

УДК 636.2.034.082.2:575.113

СВІТОВИЙ ДОСВІД ТА ПЕРСПЕКТИВИ ВИКОРИСТАННЯ ГЕНОМНОЇ СЕЛЕКЦІЇ В МОЛОЧНОМУ СКОТАРСТВІ

С. Ю. Рубан¹, В. О. Данишин², О. М. Федота³
rubansy@gmail.com, danshin@yandex.ua

¹Інститут розведення і генетики тварин ім. М. В. Зубця НААН,
вул. Погребняка, 1, с. Чубинське, Бориспільський р-н, Київська обл., 08321, Україна

²Інститут тваринництва НААН,
вул. Сьомої Гвардійської армії, 3, смт Кулиничі, Харківський р-н., Харківська обл.,
62404, Україна

³Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,
пл. Свободи, 4, м. Харків, 61022, Україна

Оглядова стаття присвячена аналізу світових досягнень у галузі геномної селекції великої рогатої худоби. Успіхи в секвенуванні геному тварин дозволяють відслідковувати успадковування коротких хромосомних фрагментів за допомогою чіпів низької та високої щільності для розрахунку генетичної цінності тварин. Оскільки фенотипи бугаїв мають набагато більшу точність, ніж корів, референтні популяції складаються насамперед з генотипованих бугаїв, оцінених за потомством. У той же час окремі країни включають до референтних популяцій корів після певної стандартизації їх фенотипів.

Отримані оцінки ефектів великої кількості SNP-маркерів використовуються для прогнозування племінної цінності тварин. Прогноз може здійснюватися відразу після народження тварини, незалежно від наявності даних про продуктивність самої тварини або її родичів. У більшості випадків кінцева оцінка комбінує суму ефектів SNP-маркерів та залишкових полігенних ефектів з результатами традиційної оцінки.

Порівняння різних методів геномної оцінки свідчить про деяку перевагу байєсовських методів при наявності невеликої кількості локусів кількісних ознак (QTL) зі значними ефектами, але на практиці здебільшого використовується геномний BLUP. Геномна оцінка особливо прибуткова в галузі молочного скотарства, оскільки вона дозволяє удвічі знизити генераційний інтервал порівняно з традиційною оцінкою за потомством. Вища надійність оцінок племінної цінності матерів бугаїв компенсує зниження надійності оцінок племінної цінності батьків бугаїв. Вартість генотипування значно нижча за вартість оцінки за потомством. При використанні геномної селекції середньорічний генетичний прогрес може бути збільшений у два рази, навіть якщо інтенсивність відбору залишиться незмінною.

Ключові слова: ГЕНОМНА ОЦІНКА, ЛОКУСИ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК, SNP-МАРКЕРИ, РЕФЕРЕНТНА ПОПУЛЯЦІЯ, ВІДБІР

WORLD EXPERIENCE AND PERSPECTIVES OF GENOMIC SELECTION IN DAIRY CATTLE

S. Ruban¹, V. Danshin², O. Fedota³
rubansy@gmail.com, danshin@yandex.ua

¹Institute of Animal Breeding and Genetics nd. a. M. V. Zubets NAAS,
1 Pogrebnyak str., Chubynske village, Boryspil district, Kyiv region, 08321, Ukraine

²Institute of Animal Husbandry NAAS,
7 Guards Army str., 3, Kulynychi, Kharkiv district, Kharkiv region, 62404, Ukraine

³V. N. Karazin Kharkiv National University,
4 Svobody sq., Kharkiv 61022, Ukraine

The review article is devoted to the world advances in genomic selection of cattle. Advances in animals genome sequencing track the inheritance of chromosomal fragments with low and high density chips to calculate the genetic value of animals. Since the bulls phenotypes are much more accurate than the cows, the reference

population consists mainly of genotyping bulls assessed on progeny. At the same time, in some countries cows are included in the reference population after a certain standardization of their phenotypes.

Assessment of effects of a large number of SNP-markers are used to predict animals breeding values. The prognosis can be carried out immediately after the birth of the animal, regardless of availability about animal or its relatives productivity data. In most cases, the final score is the sum of the effects of the combination of SNP-markers and residual polygenic effects with traditional evaluation results.

Comparison of genomic evaluation methods indicates some advantage of Bayesian methods in the presence of a small amount of quantitative trait loci (QTL) with significant effects, but in practice genomic BLUP is mostly used. Genomic score is particularly profitable in dairy farming because the generation interval is twice lower compared to traditional assessment of offspring. Higher reliability of estimates of bulls mothers breeding values compensates reduced reliability of estimates of bulls fathers breeding values. The cost of genotyping is significantly lower than the cost estimates of offspring. When using genomic selection the average annual genetic progress can be doubled, even if the intensity of the selection remains unchanged.

Keywords: GENOMIC EVALUATION, QUANTITATIVE TRAIT LOCI, SNP-MARKERS, REFERENCE POPULATION, SELECTION

МИРОВОЙ ОПЫТ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОМНОЙ ОЦЕНКИ В МОЛОЧНОМ СКОТОВОДСТВЕ

С. Ю. Рубан¹, В. А. Данишин², А. М. Федота³
rubansy@gmail.com, danshin@yandex.ua

¹Институт разведения и генетики животных им. М. В. Зубца НААН,
ул. Погребняка, 1, пгт Чубинское, Бориспольский р-н, Киевская обл., 08321, Украина

²Институт животноводства НААН,
ул. Седьмой Гвардейской армии, 3, пгт Кулинич, Харьковский р-н., Харьковская обл.,
62404, Украина

³Харьковский национальный университет имени В. Н. Каразина,
пл. Свободы, 4, г. Харьков, 61022, Украина

Обзорная статья посвящена анализу мировых достижений в области геномной селекции крупного рогатого скота. Успехи в секвенировании генома животных позволяют отслеживать наследование коротких хромосомных фрагментов с помощью чипов низкой и высокой плотности для расчета генетической ценности животных. Поскольку фенотипы быков имеют гораздо большую точность, чем коров, референтные популяции состоят главным образом из генотипованных быков, оцененных по потомству. В то же время отдельные страны включают в референтные популяции коров после определенной стандартизации их фенотипов.

Полученные оценки эффектов большого количества SNP-маркеров используются для прогнозирования племенной ценности животных. Прогноз может осуществляться сразу после рождения животного, независимо от наличия данных о производительности самого животного или его родственников. В большинстве случаев конечная оценка комбинирует сумму эффектов SNP-маркеров и остаточных полигенных эффектов с результатами традиционной оценки.

Сравнение различных методов геномной оценки указывает на некоторое преимущество байесовских методов при наличии небольшого количества локусов количественных признаков (QTL) со значительными эффектами, но на практике в большинстве случаев используется геномный BLUP. Геномная оценка особенно прибыльна в отрасли молочного скотоводства, поскольку она позволяет вдвое снизить генерационный интервал по сравнению с традиционной оценкой по потомству. Более высокая надежность оценок племенной ценности матерей быков компенсирует снижение надежности оценок племенной ценности отцов быков. Стоимость генотипирования значительно ниже стоимости оценки по потомству. При использовании геномной селекции среднегодовой генетический прогресс может быть увеличен в два раза, даже если интенсивность отбора останется неизменной.

Ключевые слова: ГЕНОМНАЯ ОЦЕНКА, ЛОКУСЫ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ, SNP-МАРКЕРЫ, РЕФЕРЕНТНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ, ОТБОР

Успіхи в секвенуванні геному молочних та м'ясних порід великої рогатої худоби наприкінці минулого століття започаткували нову еру в селекції сільськогосподарських тварин. Спрямування селекційного процесу у наш час орієнтується не тільки на кількісні показники тваринницької продукції, тобто підвищення продуктивності, відтворної здатності тварин, запобігання інбридингу та накопичення генетичного вантажу, а і на якісні — отримання цільової продукції з урахуванням замовлень переробних підприємств, демографічної ситуації, найбільш поширених захворювань та харчової культури населення країн. Подібні підходи забезпечують вирішення питань не тільки харчової безпеки людини, але і генетичної безпеки тварин та населення, яка є складовою національної безпеки держави в цілому [1].

Для успішної інтеграції нашої країни в європейське співтовариство важливе розуміння напрямків розвитку світової аграрної науки та її тісного зв'язку з виробничими процесами, до яких, безперечно, належить і селекція у тваринництві. Швидка перебудова селекційної роботи на нових принципах стане можливою завдяки свідомому використанню досвіду країн з розвиненим агропромисловим комплексом щодо використання досягнень генетики та геноміки для розвитку сільського господарства і тваринництва зокрема.

Відомо, що більшість господарсько корисних ознак сільськогосподарських тварин, зокрема молочної худоби, є кількісними ознаками з безперервним розподілом. Для описання їх мінливості було запропоновано дві моделі: модель нескінченно малих ефектів (*infinitesimal model*), розроблена Р. Фішером, згідно з якою, велика кількість генів з малими ефектами контролює кількісну ознаку, і модель скінченної кількості локусів [2]. Отримані на сьогодні дані свідчать про те, що існує обмежена кількість локусів кількісних ознак (*Quantitative Trait Locus* — QTL) з великим ефектом і дуже велика кількість локусів з малим ефектом (Рис. 1). Виявлення локусів кількісних ознак є дуже трудомістким процесом і займає досить багато часу.

Так, наприклад, ідентифікування загально-відомого сьогодні гену *DGAT1*, який має значний вплив на вміст жиру в молоці корів, зайняло в цілому 7 років [3].

У 2001 році американськими вченими Т. Н. Е. Meuwissen, В. J. Hayes і М. Е. Goddard теоретично, на основі імітаційного моделювання, було обґрунтовано можливість використання великої кількості генетичних маркерів для розрахунку племінної цінності тварин [5]. У 2007 році, коли стало можливим генотипування тварин за великою кількістю SNP-маркерів при низьких витратах [6], в молочному скотарстві та інших галузях тваринництва ряду країн світу почалася ера геномної селекції. У наш час велика кількість SNP-маркерів дозволяє відслідкувати успадкування коротких хромосомних фрагментів. Чіп *Bovine SNP50[®] BeadChip* (*Illumina*, 2011) з 54001 приблизно рівномірно розподіленими SNP-маркерами став головною інновацією, яка була швидко впроваджена в молочному скотарстві. Зараз він замінений чіпом *Bovine SNP50[®] v.2* з 54609 SNP-маркерами. Після успіху чіпу *Bovine SNP50[®]* у 2010 році компанія *Illumina* реалізувала два додаткові чіпи: чіп з низькою щільністю *Bovine 3K[®]* з 2900 SNP-маркерами та чіп з високою щільністю *Bovine HD[®]* з 777962 SNP-маркерами.

Використання чіпу *Bovine 3K[®]* знизило вартість генотипування, що сприяло залученню до цього процесу корів. Чіп *Bovine HD[®]* використовується в основному для наукових досліджень, що обумовлено його високою вартістю при невеликому збільшенні точності геномної оцінки [7]. У 2011 році чіп

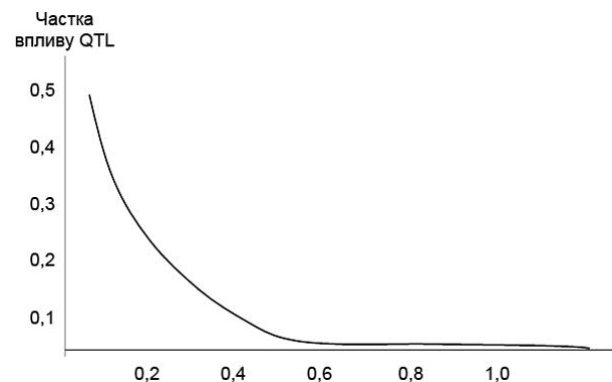


Рис. 1. Вплив QTL на кількісні ознаки молочної худоби в одиницях стандартного фенотипового відхилення [4]

Bovine 3K[®] був заміщений чіпом *Bovine LD*[®] з 6909 SNP-маркерами [8]. Нині він замінений чіпом *Bovine LD*[®] v1.1 з 6912 SNP-маркерами. Крім чіпів компанії *Illumina*, існують також чіпи компаній *Neogen-GeneSeek* — *GGPLD* v2 з 19721 SNP-маркерами, *GGPLD* v3 з 26151 маркерами та *GPHD* з 76879 SNP-маркерами, *Affymetrix Inc.* — *AxiomBos1* з 648875 SNP-маркерами.

Велике різноманіття чіпів обумовило необхідність розробки засобів одночасного включення генотипів різної щільності до геномної оцінки. За умови, що SNP-маркери рівномірно розподілені в геномі, можливе застосування статистичних методів для передбачення (*imputation*) відсутніх маркерів і, відповідно, трансформації генотипів з низькою щільністю маркерів в генотипи з більш високою щільністю.

Геномна селекція потребує визначення так званої референтної (тренінгової або предикторної) популяції тварин, для яких відомі їх фенотипи і генотипи. На основі цих даних розраховуються ефекти генотипів кожного маркера на кількісну ознаку, які потім використовуються для отримання геномних племінних цінностей генотипованих тварин (Рис. 2). Оскільки фенотипи бугаїв, в ролі яких виступають середні значення продуктивності їх дочок, скореговані на середовищні фактори, мають набагато більшу точність, ніж продуктивність корів, референтні популяції складаються насамперед з генотипованих бугаїв, оцінених за потомством. Водночас деякі країни, у тому числі США, до референтних популяцій включають також корів після певної стандартизації їх фенотипів [9].

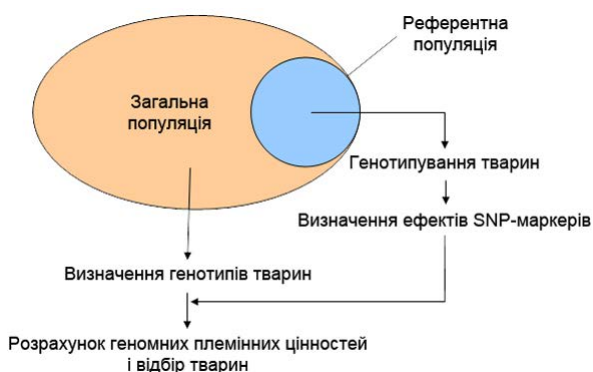


Рис. 2. Загальна схема геномної селекції

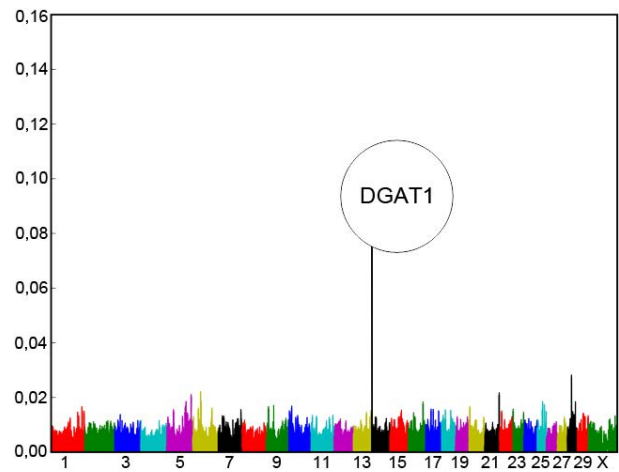


Рис. 3. Розподіл ефектів SNP-маркерів по хромосомах голштинської породи на кількість молочного жиру [14]

Геномна оцінка містить множинну регресію середньої продуктивності дочок кожного бугая референтної популяції на його SNP-генотипи, виражені як число копій одного з алелів. Ефект заміщення цього алеля відображає ефект відповідного хромосомного сегмента. При цьому використовуються змішані лінійні та нелінійні моделі. У наш час запропоновано багато методів геномної оцінки [5, 10–12]. Ці методи різняться між собою за часткою SNP-маркерів, які фактично впливають на фенотип, від невеликої частки до всіх SNP-маркерів, типом розподілу ефектів SNP-маркерів — зазвичай це нормальний розподіл з однаковою або різномірною, гетерогенною дисперсією, та власне методом оцінювання — геномний BLUP, байєсовські методи тощо. У Франції відібрані SNP-маркери групують у гаплотипи по 4–6 маркерів, які включають в оцінку за методом QTL-BLUP [13]. Використання гаплотипів підвищує інформативність SNP-маркерів за рахунок збільшення рівня нерівноваги за зчепленням між кожною групою SNP-маркерів та сусіднім регіоном хромосоми. Порівняння методів свідчить про деяку перевагу байєсовських методів за наявності невеликої кількості локусів кількісної ознаки (QTL) зі значними ефектами, але на практиці здебільшого використовується геномний BLUP.

На Рисунку 3 наведено графік, який відображає ефекти SNP-маркерів на надій молока в референтній популяції голштин-

ської породи США. Цей рисунок подає загальну тенденцію для більшості господарсько корисних ознак: велика кількість хромосомних сегментів детермінує загальний ефект генотипу тварин на ознаку. Цим пояснюється успіх традиційної селекції, яка базувалась на моделі нескінченно малих ефектів успадковування кількісних ознак. Слід зазначити, що у більшості випадків геномна оцінка містить так званий залишковий полігенний ефект, що дозволяє враховувати частку адитивної генетичної дисперсії, яка не враховується SNP-маркерами.

Отримані оцінки ефектів SNP-маркерів, або гаплотипів, використовуються для прогнозування адитивних генетичних (племінних) цінностей тварин, і цей прогноз може здійснюватися навіть одразу після народження тварини, незалежно від наявності даних про продуктивність самої тварини або її родичів. Переважно кінцева оцінка комбінує суму ефектів SNP-маркерів та залишкових полігенних ефектів з результатами традиційної оцінки [10]. Якість таких «геномно посиленних» племінних цінностей (*genomically enhanced breeding values* — GEBV) зазвичай перевіряється у так званих популяціях валідації — спеціальних групах бугаїв — шляхом порівняння їх GEBV-оцінок з фактичною продуктивністю їх дочок з використанням регресійного аналізу [15]. Включення геномної інформації дозволяє підвищити надійність оцінок племінної цінності порівняно з традиційним середньобатьківським індексом на 3–48 % залежно від ознаки [16]. Для ознак молочної продуктивності надійність збільшується в середньому на 25–30 %. Останнім часом при проведенні геномної оцінки все частіше використовують так званий однокроковий геномний BLUP (*single step genomic BLUP*), який дозволяє оптимально комбінувати фенотипові дані, родовід та генотипи тварин за SNP-маркерами, що підвищує точність оцінки [17, 18].

Геномна оцінка особливо прибуткова в галузі молочного скотарства, оскільки вона дозволяє суттєво знизити генераційний інтервал: бугаї можуть використовуватись для штучного осіменіння уже з одно- або дворічного

віку замість 5 років при використанні традиційної оцінки за потомством. Вартість генотипування значно нижча за вартість оцінки за потомством, і вона постійно знижується. Це призвело до широкого застосування генотипування молодих телят. Генотипування корів використовується для відбору ремонтних телиць та майбутніх матерів бугаїв. Станом на сьогодні тільки в США щомісячно проводиться генотипування десятків тисяч тварин. Окрім оцінки племінної цінності, SNP-маркери використовуються для контролю походження, більш точного визначення кровності, розрахунку коефіцієнта інбридингу і спорідненості між тваринами та для інших цілей.

Точність геномної оцінки залежить насамперед від кількості генотипованих бугаїв, оцінених за потомством, які входять до референтної популяції [10, 19]. Це підштовхнуло країни, які впровадили геномну оцінку, до спільного використання генотипів тварин. У Північній Америці США і Канаді спільно використовують генотипи бугаїв і корів, а також співпрацюють з Італією і Великою Британією. У Європі створено консорціум *EuroGenomics*, до якого входять декілька організацій з розведення молочної худоби: *Viking Genetics* (Данія, Фінляндія та Швеція), *UNCEIA* (Франція), *DHV* і *Vit* (Німеччина), *CRV* (Нідерланди), *Conafe* (Іспанія) і *Genomika Polska* (Польща). Кожна організація надає групу із понад 20000 голштинських бугаїв до загальної референтної популяції, що значно підвищує надійність геномних оцінок племінної цінності [20].

У *Таблиці 1* наведено ключові параметри програм геномної селекції по голштинській породі в деяких країнах світу. Основні відмінності між країнами стосуються розміру референтних популяцій, включення до них корів, відносної ціни сперми молодих бугаїв та її використання. Значення надійності геномної оцінки племінної цінності різняться навіть між країнами з близькими за розміром референтними популяціями.

Тільки США, спільно з Канадою, і Австралія включають до референтних популяцій корів. Деякі країни (наприклад, Франція)

Таблиця 1

Основні параметри програм геномної селекції в деяких країнах

Параметр	Австралія	Ірландія	Нова Зеландія	Франція	Німеччина	Нідерланди	Данія–Швеція–Фінляндія	США–Канада
Рік початку геномної оцінки	2008	2009	2008	2008	2009	2007	2008	2008
Рік, коли геномна оцінка набула статусу офіційної	2011	2009	2008	2009	2010	2010	2011	2009
Кількість бугаїв у референтній популяції, голів	4364	5000	5503	25000	25050	24504	25000	20822
Надійність геномної оцінки за індексом економічної цінності, %	55	54	55	65	67	62	55-60	77
Надійність геномної оцінки за кількістю молочного білка, %	65	61	55	65	73	68	63	72
Число корів, включених до референтної популяції, голів	13851	дані відсутні	дані відсутні	дані відсутні	0	0	дані відсутні	34008
Число бугаїв, оцінених за потомством, голів	271	50	200	0	400	140	175	2000
Число молодих генотипованих бугаїв, щорічно, голів	455	4000	2000	8300	13000	2500	1800	18744
Вік молодих бугаїв при початку їх використання, міс.	16	24	14	16	15	18	17	12
Число молодих бугаїв з геномною оцінкою серед 20 бугаїв, найкращих за індексом економічної цінності, голів	15	10	20	18	20	16	18	20
Частка бугаїв з геномною оцінкою, %	9	50	35	60	50	40	70	47

вже не використовують програм оцінки за потомством або проводять таку оцінку на значно меншій кількості молодих бугаїв (Німеччина). Найбільш значущою тенденцією є швидке збільшення частки сперми молодих бугаїв, які мають лише геномну оцінку племінної цінності.

Від 2010 року у Північній Америці з впровадженням чіпу *Bovine 3K*[®], а з 2011 року — у Європі з впровадженням чіпу *Bovine LD*[®] поширилося генотипування корів на рівні стад, і число генотипованих корів швидко зростає. Це дозволяє підвищити ефективність відбору в межах стада, особливо у поєднанні з використанням сексованої сперми, поліпшити менеджмент ремонтних телиць, контроль походження.

Як і у випадку традиційних генетичних оцінок, *Interbull* відіграє свою роль у міжнародному порівнянні геномних оцінок [21].

Перш за все, геномні оцінки племінної цінності повинні пройти тести валідації для того, щоб їх визнавали на міжнародному рівні [15]. Далі *Interbull* розробив і продовжує вдосконалювати оцінки молодих голштинських бугаїв за методом геномної оцінки у розрізі країн (геномний MACE).

Впровадження геномної селекції призвело до суттєвого перегляду традиційних селекційних програм. Дослідження показали [22], що при використанні геномної селекції середньорічний генетичний прогрес може бути збільшений вдвічі, навіть якщо інтенсивність відбору залишиться незмінною (Табл. 2).

Порівняно з традиційною оцінкою за потомством, середній генераційний інтервал може бути зменшений удвічі і вища надійність оцінок племінної цінності матерів бугаїв компенсує зниження надійності оцінок племінної цінності батьків бугаїв.

Таблиця 2

Приклад розрахунку щорічного генетичного прогресу при використанні традиційної селекційної програми (на основі традиційної оцінки по потомству, Т) та селекційної програми на основі геномної оцінки (Г) [22]

Шлях добору	Тип селекційної програми	Частка добору, %	Інтенсивність добору, i	Точність добору, r	Генераційний інтервал, років
Батьки бугаїв	Т	5	2,06	0,99	6,50
	Г			0,75	1,75
Батьки корів	Т	20	1,40	0,75	6,0
	Г			0,75	1,75
Матері бугаїв	Т	2	2,42	0,60	5,0
	Г			0,75	2,0
Матері корів	Т	85	0,27	0,50	4,25
	Г			0,50	4,25
$\Delta G/\sigma_g$	Т	0,22			
	Г	0,47			

У Таблиці 3 наведено показники середнього віку бугаїв молочних порід при початку їх використання для штучного осіменіння та середній вік предків цих бугаїв при їх народженні в США. Середній вік бугаїв при початку їх використання для штучного осіменіння залишився практично незмінним — на рівні приблизно 16,3 місяців, тоді як вік їх батьків значно змінився, особливо після 2010 року. Найбільш значущим було зменшення віку батьків — з 7,2 до 3,6 міся-

ців, батьків батьків — з 14,0 до 9,6 місяців, і матерів батьків — з 11,6 до 7,3 місяців.

За даними низки науковців [24], частка синів, отриманих від молодих бугаїв віком від 0,8 до 3,9 місяців, які використовуються для штучного осіменіння корів, з 2008 по 2012 роки збільшилася з 1 % до 81 %. У період з 2000 по 2012 роки спостерігається чітка тенденція до зменшення генераційних інтервалів по чотирьох шляхах відбору: для батьків бугаїв — з 7,1 до 4,4 року, для мате-

Таблиця 3

Середній вік бугаїв молочних порід при початку їх використання для штучного осіменіння та середній вік предків цих бугаїв при їх народженні в США, місяців [23]

Рік	Бугай	Батько	Мати	Батько батька	Мати батька	Батько матері	Мати матері
2005	16,5	6,8	4,5	13,5	10,7	11,1	8,6
2006	16,6	6,9	4,4	13,6	11,3	11,1	8,5
2007	16,6	6,7	4,3	13,3	11,4	11,1	8,6
2008	16,7	6,8	4,2	13,1	10,8	11,1	8,5
2009	16,7	7,4	3,9	13,6	11,3	10,7	7,8
2010	15,9	7,2	3,9	14,0	11,6	10,7	7,8
2011	15,8	5,9	4,0	12,7	9,8	10,9	7,8
2012	16,4	4,8	3,7	11,4	8,6	10,8	7,3
2013	15,9	3,6	3,2	9,6	7,3	9,5	6,7

рів бугаїв — з 4,6 до 3,8 року, для батьків корів — з 6,7 до 5,5 року і для матерів корів — з 4,0 до 3,6 року. Частка молодих бугаїв, яких використовують для штучного осіменіння корів, у період з 2007 по 2012 роки збільшилася з 28,5 % до 50,9 %.

Важливою перевагою геномної селекції є можливість проведення оцінки та відбору тварин за ознаками, облік яких не може проводитися у великих масштабах з економічних або організаційних причин, але можливий у референтних, обмежених за розміром популяціях. До таких ознак належать детальний склад молока [25, 26], ознаки здоров'я — захворювання кінцівок, порушення метаболізму, ефективність використання корму та інші [27].

Висновки

Завдяки об'єднаним зусиллям фахівців різних країн світу отримані результати численних досліджень довели ефективність використання геномних оцінок у практиці молочного скотарства. Переваги геномної селекції дозволяють стрімко розвивати та поліпшувати основні світові комерційні породи.

Перспективи досліджень. Першочерговим напрямом подальшого розвитку та реформування системи тваринництва в Україні сьогодні є не тільки інтеграція у світове співтовариство та використання наявних методів геномної оцінки тварин, а й створення системи національної генетичної оцінки тва-

рин для розвитку наявних порід, поліпшення якості продукції молочних виробників та істотного збільшення участі країни у світовій торгівлі.

1. Ruban S. Y., Fedota O. M. The directions of selection organization in the dairy and beef cattle breeding of Ukraine. *Breeding and Genetics*. 2013, N 47, pp. 5–13. (in Ukrainian)

2. Fischer R. A. The correlation between relatives: the supposition of mendelain inheritance. *Transactions of the royal society of Edinburgh*. 1918, vol. 52, 399 p.

3. Grisart B., Coppieters W., Farnir F., Karim L., Ford Ch., Berzi P., Cambisano N., Mni M., Reid S., Simon P., Spelman R., Georges M., Snell R. Positional Candidate Cloning of a QTL in Dairy Cattle: Identification of a Missense Mutation in the Bovine DGAT1 Gene with Major Effect on Milk Yield and Composition. *Genom Res*. 2002, vol. 12, p. 222.

4. Hayes B. J., Goddard M. E. The distribution of the effects of genes affecting quantitative traits in livestock. *Genet. Sel. Evol.* 2001, vol. 33, p. 209.

5. Meuwissen T. H. E., Hayes B. J. Goddard M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*. 2001, vol. 157, p. 1819.

6. Matukumalli L. K., Lawley C. T., Schnabel R. D., Taylor J. F., Allan M. F., Heaton M. P., O'Connell J., Moore S. S., Smith T. P., Sonstegard T. S., Van Tassell C. P. Development and characterization of a high density SNP genotyping assay for cattle. *PLoS ONE*. 2009, N 4, e 5350.

7. Van Raden P. M., Olson K. M. Null D. J., Hutchison J. L. Harmful recessive effects on fertility detected by absence of homozygous haplotypes. *J. Dairy Sci.* 2011, vol. 94, p. 6153.

8. Boichard D. Brochard M. New phenotypes for new breeding goals in dairy cattle. *Animals*. 2012, N 6, p. 544.

9. Wiggans G. R., Van Raden P. M., Cooper T. A. The genomic evaluation system in the United States:

past, present, future. *J. Dairy Sci.*, 2011, vol. 94, p. 3202.

10. Van Raden P. M., Van Tassell C. P., Wiggans G. R., Sonstegard T. S., Schnabel R. D., Taylor J. F., Schenkel F. Invited review: Reliability of genomic predictions for North American Holstein bulls. *J. Dairy Sci.* 2009, vol. 92, p. 16.

11. Verbyla K. L., Hayes B. J., Bowman P. J., Goddard M. E. Accuracy of genomic selection using stochastic search variable selection in Australian Holstein Friesian dairy cattle. *Genet. Res.* 2009, vol. 91, p. 307.

12. Croiseau P., Legarra A., Guillaume F., Fritz S., Baur A., Colombani C., Robert-Granié C., Boichard D., Ducrocq V. Fine tuning genomic evaluations in dairy cattle through SNP pre-selection with Elastic-Net algorithm. *Genet. Res.* 2011, vol. 93, p. 409.

13. Boichard D., Guillaume F., Baur A., Croiseau P., Rossignol M. N., Boscher M. Y., Druet T., Genestout L., Colleau J. J., Journaux L., Ducrocq V., Fritz S. Genomic selection in French dairy cattle. *Animal Prod. Sci.*, 2012, vol. 52, p. 115.

14. Cole J. B., Van Raden P. M., O'Connell J. R., Van Tassell C. P., Sonstegard T. S., Schnabel R. D., Taylor J. F., Wiggans G. R. **Distribution and location of genetic effects for dairy traits.** *J. Dairy Sci.* 2009, vol. 92, p. 2931.

15. Mäntysaari E., Liu Z., Van Raden P. Interbull validation test for genomic evaluations. *Interbull Bulletin.* 2011, N 41, p. 17.

16. Wiggans G. R., Cooper T. A., Van Raden P. M., Cole J. B. Adjustment of traditional cow evaluations to improve accuracy of genomic predictions. *J. Dairy Sci.* 2011, vol. 94, p. 6188.

17. Misztal I., Legarra A., Aguila I. Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *J. Dairy Sci.* 2009, v. 92, p. 4648.

18. Christensen O. F., **Lund M. S. Genomic prediction when some animals are not genotyped.** *Genet.*

Sel. Evol. 2010, vol. 42, p. 2.

19. Liu Z., Seefried F. R., Reinhardt F., Rensing S., Thaller G., Reents R. Impacts of both reference population size and inclusion of a residual polygenic effect on the accuracy of genomic prediction. *Genet. Sel. Evol.* 2011, vol. 43, p. 19.

20. Lund M. S., de Roos A. P. W., de Vries A. G., Druet T., Ducrocq V., Fritz S., Guillaume F., Guldbrandsen B., Liu Z., Reents R. Common reference of four European Holstein populations increase reliability of genomic predictions. *Genet. Sel. Evol.* 2011, vol. 43, p. 43.

21. Dürr J., Philipsson J. International cooperation: the pathway for cattle genomics. *Animal Frontiers.* 2011, N 2, p. 16.

22. Schaeffer L. R. Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *J. Anim. Breed. Genet.* 2006, vol. 123, p. 218.

23. Norman H. D., Wright J. R., Hutchinson J. I., Mattison J. M. Selection changes in the United States due to genomics. *Interbull Bulletin.* Berlin, 2014, N 48, p. 20.

24. Hutchison J. L., Cole J. B., Bickhart D. M. Use of young bulls in the United States. *J. Dairy Sci.* 2014, vol. 97, p. 3213.

25. Soyeurt H., Dardenne P., Dehareng F., Lognay G., Veselko D., Marlier M., Bertozzi C., Mayeres P., Gengler N. Estimating fatty acid content in cow milk using mid-infrared spectrometry. *J. Dairy Sci.* 2006, vol. 89, p. 3690.

26. Egger-Danner C., Cole J. B., Pryce J. E., Gengler N., Heringstad B., Bradley A., Stock K. F. Invited review: overview of new traits and phenotyping strategies in dairy cattle with a focus on functional traits. *Animal.* 2015, N 9, p. 191.

27. Boichard D., Chung H., Dasonneville R., David X., Eggen A., Fritz S., Gietzen K. J., Hayes B. J., Lawley C. T., Sonstegard T. S. Design of a bovine low-density SNP array optimized for imputation. *PLoS ONE.* 2012, N 7, e 34130.