф. Ейснером і З.Є. Щербатим розроблено схему створення ліній на кращих напівкровних за голштинською породою бугаїв.

Найбільш радикальною й успішно реалізованою у новостворених українських молочних породах худоби є запропонована та обгрунтована В.П. Буркатом [9] і М.Я. Єфіменком зі співавторами [18] ідея закладання і виведення заводських ліній за відтворного схрещування на кращих, оцінених за потомством, чистопорідних плідників поліпшувальної породи. Формування структури і типізація лінії здійснювалися у процесі відтворного схрещування, починаючи вже з першого покоління помісних тварин. Таким методом створено практично всі апробовані заводські лінії згаданих нових порід, що значно прискорило їхнє виведення.

З метою створення синтетичних ліній за відтворного схрещування В.П. Буркат у 1985 р. запропонував застосування комплексного інбридингу на бугаїв-лідерів як поліпшувальної, так і поліпшувальної породи одночасно [6]. Інший пропонований В.П. Буркатом спосіб одержання родоначальників синтетичних ліній, створюваних відтворним схрещуванням нових порід, полягає у застосуванні суперовуляції та ембріотрансплантації з використанням як донорів корів-рекодисток вихідної поліпшувальної породи з дворазовим використанням кращих бугаїв поліпшувальної породи.

Слушною вбачається думка Д.Т. Вінничука [12, 13] про нейтральність застосування інбридингу при розведенні за лініями стосовно до можливого прояву інбредної депресії. У такому разі інбридинг є своєрідним засобом виявлення спадково обумовлених дефектів батьків або спільного предка, але власне інбридинг їх не зумовлює [12].

Першою теоретично вмотивованою через припущення відносного звуження фенотипної мінливості у консолідованих лініях спробою оцінки ступеня фенотипної їхньої консолідації став запропонований Ф.Ф. Ейснером, В.В. Серомолот та С.І. Святченко [цит. за 62] показник ступеня дискретності (відособленості) лінії ( $D$ ), який обчислюється за формулою:

$$D = 1 - \frac{S_1 \times S_2 \times \dots \times S_m}{\sigma_1 \times \sigma_2 \times \dots \times \sigma_m},$$



де  $S_1, S_2, \dots, S_m$  і  $\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_m$  — середньоквадратичні відхилення оцінюваної групи (лінії) та всієї (генеральної) сукупності відповідно за кожною з  $m$  ознак.

Істотним недоліком показника дискретності у його практичному застосуванні, на нашу думку [37, 46, 50], є використання саме добутку показників мінливості за окремими ознаками, що робить величину коефіцієнта прямо залежною від числа врахованих ознак. У зв'язку з цим нами (Ю.П. Полупан [47]) запропоновано коефіцієнти фенотипної консолідації ( $K$ ) будь-якої селекційної групи визначати за формулами:

$$K_1 = 1 - \sigma_r / \sigma_3 \quad \text{і} \quad K_2 = 1 - C.V._r / C.V._3,$$

де  $\sigma_r$  і  $C.V._r$  — середньоквадратичне відхилення та коефіцієнт мінливості оцінюваної групи тварин за конкретною ознакою;  $\sigma_3$  і  $C.V._3$  — ті самі показники генеральної сукупності.

Певна частка мінливості у породі має зумовлюватись міжгруповою мінливістю між якісно своєрідними і диференційованими внутріпорідними структурними селекційними елементами породи (типи, лінії, родини тощо), як складної системної одиниці [37, 48]. Адже лінії, родини та інші внутріпорідні селекційні групи тварин мають характеризуватись не лише спільністю походження від видатного родоначальника, але й найперше — якісною специфічністю [2, 17, 24, 33, 40, 55, 58, 65], що поряд із запобіганням безсистемним інбридингам сприяє до певної міри одержанню своєрідного внутріпорідного гетерозису при міжгрупових кросах [24].

З огляду на зазначене, генотипна і фенотипічна консолідація (звуження мінливості) ліній, родин та інших внутріпорідних структурних селекційних одиниць порівняно з породою у цілому, як їхньою системою, є більш актуальною і селекційно вмотивованою. Ступінь консолідації різних внутріпорідних селекційних одиниць логічно має зростати зі зниженням їхнього рівня у загальній ієрархії породи, як системи. Найбільшого рівня консолідації селекційної групи тварин слід очікувати серед нащадків (напівсисбів) окремого плідника, а ступінь консолідації напівсисбів треба розглядати як об'єктивний критерій його препотентності [37, 47–50]. У подальшому розвитку через споріднену групу до заводської лінії загальний груповий рівень якісної однорідності (консолідації) меншими чи більшими (залежно від методів та кваліфікованості її підтримання) темпами об'єктивно знижується аж до її практичної відсутності у формальній генеалогічній лінії [37, 48].

**Дискусійні питання і сучасний селекційний контекст розведення тварин за лініями.** Важливими й наразі дискусійними лишаються питання статі родоначальника, можливої тривалості у поколіннях підтримання відносної консолідованості та якісної специфічності заводської лінії до її “уходу в матки” або перетворення у формальну генеалогічну лінію та оптимального числа заводських ліній у породі.

*Стать родоначальника лінії.* Абсолютна 50%-ва рівноцінність батька і матері у формуванні генотипу нащадка є передумовою рівної теоретичної можливості створення ліній за використання у ролі її родоначальника як плідника, так і матки. Єдиною спільною незалежною від статі вимогою до родоначальників заводських ліній є їхня висока племінна цінність (визначена за якістю потомства) і стійкий характер її передачі наступному поколінню тварин (препотентність). Про можливість використання видатних самиць як родоначальниць заводських ліній висловлювались відомі селекціонери О.В. Гаркаві, М.А. Кравченко, Н.С. Колишкіна, Е.А. Арзуманян та інші вчені [8]. Таким заводським групам притаманні властивості як чоловічих ліній, так і маточних родин. Особливий статус і комплексні властивості дали нам підстави запропонувати в 1984 р. спеціальну назву для таких селекційних груп видатних самиць — династії [8].

Проте наразі ідея створення заводських ліній видатних самиць не набула широкого визнання і масового поширення. Нині перемогла точка зору про використання у ролі родоначальників ліній винятково видатних самців. Головною логічною об’єктивною перешкодою зазначеному лишається незрівнянно більша можливість одержання багаточисленного потомства від плідників порівняно із самицями [30, 66]. Так Д.А. Кисловський [30] зазначає: “Сутністю розведення за лініями, що забезпечує у кінцевому підсумку і якісну своєрідність лінії (а отже, внутріпорідну структуру), і підпорядкування лінії цілому породі, і поступальне якісне поліпшення породи, — є проблема племінного використання видатного самця-плідника, що зарекомендував себе як плідник, котрий дає видатне потомство. ... Звичайно, що дає потомство у такій кількості, щоб воно у ближчі ж покоління могло справити істотний (за кількістю) вплив на породу”.

*Тривалість лінії у поколіннях.* А.П. Кругляк [39] та В.П. Буркат, М.В. Зубець і А.П. Кругляк [3] дійшли висновку про доцільність створення так званих “коротких ліній”, що реально існують упро-

довж двох-трьох поколінь, допоки серед потомства родоначальника не одержують нового або нових бугаїв-лідерів, які за племінною цінністю перевершують останнього. Д.А. Кисловський [34], М.А. Кравченко [38], Д.І. Старцев і О.Ю. Яценко [64] рекомендують орієнтуватись на порівняно короткі лінії та не далі, ніж через чотири покоління, виділяти в існуючих лініях родоначальників нових ліній. Ю.Я. Борисенко [цит. за 43], В.І. Байда [2], В.Т. Горін [17] та багато інших авторів вважають, що підтримувати якісну своєрідність лінії та генетичну подібність з родоначальником триваліше, ніж у п'яти-шести поколіннях, практично неможливо.

На думку М.П. Смирнова [цит. за 43], чим довше ведеться лінія, тим краще. Ф.Ф. Ейснер також вважає більш ефективним постійне удосконалення ліній упродовж не п'яти-шести, а значно більшого числа поколінь [62]. За Ю.В. Бойковим [цит. за 43], три-чотири покоління необхідно лише для переходу до типізації лінії, ще стільки ж — для її консолідації. Якщо дотримуватись думки, що лінію можна вести лише у межах п'яти-шести поколінь, то виходить, що лінія має зникнути відразу після її консолідації (!). В.О. Вітт [11] наводить приклад лінії коней, які протягом ста років зберігали свою генеалогічну своєрідність навіть у кросах з іншими лініями.

Таким чином, питання про оптимальну у поколіннях тривалість формування, консолідації, удосконалення і збереження ліній лишається дискусійним, з рекомендаціями їхнього ведення від двох до понад шести поколінь.

*Число заводських ліній у породі.* Найчастіше число ліній у породі обґрунтовується можливістю запобігання стихійним інбридингам при їхній ротації у стадах пасивної (говарної) частини породи. М.Ф. Іванов вважав необхідним створення у породі п'яти-шести неспоріднених між собою ліній [25]. Такої самої думки дотримувався М.М. Колесник [36]. Ю.Я. Борисенко [цит. за 64] вважав за необхідну одночасну наявність у породі шонайменше шести—дев'яти ліній. Д.А. Кисловський [34] зазначає про необхідність одночасного культивування у породі шонайменше семи—дев'яти ліній. На думку А.П. Солдатова зі співавторами [56], порода має налічувати 10—15 ліній, а у багаточисленних за поголів'ям і з широким ареалом розведення породах — шість—вісім ліній у кожній природно-економічній зоні. Ф.Ф. Ейснер [62] рекомендує у кожній породі мати 20—24 відокремлені генетичні групи (лінії). М.Г. Дмитрієв зі співавторами [цит. за 40] зазначають, що для поширення порід оптимальне число ліній не повинно перевищувати чотирьох для кож-

ного зонального типу. В.В. Мирось і Б.О. Агафонов [40] рекомендують не більше шести ліній у кожній з чотирьох зон розведення симентальської породи в Україні. О.П. Бегучев зі співавторами обґрунтовують наявність не менше п'яти ліній у кожному регіоні розведення породи [42]. О.О. Іванова доводить необхідність наявності щонайменше 16 ліній [24], Д.Т. Вінничук і П.М. Мережко [13] — 25-27 ліній. Положення ж про апробацію селекційних досягнень у тваринництві визначає як мінімальну обов'язкову чисельність у новостворених породах щість заводських ліній з дванадцятьма гілками у них [44].

У сучасних спеціальних періодичних виданнях країн колишнього СРСР чимало повідомлень про доцільність та практичну результативність розведення за лініями. За повідомленням Н.А. Попова, А.В. Шахіна, Н.А. Борлаковської, З.М. Долгової [41], внутрілінійний підбір з використанням віддалених ступенів спорідненості (класична схема розведення за лініями) забезпечує одержання більш однорідного за надром потомства, тобто підвищення консолідованості лінії. Не менш важливим є те, що одержані за такого підбору тварини переважали за продуктивністю ровесниць від бугаїв-лідерів, поліпшувачів за надром. На користь розведення за лініями, як органічного елементу великомасштабної селекції, висловлюється і В.А. Зоранян [20]. На його думку, відмова від заводської роботи з лініями, ідеалізація лише самого "поліпшувача" призводять до одноманітності популяції (стада), звужує мінливість господарськи корисних ознак і знижує ефективність селекційної роботи. Подібної точки зору дотримується і О.С. Карпова [27]. Розведення за лініями розглядається також як ефективний засіб збереження і поліпшення генофонду локальних та зникаючих порід [26].

Таким чином, у вітчизняній селекційній науці та практиці на теренах колишнього СРСР розведення сільськогосподарських тварин за лініями на початок ХХІ ст. набуло подальшого теоретичного розвитку й широкого практичного впровадження, лишаючись і в умовах великомасштабної селекції законодавчо регламентованою вагомою складовою новітньої теорії породи як за чистопорідного розведення, так і в теорії породоутворення засобами відтворного схрещування. Проте низка питань теорії та практики розведення за лініями лишаються дискусійними й не до кінця теоретично вмотивованими.

У багатьох країнах з розвиненим тваринництвом наразі розведення за лініями в усталеному для вітчизняної селекційної науки і прак-

тики розумінні *не використовується* [24, 42]. Метод розведення за лініями у Західній Європі вже до середини минулого століття втрачає популярність і визнання як особливий метод системи племінної роботи. У Данії на VI Міжнародному конгресі по тваринництву в 1952 р. жоден з доповідачів не виділяв розведення за лініями серед ефективних методів заводської роботи [24]. В.Енгелер (Швейцарія) дав оцінку лінійному розведенню і зробив висновок про неможливість рекомендації цього методу для широкого використання через обмеженість вибору видатного плідника [42]. Така точка зору одержала загальне визнання зарубіжних вчених. На міжнародній конференції у Швеції в 1976 р. про розведення за лініями абсолютно не згадувалось [42]. На думку К. Майала [цит. за 42], цей метод гальмує селекцію.

Разом з тим відомий американський вчений Джон Ф. Леслі у підручнику “Genetics of livestock improvement” (1978 рік [66]), не лише визнає *правомірність і доцільність* застосування методу розведення за лініями у разі виявлення плідника високої племінної цінності (найперше за якістю потомства), але й висловлює припущення про перспективи ширшого його використання у майбутньому. Визначаючи розведення за лініями як форму інбридингу (завичай помірною), за якої робляться спроби сконцентрувати спадковість одного предка або однієї лінії предків у лінійних тваринах, він ілюструє різні системи розведення за лініями п'ятьма з можливих схем такого інбридингу. У наведених схемах передбачається використання інбридингу від помірних, майже класичних для розведення за лініями ступенів (III — III за Шапоружем) до найтіснішого за подвійного поспіль парування родоначальника зі своїми дочками (III, II—I). У наведених схемах спорідненість пробанда (лінійної тварини) з родоначальником відстежується схематично за двома—чотирма лініями проти однієї у аутбредної тварини, тому, на думку Джона Ф. Леслі, цей метод і має назву саме “розведення за лініями”. На думку Джона Ф. Леслі, цей метод розведення має застосовуватись лише у чистопорідних популяціях найвищої якості та за високого рівня кваліфікації і фахового досвіду селекціонера [66].

Таким чином, попри несприйняття більшістю вчених у країнах Європи та Північної Америки з розвиненим тваринництвом, метод розведення за лініями деякими з них визнається не лише можливим і доцільним, а навіть перспективним та ефективним методом селекційного поліпшення популяцій сільськогосподарських тварин за сучасної, зорієнтованої на максимальне використання об-

меженого числа плідників-лідерів порід системи великомасштабної селекції. Генеалогічний аналіз кращих сучасних порід північноамериканської та європейської селекції, що удосконалюються шляхом виявлення і максимально інтенсивного використання плідників-лідерів високої племінної цінності за продуктивністю потомства, засвідчує використання, можливо неусвідомлене і не плановане, багатьох елементів як класичної, так і сучасної методики розведення за лініями.

Так інформація з каталогу *голштинської асоціації США* за серпень 1999 р. (табл. 1) та вітчизняних каталогів на 2000 і 2004 рр. (табл. 2) переконливо ілюструє насичення родоводів рекомендованих до використання на маточному поголів'ї голштинської породи США бугаїв генетичним матеріалом порівняно невеликого числа бугаїв-лідерів, що у нашому розумінні можуть вважатись родоначальниками ліній. Сам же процес накопичення генетичного матеріалу зазначених видатних плідників у генотипі бугаїв наступних поколінь є одним з обов'язкових елементів сучасного бачення розведення за лініями.

Серед 20 наведених у табл. 1 бугаїв-лідерів породи певна частина має між собою пряму спорідненість, що також наближає систему їхнього одержання до нашого уявлення про розведення за лініями. Так, наприклад, плідник S-W-D Valiant 1650414 є сином іншого видатного бугая P.F.A.Chief 1427381, а В.-М.Т.Cleitus 1879085 — сином S.-H.Tradition 1682485 тощо. Серед 611 рекомендованих до використання на маточному поголів'ї бугаїв станом на серпень 1999 р. не було жодного сина видатного плідника P.F.A.Chief 1427381 (табл. 1). Проте у чотирьох рядах їхніх родоводів він зустрічається 835 разів. У тому числі серед зазначених бугаїв — три внуки через його сина S-W-D Valiant 1650414. У даному разі, на нашу думку, ми маємо реально існуючу лінію P.F.A.Chief 1427381, однією з гілок якої є гілка S-W-D Valiant 1650414. Аналогічно за частотою зустрічності у родовах бугаїв станом на серпень 1999 р. можна стверджувати про фактичне існування у голштинській породі США лінії С.-L.S.Cavalier 1620273, P.I.Star 1441440, R.O.R.A.Elevation 1491007 та інших видатних бугаїв.

З огляду на використання в 1999 р. (табл. 1) численних оцінених як поліпшувачі синів та онуків видатних бугаїв Т.-М.Blackstar-ET 1929410, W.C.Mark 1773417, R.T.Leadman 1983348, S.-B.N-B Mascot-ET 2020049, W.-F.N.Boy 1806201, В.-М.Т.Cleitus 1879085, A.Rotate 1697572, H.Starbuck 352790, E.B.Elton 1912270 і наразі використо-

**1. Частота зустрічності бугаїв-лідерів у чотирьох рядах родоводів бугаїв голштинської породи США [67]**

Кличка	Бугаї частини 1-ї	Батьки	Діди	Прадіди	Прапрадіди	Загальний відсоток генів
Pawnee Farm Arlinda Chief 1427381	0	0	20	213	602	11,3
Round Oak Rag Apple Elevation 1491007	0	0	17	199	601	10,9
S-W-D Valiant 1650414	0	3	67	46	177	9,8
To-Mar Blackstar-ET 1929410	0	61	100	9	0	9,3
Carlin-M Ivanhoe Bell 1667366	0	2	97	169	66	8,3
Walkway Chief Mark 1773417	0	16	118	67	17	7,7
Cal-Clark Board Chairman 1723741	0	0	67	161	47	6,5
Sweet-Haven Tradition 1682485	0	0	56	136	26	5,3
Whittier-Farms Ned Boy 1806201	0	1	97	56	2	5,2
Bis-May Tradition Cleitus 1879085	0	13	89	12	1	5,0
Madawaska Aerostar 383622	1	45	10	0	0	4,3
Arlinda Rotate 1697572	0	4	57	73	18	4,3
Hanoverhill Starbuck 352790	0	10	76	13	1	4,2
Penstate Ivanhoe Star 1441440	0	0	2	98	209	4,2
Rothrock Tradition Leadman 1983348	0	38	20	3	0	4,0
Singing-Brook N-B Mascot-ET 2020049	0	34	22	0	0	3,7
Ca-Lill Standout Cavalier 1620273	0	0	5	128	84	3,7
Glendell Arlinda Chief 1556373	0	0	4	103	101	3,3
Milu Betty Ivanhoe Chief 1578139	0	0	0	67	71	3,1
Emprise Bell Elton 1912270	0	29	9	0	0	2,7

вуваного M.Aerostar 383622 на них відбувається фактичне формування споріднених груп і ліній зазначених плідників на другому етапі (за Ф.Ф. Ейснером [62]) їхнього виведення.

У "сумарному" генофонді рекомендованих до використання у голштинській породі у США бугаїв упродовж останніх досліджуваних років (табл. 2) на стабільно високому рівні зберігається загальний умовний відсоток генів видатних свого часу бугаїв P.F.A.Chief

2. Динаміка коефіцієнтів спорідненості (загальний умовний відсоток генів) бугаїв голштинської породи США [27, 28]

Кличка	Коефіцієнт спорідненості за роками					
	1989	1991	1996	1998	2000	2002
Pawnee Farm Arlinda Chief 1427381	16,3	18,8	15,8	12,4	10,3	7,0
Round Oak Rag Apple Elevation 1491007	14,9	15,6	13,8	12,0	9,6	7,3
S-W-D Valiant 1650414	12,7	13,9	9,3	10,2	9,5	7,7
To-Mar Blackstar-ET 1929410			11,0	9,7	8,4	11,2
Carlin-M Ivanhoe Bell 1667366	10,1	9,9	9,6	7,4	9,4	8,4
Walkway Chief Mark 1773417		6,0	10,2	8,2	8,1	6,8
Cal-Clark Board Chairman 1723741	3,9	4,1	6,7	6,5	5,7	7,1
Sweet-Haven Tradition 1682485	2,9	4,6	6,1	5,5	5,6	4,4
Whittier-Farms Ned Boy 1806201				5,8	4,3	4,0
Bis-May Tradition Cleitus 1879085			4,2	4,3	5,5	4,4
Madawaska Aerostar 383622				4,4	4,0	6,3
Arlinda Rotate 1697572		3,7	5,2	4,6	3,9	3,8
Hanoverhill Starbuck 352790				3,6	4,2	5,9
Penstate Ivanhoe Star 1441440	6,3	5,8	5,2	3,8	4,3	3,3
Rothrock Tradition Leadman 1983348			4,7	4,9	4,0	3,2
Singing-Brook N-B Mascot-ET 2020049				3,9	3,2	3,3
Ca-Lill Standout Cavalier 1620273				3,5	3,2	
Glendell Arlinda Chief 1556373	4,4	4,7	3,5		3,3	2,8
Milu Betty Ivanhoe Chief 1578139	2,2	3,0	3,4	3,3		
Emprise Bell Elton 1912270					4,0	-

1427381, R.O.R.A.Elevation 1491007, S-W-D Valiant 1650414, C.-M.I.Bell 1667366 і C.-C.V.Chairman 1723741, який і наразі перевищує 7%. Помітним (4-11,2%) в останні роки є ступінь спорідненості у породі зі згадуваними потенційними родоначальниками нових фактично створюваних ліній T.-M.Blackstar-ET 1929410, W.-F.N.Boy 1806201, B.-M.T.Cleitus 1879085, M.Aerostar 383622, H.Starbuck 352790 (табл. 2).

Проведений В.П. Буркатом, М.В. Зубцем і А.П. Кругляком [3, 39] аналіз дає підстави для ствердної відповіді і на питання про наявність чи відсутність за великомасштабної селекції з інтенсивним використанням кращих, оцінених за потомством бугаїв-лідерів, яка є основною у селекційному поліпшенні голштинської породи впро-



довж останніх десятиліть, зокрема у США і Канаді, іншого характерного для розведення за лініями засобу селекції — інбридингів різних ступенів.

Таким чином, здійснений аналіз селекції плідників голштинської породи у США і Канаді засвідчує фактичну наявність і в умовах зорієнтованої на інтенсивне використання виявлених оцінкою за потомством бугаїв-лідерів великомасштабної селекції елементів розведення за лініями — добір продовжувачів серед кращих за племінною цінністю синів видатного плідника (у нашому розумінні родоначальника лінії) та застосування за потребою інбридингу різних ступенів спорідненості для одержання нового покоління бугаїв. Така система селекції прискорює насичення сумарного загальнопорідного генотипу бугаїв адитивним генетичним потенціалом високої продуктивності.

Певні відмінності проілюстрованої системи селекції з голштинською породою порівняно з вітчизняними методичними розробками і практикою розведення за лініями полягають у наступному.

- По-перше, добір наступного покоління бугаїв здійснюється за комплексним індексом племінної цінності лише за невеликим числом основних селекціонованих ознак. Це прискорило темпи селекції за надоем, але не забезпечувало генетичний прогрес за вмістом жиру і білка в молоці та значно знизило тривалість використання корів у стаді. З огляду на зазначене, останнім часом у комплексних селекційних індексах посилено вагові коефіцієнти оцінки за типом будови тіла і вмістом білка й жиру в молоці, а також включено ознаки, що корелюють з тривалістю господарського використання дочок і здоров'ям їхнього вимені (число соматичних клітин у молоці). З іншого боку, комплексність в оцінці племінної цінності плідників призводить до уніфікації та вирівнювання фенотипічних характеристик споріднених груп тварин на рівні всієї породи, отже, до зниження міжгрупової мінливості та нівелювання внутріпородної структуризації й диференціації на специфічні групи якості, якими мають бути заводські лінії.

- По-друге, метою підбору є не стільки повторення видатних племінних якостей родоначальника або продовжувача, як одержання плідників вищої за предків племінної цінності. Проте така постановка питання не суперечить принципам розведення за лініями і не є новою з огляду на вже згадувану класичну формулу Д.А. Кисловського і М.А. Кравченка, що розведення за лініями — це не реставрація старого, а шлях створення кращого нового.

• По-третє, формування ліній та застосування інбридингу різних ступенів здійснюється переважно (майже винятково) не планово як усвідомлена стратегія розведення, а найчастіше стихійними автоматичними процесами, спричиненими орієнтуванням для одержання наступного покоління бугаїв від дуже обмеженого числа виявлених бугаїв-лідерів. У більшості каталогів і сертифікатів зазначається інформація про продуктивність та племінну цінність лише першого ряду предків (батька і матері). Тому запобігати не планованим, небажаним стихійним інбридингам ступеня спорідненості нижче II—II фермерам буває доволі складно. Відсутність же значного негативного впливу стихійного зростання гомозиготності пояснюється, на нашу думку, лише переважно високою племінною цінністю спільних предків, у ролі яких найчастіше виявляються видатні бугаї-лідери. Однак відзначене зниження тривалості господарського використання корів та погіршення їхньої відтворної здатності може пояснюватись не лише їхнім природним антагонізмом з високою молочною продуктивністю, але й, до певної міри, можливою інбредною депресією унаслідок стихійного зростання гомозиготності.

Власне зазначеними особливостями сучасної великомасштабної селекції голштинської та інших порід у країнах з розвиненим молочним скотарством і пояснюється певна дискусійність у питанні про доцільність та методи застосування розведення за лініями у колишньому СРСР наприкінці минулого століття, зініційована в 1982 р. пропозиціями О.П. Бегучева та інших співробітників Всеросійського інституту тваринництва [42] про радикальний перегляд системи розведення сільськогосподарських тварин за лініями. Їхня сутність полягала у переході до зорієнтованої на інтенсивне використання обмеженого числа плідників — лідерів породи великомасштабної селекції, формування неспоріднених між собою не менше п'яти для кожного регіону замкнених заводських ліній, ротація яких у товарних господарствах сприятиме запобіганню стихійним інбридингам.

На вирішення суперечностей небезпеки звуження популяційної мінливості та неконтрольованих (“стихійних”) інбридингів за сучасної великомасштабної селекції з використанням у ролі батьків наступного покоління бугаїв надто обмеженого числа бугаїв-лідерів, що забезпечує максимальний генетичний прогрес, з одного боку, і деякого уповільнення темпів селекції за розведення тварин за лініями у класичному варіанті їхнього формування й удосконалення —

з іншого, спрямована також запропонована нами у 1984 р. (В.П. Буркат [9]) система селекції на загальнопорідному рівні її організації. Пропонована схема поєднує елементи зорієнтованої на обмежене число бугаїв-лідерів великомасштабної селекції з підтриманням генеалогічної та фенотипічної структуризації породи на заводські лінії, що за деякого уповільнення темпів селекції на першому етапі спроможне забезпечити стабільно високий рівень генетичного прогресу на перспективу.

Іншим беззаперечним підтвердженням реального практичного використання методу розведення за лініями у країнах з розвиненим тваринництвом є масове промислове використання міжлінійних кросів, зокрема у бройлерному та яєчному птахівництві. Проте у даному разі мета і методи розведення за лініями істотно відрізняються від формування заводських ліній у скотарстві та деяких інших галузях тваринництва.

Для створення промислових кросів виводять значне число інбредних ліній шляхом добору найбільш продуктивної та життєздатної птиці з подальшим тісним спорідненим її паруванням типу брат × сестра впродовж чотирьох-п'яти поколінь з метою досягнення коефіцієнта інбридингу понад 50% задля генетичної диференціації вихідного матеріалу з одночасним виділенням та елімінацією можливих летальних і напівлетальних рецесивних генів [51, 66]. При цьому нерідко застосовують інбридинг не на одного, а на декількох однотипних плідників. На першому етапі роботи доводиться закладати велике число інбредних ліній, оскільки багато з них унаслідок інбредної депресії вироджується і лише 10—20% таких ліній можуть вижити і бути випробуваними на поєднуваність, пошук якої та використання гетерозису є кінцевою метою створення кросів. При доборі птиці інбредних ліній значна увага приділяється оцінці плідників за якістю потомства.

Тривалий тісний інбридинг у поєднанні з жорстким, винятково модальним (із середнім проявом ознак) добром сприяє закріпленню та консолідації (звуження мінливості) у потомстві бажаних генетично зумовлених якостей. При цьому консолідація інбредних ліній має бути високою, але ніяк не абсолютною [37]. За повідомленням В.П. Коваленка [35], оптимальним є рівень гетерозиготності батьківських форм у межах 13—15%, материнських — 18—22%. Збільшення гетерозиготності поєднуваних ліній спричиняє зниження ефекту гетерозису (на 3—7%), а подальше зниження — посилює негативний прояв інбредної депресії.

На другому етапі у системі споріднено-гетерозисного розведення створені інбредні лінії перевіряють на комбінаційну здатність (поєднуваність), яка дає змогу реалізовувати ефект гетерозису. Прояв гетерозису одержують лише у разі генетичної диференційованості схрещуваних інбредних ліній та сприятливого поєднання господарськи корисних ознак у них [51, 66]. Одержуваний таким чином дволінійний гібрид, як правило, не є кінцевим, а використовується для одержання чотирилінійних гібридів з огляду на вищу порівняно з вихідними інбредними лініями продуктивність та життєздатність простих (дволінійних) гібридів.

З викладеного зрозуміла головна відмінність виведення і використання інбредних ліній у системі споріднено-гетерозисного розведення для одержання промислових кросів у птахівництві від розведення за заводськими лініями у скотарстві та інших галузях тваринництва. У першому випадку воно базується на неадитивному епістатичному або наддомінантному типі успадкування селекціонованих ознак [51, 66], а у другому — на використанні (накопиченні) адитивного ефекту полігенних ознак за проміжного характеру їхнього успадкування.

*Отже, урахування характеру успадкування селекціонованих господарськи корисних, переважно полігенних кількісних ознак є важливим, навіть вирішальним чинником, який має визначати стратегію і методи розведення тварин за лініями.* Вперше і найбільш ґрунтовно та біологічно вмотивовано закономірностями успадкованості кількісних ознак у контексті популяційної генетики таку думку чітко сформулював у 1974 р. М.В. Штомпель [58, 59]. На жаль, ці публікації майже не помічені науковою громадськістю. Проте вони дають відповіді практично на всі дискусійні питання для успішного подальшого розвитку теорії та практики розведення тварин за лініями. У зв'язку з цим є потреба зупинитися на їхньому викладенні дещо детальніше.

Базовим для визначення характеру успадкування кількісних ознак та розуміння шляхів його застосування для розведення за лініями є визначення та порівняння коефіцієнтів успадкованості ознак методами подвоєння кореляції їхнього прояву у суміжних поколіннях (мати—дочка, батько—син тощо) і визначення дисперсійним аналізом показника сили впливу батька на мінливість ознак у потомстві [58, 59]. М.В. Штомпель переконливо доводить необхідність обчислення коефіцієнтів успадкованості обома зазначеними протиставлюваними методами, оскільки вони характеризують

різні шляхи спадкового контролю розвитку ознаки у потомства. Їх-  
не порівняння дає змогу з високою надійністю визначити характер  
успадкування ознак.

Показники успадкованості першої категорії (за класифікацією  
М.А. Плохінського [44]), які обчислюються подвоєнням коефіцієн-  
тів кореляції (перший показник) або регресії (другий показник)  
між проявом ознак у суміжних поколіннях, свідчать про величину  
зв'язку між фенотипічною різноманітністю батьків і нащадків, що  
визначається рівнем адитивної генотипної мінливості у популяції  
[58]. Вони можуть і повинні широко використовуватись при обгрун-  
туванні та практичній реалізації різних систем масового добору [58].  
Дещо іншу біологічну сутність відбивають коефіцієнти успадкову-  
ваності другої категорії, які визначаються дисперсійним аналізом.  
Зазначені коефіцієнти не можуть використовуватись для характе-  
ристики перспектив масового добору, оскільки вони відбивають не  
величину зв'язку між різноманітністю ознак батьків і нащадків, а  
лише засвідчують відмінність батьків (плідників) за продуктивніс-  
тю нащадків та про значну частку домінантної генотипної мінли-  
вості у загальній генотипній варіансі [58, 59]. У такому разі перспе-  
ктиву має не масовий добір тварин за продуктивністю та походжен-  
ням, а індивідуальний добір плідників і самиць за продуктивністю  
потомства. Таким чином, обчислення і порівняння коефіцієнтів ус-  
падкованості першої та другої категорій, які мають різну біологі-  
чну сутність, дає змогу робити важливі висновки щодо характеру  
успадкування ознак, що має першочергове, навіть виняткове зна-  
чення для планування шляхів селекції, у тому числі і стосовно до  
методів розведення за лініями.

М.В. Штомпель моделює чотири можливих варіанти співвідно-  
шення величини першого і четвертого коефіцієнтів успадковува-  
ності [59].

**1. Перший показник успадкованості високий, четвертий — ни-  
зький.** У стаді (породі, популяції) високий рівень адитивної геноти-  
пної мінливості за кваліфікованої селекції. Перспективним є ма-  
совий добір за дещо обмежених можливостей індивідуального до-  
бору. Створення ліній у класичному (генетичному) розумінні не є  
обов'язковим. Проте потрібні заводські лінії як засіб досягнення  
групової спадкової та якісної диференціації і структуризації поро-  
ди (стада). Такі лінії мають вирізнятись певною специфічністю за  
окремими селекціонованими ознаками. Крім того, лінії потрібні за-  
для збереження та поширення у породі вдалого набору адитивно

діючих генів окремих тварин. Цього досягають засобами однорідного (гомогенного) підбору та інбридингу. Для ліній такого типу головним є не гомозиготність сама по собі або формальна спорідненість, а відповідність тварин типу лінії, специфічна спрямованість добору і підбору особин, що забезпечує зростання концентрації адитивно діючих генів. Для таких ліній оцінка плідників за якістю потомства та поєднуваністю не має першочергового значення. Більшого значення набуває власна необмежена статтю продуктивність тварин, продуктивність батьків, оцінка родоводів. У родовах беруть до уваги не просто "імена", а абсолютний та відносний рівень продуктивності предків порівняно із середньою продуктивністю ровесників їхнього покоління. Такі заводські лінії не обмежені у часі числом поколінь, а тривалість їхнього ведення та розвитку лімітовано винятково кваліфікованістю здійснюваного масового добору й підбору.

2. *Перший і четвертий показники успадкованості високі.* Така ситуація не має генетичної логіки з огляду на певний антагонізм адитивної та домінантної складових генотипної мінливості і засвідчує про помилки у племінній роботі, недостовірний облік продуктивності, неправильний добір плідників, не завжди достовірні відомості про їхнє походження. Вважати таке поєднання коефіцієнтів успадкованості допустимим і навіть бажаним недоцільно, оскільки це передбачало б одночасну інтенсивну селекцію за кожною ознакою у двох протилежних напрямках.

3. *Перший показник успадкованості низький, а четвертий — високій.* Така ситуація засвідчує про низький рівень адитивної генотипної мінливості. Генетична варіанса значною мірою репрезентована домінантною генотипною мінливістю. Наявна значна відмінність плідників за продуктивністю нащадків. У такому разі першочергового значення набуває добір плідників і самиць за продуктивністю нащадків. При оцінці родоводів слід звертати увагу на "імена", на оцінених за потомством видатних поліпшувачів, а не лише на їхню власну продуктивність. За такої структури генотипної мінливості створюються класичні лінії окремих видатних плідників. Лінії створюються й удосконалюються шляхом досягнення генотипної подібності з родоначальником. Задля цього застосовують інбридинг. Такі лінії існують нетривалий час, "затухають" або набувають іншого вигляду.

4. *Перший і четвертий показники успадкованості невисокі.* У стаді (породі) дуже низький рівень як адитивної, так і домінантної

генотипної мінливості. За наявності генотипної варіанси вона репрезентована переважно епістатичними та наддомінантними ефектами генів. У такому разі не слід очікувати ефективності ні від масового, ні від індивідуального добору. Ефективним може бути створення гомозиготних за бажаним поєднанням спадкових задатків інбредних ліній з постійною перевіркою їх на поєднуваність задля досягнення максимального ефекту гетерозису у кросах.

Таким чином, запропонована М.В. Штомпелем вмотивована і зрозуміла система дає чітке теоретичне підґрунтя для пояснення практично усіх дискусійних питань розведення сільськогосподарських тварин за лініями, а методичний підхід через визначення і порівняння першого та четвертого показників успадковуваності дає змогу визначати теоретично обґрунтовані шляхи селекції та методи створення і розвитку ліній за конкретної генетичної мінливості за певними селекціонованими ознаками у популяції (стаді, породі). Стає зрозумілим і переконливо доведеним *неоднозначність поняття лінії сільськогосподарських тварин*, що, власне, і породжувало суперечливість цього доволі поширеного і в цілому ефективного методу розведення. Так проілюстроване нами розведення голштинської породи базується на переважно адитивному характері успадкування основних ознак, що зумовило ефективність фактичного створення і удосконалення саме заводських ліній. Класична ж вітчизняна теорія і практика, з огляду на пропоновані методи створення і удосконалення ліній, зорієнтована, перш за все, на використання доволі нечастих випадків прояву домінантної складової генотипної варіанси. У такому разі створюються індивідуальні лінії видатних плідників, а серед головних вимог до родоначальника має бути не лише його висока племінна цінність за якістю потомства, але й обов'язкова його препотентність. Останню доцільно і нескладно оцінювати через відносне звуження мінливості у групах напівсібсів дочірнього покоління родоначальника [47, 49]. Створення і підтримання модальним добором інбредних ліній для промислових кросів, найперше у птахівництві, ґрунтується на використанні епістатичної та наддомінантної складової генотипної варіанси і зорієнтоване на максимальне використання ефекту поєднуваності, тобто прояву гетерозису.

Звичайно, у селекційно-генетичній ситуації реальних популяцій сільськогосподарських тварин (порід, стад тощо) змодельовані за величинами показників успадковуваності варіанти у "чистому" вигляді зустрічаються доволі рідко. Найчастіше ми маємо різні про-

міжні варіанти характеру успадкування і різні для різних селекціонованих ознак. Тому кваліфікований селекціонер кожного разу має приймати вмотивоване через специфіку структуризації генотипної варіанси рішення про вибір методу створення та удосконалення заводських ліній з обов'язковим періодичним контролем динаміки показників успадкованості. У породі можуть одночасно створюватись і підтримуватись як специфічні за проявом окремих господарськи корисних ознак заводські лінії, що базуються на адитивному характері їхнього успадкування, так і індивідуальні лінії окремих видатних препотентних плідників з використанням домінантної складової генотипної варіанси.

Пізніше (у 1986 р.) точку зору про необхідність урахування характеру успадкування селекціонованих ознак задля вибору методів створення й удосконалення ліній сільськогосподарських тварин поділяє і Ф.Ф. Ейснер [62]. Він зазначав, що з генетичної точки зору можливі два шляхи виведення ліній. Перший полягає у систематичному використанні у підборі найбільш цінних плідників і маток задля концентрації у загальному генотипі лінії задатків високої продуктивності. Цей метод застосовується за адитивного успадкування ознак. За доволі рідких випадків стійкої передачі цінних якостей родоначальника його потомству (неадитивний тип успадкування, препотентний родоначальник) доцільно застосовувати багаторазовий помірний інбридинг, який істотно не підвищує гомозиготність, але збільшує подібність з родоначальником, сприяє повторенню його генотипу в цілому.

На підставі урахування структури генотипної варіанси та числа специфічних для лінії ознак М.В. Штомпель запропонував найбільш вдалу, на нашу думку, і біологічно вмотивовану класифікацію ліній сільськогосподарських тварин [60]. За структурою генотипної варіанси він виділяє заводські (переважно адитивна складова), індивідуальні (переважно домінантна складова) і спеціальні лінії. До останніх належать інбредні, аутбредні та кросбредні лінії, які базуються на використанні ефектів комплементарної взаємодії генів, епістазу і наддомінування.

Іншим важливим критерієм класифікації ліній є обов'язкова їхня специфічність за однією, декількома чи усіма селекціонованими ознаками. Найбільш бажаним, але доволі рідким є високий рівень розвитку у тварин усіх селекціонованих ознак, тобто комплексний характер їхньої продуктивності. Дешо частішим є високий розвиток декількох, але не усіх ознак добору, тобто проміжний ха-



рактер продуктивності. Найчастіше зустрічаються тварини з високим розвитком лише однієї з ознак селекції, тобто з елементарним характером продуктивності. З огляду на зазначене створюються елементарні (специфічні за однією з ознак добору), проміжні (за декількома ознаками) або комплексні (з високим розвитком за усіма селекціонованими ознаками) лінії. Найбільшу самостійну цінність мають лише комплексні та окремі, що до них наближаються, проміжні лінії. Вони є метою і засобом племінної роботи. Більшість проміжних і всі елементарні лінії є засобом досягнення комплексного рівня продуктивності у породі, а не метою селекції [60].

Зазначені два напрями класифікації ліній існують не ізольовано, а в усіх можливих між собою поєднаннях від елементарної за однією з ознак заводської до комплексної спеціальної. Проте за кожною з ознак в елементарному, проміжному чи комплексному поєднанні створюється, як правило, лише одна заводська лінія. Індивідуальних і спеціальних же ліній може бути декілька, що зумовлено можливістю виділення за продуктивністю нащадків не одного плідника і не одного типу поєднання батьківських форм [60].

У процесі створення й удосконалення усіх зазначених типів ліній природно відбувається обов'язкове їхнє галуження на гілки та відгалуження через краших синів або онуків родоначальника, формується їхня внутрішня генеалогічна структура. З виявленням серед найкращих продовжувачів нових видатних плідників закладені на них гілки або відгалуження з часом через створення спорідненої групи можуть і повинні формуватись у нові самостійні лінії. Вихідна ж лінія з часом набуває статусу генеалогічної, втрачає самодостатнє заводське значення й оцінюється не за якісною специфічністю і ступенем консолідованості, а за числом і особливостями виділених з неї дочірніх ліній. Генеалогічні лінії не апробуються. Проте вони не повинні й ігноруватись з огляду на пошук генеалогічних особливостей, що підвищують ймовірність успіху роботи з іншими за спадковою та продуктивною специфікою лініями та зі стадом або породою у цілому [60].

Генеалогічні лінії, як специфічні селекційні структурні внутріпорідні одиниці, виділяють і багато інших авторів [17, 27, 43, 52, 55, 62]. За більшістю визначень їхня специфічність полягає, перш за все, у тому, що всі її представники пов'язані спільністю походження від одного родоначальника за одночасної відсутності їхньої специфічної типізації за комплексом чи навіть за окремими селекціонованими ознаками. У сучасному розумінні такі лінії не консолі-

довані за ознаками добору, а мають лише формальну спільність походження від одного родоначальника. Тому генеалогічним лініям не надається вирішального значення у системі заводської роботи і їх часто називають ще й формальними лініями [43, 52]. Власне, виділяти заводські та формальні (генеалогічні) лінії запропонував ще у 1914 р. Є.А. Богданов (цит. за [43]). С.О. Рузький (цит. за [43]) застерігав, що ведення таких формальних ліній спроможне завдати шкоди у тому разі, коли натомість необхідної племінної роботи зі стадом продовжують планувати удосконалення фактично не існуючих уже ліній, а застосування при роботі з ними тих самих методів, що і при роботі із заводськими лініями, у тому числі й інбридингу, призводить до закріплення посередніх генотипів і знижує племінну цінність стада.

На жаль, і наразі ми маємо численні приклади такого формального підходу до безпідставного урахування генеалогічних ліній, що втратили своє "заводське обличчя", свою фенотипну специфічність і консолідованість при плануванні та веденні реальної племінної роботи з породами. Проілюструємо зазначене окремими прикладами з розведення молочної худоби в Україні.

Складно переоцінити усталене останні роки щорічне видання офіційного каталогу бугаїв молочних і молочно-м'ясних порід для відтворення маточного поголів'я. Він став основним джерелом інформації при плануванні підбору у племінних і товарних стадах. Серед іншої інформації про походження і племінну цінність допущених до використання плідників у ньому подається й належність їх до лінії [28, 29]. Проте стосовно до останнього вважаємо за доцільне сконцентрувати увагу на окремих, на наш погляд, недоречностях.

Так у каталогах зазначається лише кличка родоначальника лінії без уточнення, до якого типу ліній за класифікацією вона належить. Потребу у зазначенні типу лінії слід вважати принциповою, адже від її характеру за структурою генотипної варіанси залежать рекомендовані найбільш ефективні методи підбору плідників для подальшого перспективного розвитку лінії. Якщо не викликає принципівих заперечень віднесення плідників до новостворених і апробованих заводських ліній Монтфреча, Судіна, Інгансе, Хенева, Цирруса, Фрема, Сюпріма та інших, то зазначення належності бугаїв до ліній Аннас Адема, Ріфлексіи Совріна, С.Т. Рокіта, Монтвік Чіфтейна та деяких інших потребує обов'язкового уточнення про їхній формальний генеалогічний характер. Включені до каталогу

плідники таких генеалогічних ліній знаходяться у шостому—тринадцятому поколінні від родоначальника, що навіть теоретично за умовною кровністю може забезпечити збереження його генетичної інформації на рівні лише від 1,56 до 0,01%. Тобто спадковість родоначальника у зазначених поколіннях без багаторазового (систематичного) інбридингу практично не зберігається. Звичайно, за кваліфікованого ведення заводської лінії, яка базується на адитивному типі успадкування, можливе збереження якісної специфічності та відносної консолідованості лінії без обмеження числа поколінь. Проте у зоотехнічній літературі останніх років відсутні переконливі докази про відповідність зазначених генеалогічних ліній цим двом найважливішим вимогам до заводських ліній. Відсутні навіть повідомлення про спроби їхнього дослідження у зазначених лініях. У такому разі, на нашу думку, слід відносити плідників не до старих генеалогічних ліній, а до новостворених апробованих заводських ліній. У разі ж, якщо плідник походить із гілки, у якій не сформовано нову заводську лінію, обов'язково слід зазначати у каталозі, що його віднесено саме до формальної генеалогічної, а не до заводської лінії.

Іншою протилежною помилкою вважаємо віднесення плідників до споріднених груп і “коротких” ліній, які не апробовано в Україні як заводські лінії. З численних прикладів навіть останнього каталогу можна навести споріднені групи Прімо, Лієра, Тура, Орегона, Стретча, Делегіта, Старбака тощо. У даному разі обов'язково слід зазначати, що наразі мова йде лише про споріднену групу, а не заводську лінію. Такі споріднені групи можуть з часом бути сформованими у заводські лінії, а можуть і не одержати успішного розвитку і “піти у матки”, чому є численні приклади. Таким чином, наведена некоректність подання лінійної належності плідників у каталозі може бути усунена зазначенням біля клички родоначальника хоча б трьох категорій внутріпорідних селекційних формувань — споріднена група (СГ), заводська лінія (ЗЛ) і генеалогічна лінія (ГЛ). Це має принципове значення для планування підбору для включених до каталогу плідників.

Позбавленню певної плутанини у коректності ідентифікації кличок родоначальників, отже, і назв ліній та споріднених груп сприятиме також ширше і систематичне залучення до її здійснення відповідних вчених та фахівців, які ведуть селекційну роботу зі створення та удосконалення відповідних порід. Це стосується не лише, а насамперед імпортованих плідників або їхньої сперми. І визнача-

льним у такій ідентифікації є транскрипція, а не транслітерація кличок, як власних назв, з мови оригіналу.

Довільне, часом некоректне прочитання кличок імпортованих бугаїв (або їхньої сперми чи іншого генетичного матеріалу) вже зараз ускладнює лексичну ідентифікацію ліній селекціонерами господарств і племпідприємств. Скажімо, лінія видатного голштинського бугая Інгансе 343514 в українських червоній та червоно-рябій молочних породах часом подається під назвою Інхансера, лінія Кевеліє 1620273 — під назвою Кавалера, генеалогічна лінія Ріфлексн Совріна 198998 — під назвою Рефлексн Соверінга тощо. Стосовно до кличок окремих плідників таких недоречностей безліч. В умовах інтенсивного міжнародного обміну генетичним матеріалом кращих світових порід це призводить до значних непорозумінь, своєрідного ефекту будівельників біблійної “вавилонської вежі”. Йдучи логікою передавання власних назв (а саме до таких належать клички тварин) з англійської, французької чи інших мов лексичними засобами транслітерації, назви відомих у світі французьких автомобілебудівних компаній “Пежо” (Peugeot) чи “Рено” (Renault) слід читати відповідно як “Пеугеот” і “Ренаулт”?! Саме з цієї причини існує недискусійне, загальнообов’язкове міжнародне правило і лінгвістичний інструмент транскрипції, тобто передавання звуку, на противагу транслітерації (передавання літери). Щодо іноземних власних назв застосування засобів транскрипції у перекладах за міжнародними правилами лінгвістики є безальтернативним, а сучасні довідники та підручники роблять цей процес не надто складним [16].

На нашу думку, доцільним і актуальним є створення при Міністерстві аграрної політики України постійно діючої робочої групи (комісії) з числа провідних науковців та селекціонерів за галузями тваринництва і основними породами із залученням, у разі потреби, кваліфікованих перекладачів для коректної адаптації кличок плідників та іншого імпортованого в Україну генетичного матеріалу. Тільки за поданням комісії та лише в означеному нею варіанті вони мають заноситися до загальнодержавних баз даних та усіх, без винятку, селекційних документів.

Таким чином, усунення зазначених елементів формалізму у розведенні за лініями та їхньої ідентифікації у селекційних документах сприятиме поряд з іншими заходами певній “реабілітації” цього на загал ефективного методу селекції сільськогосподарських тварин. Подоланню формалізму і певної дискредитації методу розведення за лініями сприятиме також припинення зростаючої тенден-

ції до віднесення тварин, особливо плідників, до лінії винятково за походженням від родоначальника за крайнім правим рядом родо-воду без урахування їхньої відповідності якісній специфічності лінії та характеру успадкування ознак.

**Узагальнення і висновки.** Викладений у майже двохсотрічній ретроспективі аналіз генезису теорії, методології і практичного селекційного здійснення розведення сільськогосподарських тварин за лініями та сучасне теоретичне обґрунтування методологією популяційної генетики, попри, на перший погляд, його дискусійність і неузгодженість з окремими елементами сучасної системи великомасштабної селекції з інтенсивним використанням плідників-лідерів порід, засвідчує актуальність, правомірність, практичну ефективність і вичерпну теоретичну вмотивованість використання даного методу розведення.

Провідною теоретичною і практичною метою розведення за лініями є фенотипічна і генотипна диференціація порід на якісно специфічні консолідовані групи, їх структуризація як складних біологічних систем, забезпечення необхідного рівня внутріпорідної міжгрупової мінливості. Методичними засобами формування й удосконалення ліній є різні варіанти поєднання гомогенного або поліпшувального гетерогенного підбору і добору, застосування різних ступенів інбридингу на видатних тварин з метою переведення високої їхньої племінної цінності у групову ознаку, збереження і підвищення її у подальших поколіннях.

Конкретні методи створення й удосконалення ліній та їхнє місце у загальній системі підвищення генетичного потенціалу порід (стад, популяцій) зумовлюються їхнім типом, який слід визначати найперше за характером успадкування селекціонованих ознак, тобто структурою генотипної варіанси.

За переважно адитивного успадкування ознак засобами гомогенного або поліпшувального гетерогенного добору і підбору та інбридингу різного ступеня (аж до найтіснішого) створюються заводські лінії з метою накопичення у поколіннях адитивного генетичного потенціалу продуктивності. Такі лінії за кваліфікованої племінної роботи необмежені числом поколінь і припиняють існування тільки у разі втрати якісної специфічності або відносної консолідованості.

У разі виявлення видатних препотентних плідників доцільно створювати індивідуальні лінії, що базуються на використанні домінантного ефекту. Такі лінії консолідуються гомогенним підбором

і добором та класичним підтримуючим лінійним інбридингом (ступеня III—III, III—IV, IV—III) з метою можливого повторення комплексного генотипу родоначальника. Їхня тривалість, як правило, обмежена п'ятьма-шістьма поколіннями.

За низького рівня адитивної та домінантної складової генотипної варіанси тісним інбридингом упродовж чотирьох-п'яти поколінь і жорстким гомогенним добором створюють інбредні лінії з метою використання можливої наддомінантної та епістатичної складової генотипної варіанси шляхом пошуку вдалих поєднань і максимального використання ефекту гетерозису у промислових кросах.

Генеалогічні (формальні) лінії не мають великого самодостатнього значення у генетичному удосконаленні порід та інших популяцій сільськогосподарських тварин, дають комплексне часове і просторове уявлення про їхню загальну генеалогічну структуру й повинні оцінюватись за числом виділених з них заводських та індивідуальних ліній і можливістю повторення вдалих генеалогічних поєднань.

З метою усунення зростаючого дискредитуючого метод формалізму у розведенні за лініями доцільною є обов'язкова офіційна апробація заводських та індивідуальних ліній з головними критеріями якісної генотипної та фенотипічної специфічності та ступеня їхньої відносної консолідованості. Головний критерій апробації інбредних ліній у системі промислових кросів — їхня поєднуваність з високим гетерозисним ефектом і оптимальний рівень консолідованості. До завершення виведення та офіційної апробації ліній ("короткі лінії") можна і доцільно говорити лише про офіційний статус спорідненої групи з обов'язковим зазначенням категорії селекційної групи в усіх селекційних документах. З метою упорядкування селекційно-генетичного статусу наявних і створюваних ліній, кросів та споріднених груп, коректного однозначного трактування кличок імпортованих плідників та родоначальників ліній обов'язковим є ширше і постійне залучення до цієї роботи провідних науковців і фахівців, що ведуть селекцію з відповідними породами.

Наявна сучасна теоретична база популяційної генетики і великомасштабної селекції систематизує і дає обґрунтовані відповіді на усі суперечливі, дискусійні питання теорії та практики розведення тварин за лініями і виводить цей традиційний метод до числа найпотужніших засобів генетичного удосконалення популяцій сільськогосподарських тварин.

1. Агафонов Б.А., Серомолот В.В. Оптимизация линейной структуры пород скота // Зоотехния. — 1990. — № 3. — С. 17–19.
2. Байда В.И. Принципы линейного разведения в скотоводстве // Молочно-мясное скотоводство. — К.: Урожай, 1988. — Вып. 72. — С. 14–16.
3. Буркат В.П., Зубець М.В., Кругляк А.П. Роль коротких ліній у генетичному поліпшенні української червоно-рябої породи // Селекція: Наук.-вироб. бюл. — К., 1996. — Число 3. — С. 29–36.
4. Буркат В.П., Зубець М.В., Хаврук О.Ф. Методичні аспекти створення заводських ліній при виведенні нових порід // Вісн. с.-г. науки. — 1987. — № 1. — С. 10–14.
5. Буркат В.П. К вопросу о теории разведения по линиям // Животноводство. — 1983. — № 3. — С. 35–36.
6. Буркат В.П. Методи створення синтетичних ліній молочної худоби // Вісн. с.-г. науки. — 1985. — № 3. — С. 59–62.
7. Буркат В.П. Некоторые особенности разведения по линиям // Молочно-мясное скотоводство. — К.: Урожай, 1985. — Вып. 66. — С. 3–9.
8. Буркат В.П. Новые элементы работы с заводскими семействами и линиями // Селекция молочного скота: Сб. науч. тр. ВАСХНИИ. — Л.: Колос, 1984. — С. 121–128.
9. Буркат В.П. О некоторых особенностях селекции в масштабах породы // Молочное и мясное скотоводство. — 1984. — № 7. — С. 32–33.
10. Буркат В.П. Теоретичні аспекти виведення нової червоно-рябої породи великої рогатої худоби // Розведення та штучне осіменіння великої рогатої худоби. — К.: Урожай, 1983. — Вып. 15. — С. 9–11.
11. Витт В.О. Из истории русского коннозаводства. — М.: Госсельхозиздат, 1952. — 360 с.
12. Винничук Д. Паралоксы інбридинга // Молочное и мясное скотоводство. — 2003. — № 5. — С. 18–22.
13. Винничук Д.Т., Мережко П.М. Шляхи створення високопродуктивного молочного стада. — К.: Урожай, 1983. — 152 с.
14. Гаркави О.В. Основы селекции в молочном скотоводстве / Племенное дело в крестьянском хозяйстве. — М.: Книгосвод, 1938. — С. 53–73.
15. Генетика і селекція у скотарстві/ М.В. Зубець, В.П. Буркат, М.Я. Єфіменко, Ю.П. Полупан // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. — К.: Логос, 2001. — Т. 4. — С. 181–198.
16. Гилзревский Р.С., Старостин Б.А. Иностранные имена в названиях в русском тексте: Справочник. — М.: Высшая шк., 1985. — 301 с.
17. Горин В.Т. Значение линий при селекции молочного скота // Животноводство. — 1984. — № 4. — С. 31–34.

18. *Єфіменко М.Я., Бенехіс Б.М., Данилків Я.Н.* Удосконалення внутрішньопородної структури чорно-рябої худоби в Українській РСР // Вісн. с.-г. науки. — 1981. — № 7. — С. 31–35.

19. *Закон України “Про внесення змін до Закону України “Про племінне тваринництво”* // Голос України. — 2000. — 25 січня. — № 13 (2260). — С. 4–5.

20. *Зоранян В.А.* К проблеме разведения сельскохозяйственных животных по линиям // Актуальные вопросы зоотехнической науки и практики, как основа улучшения продуктивных качеств и здоровья сельскохозяйственных животных: Материалы I Междунар. науч.-практ. конф. — Ставрополь, 2001. — С. 130–135.

21. *Зубець М.В., Буркат В.П.* Основні концептуальні засади новітньої вітчизняної теорії породоутворення // Розведення і генетика гварин. — К.: Науковий світ, 2002. — Вип. 36. — С. 3–10.

22. *Зубець М.В., Буркат В.П.* Про радикальний перегляд теорії селекції // Вісн. с.-г. науки. — 1987. — № 11. — С. 80–82.

23. *Зубець М.В.* Вчення про породу у скотарстві // Там само. — 1987. — № 7. — С. 54–62.

24. *Иванова О.А.* Генетические основы разведения по линиям // Генетические основы селекции животных. — М.: Наука, 1969. — С. 162–207.

25. *Иванов М.Ф.* Новая порода свиней — украинская степная белая, выведенная в Аскании-Нова, и методы её образования // Полное собрание сочинений. — М.: Колос, 1964. — Т. 5. — С. 182–195.

26. *Исламова С.Г., Биккинин Р.В., Исламов Ф.А.* Линейное разведение при совершенствовании бестужевского скота // Зоотехния. — 2003. — № 12. — С. 7–9.

27. *Карпова О.С.* Заводской линии — права гражданства в селекционном законодательстве // Там же. — 2002. — № 2. — С. 13–14.

28. *Каталог* бугаїв молочних і молочно-м'ясних порід для відтворення маточного поголів'я в 2000 році / Ю.Ф. Мельник, І.С. Воленко, В.П. Алєйніков та ін. — К., 2000. — 159 с.

29. *Каталог* бугаїв молочних і молочно-м'ясних порід для відтворення маточного поголів'я в 2004 році / Ю.Ф. Мельник, О.В. Білоус, О.Л. Білозерський та ін. — К., 2003. — 219 с.

30. *Кисловский Д.А.* К вопросу о разведении по линиям // Избранные сочинения. — М.: Колос, 1965. — С. 509–518.

31. *Кисловский Д.А.* К вопросу об инбридинге // Там само. — С. 482–486.

32. *Кисловский Д.А.* К критике зоотехнического метода разведения по линиям // Там само. — С. 500–508.



33. *Кисловский Д.А.* Проблема породы и пути её улучшения // Там само. — С. 277–300.
34. *Кисловский Д.А.* Разведение по линиям // Там же. — С. 493–499.
35. *Коваленко В.П.* Прийоми стабілізації генетичної структури ліній і кросів птиці // Розведення і генетика тварин. — К.: Аграрна наука, 1999. — Вип. 31–32. — С. 98–99.
36. *Колесник Н.Н.* Основы племенного дела в животноводстве. — К.: Госсельхозиздат УССР, 1956. — 192 с.
37. *Консолідація селекційних груп тварин: теоретичні та методичні аспекти. Матеріали творчої дискусії /* За ред. В.П. Буркага і Ю.П. Полупана. — К.: Аграрна наука, 2002. — 58 с.
38. *Кравченко Н.А.* Племенной подбор при разведении по линиям. — М.: Госсельхозиздат, 1954. — 264 с.
39. *Кружляк А.П.* Шляхи генетичного удосконалення та консолідації української червоно-рябої молочної породи // Розведення і генетика тварин. — 1996. — Вип. 28. — С. 83–89.
40. *Мироть В.В., Агафонов Б.О.* Метод управління генеалогією порід великої рогатої худоби // Вісн. с.-г. науки. — 1987. — № 10. — С. 51–54.
41. *Опыт по формированию племенного стада /* Н.А. Попов, А.В. Шахин, Н.А. Бордаковская, З.М. Долгова // Зоотехния. — 2000. — № 2. — С. 7–10.
42. *О разведении* молочного скота по линиям / А.П. Бегучев, М.Д. Дедов, Д.В. Карликов и др. // Животноводство. — 1982. — № 8. — С. 61–64.
43. *Племенное дело в животноводстве /* Л.К. Эрнст, Н.А. Кравченко, А.П. Солдатов и др. — М.: Агропромиздат, 1987. — 287 с.
44. *Плохинский Н.А.* Наследуемость. — Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1964. — 196 с.
45. *Положення про апробацію селекційних досягнень у тваринництві.* — К., 1992. — 25 с.
46. *Полупан Ю.П.* Методи визначення ступеня фенотипової консолідації селекційних груп тварин // Вісн. аграр. науки. — 2002. — № 1. — С. 48–52.
47. *Полупан Ю.П.* Оценка степени фенотипической консолидации генеалогических групп животных // Зоотехния. — 1996. — № 10. — С. 13–15.
48. *Полупан Ю.П.* Проблеми консолідації різних селекційних груп тварин // Вісн. аграр. науки. — 2001. — № 12. — С. 42–46.
49. *Полупан Ю.П.* Теоретичне обґрунтування та практична оцінка пре-потентності бугаїв // Біологія тварин. — 2000. — 2, № 2. — С. 52–68.
50. *Полупан Ю.П., Петренко І.П.* Теоретичні та практичні аспекти про-

блеми консолідації порід і типів тварин та оцінки пренепотентності плідників // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. — К.: Логос, 2001. — Т. 4. — С. 116–137.

51. *Полыничкин А.А.* Популяционная генетика в птицеводстве. — М.: Колос, 1980. — 271 с.

52. *Разведение* сільськогосподарських тварин з основами спеціальної зоотехнії / Т.В. Засука, М.В. Зубець, Й.З. Сірацький та ін. — К.: Аграрна наука, 1999. — 512 с.

53. *Разведение* сільськогосподарських тварин / М.З. Басовський, В.П. Буркат, Д.Т. Вінничук та ін. — Біла Церква, 2001. — 400 с.

54. *Рубач Ю.Д.* Породы и племенное дело в скотоводстве: эволюция и прогресс. — К.: Аграрная наука, 2003. — 394 с.

55. *Самусенко А.И.* Симментальский скот. — К.: Урожай, 1986. — 136 с.

56. *Солдатов А.П., Башкиров В.А., Игнатенко Г.Г.* Скотоводство. — М.: Колос, 1982. — 287 с.

57. *Солдатов А.П., Эрст Л.К.* Племенная работа в молочном скотоводстве. — М.: Московский рабочий, 1964. — 104 с.

58. *Штомпель Н.В.* Наследуемость и селекция животных. Сообщение I // Цитология и генетика. — 1974. — VIII, № 2. — С. 148–152.

59. *Штомпель Н.В.* Наследуемость и селекция животных. Сообщение II // Там само. — № 4. — С. 335–338.

60. *Штомпель Н.В.* О принципах теоретического обоснования системы разведения сельскохозяйственных животных по линиям // Разведение и воспроизводство сельскохозяйственных животных в условиях Полесья и Лесостепи УССР: Сб. науч. тр. — К., 1986. — С. 4–12.

61. *Щепкин М.М.* Из наблюдений и дум заводчика. — М., 1915. — 57 с.

62. *Эйснер Ф.Ф.* Племенная работа с молочным скотом. — М.: Агропромиздат, 1986. — 184 с.

63. *Юрасов Н.А.* Основы и методы селекции лошадей // Племенное дело в крестьянском хозяйстве. — М.: Книгосоюз, 1928. — С. 74–86.

64. *Яценко А.Е.* Лебединская порода крупного рогатого скота. — К.: БМТ, 1997. — 300 с.

65. *Barr H., Harvey W.* Cow families are important // Jersey J. — 1973. — V. 20, № 8. — P. 36–38.

66. *Lasley J.F.* Genetics of livestock improvement. — New Jersey: Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, 1978. — 492 p.

67. *Pedigree analysis of bulls in part 1* // Holstein type-production sire summaries. — 1999. — № 3. — P. 19.

68. *Wright S.* Systems of mating // Genetics. — 1921. — № 6.