

УДК 636.082.12:575.1/2

Б.Є. ПОДОБА, О.Д. БІРЮКОВА

*Інститут розведення і генетики тварин УААН*

## **ПОЛІМОРФІЗМ ЕРИТРОЦИТАРНИХ АНТИГЕНІВ І ГЕНЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ В ПОПУЛЯЦІЯХ ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ**

---

*Розглянуто питання використання інформації про групи крові в скотарстві та методичні підходи щодо застосування імуногенетичних маркерів для комплексного аналізу й оцінки племінних ресурсів і генотипів тварин. Висвітлено закономірності генетичних процесів за різних методів розведення худоби.*

**Велика рогата худоба, генетичні процеси, генотип, еритроцитарні антигени, імуногенетичний аналіз**

Популяційна генетика вперше знайшла застосування при дослідженні природних популяцій, а на сільськогосподарських тваринах дала змогу поставити селекцію на наукову основу. В арсеналі селекціонера з'явилися методи генетичної характеристики популяцій, прогнозування ефекту селекції, планування селекційної роботи в стадах і великих масивах худоби [1].

Істотним доповненням популяційної генетики стають імуногенетичні методи. Окрім контролю достовірності походження, імуногенетичні дослідження знайшли широке застосування при вивченні генофонду та оцінці племінних ресурсів, при аналізі генетичної структури популяцій, що селекціонуються [2, 3].

Оцінка популяцій худоби за еритроцитарними антигенами дає змогу деталізувати уявлення про специфічні риси генофонду і генетичні процеси на різних етапах селекційної роботи [4].

Поліморфізм еритроцитарних антигенів можна розглядати як ілюстрацію одного з фундаментальних постулатів генетики щодо рушійної сили спадкового поліморфізму стосовно до

© Б.Є. Подоба, О.Д. Бірюкова, 2008

Розведення і генетика тварин. 2008. Вип. 42.

мікроеволюційних процесів на популяційному рівні [5–7]. Він не тільки дає матеріал для природного відбору на кожному етапі існування популяції, а й створює необхідний внутрішньовидовий мобілізаційний резерв мінливості [8, 9]. Поліморфізм виступає в ролі механізму, який забезпечує пристосованість популяції до періодичної зміни умов існування і забезпечує підтримання динамічної рівноваги завдяки генетичному гомеостазу, що дає змогу пристосовуватись до зовнішнього середовища [10, 11].

Накопичення в популяції мінливості з точки зору преадаптації забезпечує виживання частини популяції при епідеміях і епізоотіях завдяки наявності у неї імунітету до даного захворювання, а саму преадаптацію слід розглядати як один з механізмів еволюції адаптацій [12, 13]. Згідно з концепцією преадаптації поліморфізм є одним з джерел тих ознак, які до деякого часу залишаються відносно або повністю неадаптивними. С. Оно [14] вважає, що існує закон, згідно з яким поліморфізм народжує ще більший поліморфізм, тобто події подібні мутаціям набагато частіше відбуваються в статевих клітинах гетерозиготних особин, ніж гомозиготних. Тому нейтральність до відбору та адаптаційна рівнозначність алейних форм ще не свідчать про те, що їхнє виникнення абсолютно випадкове й автономне, оскільки існує взаємозв'язок між гетерозиготністю популяцій за поліморфними системами і ступенем мінливості їх як за кількісними, так і якісними ознаками. Тому поліморфізм дає змогу вивчати реальні генетичні процеси, що відбуваються в популяціях, і давати їм інтегральну оцінку [15].

Саме з такої позиції доцільно розглядати еволюційну роль поліморфізму еритроцитарних антигенів, яку слід розглядати не лише у серологічному аспекті, а і в плані їхньої локалізації в спадковому апараті, тобто в хромосомах схожих як за структурою, так і за функцією в організмі відповідно до записаної в них генетичної інформації.

На сучасному етапі вивчення генома великої рогатої худоби значну роль у його пізнанні відіграють дослідження специфіки антигенів еритроцитів у цього виду тварин. Вагомого значення набуває вивчення груп крові у великої рогатої худоби у зв'язку з роботами із складання генної карти [16].

У практиці селекційно-племінної роботи в скотарстві України імуногенетичні методи знайшли найбільш широке застосування для експертизи походження племінних тварин, яке забезпечує достовірність їхніх родоводів. У процесі контролю достовірності походження здійснювався імуногенетичний аналіз, результати якого створювали інформаційне підґрунтя для проведення поглиблених досліджень з генетики, селекції та розведення великої рогатої худоби. Останні дослідження стали елементом генетико-селекційного моніторингу, в якому значна увага приділяється оцінці генетичної ситуації й аналізу генетичних процесів у популяціях великої рогатої худоби [17].

При проведенні таких досліджень застосовуються два методичних підходи. Перший передбачає аналіз популяцій і субпопуляцій на певних етапах їхнього розвитку шляхом вивчення особливостей розподілу маркерів у статичі. Другий підхід полягає в спостереженні за генетичними маркерами і тим спадковим матеріалом, що вони маркуюють у динаміці, тобто за рухом генетичної інформації з покоління в покоління.

При реалізації першого підходу в основному застосовують методи, які розроблені для дослідження генетичних процесів у природних популяціях і базуються на розрахунках частот генів. Показник частоти генів є провідним генетико-популяційним параметром, який дає змогу дати кількісну оцінку генетичним процесам на популяційному рівні [6].

Найбільший обсяг робіт припадає на дослідження генетичної структури порід та інших груп тварин. Цими дослідженнями накопичено об'єктивну інформацію, завдяки якій можна аналізувати генетичні процеси за різних методів розведення тварин. Зокрема, теоретичне і практичне значення мають дані щодо відхилення від теоретично очікуваного розподілу маркерів [18–20], які висвітлюють закономірності генетичних процесів при інбридингу [21, 22].

За розподілом альтернативних алелів груп крові в потомстві окремих плідників зазначено випадки переважного успадкування дочками або синами одного з алелів системи В [23–25]. Установлено, що частіше від теоретично очікуваної частки різних генотипів формуються ті, блоки алелів яких контролюють синтез різних антигенів [26]. Ці особливості успадкування алелів В-локу-

су пов'язують з наслідками презиготичного відбору, який зумовлений різним ступенем поєднуваності гамет батьків.

Презиготичний відбір – це лише одна з форм природного відбору, який впливає на формування генетичної структури популяцій, що селекціонуються. Про існування таких процесів на гаметичному рівні свідчать дані про незбалансованість кількості нащадків за їхньою схожістю з генотипом батька чи матері [27]: у 230 сім'ях спостерігали в 133 випадках схожість генотипів нащадків з генотипами матері і в 97 – з батьком.

В іншому дослідженні [28] спостерігали переважне успадкування одного з альтернативних алелів бугая Адема 469 у синів (53,9%) при порівнянні з дочками (44,9%). Крім презиготичного відбору до механізмів відхилення від теоретично очікуваного розподілу батьківських алелів у потомстві найчастіше відносять переваги гетерозигот над гомозиготами.

Усі гіпотези щодо природи гетерозису – наддомінування, домінування, генетичного балансу, компенсаційної перебудови генотипів при застосуванні інбридингу – дають підстави очікувати, що гетерозиготність за маркерами може бути пов'язана з ефектом гетерозису.

Дослідження такого плану мають як теоретичне, так і практичне значення, яке набуває ще більшої ваги при створенні і вдосконаленні порід великої рогатої худоби з використанням поліпшувальних порід.

Відтворна здатність – це ознака, яка має неадитивне успадкування, у зв'язку з чим рядом дослідників встановлено прямий вплив на неї гетерозиготності за системами груп крові [29–31].

На австрійській рябій худобі показано, що з підвищенням рівня гетерозиготності за 13 системами від 35 до 55% міжотельний період зменшився від 407 до 392 днів [32]. Гетерозиготність бугаїв за низкою локусів груп крові позитивно впливає на запліднюваність корів [33]. Відзначено вплив гетерозиготності за групами крові на тривалість сервіс-періоду у корів [34, 35].

Доведено вплив гетерозиготного стану факторів і алелів на відтворювані ознаки. Плам [36] встановив, що при зменшенні у батьків кількості антигенів, які не збігаються, знижується виживання нащадків. Мітчерліх [37] відзначив, що гетерозиготний стан факторів крові супроводжується підвищеною заплі-

днювальною здатністю бугаїв-плідників. У наступних дослідженнях на тваринах різних порід було доведено, що зростання антигенних відмінностей між батьківськими парами сприяє підвищенню заплідненості телиць та корів [38–40]. У м'ясної худоби таку закономірність визначив Г.О. Цілуйко [41].

Поряд з залежністю запліднювальної здатності від гетерогенності парувальних за антигенами груп крові в деяких дослідженнях спостерігали позитивний вплив відмінностей між батьківськими парами на розвиток молодняка [42, 43]. При цьому Н.Є. Чернякова відзначила, що із ступенем відмінностей між батьками за еритроцитарними антигенами пов'язані ембріональна швидкість росту та рівень продуктивності тварин.

До проблем поєднуваності батьківських пар за факторами груп крові і за показниками відтворної здатності можна віднести і взаємовідносини між плодом та матір'ю, тобто імунологічний аспект розвитку ембріона. Загальнобіологічне значення цієї проблеми полягає в тому, що ембріон несе на своїх клітинах крім материнських і батьківські антигени, які для матері є чужорідними. В ембріогенезі діють механізми, що захищають плід від впливу антигенів, які він отримав від батька [44]. Особливого теоретичного і практичного значення ця проблема набуває в зв'язку з трансплантацією ембріонів з чужорідним материнським набором антигенів. До одного з факторів ембріональної загибелі відносять несумісність матері і плода за групами крові [45]. Але ця гіпотеза на великій рогатій худобі не набула свого розвитку. Взаємодія плода і матері за антигенами впливає на тривалість ембріонального розвитку [46].

Генетичний механізм зазначених зв'язків, очевидно, має маркерну природу, тобто відмінності за антигенами прямо відображають відмінності за іншими генами. Але крім маркерного ефекту ступінь схожості батьків за антигенами впливає на відмінності між плодом і організмом матері, тобто зумовлює той чи інший ступінь їхньої сумісності або гетероспецифічності тільності. Про вплив саме гетероспецифічності тільності на ембріональний та постембріональний розвиток свідчать дані, одержані в племзаводі "Олександрівка" і підсобному господарстві "Чайка" [47].

Збільшення відмінностей між організмом матері і плодом від 0–3 до 8–12 антигенів супроводжувалось скороченням ембріонального періоду на 4,5 дня, а жива маса в 6-місячному віці була на 23,7 кг більша ( $P > 0,999$ ). У підсобному господарстві "Чайка" ці відмінності спостерігали в основному за живою масою. Вони досягали 11,9 кг ( $P > 0,99$ ).

Про стимулюючий вплив антигенних взаємовідносин між організмом матері і плодом на розвиток останнього свідчать також дані Г.І. Оноприч [48]. При вивченні динаміки живої маси молодняку, одержаного від інбредних і аутбредних паруваль, вона встановила, що за всіх типів підбору жива маса збільшується при зменшенні схожості батьківських пар за антигенами груп крові.

У аутбредного потомства відмінності між групами з різною гетероспецифічністю тільності в різні вікові періоди становили від 6 до 15 кг і були невірогідні. У інбредного молодняку відмінності між групами досягали від 2,6 кг при народженні до 25,3 кг у 18-місячному віці.

Про неоднаковий характер впливу антигенних відмінностей батьків на індивідуальний розвиток нащадків свідчать дані Г.О. Цілуйко [41], одержані у м'ясної худоби. Так найвищу живу масу у 8-місячному віці мали бички, одержані від батьків з середньою (0,25–0,35) антигенною схожістю, а у теличок цей показник був найбільшим при найменшій антигенній схожості (0,14–0,24).

Стимулюючий вплив відмінностей між організмом матері і плодом на процеси реалізації генетичної інформації в онтогенезі ми відносимо до інтегральних властивостей генома, які за В.Г. Шахбазовим [49] визначають гетерозисний ефект, неспецифічну стійкість і вікові зміни. Одним з проявів цього впливу можна вважати перевагу за надоем на 282–838 кг корів, які одержано від більш гетероспецифічних тільностей.

Отже, збільшення відмінностей між батьками за еритроцитарними антигенами позитивно впливає на запліднюваність корів, розвиток і продуктивність одержуваного приплоду. Тому при складанні планів підбору плідників до маточного поголів'я окремих стад доцільно враховувати їхні типи крові, плануючи ротацію так, щоб забезпечити підвищену диференціацію між

бугаями, яких послідовно використовують у цих стадах. Зазначену вимогу можна задовольнити ротацією плідників з урахуванням їхньої належності до ліній за умови достатньої диференціації останніх за групами крові.

З іншого боку, е взагалі підстава вважати, що важливе завдання застосування імуногенетичних маркерів – це повторення генотипів видатних тварин, одержання препотентних плідників [50].

За спрямованого підбору для одержання корів-рекордисток використання імуногенетичних критеріїв підбору (за алелями В системи) дає змогу одержати тварин, які на 60–70% переважають середні показники стада [51].

При проведенні спрямованої селекційної роботи, використанні обмеженої кількості плідників досить часто спостерігається незбалансованість заводських стад за генотипами, утворюваними алелями поліморфних систем. Особливо яскраво це виявляється за інтенсивного використання плідників з алелями, частота яких у стаді невелика.

Це підтверджується результатами аналізу генетичної структури 22 племінних стад різних порід за двоалельною системою F груп крові [52]. Установлено, що в усіх породах частота алеля F вища, ніж алеля V. При цьому в стадах, де створювалась українська червоно-ряба порода, частота F коливається від 0,786 до 0,934, а в стадах чорно-рябої худоби – від 0,740 до 0,944. Найменша частота алеля F і відповідно найбільша частота V в стадах аборигенних сірої і білоголової українських порід (V досягає частоти 0,297 у стаді племзаводу "Поливанівка" і 0,339 – в "Антонінах").

При аналізі розподілу генотипів визначено, що в 13 стадах їхня фактична кількість суттєво не відрізняється від теоретично очікуваної. Суттєву невідповідність (при  $P > 0,99$ ) фактичного теоретично очікуваному розподілу генотипів зафіксовано в 6 стадах. При цьому у всіх спостерігається дефіцит гетерозигот FV і надлишок гомозигот VV. Найбільша незбалансованість спостерігається в стаді племзаводу "Терезине" ( $\chi^2 = 75,3$ ), де дефіцит генотипів FV досягає 0,125, а гомозигот VV на 0,063 більше їхньої очікуваної частоти. Основним фактором незбалансованості стада племзаводу "Терезине" є досить інтенсивне

використання на ньому гомозиготного за алелем V плідника Суддина 1698624. Отже, незбалансованість цього стада цілком закономірне явище, а алель V у даному разі маркірує цінний спадковий матеріал родоначальника лінії Суддина. Саме однією із специфічних рис цієї лінії є висока частота алеля V.

Слід зауважити, що в багатьох дослідженнях оцінка збалансованості не має конкретної спрямованості, а відіграє роль шаблонного загальноприйнятого засобу характеристики популяцій, що вивчаються. Селекційно-генетична інтерпретація одержуваних при цьому результатів досить часто відсутня.

Робертсон [53] зазначив помилковість того, що на співвідношенні генотипів і їхній відповідності генетичному розподілу за Харді-Вайнбергом інколи ґрунтуються висновки щодо більш високої життєздатності гетерозигот. Адже при селекції, коли використовується обмежена кількість відібраних плідників, такі відхилення в невеликих популяціях свійських тварин закономірні.

Необхідно підкреслити, що всі популяції великої рогатої худоби, які селекціонуються, не панміктичні, адже в них відсутнє вільне схрещування, кількість самців різко обмежена, як правило, здійснюється спрямований відбір і підбір. Крім того, в заводських стадах, як правило, аналізуються групи різних за віком тварин, одержаних від послідовно використовуваних у них плідників. Генотипи останніх за алелями спадково зумовлених поліморфних систем інколи можуть суттєво відрізнитись від генофонду стад і генотипів їхнього маточного складу. Саме незбалансованість, невідповідність розподілу генотипів закону Харді-Вайнберга повинна бути не винятком, а нормою. Тому специфіка їхніх генотипів за генами поліморфних систем може дуже помітно впливати на розподіл генотипів, співвідношення гомозиготних і гетерозиготних особин та загальний рівень гомозиготності за тими чи іншими локусами.

Так при вивченні типів трансферину в стаді радгоспу "Христинівський" було відзначено вірогідний надлишок гетерозигот [54]. Зумовлений він підвищеною концентрацією гена E, який індукований в стадо бугаєм Апельсином 3500. Цей плідник значно вплинув на стадо, залишив багато дочок і став родоначальником заводської лінії. За трансфериновим локусом його



генотип АЕ, тому абсолютна більшість його дочок (94%) були гетерозиготами типу AD, DE, АЕ, а фактичний розподіл генотипів у стаді вірогідно відрізнявся від теоретично очікуваного ( $\chi^2 = 55$ ,  $P < 0,001$ ).

Наведені дані свідчать, що за спадково зумовленими поліморфними системами аналізувати генетичні процеси в заводських і товарних стадах худоби слід з урахуванням конкретних генотипів плідників. Дещо інші особливості генетичної структури притаманні локальним породам.

Характеризуючи спільні для всіх локальних порід особливості їх за групами крові, можна відзначити значну різноманітність у них антигенних факторів і алелів системи В. Не зважаючи на тривале розведення в закритих і досить обмежених за чисельністю масивах, вони зберегли високу мінливість.

Одночасно привертає увагу той факт, що в сірій українській і сірій угорській породах спостерігали дефіцит тварин, гомозиготних за алелями системи В. У світлі цих даних можна вважати, що при збереженні генофонду малочисельних порід перебільшується небезпека їхньої швидкої гомозиготації і зниження внаслідок цього життєздатності тварин. Тому головним завданням стає збереження специфічного для таких порід спадкового матеріалу. Отже, головним завданням у роботі з локальними, малочисельними породами слід вважати оцінку їхніх специфічних особливостей. До методів такої оцінки слід віднести їхній аналіз за спадково зумовленими поліморфними системами, в тому числі і групами крові.

Уявлення про генетичні процеси, пов'язані з відмінностями спадкового матеріалу, що маркірується різними алелями, дає спостереження за алелями і тим спадковим матеріалом, що вони маркірують, у динаміці, тобто за рухом генетичної інформації з покоління в покоління [55].

Кількісну оцінку розподілу батьківських і материнських алелів дає коефіцієнт їхньої елімінації.

Більшість моделей розподілу спадкової інформації в мейозі і при заплідненні базується на припущенні про випадковий, імовірнісний характер перекомбінування й об'єднання генетичного матеріалу. Водночас одержано дані щодо існування механізмів, які сприяють упорядкуванню генетичної мінливості.

До них відносять презиготичну селекцію, пов'язану з участю в формуванні фенотипу гамети не тільки диплоїдного (премейотичного) набору хромосом, але і гаплоїдного (постмейотичного). Існування таких процесів доведено як при сперматогенезі [56, 57], так і на стадії оогенезу [58]. В останньому разі при визріванні ооцитів деякі, мабуть більш життєздатні набори хромосом, частіше інших переходять в яйцеклітину.

Дією саме таких механізмів можна пояснити переважне успадкування материнських алелів у родинах племзаводу "Тростянець" [59]. Хоч в окремих родинах вірогідність таких відхилень невисока, але при об'єднанні даних по всіх родинах їхнє співвідношення становило 220 і 114. Це суттєве відхилення від імовірного розподілу, яке високовірогідне ( $\chi^2 = 16,8$ ,  $P > 0,999$ ).

Зазначені особливості передачі алелів у родинах було покладено в основу розвитку уявлення про те, що в популяціях великої рогатої худоби відбуваються генетичні процеси, які сприяють збереженню генетичного матеріалу, що його вносять матері [60]. Їх не можна віднести на рахунок того, що материнські хромосоми несуть кращі, більш адаптовані гени, перевага яких має місце на рівні організму. Адже алелі, які маркуюють ідентичні хромосоми, різною мірою елімінуються в потомстві бугаїв і корів. Хоча у деяких бугаїв є відхилення від вірогідного розподілу материнських та батьківських алелів серед їхніх нащадків, проте вони не носять систематичного характеру.

Зазначені відхилення в успадкуванні материнських алелів ми пояснюємо припущенням, що в оогенезі діють механізми, які визначають переважне перетворення в яйцеклітину тих продуктів поділу ооцитів, які несуть материнські хромосоми. Враховуючи, що оогенез супроводжується реалізацією деякої частини генетичної інформації, можна вважати, що саме вона визначає перетворення в ході мейозу клітин (тетрад) у редукційне тільки або в підготовлене до запліднення яйце.

Цю особливість поведінки генетичного матеріалу в оогенезі можна віднести до одного з механізмів природного відбору на гаметичному рівні.

Безперечно, найбільший тиск відбору відчувають чоловічі статеві клітини, тому що сам процес сперматогенезу забезпечує

більшу різноманітність унаслідок утворення з кожного первинного сперматоцита чотирьох різних сперматозоїдів.

Доведено можливість відбору на рівні гамет, коли їхня фенотипна нерівнозначність встановлюється гаплоїдним набором хромосом [57]. Презиготична селекція може впливати на генетичні процеси в популяції та на їхню еволюцію. Впливом презиготичного відбору насамперед пояснюються випадки непропорційного розподілу маркерних алелів у деяких плідників.

Особливого значення набуває інформація про успадкування маркерів при аналізі генетичних процесів при інбридингу. Аналізуючи генетичні процеси, які супроводжують інбридинг, Г.І. Оноприч [48] визначила, що споріднені парування сприяли консолідації інбредної групи тварин завдяки підвищенню частоти маркерних алелів плідників-поліпшувачів англської породи.

Виходячи з аналізу конкретних паруваль, в яких одержано інбредне потомство, очікували 18,7% гомозиготних тварин за алелями системи В груп крові, а фактично одержали 15,8%, що свідчить про спрямованість процесів природного відбору на збереження гетерозиготності.

Такі самі процеси характерні для стада сірої української породи племзаводу "Поливанівка". В цілому по стаду очікували одержання 28% гомозигот за алелями системи В груп крові. Фактично було одержано лише 18%.

Вивчення генетичних процесів, що відбуваються при застосуванні різних методів розведення, дає можливість більш обґрунтовано планувати загальний напрям селекції, приймати рішення щодо відбору потрібних генотипів та програмувати їхнє одержання шляхом здійснення спрямованого підбору.

1. *Эйснер Ф.Ф., Власов В.И., Подоба Б.Е.* Генетические проблемы селекции крупного рогатого скота // Вестн. с.-х. науки. – 1985. – № 3. – С. 73–80.

2. *Подоба Б.Є., Качура В.С., Дідик М.В.* Генетична експертиза у скотарстві. – К.: Урожай, 1991. – 176 с.

3. *Генетика, селекция и биотехнология в скотоводстве* / М.В. Зубец, В.П. Буркат, Ю.Ф. Мельник и др.; Под ред. М.В. Зубца, В.П. Бурката. – К.: БМТ, 1997. – 722 с.

4. Подоба Б.Є., Стоянов Р.О. Використання імуногенетики в селекції тварин // Вісн. аграр. науки. – 2000. – № 12. – С. 17–18.
5. Ford E. Polymorphism // Biol. Rev. – 1945. – V. 20. – P. 73–88.
6. Яблоков А.В. Генетика: эволюция, популяция, признаки. – М.: Наука, 1980. – 136 с.
7. Mayr E. The evolution of living system // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. – 1964. – V. 51, № 5. – P. 934–941.
8. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. общ. биол. – 1926. – № 2. – С. 1–54.
9. Шмальгаузен И.И. Наследственная информация и ее преобразование // Пробл. кибернетики. – М.: Наука, 1965. – Вып. 13. – С. 249.
10. Гершензон С.М. Генетический полиморфизм в популяции животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биол. – 1974. – Т. 35, № 5. – С. 678–684.
11. Тимофеев-Рессовский Н.В., Свирежев Ю.М. О генетическом полиморфизме в популяциях // Генетика. – 1967. – № 10. – С. 152–156.
12. Камшилов М.М. Биотический круговорот. – М., 1970. – 380 с.
13. Simpson G. The major features of evolution. – N.Y., 1953. – 320 p.
14. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973. – 227 с.
15. Девис Б. Телеономическое значение регуляторных механизмов биосинтеза // Регуляторные механизмы клетки. – М.: Мир, 1964. – С. 9–25.
16. Tries R., Beckmann J., Georges M. et al. The bovine gene map // Anim. Genet. – 1989. – V. 20. – P. 3–29.
17. Наукові і прикладні аспекти генетичного моніторингу у тваринництві / В.П. Буркат, М.Я. Єфіменко, Б.Є. Подоба, В.В. Дзіцюк // Вісн. аграр. науки. – 2003. – № 5. – С. 32–40.
18. Машуров А.М., Махнаева Н.М., Черкащенко В.И. Автоматизированная система генетической паспортизации и экспертизы происхождения крупного рогатого скота по группам крови с использованием ЭВМ ЕО 1045 серии ряд 2 (сист. АСПЕП-1) // С.-х. биология. – 1987. – № 12. – С. 110–113.
19. Оханкин С.К. Особенность комбинационного процесса в полиаллельном локусе // IV съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. – Кишинев: Штиинца, 1982. – С. 142.
20. Andresen E. A note on deviation from Hardy-Weinberg proportions due to differences in gene frequencies between parental males and females // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. – 1978. – V. 9. – P. 55–59.

21. *Ворошина Т.Л., Розсоха В.И.* Аналіз розподілу алелів В-локусу груп крові тварин-трансплантатів // Молекулярно-генетические маркеры животных. – К.: Аграрна наука, 1996. – С. 49–50.

22. *Охалкин С.К.* Значение показателя уровня гетерозиготности в проявлении некоторых хозяйственно-полезных признаков // Докл. ВАСХНИЛ. – 1988. – № 1. – С. 55–61.

23. *Чернушенко В.К.* Повышение эффекта селекции молочного скота при использовании иммуногенетических маркеров: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Дубровицы, 1992. – 50 с.

24. *Недава В.Е., Подоба Б.Е., Цилуйко Г.А.* Использование групп крови как маркеров для оценки генеалогической структуры селекционируемых популяций крупного рогатого скота // Генетические методы оценки с.-х. животных: Сб. науч. тр. – Л., 1985. – С. 11–15.

25. *Генетико-селекційний моніторинг у м'ясному скотарстві / М.В. Зубець, В.П. Буркат, Ю.Ф. Мельник та ін.; За ред. М.В. Зубця.* – К.: Аграрна наука, 2000. – 187 с.

26. *Охалкин С.К.* Использование групп крови в генетическом анализе и практической селекции крупного рогатого скота: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1983. – 14 с.

27. *Żurkowski M.* Zastosowanie badan grup krwi przy analizowaniu zjawiska wystepowania rui i krow cielnych // Biul. zakl. hodowli doswiader. zwierz. PAN. – 1969. – V. 15. – P. 5–73.

28. *Żurkowski M., Tomaszewska K., Madeyska A., Szeniawska D.* Badanie grup krwi u bydla jano element postepu w hodowli // Nowe rolnictwo. – 1962. – V. 11, № 21. – P. 13–15.

29. *Pazdera J., Hruban V., Majzlin I. et al.* Milk production, fertility and milk protein genotypes in cattle // Proc. XXIV Int. Conf. on Animal Genet., Czech Republic. – 1994. – P. 245.

30. *Schleger W., Mayrhofer G., Stur I.* Relationships between marker gene heterozygosity and fitness in dairy cattle // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. – 1977. – V. 8. – P. 42.

31. *Schleger W., Mayrhofer G., Pirchner F.* Relationships between heterozygosity as estimated from genetic markers and performance and average effects of marker genes // Anim. Blood Groups and Biochem. Genet. – 1974. – V. 5. – P. 37.

32. *Vogeli P.* Genetische Marker und Fruchtbarkeit // Schweiz. Landwirt. Monatsh. – 1984. – V. 62, № 8–9. – P. 253–259.

33. *Connealli P., Stone W., Tyler W. et al.* Genetic load expressed on foetal deaths in cattle // J. Dairy Sci. – 1963. – V. 46. – P. 232–236.

34. *Pirchner F., Rohrbacher H., Leithe H. et al.* Heterozygosity and cattle fertility // *Anim. Blood Groups and Biochem. Genet.* – 1972. – V. 3. – P. 65–66.

35. *Wengrzyn J., Maria Duniec, Duniec M., Trela J.* Irregularities in the inheritance of allels of 8 group system in cattle // *Genetica Polonica.* – 1971. – V. 12, № 4. – P. 471–475.

36. *Plum M.* Hetero-blood types and breeding performance // *Science.* – 1959. – V. 129. – P. 781–782.

37. *Mitscherlich E.* Biochemical polymorphisms and infection diseases // *Anim. Blood Groups and Biochem. Genet.* – 1985. – V. 16, № 8. – P. 16–27.

38. *Сороковой П.Ф., Машуров А.М.* Исследование корреляций групп крови с оплодотворением крупного рогатого скота // Тр. II Междунар. симп. по иммунологии размножения. – София: БАН, 1973. – С. 577–579.

39. *Шадманов С.И.* Воспроизводительная способность крупного рогатого скота в связи с полиморфизмом эритроцитарных антигенов и сывороточных белков крови // *Генетические основы селекции крупного рогатого скота.* – К.: Наук. думка, 1981. – С. 209–212.

40. *Подоба Б.Є.* Імуногенетичні фактори запліднюваності великої рогатої худоби // *Розведення і генетика тварин: Міжвід. темат. наук. зб.* – 1995. – Вип. 27. – С. 58–61.

41. *Методичні рекомендації по застосуванню генетичних маркерів в селекції м'ясної худоби / Уклад.: Г.О. Цілуйко, Є.Є. Заблудовський; За ред. Б.Є.Подоби.* – К.: Науковий світ, 2000. – 20 с.

42. *Гриницина Г.А., Шадманов С.И., Завялова Н.М., Новикова Д.Н.* Влияние различия антигенного состава эритроцитов родительских пар на развитие потомства. Сооб. 2 // *Науч. тр. Омск. с.-х. ин-та.* – 1973. – Вып. 117. – С. 106–107.

43. *Чернякова Н.Е.* Изменчивость молочной продуктивности в связи с показателями крови и продолжительностью эмбрионального развития крупного рогатого скота: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Украинская ордена Трудового Красного Знамени с.-х. академия. – К., 1975. – 25 с.

44. *Матюшек Й.* Иммуногенетические системы в воспроизводстве сельскохозяйственных животных // *Материалы XVI Междунар. конф. по группам крови и биохим. полиморфизму.* – Л., 1979. – С. 3–54.

45. *Conneally P., Stone W.* Association between a blood group and butterfat podnation in dairy cattle // *Nature.* – 1965. – V. 206. – P. 479.

46. *Подоба Б.Є.* Біотехнологічні аспекти застосування імуногенетичних методів у скотарстві // Вісн. с.-г. науки. – 1988. – № 8. – С. 61–64.

47. *Подоба Б.Є.* Генетичні маркери продуктивних і адаптаційних ознак у молочній худобі // Розведення та штучне осіменіння великої рогатої худоби: Міжвід. темат. наук. зб. – К.: Урожай, 1994. – Вип. 26. – С. 58–59.

48. *Оноприч Г.И.* Влияние инбридинга на генетическую структуру стада, рост и продуктивные качества красного степного скота: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – К., 1989. – 24 с.

49. *Шахбазов В.Г.* Роль и природа интегральных свойств генома, определяющих гетерозис, неспецифическую устойчивость и возрастные изменения // Тез. докл. IV съезда ген. и сел. Украины. – К.: Наук. думка, 1981. – Ч. 4. – С.21–26.

50. *Иванова Н.В., Россоха В.И.* К вопросу о методах повышения воспроизводительных качеств коров и продуктивных характеристик их потомков // Молекулярно-генетические маркеры животных. – К.: Аграрна наука, 1996. – С. 55.

51. *Чернушенко В.К., Дмитриева В.И., Петкевич Н.С. и др.* Ускорение темпов селекции молочного скота путем размножения генотипов высокопродуктивных коров по группам крови // Третий семинар по генет. и селекции животных / Вторые науч. чтения памяти акад. Д.И. Беляева, 12–19 сент. 1989 г.: Сб. тез. – Новосибирск, 1989. – С. 120.

52. *Подоба Б.Є.* Використання поліморфізму еритроцитарних антигенів для оцінки племінних ресурсів, підвищення генетичного потенціалу і збереження генофонду великої рогатої худоби: Дис. ... д-ра с.-г. наук: 03.00.15 / Ін-т розвед. і генет. тварин УААН. – Чубинське, 1997. – 289 с.

53. *Robertson A.* The interpretation of genotypic ratios in domestic animal populations // Animal Product. – 1965. – V. 7, № 3. – P. 319–324.

54. *Россоха В.И.* Иммуногенетические методы при совершенствовании селекционно-племенной работы // Новые методы селекции и биотехнологии в животноводстве. – К., 1991. – Ч. II. – С. 93–94.

55. *Подоба Б.Є.* Некоторые аспекты использования групп крови в селекции крупного рогатого скота // Докл. ВАСХНИЛ. – М.: Колос, 1976. – № 7. – С. 30–33.

56. *Демин Ю.С., Сафронова Л.Д.* Презиготический отбор // Успехи современной генетики. – М.: Наука, 1985. – Вып. 13. – С. 202.

57. *Демин Ю.С., Сафронова Л.Д., Лапкин Ю.А.* Генетика гамет млекопитающих: влияние генотипа самки на передачу от самцов потом-

ства аллелей с пост-сегрегационным эффектом // III съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. – Л.: Наука, 1977. – С. 137.

58. Дыбан А.П. Структура и функция хромосом и действие генов в раннем эмбриональном развитии млекопитающих // III съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. – Л.: Наука, 1977. – С. 151.

59. Подоба Б.Е. Наследование аллелей системы В групп крови крупного рогатого скота в стаде племзавода "Тростянец" // Науч.-техн. бюл. НИИ животноводства Лесостепи и Полесья УССР. – 1974. – № 9. – С. 9–12.

60. Эйсер Ф.Ф., Подоба Б.Е. Исследование генетических процессов в популяциях крупного рогатого скота с использованием иммуногенетических маркеров // III съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова: Тез. докл. – Л., 1977. – С. 67.

#### **ПОЛИМОРФИЗМ ЭРИТРОЦИТАРНЫХ АНТИГЕНОВ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА.** Подоба Б.Е., Бирюкова О.Д.

*Рассмотрены вопросы использования информации о группах крови в скотоводстве и методические подходы использования иммуногенетических маркеров для комплексного анализа и оценки племенных ресурсов и генотипов животных. Освещены закономерности генетических процессов при различных методах разведения скота.*

**Крупный рогатый скот, генетические процессы, генотип, эритроцитарные антигены, иммуногенетический анализ**

#### **POLYMORPHISM OF ERYTHROCYTE ANTIGENS AND GENETIC PROCESSES IN CATTLE POPULATIONS.** Podoba B.E., Birukova O.D.

*There were some questions concerning use of information of blood types in cattle breeding were considered in the article. Methodical approaches to application of immunogenetical markers for a complex analysis and evaluation of pedigree resources and animal genotypes were considered. Laws of genetic processes at the different methods of cattle breeding were elucidated.*

**Cattle, genetic processes, genotype, erythrocyte antigens, immunogenetical analysis**