

МІНІСТЕРСТВО НАУКИ І ОСВІТИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ

Д.К. Носевич, О.П. Крук, А.М. Угнівенко, О.І. Колісник

НАУКОВІ ТА ПРАКТИЧНІ ОСНОВИ ВИКОРИСТАННЯ ІНБРИДИНГУ
У М'ЯСНОМУ СКОТАРСТВІ

ЦП «Компринт»

Київ – 2023

УДК 636.2.082.26:637.5

Н 34

Рекомендовано до друку Вченою Радою Національного університету біоресурсів і природокористування України (протокол за № 5 від 22 листопада 2023 р.)

РЕЦЕНЗЕНТИ:

Гетя А.А., доктор с.-г. наук, професор (*Національний університет біоресурсів і природокористування України*)

Федорович В.В., доктор с.-г. наук, професор (*Інститут біології тварин НААН України*)

Хмельничий Л.М., доктор с.-г. наук, професор (*Сумський національний аграрний університет*)

Носевич Д.К., Крук О.П., Угнівенко А.М., Колісник О.І. Наукові та практичні основи використання інбридингу у м'ясному скотарстві: Монографія. – К.: ЦП «Компринт», 2023. 172 с.

ISBN 978-617-8282-62-2

У монографії систематизовано дані власні і із джерел літератури щодо використання інбридингу у спеціалізованому м'ясному скотарстві. Розкрито значення його для створення порід великої рогатої худоби та їх структурних одиниць. Охарактеризовано особливості геномного інбридингу. Запропоновано методи зниження інбредної депресії за використання інтер'єру та екстер'єру. Призначена, як додаткова література для підготовки студентів, аспірантів і докторантів під час освоєння дисципліни «Технологія виробництва молока та яловичини» за спеціальністю 204 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва».

УДК 636.082.26:636.2.033

ISBN 978-617-8282-62-2

© Д.К. Носевич, О.П. Крук,
А.М. Угнівенко, О.І. Колісник

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СИМВОЛІВ, ОДИНИЦЬ, СКОРОЧЕНЬ І ТЕРМІНІВ	4
ВСТУП	10
РОЗДІЛ I ІНБРИДИНГ ТА МЕТОДИ І МЕТОДИКИ ЙОГО ВИЗНАЧЕННЯ	12
1.1. Інбридинг за родоводом	12
1.2. Геномний інбридинг	18
РОЗДІЛ II ВИКОРИСТАННЯ ІНБРИДИНГУ ДЛЯ СТВОРЕННЯ ПОРІД ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ М'ЯСНОГО НАПРЯМКУ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЇХ СТРУКТУРНИХ ОДИНИЦЬ	27
РОЗДІЛ III ІНБРЕДНА ДЕПРЕСІЯ, ПРИЧИНИ ЇЇ ПРОЯВУ І МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ ТА ЗНИЖЕННЯ	30
РОЗДІЛ IV ЗБЕРЕЖЕННЯ ПРИПЛОДУ ЗА ІНБРИДИНГУ	38
РОЗДІЛ V ВПЛИВ СПОРІДНЕНОГО СПАРОВУВАННЯ НА ВІДТВОРЮВАЛЬНУ ЗДАТНІСТЬ МАТОК ТА САМЦІВ	41
РОЗДІЛ VI ОБМІН РЕЧОВИН У ТВАРИН, ЇХ ЗДОРОВ'Я ТА АДАПТАЦІЯ ЗА ІНБРИДИНГУ	47
РОЗДІЛ VII МОЛОЧНІСТЬ ІНБРЕДНИХ І АУТБРЕДНИХ КОРІВ	51
РОЗДІЛ VIII ВПЛИВ ІНБРИДИНГУ НА ВАГОВИЙ РІСТ ТВАРИН ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ	54
РОЗДІЛ IX ВПЛИВ ІНБРИДИНГУ НА М'ЯСНУ ПРОДУКТИВНІСТЬ ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ	66
РОЗДІЛ X НАРОДЖЕННЯ ВИРОДКІВ, ПРОЯВ АНОМАЛІЙ ТА ЛЕТАЛЬНИХ ВИПАДКІВ ЗА ІНБРИДИНГУ	95
РОЗДІЛ XI ЕКСТЕР'ЄР І КОНСТИТУЦІЯ ІНБРЕДНИХ ТА АУТБРЕДНИХ ТВАРИН	98
РОЗДІЛ XII ІНБРЕДНА ВЕЛИКА РОГАТА ХУДОБА ТА ЇЇ ПЛЕМІННА ЦІННІСТЬ	106
РОЗДІЛ XIII ВИКОРИСТАННЯ ІНБРИДИНГУ ЗА СПРЯМУВАННЯМ	112
РОЗДІЛ XIV ЗНИЖЕННЯ ІНБРЕДНОЇ ДЕПРЕСІЇ	129
14.1. Підбір батьків за індексом великорослості тіла (ІВТ) при спорідненому спаровуванні.	129
14.2. Підбір батьків за індексом антигенної подібності (r_{as}) при спорідненому спаровуванні.	133
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ЛІТЕРАТУРИ	137

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СИМВОЛІВ, ОДИНИЦЬ, СКОРОЧЕНЬ І ТЕРМІНІВ

«Повзаючі телята» - відсутність задніх кінцівок

Акромегалія – продовження строку вагітності на 80...100 днів, переносених телят можна витягнути тільки ембріотомією

Альбінізм – уроджена відсутність пігментації шкіри, її похідних та райдужної оболонки ока

α -Маннозидоз – порушення обміну речовин внаслідок накопичення глікопротеїнових залишків у середині лізосом через низьку активність маннозидази

Анадонтія (відсутність зубів) – у телят зовсім відсутній волосяний покрив, зубів не має, недорозвинена передня частка гіпофізу

Анкілоз щелепи – окостеніння нижньощелепного суглоба

Аномалії молярів – зрушення і зміщення зубів нижньої щелепи у телят, які гинуть у перші дні життя

Антимаскулінічний летальний фактор і зональна (смугова) безшерстність – наявність на тулубі тільки жіночих особин ділянок без волосяного покриву у вигляді смуг за співвідношення статей $2\text{♂♂}:1\text{♀♀}$

Антимаскуліний летальний фактор – зрушення у співвідношенні статей ($80\text{♂♂}:100\text{♀♀}$)

Атрезія ануса – відсутність анального отвору

Атрезія здухвинної кишки – непрохідність здухвинної кишки, скорочення строку тільності

Атрогрипоз грудних кінцівок – ноги у телят викривлені і часто анкілозивні, через що вони неспроможні стояти або народжуються мертвими

Ахондроплазія – бульдоговидні телята типу декстер, мають мопсовидну голову, здебільшого нормальний скелет тулуба та вкорочені кінцівки, як за карликовості. Їх гомозиготи на світ з'являються на 5 – 6-му місяцях тільності нежиттєздатними.

Ахондропластичне вкорочення кінцівок – вади у телят нижньої щелепи у поєднанні з укороченими кінцівками

Бізоноподібні телята – телята із редукцією числа хребців і продовженими остистими відростками за меншої кількості шийних і грудних хребців

Викривлення хвоста – зміщення однієї і більше пар сплюснених хребців у кінці хвоста

ВК – висота в крижах

Внутрішньолінійний інбридинг – коли тварини, яких спаровують, споріднені між собою за родоначальником чи продовжувачем лінії

Внутрішньородинний інбридинг – коли тварини, яких спаровують, споріднені між собою за родоначальницею чи продовжувачкою родини, до якої належить матка

Вроджена катаракта – кришталик заражених очей має мутне тіло під рогівкою

ВС – висота в спині

ВХ – висота в холці

Гаплотип – набір алелей на локусах однієї хромосоми, який зазвичай успадковується разом.

ГГ – глибина грудей

Гемофілія (тип А) – відсутність фактора звертання крові VIII у герефордської худоби

Генетична аномалія – спадково зумовлене, небажане для здоров'я і племінного використання відхилення від норми

Генетичне навантаження – загальне зниження середньої придатності генотипу, спричинене повторними шкідливими мутаціями (Crow & Kimura, 1970).

Герефорди компрест – надзвичайно компактна будова тіла

Гідроцефалія (мікроцефалія) – збільшення кількості та не нормальний розподіл спинномозкової рідини, від тиску якої відбуваються зміни кісток

Гіпоплазія яєчників – недорозвиненість гонад

Гіпотрихоз природжений – телята народжуються без волосся і через кілька хвилин гинуть

ГНЗ – горизонтальний напівобхват заду

Двобічна непрохідність носа – зарощення ніздрів у телят, які гинуть під час народження або відразу після цього

ДГ – довжина голови

Дефекти морфологічної будови спермій – дефекти акросоми, деформації хвоста і середньої частини, утворення петель, ексцентричне прикріплення хвоста, дезінтеграція спермій

ДЗ – довжина заду від сідничних горбів до маклаків

Дисфункція щитоподібної залози – укорочена голова і аномальна нижня щелепа у телят, загибель настає протягом 14 днів після народження

ЕЖМ – еталонна жива маса потомків у віці 6, 8 місяців, або 210 днів, за якою визначають молочність м'ясних корів, кг

Ендогамія – отримання потомків внаслідок схрещування між близькими генетично індивідами

Епілепсія – опущена голова, жування язика, піна з рота, впадання в коматозний стан

Епістаз – взаємодія генів, за якої активність одного перебуває під впливом варіацій інших.

Епітеліогенез невдосконалений – нерівномірні зовнішні вади шкіри у телят, повторні бактеріальні інфекції

Загальна водянка – нагромадження рідини в підшкірній сполучній тканині, та у грудній і черевній порожнинах телят, які доношуються або народжуються на 1 – 2 місяці раніше строку

Загальний анкілоз – анкілоз усіх суглобів, «вовча паща»

Заяча губа – телята мають однобічну заячу губу, на цьому боці немає валика ясен

Зоб – збільшена щитоподібна залоза у всіх сірих телят, рідко трапляється у тварин породи африкандер

ІВТ – індекс великорослості тіла тварин, дм²

Інbredна депресія – сукупність шкідливих наслідків інбридингу (ослаблення конституції, здрібнення тварин, зниження продуктивності і плодючості, поява виродків, підвищена смертність)

Інбридинг – спаровування тварин, які споріднені між собою тісніше, ніж у середньому за породою (Northcutt et al., 2004)

Інбридинг «на посередника» – коли тварини, яких спаровують, споріднені між собою за предком із третьої лінії (не тієї, до якої належать плідник чи матка)

Інбридинг на лінію матки – коли тварини, яких спаровують, споріднені між собою за родоначальником чи продовжувачем тієї лінії, до якої належить матка.

Інкросинг (гібридизація між лініями) – підбір до інbredних самок однієї лінії неспоріднених інbredних самців іншої

Карликовість (телята-хрипуни) – телята-виродки народжуються товстими і компактними, у них утруднене дихання (хрипуни)

КВЗ – коефіцієнт відтворювальної здатності

КДЗ – коса довжина заду

КДТ – коса довжина тулуба

Коалесценція – злиття крапель рідини або газових (повітряних) бульбашок під час їхнього зіткнення всередині середовища, яке рухається (рідина, газ), або на поверхні будь-якого тіла, після чого відбувається зміна фазових границь, що зумовлює зменшення загальної поверхні

Комплексний (складний) інбридинг – споріднене спаровування тварин за двома чи більшою кількістю предків

Кривохвостість – зміщення основи хвоста, яка поставлена під кутом до хребта

Крос ліній – спаровування тварин за врахування належності їх до групи, за якою самці є однієї лінії, а самиці – іншої

Лайнкросбридинг – схрещування маток певної лінії однієї породи з плідниками певної лінії іншої породи

Летальний паракератоз – ураження шкіри, висипи, алопеція, паракератоз навколо рота, очей і нижньої щелепи, знижений клітинний імунітет, підвищена потреба в цинку

Летальний фактор Лютікова – викидні та мертвонародження телят, хоча не відмічається ніяких особливих відхилень від норми

Лосеподібне теля – укорочення хребта через редукцію зародків хребців, зростання з хребцями ребр, наявності усього 6 – 7 пар ребр, телята народжуються мертвими чи гинуть під час родів

М'язова контрактура – артрогрипоз кінцівок

Міжпородна (або спільна) еталонна популяція – схрещування порід на основі їх споріднення для підвищення конкурентоспроможності та стійкості місцевої худоби (Wilmot et al., 2023)

Множинний ліпоматоз – великі нарости на жировій тканині

Мозкова грижа – утворення щілин в кришці черепа, вміст грижі складається із твердої оболонки або частинок мозку з павутиною і м'якими оболонками мозку та спинномозкової рідини

Муміфікація плоду – дегідратація і зморщення плоду та оболонок навколо нього. Плід муміфікований відмирає в останню третину вагітності, аборту немає

Нейроксильний набряк – телята народжуються на 9 днів раніше і вони лежать на боці через спазми розгиначів кінцівок зміни в стегновому суглобі, тріщини країв суглобової впадини, підвивих суглоба

Неспоріднене спаровування, або аутбридинг – підбір і спаровування тварин, які не мають спорідненості

ОГ – обхват грудей

ОП – обхват п'ястка

Очищення інбредної депресії – процес, за якого тварини порід, що мають хороші показники, стали батьками серед поголів'я, а низькопродуктивних інбредних вибракували або вони не дожили до племінного використання

Паракератоз – генетично зумовлене порушення обміну цинку, що спричиняє утворенню на шкірі лусочок і струпів

Параліч тазових кінцівок – у нормально розвинених телят задні кінцівки повністю паралізовані

Перебирання ногами (телята-топтуни) – у телят кучерявий волосяний покрив, менша китиця хвоста

Підкріплюючий інбридинг – коли тварини, яких спаровують, споріднені між собою на предків родоначальника лінії, до якої належить плідник

Полідактилія – багатопалість, розвиваються зайві ратиці на одній або кількох кінцівках

Поліцитемія – гіперемія шкіри і слизових оболонок у телят, задишка, порушення росту

Порфірія – виділення порфірину із сечею і калом, світлочутливість

Природжений іхтіоз – загальний гіперкератоз телят, за якого вони гинуть відразу після народження

Природжені летальні спазми – безперервні періодичні спазматичні рухи телятами голови і шиї у вертикальній площині

Природжені судоми – телята страждають від сильних спазмів м'язів, конвульсій, ністагми і мають розширені зіниці

Природжені судоми і атаксія – судоми голови і шиї телят, в їх мозку виявляють мікроскопічні дефекти через, що вони гинуть відразу після народження

Пробатоцефалія – «бараняча голова» у телят їх смерть настає внаслідок хронічної тимпанії або порушень серцевої діяльності

Простий інбридинг – коли отримують тварини в результаті одного спорідненого спаровування.

Реструктуризація – гідроліз дезоксирибонуклеїнової кислоти за дії специфічних ферментів - рестриктаз

Розм'якшення кінцівок – аномальне викривлення і подовження суглобів (плечових, ліктьових, колінних, стегнових) кінцівок. Недостатній розвиток м'язів. Телята слабо контролюють рух кінцівок або не контролюють їх зовсім і не в змозі встати на ноги

Розщеплення хребта – насічки на грудних і поперекових хребцях у мертвонароджених телят

Синдактилія – злиття дистальних частин кінцівок, часто розвивається лише один палець

Синдром Weaver – прогресуюче нервово-м'язове захворювання. Слабкість спини у телят, небажання підніматися, розлад координації руху. У

корів нерегулярні тічки. У бугаїв знижена статева активність, атрофуються сім'яники

Синдром агнатії (відсутність щелепи) – сильний ступінь мікрогнатії, агнатія або нижньощелепні порушення

Споріднене спаровування (інбридинг) – спаровування батьків, які походять від одного чи декількох спільних предків

Стрен–кросинг – спаровування тварин, які належать до різних споріднених між собою ліній

Тибіальна гемімелія – переважно двобічна агнезія великогомілкової кістки, зараження внутрішніх органів, не злиття Мюллерових проток у самок, крипторхізм у самців, водянка мозкових оболонок, внутрішня водянка мозку

Топкросбридинг – схрещування інбредних плідників однієї породи з неінбредними матками іншої

Топкросинг – спаровування аутбредних самців із інбредними самками

Хвороба білих телиць – відсутність передньої частини піхви і шийки матки у телиць шортгорнської породи світло-білої масті

ШГ – ширина грудей за лопатками

ШК – ширина у клубках

BLAD – дефіцит адгезії бичачих лейкоцитів

BLUP – лінійне неупереджене прогнозування

CVM – комплексна вада розвитку хребців

DUMS – дефіцит уридинмонофосфатази

FGRM – матриця геномних відносин

FRON – геномний інбридинг, розрахований на основі регіону гомозиготності (ROH)

F_x – коефіцієнт зростання гомозиготності (інбридингу), %

GBLUP – геномне найкраще лінійне неупереджене прогнозування

GEV – оцінювання племенної цінності тварин за геномом

GWAS – геномні асоціації

MFD – хвороба мулолапості

QTL – локуси кількісних ознак

r_{as} – індекс антигенної схожості за факторами груп крові

ROH (гомозиготність) – гомозиготні генотипи потомків, які присутні у них завдяки успадкуванню від батьків однакових гаплотипів, присутніх у послідовності ДНК диплоїдних організмів (Gibson et al., 2006)

R_{xy} – коефіцієнт генетичної подібності між тваринами, %

SC – окружність калитки

SNP – одонуклеотидний поліморфізм

ВСТУП

Ефективні сучасні методи розведення тварин і репродуктивні технології, які підвищують інтенсивність добору, призводять до швидкого розмноження бажаних генотипів і до втрати генетичного їх різноманіття (Nyman et al., 2022). Для генетичного прогресу великої рогатої худоби м'ясних порід важливе значення має застосування інбридингу, за якого в генеалогії, у т. ч. і далеких поколінь є спільний предок. Інбридинг проявляється за різних методів розведення, зростає за збільшення у популяції ступеня спорідненості спільних предків і їх кількості. Результати інбридингу залежать від спадкової подібності особин, яких спаровують, складної взаємодії умов зовнішнього середовища, за яких розвиваються батьки та їх потомки. За використання природного спаровування (біля 90 %), у м'ясному скотарстві споріднене спаровування відіграє позитивну і негативну роль. Оскільки у ньому на рентабельність виробництва яловичини впливає кількість відлучених від корів телят, часто особливої актуальності набувають дослідження відтворювальної здатності цієї худоби, за використання інбридингу, щоб звести до мінімуму його негативний вплив.

В удосконаленні м'ясних порід та доповненні теорії спорідненого спаровування велике значення має розроблення методів використання інбредних бугаїв і корів для уточнення їх племінної цінності за продуктивністю потомків. За спорідненого спаровування, особливо в близьких його ступенях та зростання гомозиготності і зниження мінливості генотипу, яке неминуче за тривалого розведення поголів'я «у собі» можливо як зберегти спадковість цінних тварин, так і спостерігати інбредну депресію і суттєве зниження ефективності підбору. Щоб не допустити значної різниці у продуктивності між інбредними і аутбредними тваринами важливе, ефективне управління рівнями спорідненого спаровування під час розведення великої рогатої худоби, щоб забезпечити адаптацію популяцій до цілей економіки, зберігаючи генетичне різноманіття та уникаючи накопичення шкідливих наслідків, пов'язаних із інбридингом. Негативні наслідки інбридингу в генофонді викликають занепокоєння. Широко поширена інбредна депресія серйозно впливає на економічно важливі ознаки через антагоністичний зв'язок між продуктивністю та відтворюваністю. Оцінювання переваг і обмежень інбридингу заслуговує на узагальнення та обговорення його результатів для збереження генетичної мінливості. Це є серйозною проблемою під час добору особин для відтворювання та виробництва. Тому, за виникнення необхідності надання великій рогатій

худобі нових якостей і швидкого посилення вираженості певних ознак, поряд із гомогенним підбором необхідно застосовувати гетерогенний.

У цій монографії запропоновано широкий підхід до поточних проблем, пов'язаних із інбридингом, визначено критичні моменти, які необхідно вирішувати, і можливі альтернативи контролювання добору гомозиготних особин. Окрім того, у рукопису наголошено на перспективах теоретичних проблем застосування інбридингу і критичних його моментах, та на стратегіях уникнення несприятливих його наслідків у м'ясної великої рогатої худоби. У цьому огляді розглянуто проблеми, які незабаром вимагатимуть підходів до управління її популяціями, щоб поєднати збільшення кількості ознак продуктивності із покращенням репродуктивних властивостей, здоров'я, добробуту та адаптації тварин у майбутньому. Доведено важливість забезпечення геномного аналізу та вивчення можливого його застосування для пом'якшення небажаної інбридингової депресії на різні ознаки продуктивності. Цю монографію розроблено таким чином: коротка історія появи інбридингу та інбредної депресії, негативний його вплив на ознаки продуктивності, відтворення, здоров'я та адаптацію великої рогатої худоби за різних систем ведення м'ясного скотарства. Окрім того, зосереджено увагу на контролі інбридингової депресії сучасними методами і новими підходами до розведення м'ясної великої рогатої худоби.

РОЗДІЛ I

ІНБРИДИНГ ТА МЕТОДИ І МЕТОДИКИ ЙОГО ВИЗНАЧЕННЯ

Інбридинг – це ймовірність того, що два алелі в потомків будуть ідентичними за походженням через споріднених батьків. Я.Л. Глембоцький (1977) відмічає, що проблема інбридингу виникла у другій половині XVIII століття в Англії. Тоді розпочали розробляння методів племінної роботи і виведення ряду нових порід м'ясної худоби. Наукове пояснення інбридингу дав Ч. Дарвін (1939) за результатами вивчення спорідненого спаровування і схрещування, та узагальнення багатьох знайомих на той час фактів у галузі тваринництва. Він відмічав, що особини одержують користь від випадкового схрещування, а тривале і тісне споріднене спаровування наносить шкоду. У інбредних особин подібність статевих клітин дає під час злиття бідну спадкову основу, яка звужує можливості пристосування організму до умов середовища, що змінюються. Злиття статевих клітин, які різняться спадково збагачує зиготу, забезпечує інтенсивний розвиток і пристосування до оточуючих умов. Інбридинг визначають за родоводом і геномом.

1.1. Інбридинг за родоводом

Важливим інструментом для опису генетичного різноманіття породи та її еволюції в поколіннях є аналіз родоводу (Gutiérrez et al., 2003). Широка інформація щодо нього надає унікальну можливість вивчити структуру популяції, її розмір і глибину, ефективну кількість родоначальників і предків, та рівень інбридингу (Nyman et al. 2022). Інбридинг традиційно оцінений за допомогою даних родоводу, узагальнюють у коефіцієнті інбридингу, розрахованому на індивідуальному рівні (Falconer & Mackay, 1996). Інбридинг визначають за тим родоводом, у якому знаходиться спільний предок. Першим рядом у родоводі рахують батька та матір. Записують ступінь інбридингу римськими цифрами. Класифікацію інбридингу за М. Кравченком (1973) наведено у таблиці 1.1.

Слід притримуватися наведених схем визначення ступеню спорідненості: II-II, II-II (брат і сестра); I-II (мати-син); або II-I (дочка-батько) – дуже тісний (змішування крові); II-II (напівсисби), I-III (онук - бабуся) і III-I (онучка-дід) – тісний; III-II, II-III, III-III - близький; IV- III, IV-IV, I - IV, IV- I – помірний; V-V, V- IV – віддалений.

Таблиця 1.1

Класифікація тісноти інбридингів (Кравченко, 1973)

Назва інбридингу	Типи інбридингу за Шапоружем	Коефіцієнт інбредності (%) за Райтом (1922), Кисловським (1965)
Тісніший (інбредна лінія)	Парування братів із сестрами або батьків із дітьми в ряді поколінь	40 і вищий
Дуже тісний (кровозмішення)	Парування братів із сестрами або батьків із дітьми: II-II на батька і матір; II-II на матір; I-II, II-I	25
Тісний (близький)	Парування діда з внучкою III-I;	12,5
	баби з внуком I-III	12,5
	напівбрата з напівсестрою II-II	12,5
	III-II; II-III	6,25
Помірний	III-III	3,125
	III-IV або IV-III	1,56
	IV-IV	0,78
Віддалений	V-IV	0,39
	V-V	0,20
	V-VI і далі	0,10 і менший

Спорідненість визначають за коефіцієнтом інбридингу і виражають у відсотках від 0 до 100 %. Його величину позначають нулем коли в популяції не застосовували спорідненого спаровування, якщо витіснені всі гетерозиготні особи за споріднених спаровувань - оцінюють у 100 %. За застосування спаровування тварин різного ступеня спорідненості розроблено (Wright, 1922) математичний метод обчислення теоретичного зростання гомозиготності виходячи із того, що за статевого розмноження потомок успадковує від батька і матері по 50 % генетичного матеріалу. Коефіцієнт гомозиготності (F_x) запропонованого (Wright, 1922) обчислювати за формулою (1.1).

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1+1} (1+fa) \quad (1.1)$$

де F_x – коефіцієнт інбридингу; $\sum$ – сума коефіцієнтів інбридингу на спільних предків; n – ряд із боку матері, де зустрічається спільний предок;

n_1 – ряд із боку батька, де зустрічається загальний предок; f_a – коефіцієнт інбридингу для загального предка.

За цією формулою коефіцієнт інбридингу виражають у долях одиниці від 0 до 1. Для визначення його в відсотках, отриману величину множать на 100. Формула S. Wright (1922) дозволяє порівнювати генетичний ефект за різного ступеня інбридингу. Для числової характеристики ступеня гомозиготності користуються також коефіцієнтом інбридингу, визначеним за формулою (1.2), описаною у праці (Кисловський, 1965):

$$F_x = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^{n+n_1-1} \times (1 + f_a) \right] \times 100 \quad (1.2)$$

де F_x – коефіцієнт інбридингу (зростання гомозиготності) для тварини, виражений у відсотках; f_a – коефіцієнт інбридингу для його загального предка, виражений в десяткових долях одиниці; n – ряд із материнського боку родоводу, в якому зустрічається загальний предок; n_1 – ряд із батьківського боку родоводу, в якому зустрічається загальний предок; $\sum$ – знак підсумовування.

Формули 1.1 та 1.2 складаються з двох частин: 1) частка спадкових задатків того чи іншого предка $\sum (1/2)^n$; 2) поправки на інтенсивність інбридингу. Таким чином, коефіцієнт інбридингу (зростання гомозиготності) визначають за сумою половин у ступені $n+n_1-1$, помноженою на одиницю, плюс коефіцієнт зростання гомозиготності, обчислений для його спільного предка. Для обчислення значень половини, піднесеної у ступінь $(n+n_1-1)$ у відсотках (%) і десятковому дробі, слід користуватися допоміжною таблицею (табл. 1.2).

Коефіцієнт генетичної подібності потомка з предком визначають за формулою (1.3), наведеною в праці (Кравченко & Майборода, 1968):

$$R_{xy} = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^n \times \sqrt{\frac{1+f_x}{1+f_y}} \right] \times 100 \quad (1.3)$$

де R_{xy} – коефіцієнт генетичної подібності між тваринами X та Y (%); n – ряд у родоводі тварини X, в якому зустрічається загальний предок; n_1 – ряд в родоводі тварини Y, в якому зустрічається загальний предок; f_x – коефіцієнт інбридингу для тварин X (в десятковому дробі); f_y – коефіцієнт інбридингу для тварин Y (в десятковому дробі); f_a – коефіцієнт інбридингу для загального предка (в десятковому дробі).

Таблиця 1.2

Допоміжна таблиця значення половини, піднесеної у ступінь
(Кравченко, 1973)

Ступінь, до якого потрібно піднести $\frac{1}{2}$, щоб проставити значення цієї величини у формулу коефіцієнта інбридингу	Значення половини, піднесеної в даний ступінь, %	Значення половини, піднесеної в даний ступінь (десяткові дроби)
1-й	50	0,500
2-й	25	0,250
3-й	12,5	0,125
4-й	6,25	0,062
5-й	3,12	0,031
6-й	1,56	0,016
7-й	0,78	0,008
8-й	0,39	0,004
9-й	0,20	0,002
10-й	0,10	0,001

За збільшення повторюваності в родоводі однієї і тієї ж тварини (за інбридингу) відбуваються два процеси: з одного боку зростає гомозиготність генотипу тварини, мірилом якого є коефіцієнт інбридингу F_x , із другого – збільшення повторюваності предка в родоводі підвищує генотипну схожість (R) потомка з ним. Із таблиці 1.3 видно, що за найтіснішого інбридингу (I-I) ці процеси не значно різняться за своєю інтенсивністю.

Збільшення коефіцієнта генетичної подібності лише в півтора рази перевищує зростання коефіцієнта гомозиготності. У міру переходу до більш помірних ступенів інбридингу переважання R_{xy} над F_x збільшується і дедалі стає істотнішим, досягаючи тридцяти двох під час спаровування типу (V-V). Оскільки за цього ступеня інбридингу зростання генетичної подібності є надто малим (усього 6,25%), практично вигіднішим стає застосування більш близьких ступенів інбридингу III-III ($F_x=3,125\%$; $R_{xy}= 24,7\%$; $R_{xy}/ F_x= 7,75$); III-IV ($F_x=1,56\%$; $R_{xy}= 18,6\%$; $R_{xy}/ F_x=11,9$) і IV-IV ($F_x=0,78\%$; $R_{xy}= 12,4\%$; $R_{xy}/ F_x=15,9$).

Таблиця 1.3

Зміни у відношенні R/F за різних ступенів спаровування
(Кисловський, 1965)

Система спаровування за Шапоружем	Коефіцієнти за Райтом, %		Відношення R/F
	інбридингу	генетичної подібності	
I-I	50	82	1,64
II-II	12,5	45	3,55
III-III	3,125	24,7	7,75
IV-IV	0,781	12,4	15,9
V-V	0,195	6,25	32,0

Застосовуючи R_{xy} і F_x щодо конкретних тварин, слід говорити не про абсолютне, а про найбільш вірогідне зростання інбридингу або генетичної схожості. Інтенсивність інбридингу за однієї і тієї ж частки спадкових задатків будь-якого предка в генотипі потомків може змінити генетичну подібність потомка з предком. Збільшення гомозиготності у потомка зменшує і, навпаки, збільшення її у предка збільшує генетичну подібність за однієї і тієї ж частки. В першому випадку відбувається консолідація спадкової основи і поєднання спадкових ресурсів генотипу, в другому – предок, маючи більш консолідовані спадкові задатки, може у більшій мірі передати їх потомкам.

В основу концепції – ідентичність за станом, покладено (Elandt-Johnson, 1971) те, що гени можуть бути фізично ідентичними, але не походити від тієї ж хромосоми предків. Ідентичність за станом використовують (Saura et al., 2015) у посиланні на молекулярний інбридинг та походження, в той час як ідентичність за походженням – як посилання на генеалогічний інбридинг та походження. Результати інбридингу за невинного спаровування та генетичного дрейфу і зміни рівнів інбридингу використовують (Kristensen & Sorensen, 2005) для оцінювання генетичного дрейфу. У популяціях великої рогатої худоби інбридинг поширений, особливо в тих, де використовують штучне запліднення, коли екстенсивно використовують невелику кількість бугаїв, що збільшує рівень інбридингу та зменшує ефективні розміри популяції (Taberlet et al., 2008).

Рівень інбридингу залежить від повноти родоводу. Якщо в ньому велика частка відсутніх батьків, це призводить до його недооцінювання

(Lutaya et al., 1999). Неповна інформація у родоводах призводить до нижчого рівня інбридингу (Nyman et al., 2022) і вимагає обережності щодо надмірного використання даних його оцінювання, а неконтрольоване споріднене спаровування призводить до інбридингової депресії та різних негативних наслідків, особливо у малих та зникаючих популяціях. Інбридинг для особин дуже чутливий до якості інформації у родоводі (Boichard et al., 1997). Таким чином, рівень абсолютного інбридингу дає менше інформації для порівняння, ніж швидкість збільшення інбридингу за покоління (Nyman et al., 2022).

Оскільки, від глибини інформації у родоводі залежить рівень інбридингу, то його коефіцієнт та прогноз гомозиготності будуть вищими у популяціях, для яких вести родовід розпочали раніше. За цього можливо вивчати генеалогію глибше, щоб визначити спільних предків. Тому порівнюють популяції за різними базовими роками та глибиною родоводу обережно. У порід за невеликих розмірів популяції рівень інбридингу збільшується через генетичний дрейф, є важливою причиною занепокоєння для їх збереження (Fernandez et al., 2011). Для моніторингу генетичної мінливості протягом тривалого часу корисно використовувати коефіцієнти інбридингу.

Оцінювання ступеня та наслідків інбридингу у порід великої рогатої худоби спочатку базували на даних родоводу (Howard et al., 2017 a). Тому їх прогнози коливалися та були неточними. Неповнота інформації у родоводах та її помилки впливають на ефективність збереження порід. Програми добору тварин за використання комп'ютерів суттєво покращують оцінювання ознак обмеженням ступеня інбридингу в наступних поколіннях (Weigel & Lin, 2000). У диплоїдному організмі індивідуальний коефіцієнт інбридингу визначають як ймовірність того, що в базовій популяції з різними алелями дві із них знаходяться у випадково обраному локусі, які успадковуються від батьківської та материнської сторін і є ідентичними за походженням (Wright, 1922). Це означає, що ці алелі походять від спільної особини, яку поділяють як за батьківською, так і за материнською сторонами. Коли розглядають популяцію, споріднене спаровування виражають як середнє значення індивідуальних коефіцієнтів інбридингу усіх особин, які її складають.

Використовуючи інбридинг за родоводом для визначення інбридингової депресії для тієї чи іншої ознаки, не враховують зміни у спорідненому спаровуванні внаслідок добору за законом Менделя та зв'язку між локусами (Hill & Weir, 2011). На ступінь інбридингу та інбридингову депресію впливає зв'язок між локусами, що корелюють з ознаками залежно від їх щільності та розміру геному (Robertson, 1970). Крім того, інформація щодо племінних даних містить помилки за батьками. Для розрахування

значень індивідуальних коефіцієнтів інбридингу на рівнях як особини, так і популяції, необхідно, щоб інформація щодо родоводів мала бути повною та правильною. Слід враховувати, що під час оцінювання інбридингу, базова популяція родоvodu не повинна бути спорідненою. На практиці цих умов не дотримуються, особливо для порід м'ясної худоби, яких розводять за екстенсивних або напівекстенсивних систем виробництва. Тут важко контролювати спаровування і є більше похибок у записах. Помилкова інформація в родоvодах великої рогатої худоби, існує і за інтенсивного виробництва (Weller et al., 2004), що згубно впливає на генетичний прогрес і ефективність збереження її популяцій (Reverter et al., 2016).

1.2. Геномний інбридинг

У популяціях м'ясної великої рогатої худоби із метою управління різноманітністю та зменшення наслідків інбредної депресії слід використовувати геномну інформацію. Для оцінювання інбридингу застосовують маркерні панелі високої щільності, та матриці геномних відносин (FGRM) (Sumreddee et al., 2018). За інформацією щодо геному оцінюють або його весь або реалізовану частку, що поділяють дві особи у певних його регіонах (Hill & Weir, 2011). Із оцінюваним геномом одночасно використовують специфічні його регіони. Вони конкретно характеризують у них різноманіття та інбридингову депресію разом із оцінюваним загальним геномом. На основі різноманіття гаплотипу в регіонах за низького його значення можливо дискримінувати результати спаровування бугаїв і корів із однаковими значеннями на рівні загального геному. Це вплине на геном потомка. Споріднене спаровування фіксує алелі, і зменшує адитивні генетичні дисперсії у популяції, та швидкість реакції на ознаки, за якими проводять селекцію (Kristensen & Sorensen, 2005).

Геномний інбридинг відображає як давнє, так і недавнє споріднене спаровування за останні 30-40 поколінь, забезпечує найвищі співвідношення з інбридингом на основі родоvodu (Sumreddee et al., 2019). За використання геномного інбридингу, спостерігають подібний його вплив зі спорідненим спаровуванням за родоvоvоm, хоча ця величина варіює між різними методами. Варіабельність геномного інбридингу є корисною для добору тварин (Bjelland et al., 2013). Оцінюючи (Pryce et al., 2014) регресію на нещодавно народжених тваринах, які мали інформацію за родоvоvоm і геномом для ознак, у корів встановлено, що значення оцінок геномного інбридингу є вищими порівняно з визначенням його за племінними даними. Це свідчить щодо переваг геномного інбридингу незалежно від генетики

інбридингової депресії у батьків. Використовуючи інформацію щодо геному можливо оцінити ефект домінування, щоб зрозуміти генетику депресії від інбридингу та точніше оцінити шкоду, нанесену нею.

Використовуючи інформацію щодо родоводу можливо визначити спорідненість у часі, якщо її немає у батьків (Falconer & Maska, 1996). Наявність неповної інформації у родоводі і відсутність батьків спонукають до неправильного висновку, що тварини за невідомого походження нібито не споріднені між собою. Це призводить до не інформативності родоводу. Але вони можуть бути споріднені на молекулярному рівні через не відстеженого спільного предка за генеалогічною інформацією. За надходження із існуючого родоводу інформації щодо додаткових предків коефіцієнти гомозиготності збільшуються (Speed & Balding, 2015). На основі молекулярної інформації для оцінювання спорідненості використовують зв'язок між алелями. Інформацію на молекулярному рівні використовують як одноморфних поліморфізмів, фрагментів рестрикції або мікросателітів. Це призводить до різної подібності між особами. Оскільки мала кількість тварин мають інформацію щодо генотипу, генотипованих осіб є менше, ніж кількості худоби, яка є у родоводі. Збільшення генотипованих тварин підвищує кількість особин від спорідненого спаровування.

У різних за розмірами популяціях інбридинг на основі ROH більш корелює з коефіцієнтом гомозиготності, ніж на основі родоводів (Keller et al., 2011). Кореляційні зв'язки між показниками інбридингу, визначені за родоводом та геномом залежать від глибини родоводу. Коли число поколінь у родоводах збільшується від 2 до 8, кореляція також підвищується від 0,67 до 0,87. Вища кореляція пов'язана з тим, що інбридинг на основі геному, фіксує більш пізнє споріднене спаровування, ніж оцінювання геному. Протягом останніх десятиліть програми селекції, у яких використовують передові методи репродукції та висококонтрольоване виробництво прискорили генетичне вдосконалення порід (Groeneveld et al., 2010). Високопродуктивна худоба замінила адаптовану місцеву. Це призвело до зростання ерозії генетичних ресурсів (Rischkowsky & Piling, 2007). Але попит на місцеві, надзвичайно цінні для розведення за недовгодівлі, посухи чи епідемії хвороб генетичні ресурси існує. У них під час їх еволюції численні фактори природнім та штучним доббором сформували певний геном, з особливостями мутацій, адаптації, та генетичного дрейфу (Groeneveld et al., 2010). За зміни місцевих порід інтенсивними комерційними, у них через інбридинг можуть виникнути генетичні проблеми, несприятлива реакція на добір або зміну економіки. Це зумовлює змінювати управління технологіями

виробництва так щоб для нових, слабо розвинених ознак необхідно залучати нові генетичні ресурси (Meuwissen, 2009).

Молекулярна інформація щодо батьків зберігає більше різноманіття у популяції (de Cara et al., 2011), зменшує геномний інбридинг на 1,41 %, ніж за використання даних племінного обліку (Sun et al., 2014). Показники геномного інбридингу відповідають бажаним значенням тоді коли для прогнозування племінних цінностей використовують ідентичні джерела інформації за родоводами чи геномом (Sorensen et al., 2012). Інформація за геном загальна не враховує, що певні його регіони стають інбредними швидше, ніж інші. Генетичне різноманіття, яке забезпечує поголів'ю можливість справлятися з проблемами стійкості до захворювань є у регіонах, які містять залучені до неї локуси. Наявні у відрізках гомозиготності летальні мутації, знижують продуктивність худоби (Saura et al., 2015).

Якщо генетичне різноманіття зосереджують не на цілому геномі, а на деяких його областях то розведення тварин є ефективнішим. Розроблено (Gomez-Romano et al., 2013) методи обмеження інбридингу за всім геномом і певними його регіонами. Геном можливо моделювати у часі назад, або вперед. Моделювання назад у часі пов'язують з теорією коалесценції, за об'єднання спільних предків із зразків певної проби у генеалогічне дерево. Відстеження особин проводять за послідовністю подій, об'єднуючи в єдиний рід пари тих існуючих особин, у яких існував найновіший загальний предок. Моделювання геному, у часі вперед, засноване на прогнозуванні потомків із геномом батьків за урахування їх генетичних та демографічних параметрів. Інформація щодо геному корисна для ознак, які реєструють не регулярно та їх важко визначити. Досліджуючи загальний геном, у ньому виявляють регіони, які корелюють з багатьма ознаками.

Зменшує генетичне різноманіття та сприяє прояву інбридингової депресії у великої рогатої худоби за невеликого розміру її популяції збільшення коефіцієнта гомозиготності (Mastrangelo et al., 2016). Це призводить до погіршення деяких ознак, розширення гомозиготного поголів'я за зменшеної його життєздатності. Але, у тварин місцевих популяцій наявні такі генетичні особливості, які слід зберегти для відшкодування втраченого генетичного різноманіття у комерційних порід, яке виникло за інтенсивної їх селекції (Fernandez et al., 2011). За невеликих популяцій худоби селекція тварин обмежена незначним їх поголів'ям, та необхідністю контролювання рівня спорідненого спаровування (Fontanesi et al., 2015). Традиційне його оцінювання у місцевих малочисельних м'ясних породах на основі інформації із родоводу неточне у більшості випадків. За відсутності цієї інформації, коефіцієнти гомозиготності оцінити точно

можливо використовуючи молекулярні дані одонуклеотидних поліморфізмів високої щільності для геномного розведення.

Інформацію щодо генотипування використовують для точніших оцінок реалізованого інбридингу, отримання вимірювань на основі геному. За геномного інбридингу долають проблеми, спричинені неповнотою родоходу, помилками у походженні та внутрішніх обмеженнях вимірювань на його основі, які є очікуваннями реалізованих коефіцієнтів інбридингу, не враховують спорідненість базових популяцій, стохастичність подій рекомбінації, що відбуваються під час мейозу, і потенційні зміщення в результаті добору деяких геномних областей (Knief et al., 2017). Існує декілька методів оцінювання рівня геномного інбридингу: 1) маркерна оцінка рівня гетерозиготності в геномі, відома (Slate et al., 2004) як мультилокусна гетерозиготність; 2) метод, заснований на ідентичності за станом, який узагальнює SNP інформацію за використання матриці геномних зв'язків (VanRaden et al., 2011); 3) методи, засновані на серіях гомозиготності (ROH), які є безперервними геномними ділянками, що представляють гомозиготний генотип у кожному локусі (Mc Quillan et al., 2008).

Першу категорію геномного розведення базують (VanRaden et al., 2011a) на оцінюваннях діагональних елементів матриці взаємозв'язків у геномі, другу – на виявленні гомозиготності (ROH) (Gibson et al., 2006). За оцінювання геномного інбридингу можливо виміряти безпосередньо реальну гомозиготність, а не її прогнозування, та навіть за неповної інформації із родоходів, або за її відсутності визначити реалізований інбридинг. Коефіцієнт гомозиготності, розрахований за інформацією із родоходу практичного значення для тварин не має, оскільки інбридинг у предків 3 поколінь виявляють лише у 12,5 % (Saura et al., 2015).

Точність прогнозування геному залежить від кількості ознак та методів його визначення. Найбільш точний за великої кількості ознак є метод оцінювання племінної цінності тварин за геномом (GEBV). За використання геномного найкращого лінійного неупередженого прогнозування (GBLUP) точність за ознаками та породами становить 0,27. Точність оцінювання генотипу знижується між породами та між ознаками, якщо у популяції є обмежена кількістю тварин тієї ж породи, що і популяція. Так, точність GBLUP зменшується на 0,04. Добір тварин за геномом корисний для ознак продуктивності, які звичайною селекцією поліпшити важко. Кінцевою метою такого добору є поліпшення у популяції генетичного процесу за рахунок збільшення сприятливих алелей. Але за цього збільшується гомозиготність та кількість шкідливих рецесивних алелей.

Високопродуктивні платформи генотипування дозволяють досліджувати інбридинг за допомогою інформації щодо геному, яка може подолати межі даних родоводу. Запропоновано (Schiavo et al., 2022) кілька підходів для оцінювання геномного інбридингу. Methodology Runs Homozygosity (ROH) є методом для оцінювання рівня інбридингу у геномі. Використовувати його можна для доповнення оцінювання інбридингу на основі родоводу. Оскільки ДНК утримується та передається в гаплотипах, або групі генів, які успадковуються від одного з батьків, замість поодиноких маркерів, ROH є неперервними довжинам гомозиготних генотипів, де два спадкових гаплотипа є ідентичними (Gibson et al., 2006).

Геномний інбридинг (FROH), розрахований на основі регіону гомозиготності (ROH), вважають (Keller et al., 2011) найбільш потужним методом оцінювання інбридингу, оскільки дозволяє розрізнити ідентичні за походженням або за станом нещодавні та старі хромосомні сегменти. У свою чергу це свідчить, що інбридинг спричинений ефектами родоначальника або добору. Довгі сегменти ROH маючи низьку вірогідність випадкової появи та за більшої достовірності можуть бути сегментами двох схожих хромосом у однієї особи, яка походить від близького спільного предку. FROH більше переважає інші показники геномного інбридингу або родоводу. Він містить додаткову інформацію щодо гомозиготного мутаційного навантаження, яке неможливо виявити іншими методами розрахування інбридингу. Перевагою FROH є здатність її корегувати під час визначення внутрішньородинних зв'язків, що походять від найближчого спільного предка (довший ROH) або найбільш далеких спільних предків – коротші ROH (Howard et al., 2015).

Великий ROH (> 10 Mb) створили для недавнього інбридингу (до п'яти поколінь), тоді як короткий ROH (< 1 Mb) вказує на ефект віддаленого предка до 50 поколінь (Mastrangelo et al., 2016). У великої рогатої худоби ROH збагачують шкідливі мутації (Zhang et al., 2015). Тому більшу їх частку виявляють у ROH, порівняно з поза її межами. Виникнення більшої кількості шкідливих варіантів у довгих ROH відбувається тому, що вони містять рідкісні гаплотипи, ідентичні за походженням і комбінують на низькій частоті. Низькочастотні варіанти мають більшу вірогідність стати шкідливими, ніж звичайні (Howard, 2017). Прогони гомозиготності використовують для ідентифікації гомозиготних областей, які відповідають за негативний вплив на фенотип, та виявлення різниці у зв'язках між ознаками та генами, присутніми у даних регіонах (Pryce et al., 2014). Враховуючи природу рекомбінації, генів розповсюдженість ROH неоднорідна за всім геномом. У більшості зразків гарячі точки ROH вказують на тиск добору, що призводить до закріплення сприятливих алелей у

популяції. Ідентифікація областей геному, які мають меншу кількість поліморфізмів або їх не мають взагалі, може вказувати на нещодавній добір. Її можливо використовувати під час виявлення локусів кількісних ознак (QTL) та генів-кандидатів. Регіон гомозиготності (ROH) дозволяє визначити ідентичні за походженням області генома, на які впливає інбридинг.

Оцінка моделі ROH допомагає зрозуміти рівень інбридингу та генетичну основу важливих ознак (Liu et al., 2022). На генерацію ROH можуть впливати інбридинг, генетичний дрейф, вузьке місце популяції, та природний і штучний добір (Curik et al., 2014). ROH запропоновано (Nandolo et al., 2018) для можливого вимірювання рівня інбридингу у худоби. Частку ROH в аутосомному геномі можливо використовувати для оцінювання коефіцієнта інбридингу на індивідуальному чи популяційному рівнях (Mc Quillan et al., 2008). Оцінювання коефіцієнта інбридингу на основі ROH переважає таке за родоводом, оскільки воно є часто неповним або неточним (Howrigan et al., 2011). ROH можна використовувати для оцінки розподілу гомозиготних фрагментів і ідентифікації специфічних областей з високоточним ROH у геномі (Keller et al., 2011).

Оскільки геномний інбридинг надає більше інформації ніж за родоводом, то оцінка геномної гомозиготності виглядає більш точно, ніж коефіцієнт інбридингу на основі родоводу (Baes et al., 2019). Жорсткого добору можливо досягнути селекцією невеликої кількості кращих особин. Це зменшує гаплотипну різноманітність і збільшує частку гомозиготних сегментів, що містять сприятливі гени (Upadhyay et al., 2019). ROH може надати цінну інформацію щодо генетичної архітектури складних ознак (Mostrangelo et al., 2016). FROH є методом для аналізу інбридингу в неіснуючій племінній популяції (Toro-Ospina et al., 2022). За проведеного (Nyman et al., 2022) детального аналізу інбридингу на основі геному, досліджуючи гомозиготність, отримали більше інформації щодо його історії, щоб відрізнити результати спорідненого спаровування від недавнього предка і того, що проходило за більш віддалених родичів.

Використання безперервного оцінювання геному в генетичному вдосконаленні великої рогатої худоби має значення для позитивного впливу на зниження ступеня інбридингу в майбутніх поколіннях (de Oliveira et al., 2018). Оскільки оцінювання гомозиготності за геномом є більш точним інструментом (Kardos et al., 2015), то поєднуючи геноміку і родовід значно покращують прогнозування найбільш бажаних ознак у худоби (Weigel & Lin, 2000). Коли потомки успадковують ідентичні гаплотипи від обох батьків, то інбридинг пов'язаний із безперервною довжиною гомозиготних генотипів (серії гомозиготності, ROH). Вони можуть утворюватися із летальними

рецесивними алелями та бути пов'язані з інбридинговою депресією та зі зниженою дією фенотипу. З часом частка летальних алелей зменшується через генетичне очищення (добір) і недавній інбридинг може бути більш шкідливим, ніж старий. Довгі та короткі RОН сприяють інбредній депресії за продуктивними і репродуктивними ознаками (Doekes et al., 2019).

Геноміка є інструментом для оцінювання інбридингової депресії. За її допомогою досліджують безперервне збільшення коефіцієнта інбридингу, пов'язаного зі шкідливими гомозиготними рецесивними алелями, що відповідають за ріст інбридингової депресії, яка негативно впливає на ознаки (Martikainen et al., 2020). Геномний аналіз має значення для розуміння функціональності та потенціалу деяких генів щодо їх впливу на ознаки продуктивності. Він проклав шлях до збільшення генетичного прогресу у більшості популяцій великої рогатої худоби скороченням інтервалу між поколіннями (Maltecca та ін., 2020). Через його скорочення за геномного добору сукупний рівень інбридингу щороку збільшується завдяки використанню генетичного матеріалу від споріднених плідників. Він сприяє швидкому наростанню ефекту гомозиготності в популяціях худоби (Howard et al., 2017 a). Розуміння зв'язку гомозиготності і рецесивного навантаження забезпечує генетичне вдосконалення, зменшує накопичення шкідливих рецесивних генів і підтримує генетичну мінливість на рівні популяції худоби (Maltecca et al., 2020). Рівень інбридингу за покоління зменшується, оскільки добір за геномом використовують у більшій кількості кандидатів, оскільки не обмежують традиційних систем тестування потомків. Ступінь інбридингу є недосконалим показником базового рецесивного навантаження особин, оскільки накопичення гомозиготності за корисних навантажень, можна визначити або за допомогою використання RОН, або вікових часткових коефіцієнтів інбридингу.

Розрахунок RОН також надає інформацію щодо генетичної історії популяцій (Ceballos et al., 2018). Середня довжина всіх RОН особини та охоплення її генома є індикаторами виникнення інбридингу та того, чи був він нещодавнім (у випадку довгого RОН) чи віддаленим (короткі RОН), оскільки багато рекомбінацій порушують останній довгий RОН, успадкований від спільних предків. Накопичення RОН у деяких ділянках геному, позначених як його острів або гарячі точки, може бути наслідком природного або штучного спрямованого добору в певних локусах, які зменшують генетичну мінливість у цих регіонах, залишаючи добір корисним для ідентифікації варіантів, що впливають на специфічні для породи ознаки (Schiavo et al., 2020).

Високопродуктивна технологія генотипування забезпечила нові методи оцінювання інбридингу на основі однонуклеотидного поліморфізму (SNP), за якого у великої рогатої худоби досліджують тисячі SNP, що охоплюють весь геном. У даний час найсучасніші методи, які базують на однонуклеотидних поліморфізмах високої щільності (SNP), з'являються як інструменти для ідентифікації рецесивного летального навантаження та добору осіб, які несуть рецесивні гени (Maltecca et al., 2020).

GWAS у тваринництві використовують для співставлення QTL з такими ознаками, як ріст, споживання корму, якість м'яса, маса новонароджених. Він може бути ідеальним для ідентифікації генів, пов'язаних із різноманітними фенотипами, та прояснення механізмів їх формування (Sharma et al., 2015). За допомогою GWAS виявили маркери мутацій, які впливають на ознаку. Генотипна селекція передбачає продуктивність тварини відразу після її народження на основі генотипу. У великої рогатої худоби GWAS використовують для виявлення геномних ділянок, пов'язаних із фертильністю (вік статевого дозрівання і під час першого спаровування). Під час дослідження GWAS на рівні загального геному, можливо виявляти у ньому регіони, пов'язані з ознаками, у тому числі якістю туш. Для аналізу GWAS використовують метод, заснований на тестуванні маркера одноразово. Одноступенева GWAS полягає у об'єднанні наявної інформації щодо генотипу та фенотипу від тварин генотипованих та негенотипованих в одноступінчасту процедуру. Використовують за цього одночасно будь-яку модель генотипування та всі кореляції.

Геном привабливим для тваринництва зробили його гнучкість та простота у реалізації, навіть за більших витрат на його обчислення, ніж за використання коалесцентних методів, оскільки він виявляє історію зразка у минулому і сьогодні. Моделювання геному потомків спрямоване у часі вперед, засноване на його прогнозуванні за геномом батьків за урахування генетичних та демографічних параметрів. За цього немає обмежень у часі щодо моделювання генезису реальної популяції, включаючи методи розведення і за останній період. Ідентифікація гомозиготних генотипів потомків, які знижують їх продуктивність надає цінну інформацію щодо генетичної характеристики складних ознак селекції. Порівняння методів визначення гомозиготності тварин на основі родоводу та генома свідчить щодо важливості застосування геномної інформації в місцевих популяціях, щоб доповнити у родоводах записи.

Ідентифікація рецесивних локусів за високої точності може запобігти несприятливим ефектам спорідненого спаровування у майбутньому, уникнути високого ступеня інбридингу визначивши часткове та рецесивне

домінування (Jiang et al., 2019). Оцінювання інбридингу у майбутньому через родовід є суб'єктивне та неточне (Sell-Kubiak et al., 2018). Оскільки визначення спорідненого спаровування за геномом точніше, ніж за родоводом, то за геномним інбридингом точніше можливо передбачити фактичне рецесивне навантаження, яке слід враховувати під час розведення худоби (Forutan et al., 2018). Для покращення оцінювання прогнозування ознак, спаровуючи батьків із відкритих ліній для зменшення ступеня інбридингу необхідно поєднувати інформацію щодо геному і родоводів (Gutiérrez-Reinoso et al., 2020).

Контроль спорідненого спаровування на рівні популяції у майбутньому проводять (Sun et al., 2014) за використання прогнозування очікуваного інбридингу. Застосування геномних зв'язків для контролю інбридингу ефективніше за оцінювання великих родин, повних братів і сестер на відміну від окремих осіб. У розведенні великої рогатої худоби редагування геному, щоб усунути шкідливі алелі реальним. Воно є корисним для усунення шкідливих рецесивних алелей, ідентифікованих методами скринінгу біоінформатики, які використовують для збереження послідовності та попередньої біологічної інформації щодо функції білка. Як інструмент контролю шкідливих наслідків інбридингової депресії геноміка залишатиметься основним методом у найближчі роки. Все частіше геномну інформацію використовуватимуть у розведенні тварин для генетичного оцінювання і поліпшення ознак, які важко або дорого виміряти, для контролю та обмеження накопичення гомозиготності у худоби, збереження генетичного різноманіття та обмеження росту ступеня інбридингу.

РОЗДІЛ II

ВИКОРИСТАННЯ ІНБРИДИНГУ ДЛЯ СТВОРЕННЯ ПОРІД ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ М'ЯСНОГО НАПРЯМКУ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЇХ СТРУКТУРНИХ ОДИНИЦЬ

Породи великої рогатої худоби створювали найчастіше за широкого використання інбридингу (Петренко та інші, 1997). Цей метод за достатньої годівлі, цілеспрямованого добору і підбору за екстер'єром та швидкістю росту дозволили англійцям Р. Беквеллу та його учням – Чарльзу Коллінгу і його брату Роберту створити видатну породу великої рогатої худоби шортгорнську (Багрий & Доротюк, 1979). Р. Беквелл використовуючи інбридинг закріплював у шортгорнській породі спадковість плідника Губбека 319. Його потомки Фаворит 352 та Комет 155, одержані тісним спорідненим спаровуванням за коефіцієнту гомозиготності ($F_x=46\%$). Засовуючи подібний метод у знаменитій шортгорнській породі на початку ХХ ст. генетичну схожість потомків із бугаєм Фаворитом 352 довели 55,2%. У цій породі коефіцієнт інбридингу у 1810 р. дорівнював 20 % і понад 100 років коливався від 20 до 25 % (Богданов, 1938).

Р. Беквелл зі своїми учнями Чарльзом і Робертом Коллінгами створили також видатну породу герефорд (Багрий & Доротюк, 1979). Значно використовували інбридинг на початку ХVІІІ століття також англійські заводчики герефордської породи Бенджамін Томкінс та його син, пізніше – Уільям і Джон Хьюер, лорд Бервік (Lasley, 1978). У результаті інбридингу у цій породі отримали видатного плідника Котмора 376, жива маса якого дорівнювала 108,5 пудів (Кулешов, 1947). Гуджел і Сімпсон у штаті Міссурі (США) концентрували та змішували спадковість видатних імпорتنих герефордських тварин розведенням за лініями. Це послужило створенню видатних стад цієї породи та інбредних ліній (Sumreddee et al., 2019).

За застосування досить тісного інбридингу широкого використання добору, підбору і видатних плідників та наднормової годівлі створено породу зі світовим ім'ям шароле (Марченко, 1995). У вдосконаленні шаролезької породи хороших результатів досягнув заводчик Луї-Массе, який розводив її «у собі» і застосовував інбридинг тісний, помірний та віддалений. Це дозволило йому створити скороспілий і менш кістлявий тип худоби.

За застосування різних варіантів спорідненого спаровування та елементів розведення за лініями таких, як оцінювання плідників за якістю

потомства вивели також породу великої рогатої худоби санта-гертруда (Lasley, 1978). Свій початок худоба санта-гертруда бере від плідника Манки. Після виявлення високої племінної цінності його використовували за близькоспорідненого спаровування. Високопродуктивних його синів парували з такими ж дочками і сестрами. У результаті багаторазового використання спорідненого спаровування всі чистопородні стада цієї породи інбредовані на плідника Манкі. Його вважають родоначальником породи санта-гертруда. Використовуючи різні ступені інбридингу створили абердин-ангуську (Племб, 1913, Богданов, 1922), лонгхорнську (Зубець і інші, 2001), кіанську (Кравченко & Недокус, 1975), українську м'ясну (Угнівенко, 1994; Угнівенко зі співавторами, 2008) породи.

Властивості ознак родоначальника породи, характерні для нього за якими ведуть селекцію, можливо консолідувати лише застосувавши споріднене спаровування. Інбридингом закріплюють цінну спадковість консолідованих ліній й підвищують ефективність їх кросів. Важливим параметром моніторингу та контролю збереження генетичних ресурсів тварин є споріднене спаровування. Це актуально для порід, які є невеликими популяціями, у яких мало неспоріднених тварин. Таку ситуацію визначає низький ефективний розмір популяції, що спричиняє високий рівень інбридингу. Наслідком цього є зниження продуктивності та фізичної підготовки популяції, що визначають загальну концепцію інбридингової депресії (Kristensen & Sorensen, 2005). Зменшення генетичної мінливості супроводжує збільшення частки рецесивних і шкідливих алелів за малого або великого впливу на популяції, та селекційний потенціал продуктивності і відтворювання, що перешкоджає збереженню місцевих порід (Fernandez, 2002). Тому місцеві породи, що адаптовані до навколишнього середовища розглядають як резервуар унікального генетичного матеріалу (Medugorac et al., 2009). Вони витриваліші, мають краще здоров'я та плодючість ніж спеціалізовані породи. Але у більшості випадків вони генетично поступаються основним за ознаками продуктивності. Тому, важливо підвищити конкурентоспроможність місцевих порід порівняно з комерційними (Wellmann & Bennewitz, 2019), та покращити їхню генетичну перевагу (Marjanovic & Calus, 2021a).

Проблему зникнення породи, може подолати створення міжпородної (або спільної) еталонної популяції, у якій повинні використовувати споріднені породи. Якщо вони тісно споріднені, очікується вища точність геномного прогнозу і додавання іншої худоби до контрольної популяції є більш цінним (Hozé et al., 2014). Основи геномної системи оцінювання червоно-рябої великої рогатої худоби виявленням тварин, яких можна було б

включити до міжпородної контрольної популяції заклали дослідження Wilmot et al. (2023). Для покращення генетичних переваг породи, автори рекомендують розробити систему геномного оцінювання, яке базується на відповідній еталонній популяції, що повинна відповідати критеріям, для забезпечення точних та надійних геномних прогнозів. Референтна популяція для цього повинна мати достатню кількість тварин (Goddard, 2009). Тварини, які підлягають оцінюванню, мають бути генетично споріднені з худобою із контрольної популяції (Wientjes et al., 2013). Оцінювання генетичної спорідненості допомагає вирішити, які породи можна включити до еталонної популяції. Для внутрішньопородного генетичного різноманіття цінним є оцінювання коефіцієнтів інбридингу. Якщо вони в межах породи високі, приймають рішення щодо спаровування її зі спорідненою породою, щоб знизити середній рівень інбридингу та підтримувати його (Wilmot et al., 2023). Низькі коефіцієнти інбридингу можуть залежати від змішування порід. Частка геному, залученого до гомозиготності, яка є ділянками гомозиготних маркерів, може дати цінну оцінку коефіцієнтів інбридингу. Щоб залишити конкурентоспроможними проти звичайних порід, у всьому світі розробляють систему геномного оцінювання місцевої худоби для створення міжпородної еталонної популяції. З цією метою оцінили (Wilmot et al., 2023) геномну спорідненість східно-бельгійської червоно-білої (EBRW) худоби, що знаходиться під загрозою зникнення, і червоно-рябої Ослінга (PRO) з червоно-рябою породою Нідерландів.

Результати аналізу головних компонентів філогенетичного дерева та кластеризації свідчать, що східнобельгійську червоно-білу та червоно-рябу породи слід включати в геномний континуум досліджуваних порід червоно-рябої худоби. Це підкреслює можливість створення міжпородної еталонної популяції для порід EBRW та PRO, оскільки одне з припущень для того, щоб геномні прогнози були точними, полягає в тому, що кандидати повинні бути генетично пов'язані з тваринами еталонної популяції (Wientjes et al., 2013). Для побудови міжпородних еталонних популяцій пропонують (Marjanovic et al., 2021) оцінювати спорідненість порід, як ефективну кількість хромосомних сегментів. На їх основі можна визначити, скільки тварин іншої породи було б еквівалентно додати до контрольної популяції для подальших геномних оцінок (Marjanovic & Calus, 2021).

РОЗДІЛ III

ІНБРЕДНА ДЕПРЕСІЯ, ПРИЧИНИ ЇЇ ПРОЯВУ І МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ ТА ЗНИЖЕННЯ

Щодо доцільності застосування інбридингу серед вчених й практиків єдиної думки немає. За розведення великої рогатої худоби його використовують обережно. Інбридинг, що виникає в результаті спаровування тварин, може бути пов'язаний зі зменшенням або втратою біологічної здатності, що називають інбредною депресією. Споріднене спаровування, особливо близьке, негативно впливає на певні фенотипні ознаки приплоду (Doekes et al., 2019; Gutierrez-Reinoso et al., 2021). Інбредну депресію спричиняють переважно накопичені рецесивні шкідливі мутації. Стверджують (Doublet et al., 2019), що високі рівні ендогамії зменшують генетичне різноманіття та продуктивність тварин майбутніх поколінь через позитивний або негативний вплив на різні ознаки. Для пояснення інбредної депресії існує три різних основних генетичних гіпотез: летальних генів; домінування; та наддомінування. Споріднене спаровування згубно впливає на продуктивність тварин через зменшення гетерозисної гетерозиготності і прояв гомозигот за накопичення інбридингу.

Гіпотеза летальних генів. Летальні, напівлетальні та сублетальні гени у більшості випадків знаходяться у рецесивному стані. У гетерозиготному – вони шкоди не приносять оскільки прикриті домінантами. Летальні гени ставши гомозиготними сприяють смерті тварин, а до утворення дефектів і каліцтв – полулеталі і сублеталі. Для споріднених тварин перехід генів у гомозиготний стан сприяє інбридингу. Він часто є причиною інбредної депресії зі смертельним результатом. Втрата небажаних генів взаємодіє завжди зі зниженням багатьох бажаних, оскільки вони обов'язково зчеплені між собою. Тому не тільки збільшення шкідливих генів у тварин створює інбредну депресію у гомозиготному стані, а і зменшення корисних, які зчеплені зі шкідливими. За «очищення» геному від інбредної депресії одного роду, можна викликати небажані гени іншого походження. У популяціях летальних генів небагато, вони відсутні у більшості тварин. Інбридинг проявляє негативний ефект тільки у генофонді тих тварин, у яких вони зберігаються до цього в летальному стані. Депресія кількісних ознак є найбільш характерним наслідком інбридингу згідно з теорією летальних генів.

Гіпотеза домінування. Велика кількість генів, що викликають прояв інбредної депресії відрізняє цю гіпотезу, від гіпотези летальних одиничних

генів. Перевага домінантних рецесивних генів, які приводять у гомозиготний стан сукупністю суми рецесивних є основою в сутності інбредної депресії, на якій ґрунтують гіпотезу домінування. Домінанти переважають рецесиви і в гомозиготі і в гетерозиготі у 3 рази більше, тому вони частіше, схильні до усунення менш життєздатних особин (Кравченко, 1973). У гетерозиготі знаходиться біля 75% рецесивів, які прикриті домінантами і, не піддаються природному добору. Шкідливі для організму гени накопичуються серед рецесивних ознак. Наявність домінант і в гомозиготному і в гетерозиготному стані сприятлива для організму порівняно з гомозиготними рецесивами. Розвиток інбредної депресії гальмує постійне «співіснування» корисних домінантних і шкідливих рецесивних генів в одній хромосомі постійно має місце. Згідно з гіпотезою домінування, якщо мутація не проявляється постійно то рецесивні алелі будуть очищені для підтримання генетичного навантаження (Kriestensen & Sorensen, 2005). Якщо на ознаку впливає домінування і спостерігають інбридингову депресію то в такому випадку передбачають, що інбридингову депресію спричиняють виражені шкідливі рецесивні алелі у гомозиготних особин то це є часткове домінування. Частка згубних рецесивних гомозигот, які були приховані в гетерозиготах, зростає і проявляє шкідливий ефект за наросування інбридингу в популяції. Перевага гетерозиготності над гомозиготністю складає сутність гіпотези домінування.

Гіпотеза наддомінування. Вищою придатністю гетерозигот над будь-якою з гомозигот пояснюють (Kriestensen & Sorensen, 2005) генетичну основу інбридингової депресії відповідно до гіпотези наддомінування. Згідно з нею у гетерозиготного гібридного організму неоднакові алелі одного і того ж локусу краще забезпечують і збагачують різноманітність фізіологічних функцій та можливостей організму ніж гомозиготні. За цією гіпотезою вся сукупність різноякісних алелів, а не одна їх пара, також спричиняє інбредну депресію. Це краще її пояснює ніж інші гіпотези. Збільшена гомозиготність сприяє також ще й втраті алелей і можливості успадковувати потомками зумовлений їх розвиток. Серед втрачених інбредними тваринами алелей є і важливі для розвитку в них продуктивності і племінних якостей. Зменшення алелей у тварин, отриманих від спорідненого спаровування, призводить до появи у них інбредної депресії. Відповідно до наддомінантності під час добору перевагу віддають таким особам підтримуючи таким чином рецесивні алелі.

Згідно з цією гіпотезою ефекти домінування демонструють перевагу гетерозигот, і кількість таких генотипів зменшується за зростання інбридингу (Crow & Kimura, 1970). Гіпотези домінування і наддомінування пов'язані зі ступенем домінування в локусах. Їх наслідки різні у перспективі. За гіпотези

надмірного домінування стану гетерозигот у множинних локусах сприяє добір і пов'язані з його балансуванням механізми мутації. За гіпотези часткового домінування, селекція очищає породжені мутаціями несприятливі алелі, у популяції з часом очищає селекція (Kristensen & Sorensen, 2005). Локуси з екстремальними частотами сприяють інбридинговій депресії менше ніж локуси з проміжними частотами. Інбридингова депресія є лінійною функцією ступеня спорідненого спаровування інбридингу. Нелінійною функцією рівня спорідненого спаровування є інбридингова депресія за епістазу. Інбридингову депресію може викликати наявність у популяції рецесивних, шкідливих мутацій, які присутні за низького ступеня спорідненого спаровування. У різних генах ділянки геному часто мають відштовхування мутацій якщо вони є загальними шкідливими. Для кожного типу хромосом гомозиготи виражають рецесивні мутації, та мають нижчу придатність, а гетерозиготи завдяки комплементации – вищу. Таким чином, хоча гена наддомінанта немає його регіон демонструє перевагу гетерозигот. Важко відрізнити псевдо-наддомінантність від справжньої. Оцінюванням генетичних змін в популяціях спричинених рецесивними шкідливими мутаціями можливо виключити надмірність, появу якої часто зумовлює псевдо-наддомінування. Сучасні молекулярні дослідження дозволяють припустити, що у популяціях інбридингову депресію спричиняють переважно наявність рецесивних шкідливих мутацій.

За гіпотези часткового домінування припускають (Howard et al., 2017a), що інбредну депресію викликають гомозиготні особи, які виражають рецесивні алелі. У міру збільшення інбридингу частка згубних рецесивних гомозигот, які були приховані гетерозиготами, буде проявлятися зі зростаючою швидкістю. Гіпотеза переважання припускає, що гетерозиготи перевершують гомозиготи в міру зростання інбридингу. Можливості гетерозиготи для експресії зменшуються та домінують. Для гіпотези часткового домінування, несприятливі алелі, що генерують мутації у середині популяції з часом будуть усунені за допомогою селекції (Kristensen & Sorensen, 2005). Згідно з гіпотезою переважного домінування селекція сприятиме гетерозиготам за множинних локусів, тому механізми пов'язані з балансуванням добору, будуть підтримувати мутації.

Теорія інбредної депресії – епігенетика. Виявили (Vergeer et al., 2012), що зміни в регуляції експресії генів можуть сприяти відмінностям у пристосуванні, фенотипі особистості генотипу та здатності виносити потомство до наступного покоління та кількості потомства, яке продукує між інбредним та схрещеним потомством (Bourdon, 2000). У результаті інбридингу особини отримують ідентичні алелі від кожного з батьків (Leroу, 2014). Якщо

батьки споріднені, то вони мають ідентичні алелі, та існує більш висока вірогідність того, що потомство їх отримає. Більшість тварин несуть небажані алелі, які зазвичай є прихованими, за умов якщо тварина не гомозиготна для алелей на певному гені. Інбредна особина має гомозиготний генотип. Тому вона скоріше за все проявляє небажані алелі, у результаті чого з'являються небажані фенотипні ознаки (Northcutt et al., 2004).

Часткове домінування становить велику частку інбридингової депресії, що спостерігають у популяціях тварин. Депресію від спорідненого спаровування може також спричиняти епістаз між ефектами домінування в локусах, таким чином, що сприятливі комбінації генів серед гетерозиготних генотипів зменшуються. За відсутності епістазу (часткового або надмірного домінування) відповідно до перших двох гіпотез інбридингова депресія є лінійною функцією рівня інбридингу. Коли відбувається епістаз, інбридингова депресія є нелінійною інбридингу. Якщо епістаз позитивний, то його називають зменшувальним, що проявляється в інбридинговій депресії, яка стає менш важкою, оскільки рівень інбридингу зростає. Якщо епістаз негативний, то його називають посилюючим, що призводить до того, що інбридингова депресія ускладнюється зі збільшенням рівня інбридингу (Crow & Kimura, 1970). Хоча надмірне домінування та епістаз можуть сприяти інбридинговій депресії у худоби, очікується, що часткове домінування пояснює більш значну її частку. Ступінь і час інбридингу не завжди є негативними, враховуючи, що нещодавній інбридинг є більш згубним, ніж старий інбридинг (Doekes et al., 2019). Вплив збільшення інбридингу на ознаки фенотипу для худоби оцінюють (Leroу, 2014) регресією за допомогою племінної інформації. Інбридингова депресія більш важка за стресових умов (Leberg & Firmin, 2008), є нелінійною функцією інбридингу і високий її рівень спостерігають за більшого ступеня інбридингу (Wall et al., 2005). Ступінь інбридингової депресії у особин може бути також неоднаковим через те, що рецесивне генетичне навантаження у них є неоднорідним. Через це гомозиготний регіон геному може спричинити різний рівень інбридингової депресії і розглядатися як відхилення тварини від лінії регресу ступеня інбридингу на фенотип.

Для отримання молекулярної інформації одним із способів дослідження гетерогенного інбридингу є побудова часткових коефіцієнтів на кожного родоначальника в популяції, використовуючи племінні дані, замість загального індивідуального інбридингу. Частковий коефіцієнт інбридингу для особини, віднесений до даного родоначальника, вимірює ймовірність того, що ця особа походить від нього, і сума всіх часткових коефіцієнтів інбридингу у родоначальників дорівнює загальному коефіцієнту інбридингу.

Гетерогенна інбридингова депресія у родоначалників означає, що інбридинг, отриманий від нього, не завжди є несприятливим на основі нульового або позитивного коефіцієнта регресії інбридингу для нього. Альтернативним заходом для дослідження інбридингу є декомпозиція традиційного визначення інбридингу на основі родоводу на інбридинг предків та особини (Kalinowski et al., 2000). Метод Ballou (1997) визначає сукупну частку геному особини, яка раніше зазнавала інбридингу від своїх предків. Інбридинг предків, що виникає від усіх спільних родичів усього родоводу особини, включають в їх коефіцієнт, незалежно від внеску в традиційний коефіцієнт інбридингу. Метод, розроблений Kalinowski et al. (2000) розділяє традиційний інбридинг за родоводом та новий. На основі родоводу інбридинг відносять до алелей гомозиготних, які проявлялись у минулому. Гомозиготні алелі, які зустрічають вперше пов'язують з новим інбридингом. Щоб визначити очищення популяції від мутацій, що призводять до інбридингової депресії коефіцієнти гомозиготності предків використовували (Mc Parland et al., 2009) раніше.

За очищення від інбридингової депресії тварини, що мають хороші показники продуктивності, у виведених породах стають батьками поголів'я, а із слабкою продуктивністю інбредних вибраковують і вони не доживають до племінного використання. Оскільки гомозиготність у деяких регіонах геному не є несприятливою, очищення знижує інбридингову депресію до нуля, якщо її оцінювання проводили за функцією інбридингу від продуктивності, (Voakes et al., 2007). Якщо наявність частково рецесивних шкідливих алелей відображає інбридингову депресію, селекція споріднених особин очищає популяцію від частини її навантаження зменшуючи їх частку. Таке очищення найефективніше є проти летальних мутацій, та майже неможливе проти надмірно шкідливих або слабких мутацій (Keller & Waller, 2002). Від генетичної основи спорідненого спаровування залежить очищення шкідливих алелів без збільшення ймовірності їх вимирання. Інбридингова депресія швидко очищується без ймовірного зникнення, коли генетичне навантаження є наслідком летальних алелів. Генетичне навантаження є фіксованим якщо воно зумовлене мутаціями, які мають невеликий ефект, тоді їх середня придатність знижується, ймовірність вимирання значно збільшується (Hedrick, 1994). Швидкість накопичення у популяції спорідненого спаровування протягом певного часу впливає на здатність видаляти із неї шкідливі мутації. Повільне зростання інбридингу сприяє більш ефективнішій селекції проти шкідливих рецесивів, ніж сильне (Fu et al., 1998). Аналіз (Pryce et al., 2014) результатів оцінювання інбридингу за геномом виявив, що воно загалом порівнянне або трохи більше, ніж за даними племінного обліку.

Спорідненість на основі молекулярної інформації у деяких популяціях, що здатна генерувати коефіцієнти співучасті, ускладнюється неповною або неіснуючою інформацією за родоводом. Тому генеалогічне оцінювання не застосовують. Враховуючи важливість управління генетичним різноманіттям, важливим питанням є те, яким є допустимий рівень інбридингу, щоб його підтримувати адекватно? Інбридингова депресія через малу кількість поголів'я, зустрічається у худоби за економічно важливими ознаками. Невелика кількість тварин допомагає отримати фенотипну однорідність у популяціях. У худоби існує компроміс для збереження рівномірності, мінімізуючи одночасно несприятливі наслідки інбридингу. Уникненням високих рівнів інбридингу у потомків за контролю спаровування мінімізують у потомків кількість летальних рецесивних алелів та гомозиготність геному.

Зменшення значень ознак продуктивності за накопичення інбридингу та прояву інбридингової депресії специфічне для популяції великої рогатої худоби оскільки залежить від кількості алелей та спрямованого добору. Їх неможливо уникнути через спрямовану селекцію, оскільки добір тварин за спадковою ознакою збільшує ймовірність використання їх спільних родичів порівняно із випадковим усередині поколінь, так між ними, що збільшує швидкість накопичення інбридингу (Robertson, 1961). За цього в популяціях після використання тривалого інтенсивного спрямованого добору, і очищення шкідливих гаплотипів у регіонах, що перебували під його впливом, збільшується кількість гомозигот сприятливих і шкідливих (Zhang et al., 2015). До швидкого збільшення інбридингу призводить добір тварин на основі селекційного індексу, який запропоновано (Hezel, 1943) складати із декількох ознак, порівняно з селекцією за фенотипом (Toro et al., 1988). Добір тварин на основі селекційного індексу збільшує інтенсивність спільної селекції за вищих зв'язків між критеріями добору фенотипів родичів. Для генетичного оцінювання великої рогатої худоби більш точне використання лінійного неупередженого прогнозування (BLUP) ніж добір тварин за фенотипом. Відповідно до генетичного оцінювання (Verrier et al., 1993), заснованого на BLUP, коефіцієнт інбридингу є більший утричі, ніж від добору за фенотипом. До цього призводить широке використання у наступних поколіннях інбредних батьків.

Інбридингову депресію зазвичай визначають за: коефіцієнтами регресії між тісністю інбридингу та величинами ознак, скорегованих на інші фактори (Santana et al., 2010; Bernardes et al., 2016; Sumreddee et al., 2018) та масштабованих відносно середнього їх значення і стандартного відхилення (Pereira et al., 2016); фіксованим впливом коефіцієнтів індивідуального

інбридингу матері та особистість (Pico et al., 2006); підбору лінійної, квадратичної, експоненціальної та Майкеліса-Ментена моделей до похибок, від величин модельних тварин (Amaral et al., 2019). Традиційно ж вплив коефіцієнта гомозиготності на ознаки великої рогатої худоби оцінюють (Leroy, 2014) за допомогою племінної інформації за регресією фенотипу на значення інбридингу. Споріднене спаровування не створює небажаних рецесивних поодиноких генів тварин, але проявляє тенденцію до збільшення несприятливих генотипів, що призводить до зниження середньої продуктивності і до прояву інбредної депресії (Martikainen et al., 2017).

Багато питань щодо вирішення проблеми тривалого застосування інбридингу, залишаються ще не висвітленими. Із-за згубного його впливу на зниження ознак продуктивності худоби (Kios et al., 2017), особливо ознак репродуктивних, росту, здоров'я, народжуваності, виживання і життєздатності, послаблення міцності конституції, проявлення аномалій та виродків, зменшення кількості гетерозигот у худоби і збільшення частки шкідливих або нешкідливих рецесивних гомозиготних генотипів. Це призводить до погіршення генетичного домінування та втрати інших неадитивних ефектів (Dezetter et al., 2015). Рівень інбридингової проявляється вищий, за суворих умов екології (Carolino & Gama, 2008). Зменшити інбридингову депресію можна мінімізацією загального рівня інбридингу та уникненням отримання рецесивних гомозиготних потомків (Leroy, 2014). Для розуміння впливу інбридингу на популяції великої рогатої худоби, рекомендують (Fioretti et al., 2002) зосереджувати визначення його рівнів та їх впливу на ознаки продуктивності. У концепції інбридингової депресії, яка відіграє важливу роль в управлінні генетичним різноманіттям у популяції традиційно передбачається, що мутації проявляють нейтральний мутаційний процес. Це призводить до накопичення у лініях вибірково підтримуваних мутацій, незалежних від добору в локусах. Кількість мутацій, які існують у популяції, залежить від її чисельності, вузьких місць або збільшення.

Поліпшення продуктивності за збільшення сприятливих алелів у популяції є метою генетичного добору, за якого накопичуються гомозиготність, шкідливі рецесивні алелі, та погіршується мінливість. Такі несприятливі побічні ефекти добору, що перешкоджають генетичному прогресу, представляють інтерес для популяцій за невеликого поголів'я. Під час добору великої рогатої худоби (Mc Parland et al., 2009) є місце очищення від шкідливих алелей та прояв інбридингової депресії за використання спорідненого спаровування (Leberg & Firmin, 2008). Основою адаптації для максимального підтримання придатності в даному екологічному стані є

мутації, що підвищують їх носіїв. Частка корисних мутацій, низька порівняно зі шкідливими, оскільки вони порушують адаптовані біохімічні та фізіологічні системи (Keightley & Eyre-Walker, 1999). Утворення шкідливих мутацій у геномі, їх усунення добором значно впливають на рівень інбридингової депресії та генетичну мінливість щодо придатності популяції. За великої кількості поголів'я у ній селекція усуває шкідливі мутації з такою швидкістю, як вони з'являються і зменшує придатність популяції на величину, не залежну від її індивідуального ефекту. На середню придатність поголів'я впливають шкідливі мутації зі швидкістю, з якою виникають у геномі шкідливі мутації. Генетичне навантаження в рівновазі великої популяції дорівнює швидкості мутації у рецесивному стані і для домінантної мутації подвоєній швидкості. Від тяжкості шкідливої мутації не залежить генетичне навантаження популяції в рівновазі. Добір мутацій впливає на здатність збільшувати сприятливі варіанти популяції або у її середині видаляти шкідливі. На різноманітність навколишніх шкідливих мутацій впливає фоновий добір шкідливих мутацій у популяції. На фіксацію нейтральних або злегка шкідливих мутацій мають великий вплив кількість рекомбінації в межах регіону і ступінь, до якої селекція зменшується через численні ділянки, що проходять очищування. Злегка шкідливий мутант більше шкодить фізичній формі популяції, ніж за більшого шкідливого ефекту. Більші популяції мають вищу придатність очищати шкідливі мутації за однакового рівня інбридингу ніж менші (Wang et al., 1999). У великих за розмірами популяціях мутації зазнають вищих темпів адаптаційного розвитку через те, що добір ефективніший за широкого діапазону його коефіцієнтів, ніж за низьких. Приклад прояву головних специфічних відхилень, відповідно до яких проявляється інбредна депресія за різними ознаками наведено у розділах від IV до XI.

РОЗДІЛ IV

ЗБЕРЕЖЕННЯ ПРИПЛОДУ ЗА ІНБРИДИНГУ

На собівартість приросту і рентабельність виробництва яловичини у м'ясному скотарстві впливають два основних фактори. Чистий (діловий) вихід телят на 100 корів та їх жива маса на час відлучення (Угнівенко, 2002). Зниження ділового виходу телят у 8-місячному віці на 100 корів підвищує собівартість їх 1 ц приросту (Черекаєв, 1989; Угнівенко, 2000). Проведений нами (Угнівенко зі співробітниками, 2021) регресійний аналіз свідчить, що на собівартість приросту у 37,4 рази більше впливає збереженість телят у підсисний період ніж їх вихід на 100 корів і нетелей, у 23,8 рази ніж вага під час відлучення у 8 – місячному віці і, у 288,4 рази ніж вага тварин у 15 місяців. Результати досліджень, одержані нами співпадають із даними (Kirkpatrick, 1981), де встановлено, що у стаді корів за середнього ділового виходу телят під час відлучення 90 % отримують більше прибутку, ніж у стаді зі збереженням телят до відлучення 70 %.

Отже, рентабельність виробництва яловичини у м'ясному скотарстві, залежить перш за все від збереження телят у підсисний період. Це можна пояснити тим, що витрати на утримання основного стада – бугаїв, корів, у тому числі і тих, які протягом року не народили приплід, на загальну живу масу телят під час відлучення. Вона складається з чистого (ділового) виходу телят та їхньої живої маси під час відлучення. Враховуючи специфічні ознаки (кількість відлученого приплоду та середня жива маса телят під час відлучення), які впливають на економіку м'ясного скотарства то основним видом продукції корови є теля під час відлучення (Вінничук, 1997). (Діловий вихід телят) визначають за відношенням кількості відлучених телят до кількості самиць, виділених для запліднення. Тому, актуальним завданням у м'ясних породах виходячи з цього є розроблення методів поліпшення збереження телят у підсисний період, зокрема і підбором їх батьків.

Інбридинг сприяє пригніченості тварин, що проявляється у нижчій життєздатності, вираженій схильності до різних захворювань та передчасного старіння (Лесли, 1982).

Найбільше підлягає депресивному впливу інбридингу життєздатність телят (Лютиков, 1953; Овсянников, 1962). Несприятлива дія інбридингу проявляється ще в період ембріонального розвитку плода (Лютиков, 1953). Інбридингова депресія точніше та значущіше передбачає ранню смерть

потомка у череву (Hinrichs & Taller, 2011). Із загибеллю ембріона пов'язані летальні рецесивні мутації, що спричиняють загибель ембріона (VanRaden & Miller, 2006). Летальність ембріона спричиняє нульова мутація VPS54 (Karlsson et al., 2013). Класичний за родоходом та майбутній інбридинги шкідливо впливають на виживання телят (Mc Parland et al., 2009). Після народження смертність інбредних телят становить 20,6 % за ступеня інбридингу від 19 до 37,5%, а аутбредних - 10,3 % (Brand, 1981). Інбредні телята мають занижену життєздатність, оскільки вони особливо чутливі до несприятливих умов утримання та годівлі (Лютиков, 1953). Критичну роль у захисті їх організму відіграє ген кодування теїну SLC11A2, який є транспортером металу (Patel et al., 2015). Мутації в ньому виявилися шкідливими для індійської великої рогатої худоби Гірі. Інбридинг суттєво впливає на перинатальну смертність телят у порід шароле, симентал та герефорд (Mc Parland et al., 2008). У інбредних самиць породи ангус є більша частка дистогії, що пов'язано зі смертністю новонароджених. Більш негативно інбридинг впливає на збереження телят до 3 місяців (Carolino & Gama, 2008). За помірного інбридингу смертність телят до відлучення вища у 1,5 рази, за близькоспорідненого у два, а за кровозмішення - у 4 рази, ніж за неспорідненого спаровування (Овсянніков, 1962). Велика рогата худоба, генетично стійка до захворювань, паразитів, спеки та адаптації до місцевих умов навколишнього середовища завдяки трьом генам TMEM173, MZB1 і SIL1 (Karimi et al., 2016), пов'язаним з імунітетом у неї (Liu et al., 2022).

Створюючи українську м'ясну породу великої рогатої худоби за застосування спорідненого спаровування не виявлено суттєвого його впливу на смертність та вибракування телиць до віку 15 місяців (табл. 4.1). Смертність телят до 3-місячного віку є дещо більшою (на 0,7 пункти) за спорідненого спаровування, ніж за неспорідненого. Тварини, одержані від помірного і віддаленого ступенів інбридингу мали найменшу (відповідно 9,0 і 10,0 %) смертність до 3-х місячного віку. Краща життєздатність у аутбредних тварин, та пригнічення її у інбредних теличок пов'язана певним чином з окисними реакціями. У віці від 6 до 15 міс., у телиць від спорідненого спаровування дещо (на 0,9 пункти) підвищена кількість смертей та зоотехнічного браку, ніж за неспорідненого спаровування. За спорідненого спаровування дещо більшу смертність телят різного віку, ніж за неспорідненого, спостерігали також інші автори (Харчук, 1973).

Таблиця 4.1

Смертність телиць, одержаних за різних ступенів
зростання гомозиготності (F_x)

Ступінь гомозиготності (F _x), %	Кількість новона- роджених телят, гол.	Смертність до віку, %				
		3 міс.	6 міс.	8 міс.	15 міс.	від 6 до 15 міс.
Усі ступені	349	11,3	16,3	19,5	35,5	22,9
Зокрема дуже тісний (12,5 %)	37	10,8	18,9	18,9	29,8	13,3
Тісний (6,25-12,4 %)	92	14,1	21,7	26,1	38,0	20,8
Помірний (0,78-6,24 %)	210	9,0	13,3	16,2	35,2	25,3
Віддалений (0,10-0,77 %)	10	0,0	20,0	30,0	40,0	25,0
Аутбредні	1219	10,6	19,9	22,0	37,1	22,0

Найбільшу смертність теличок до 8-місячного віку спостерігали за застосування тісного і віддаленого інбридингу. Це є практичним підтвердженням теоретичного положення, розробленого Кисловським (1965), що тісний інбридинг розщеплює генотип родоначальника. Це виражається у одержанні тварин за різноманітної спадкової інформації. Роль його полягає не в закріпленні гомозиготності, а у перекомбінації генетичної інформації особин, і одержанні нового генотипу, який визначає пристосування організму до життя (Розсоха & Тур, 1996). Це призводить до закріплення цінних спадкових властивостей, не знижуючи резистентності. За використання помірного інбридингу спостерігається найбільша (25,3%) смертність телиць від 6 до 15 місяців. За нього гомозиготність зростає незначно а суттєву перевагу і впливу на генотип потомка має видатний предок (Кисловский, 1965).

РОЗДІЛ V

ВПЛИВ СПОРІДНЕНОГО СПАРОВУВАННЯ НА ВІДТВОРЮВАЛЬНУ ЗДАТНІСТЬ МАТОК ТА САМЦІВ

У проведеній великій кількості аналізів (Hermas et al., 1987; Mc Parland et al., 2007; Ma et al., 2019; Martikainen et al., 2020) продемонстровано, що від інбридингу сильніше пригнічені ознаки репродукції, ніж інші. Найбільший вплив інбредної депресії у самиць проявляється на пізньому статевому дозріванні, зниженні заплідненості та порушенні їх статевих циклів. У великої рогатої худоби відтворювальна здатність також страждає за покращення якості м'ясної продуктивності та від негативної кореляції між характеристиками ознак виробництва та функціональними (Kadarmideen 2003). На економіку м'ясного скотарства ознаки відтворювання впливають найсуттєвіше. Прибуток від ділового виходу телят під час відлучення вищий у два рази за рівень приросту і переважає у 20 разів за якості туш (Миниш & Фокс, 1986).

Діловий вихід (%) приплоду у м'ясному скотарстві вважають (Лэсли, 1982) ефективністю відтворювання та основною ознакою продуктивності і рекомендують визначати за відношенням кількості телят під час відлучення до виділених для запліднення корів і телиць, що включає низку складових репродуктивності самиць і бугаїв. Собівартість продукції на економіку м'ясного скотарства впливає від 65 до 70%, то головною проблемою щодо визначення його рентабельності, є розроблення способів підбору батьків для поліпшення кількості і живої маси ділових потомків під час відлучення.

Існує досить багато матеріалів (Солдатов & Русанова, 1978; Егiazарян, 1983; Нуржанов, 1986), які свідчать, що споріднене спаровування не призводить до зниження відтворювальної здатності. Відтворювальну функцію корів української м'ясної породи ми оцінювали за ознаками сервіс-періодом, коефіцієнтом відтворювальної здатності (KB3), віком першого отелення, відповідно до методичних вказівок, наведених у праці (Угнівенко і співав., 2010). Встановлено, що на ознаки відтворювальної здатності корів інбридинг теж не впливає вірогідно (табл. 5.1). Відмічена лише тенденція до збільшення на 7,2 пункти частки вибракування інбредних первісток. Кількість отелень за життя у інбредних корів на 17,3 % ($P > 0,999$) менша проти аутбредних. Це можливо пояснити підвищенням у них обміну речовин,

що призводить до швидшого «зношення» органів та раннього вибракування тварин.

Таблиця 5.1

Відтворювальна здатність інбредних і аутбредних самиць
(Угнівенко, 2012; Ugnivenko, 2018)

Ознака	Інбредні ($F_x = 5,47\%$)			Аутбредні		
	n	$M \pm m$	$C_v, \%$	n	$M \pm m$	$C_v, \%$
Вік запліднення телиць, міс.	138	$26,3 \pm 0,8$	33,3	466	$27,4 \pm 0,5$	36,5
Осіменінь на одне запліднення телиць	138	$2,53 \pm 0,17$	77,2	466	$2,48 \pm 0,09$	78,1
Отелень корів за життя	88	$2,02 \pm 0,15^{***}$	70,7	315	$2,37 \pm 0,09$	69,8
КВЗ	43	$0,68 \pm 0,04$	34,3	174	$0,67 \pm 0,01$	24,9
Вибракування первісток, %	46	52,3	-	142	45,1	-

Примітка:***) $P > 0,999$

У інбредних телиць проявляється тенденція до підвищення на 2,0 % кількості осіменінь на одне запліднення. Тенденцію до збільшення у інбредних корів мають коефіцієнт мінливості ($C_v, \%$) отелень за життя та КВЗ. Споріднене спаровування збільшує мінливість у межах інбредної групи й розщеплює на ряд гомозиготних комбінацій генотип підібраних тварин (Кисловський, 1965). Щодо підвищення у інбредних тварин мінливості ознак повідомляли й у інших роботах (Овсянников, 1969). Тварини від спорідненого спаровування за рівня інбридингу (F_x) від 6,25 до 12,4 % проявляють тенденцію до зниження отелень за продуктивне використання на 21,7 % над аутбредною худобою, і на 8,7 % від помірного спаровування. Також встановлено (Гнатюк & Гнатюк, 2015) позитивний його вплив на тривалість використання господарського та продуктивного. За даними цих авторів близьке та тісне споріднене спаровування за коефіцієнту інбридингу (F_x) від 12,5 до 25 %, порівняно з аутбредними ровесницями та отриманими від інших типів підбору проявляє інбредну депресію на 15% ($p > 0,95$), за тривалістю господарського використання. За нашими даними (табл. 5.2) інбридинг не надає суттєвого вірогідного негативного впливу на ознаки відтворювальної здатності корів, але проявляє тенденцію у інбредних особин до їх погіршення.

Таблиця 5.2

Відтворювальна здатність інбредних та аутбредних корів

Ступінь інбридингу, %	Кількість отелень за життя		Вихід телят, гол.		Індивідуальна плодючість, %	
	n	M±m	n	M±m	n	M±m
12,5% і >	5	2,8±0,60	4	2,5±0,30	5	66,5,8±5,80
Від 6,25 до 12,4%	12	2,3±0,20	9	2,2±0,30	11	69,1±5,20
Від 0,78 до 6,24%	25	2,5±0,10	24	1,9±0,10	25	64,8±3,20
Від 0,10 до 0,77%	3	2,0±0,20	3	1,7±0,30	3	63,1±17,30
Усі ступені	53	2,4±0,08	47	2,0±0,09	44	66,0±3,10
Аутбредні	215	2,8±0,07	198	2,1±0,07	214	64,9±1,20

За інбридингу кількість отелень корів за життя зменшується на 16,7 %, проти аутбредних тварин отриманих ділових телят на 5 %. Це узгоджується з даними інших авторів (Кипяткова & Примакин, 1974; Примакин 1977). Залежать від інбредності маток у великої рогатої худоби також кількість осіменінь на одне запліднення і тривалість сервіс-періоду. Інбредність самиці збільшує шкідливу дію інбридингу за їх племінною цінністю. Спаровування інбредними бугаями споріднених їм корів знижує кількість тільних тварин на 28,9 пункти, порівняно зі спаровуванням неспорідненої худоби (Йогансон и др., 1970). Запліднюваність корів та індекс осіменінь за близьких ступенів споріднення на 4,3 та 0,4 пункти менші ніж у аутбредній групі (Щеглачов, 1983). У корів із заплідненням пов'язані варіанти гена *CACNB2*, який є нейроендокринним і контролює функцію фолікулостимулюючого гормону (ФСГ) (Sugimoto et al., 2013). У корів є більше на 0,63 % абортів і на 1,59 % мертвороджених за тісних ступенів їх споріднення, більше ніж у аутбредних тварин (Примакин, 1977). Оскільки найбільше мутацій, під час статевого дозрівання зберігається у геномі нейроксину (*NRXN3*) (Dias et al., 2017), то споріднене спаровування не погіршує, стан вагітності нетелей, а збільшує їх вік отелення (Sumreddee et al., 2018). За підвищення коефіцієнта інбридингу на 1 % у нетеля чи корови збільшується вік їх першого отелення відповідно на 0,8 та 1,4 дня (Bernardes et al., 2016).

За інбридингу у самиць збільшується вік першого запліднення та отелення (Fioretti et al., 2002). За даними інших авторів інбридинг знижує кількість незапліднених ооцитів маток і (Bezdicek et al., 2014) та кількість отелень за життя і тривалість продуктивного використання корів (Carolino & Sama, 2008). Інбридинг підвищує відсоток дистоції у самиць й мертвонароджених від них телят (Adamec et al., 2006; Mc Parland et al., 2007). Інтервал між отеленнями у корів за інбридингу збільшується на 8,8 дня, вік першого отелення на 2,5 дня, та вибуття первісток до другого отелення на 4 % (Mc Parlaud et al., 2007).

У інбредних корів порівняно з аутбредними ці відмінності є не великими та статистично не вірогідними за величини Fx нижчим 1,26-1,56 %. Важливу і вірогідну різницю ($P > 0,95$) виявили (Bezdicek et al., 2014) за часткою пересаджених ембріонів та незапліднених ооцитів за більш високих величин Fx (від 3,1 до 25 %). Кількість пересаджених ембріонів у інбредних корів за коефіцієнту гомозиготності від 9,0 до 30,0 % вірогідно ($P > 0,95$) менша порівняно з тими, у яких Fx становить від 0 до 8,9 %, через депресію дисфункції яєчників (Alvarez et al., 2005). Відповідно до даних цих авторів за збільшення коефіцієнта інбридингу на кожен 1 % частка вироджених ембріонів збільшується вірогідно ($P > 0,95$) на 2,23 %.

Окрім віку початку отелення, високий коефіцієнт гомозиготності у корів погіршує також їх швидкість запліднення, інтервал між отеленнями та інші ознаки репродуктивності (Miglior et al., 1995). У Бразилії інбридингова депресія на тривалість вагітності у п'яти порід зебу не впливає (Pereira et al., 2016). Середня інбридингова депресія становила 0,174 % на 1 % спорідненого спаровування відповідно для репродуктивних ознак. Інбридинг, оцінений за родоводом зменшує кількість вагітних корів, збільшує дні до початку родів (Burrov, 1998) та негативно впливає на частку важких отелень (Rokoue et al., 2010). Інбридингова депресія існує у худоби за довголіттям (Sewalem et al., 2006).

Класичний родовий та майбутній інбридинги шкідливо впливають на плодючість (Mc Parland et al., 2009) корів. Засновані на родоводі коефіцієнти інбридингу (Martikainen et al., 2017) менш важливі для прогнозування інбридингової депресії за плодючістю (Mc Parland et al., 2007) ніж за допомогою геномного аналізу, який є більш точним. Оцінки інбридингової депресії на основі геномних даних є більш точними та значущими щодо передбачення репродуктивних ознак (Martikainen et al., 2018), зниження конкуренції ооцитів і ембріонів (Perez et al., 2017), загальних показників плодючості (Doekes et al., 2019), та легкості отелення (Bjelland et al., 2013). Ембріональна патологія є більш серйозним порушенням, яку викликає

суперечність між імунними властивостями організму матері і розвиваючим у ньому ембріоном. Наслідком ембріональної патології є менша життєздатність телят, яка створює і втрату ними пристосованості до умов.

Для виявлення впливу інбридингу на ознаки репродукції, віддають перевагу методам геномного оцінювання через його прогностичну здатність і більшу точність. Хоча оцінки інбридингу за даними родоводів подібні до тих, які має геноміка для деяких ознак репродукції, геномне оцінювання є більш точним (Weller et al., 2017). За допомогою геномних методів різні ділянки генома, які ідентифіковані як такі, що містять шкідливі рецесивні мутації, пов'язані з негативними фенотипічними ефектами, які знижують частку отелення (Fritz et al., 2013), фертильність (Martikainen et al., 2017), інтервал між отеленнями і тяжкі пологи (Bjelland et al., 2013), показники народжуваності (Doekes et al., 2019). Ці ефекти прямо пропорційні кількості геномних регіонів, що містять рецесивні мутації (Fritz et al., 2013) і вони посилюються одночасно з еволюцією вищої продуктивності худоби.

Зниження плодючості бугаїв за депресивного впливу інбридингу спостерігали (Ранделин, 1977) давно. Коефіцієнт інбридингу проявляє негативний вплив у бугаїв породи Нероле на окружність їх калитки (SC) у віці 18 місяців (Santana et al., 2010). На цю ознаку репродукції негативний вплив відмічено у бугайців породи Маркіджана і Бонсмара у віці 12 місяців (Santana et al., 2012), та під час відлучення (Burrow, 1998). Коефіцієнт гомозиготності негативно ($P \geq 0,99$) корелює із довжиною ($r = -0,14$), шириною ($r = -0,25$) та жорсткістю 0,1 сперматозоїдів бугаїв (Azcona et al., 2019), що значно позначається на збільшенні інтервалу між отеленнями у корів, ними покритих.

Використавши автоматизовані та об'єктивні методи досліджено, що інбридингову депресія проявляється за якісними ознаками сперми бугаїв м'ясної худоби, включаючи її морфологію, стан акросом і ДНК, функції мембрани плазми (тест на гіпоосмотичний набряк), та структуру її субпопуляції (Dorado et al., 2017). Швидкість сперматозоїдів криволінійна і прямолінійної лінії та амплітуда бічного зміщення головки є вищими ($P > 0,95$) у бугаїв за коефіцієнта гомозиготності (F_x) $\geq 13,5$ %. Кластерним аналізом кінематичних параметрів сперми ці автори виявили три її різні субпопуляції. Частка популяції за високоактивних, але не прогресуючих сперматозоїдів вірогідно ($P > 0,95$) вища в бугаїв за коефіцієнту гомозиготності (F_x) = 16,3 %. Значне збільшення інтервалу між отеленнями у корів, які народили бугайців спостерігається від бугаїв за коефіцієнту інбридингу (F_x) $\geq 13,5$ %. На якість сперми бугаїв за збільшення високоактивних, але непрогресивних сперматозоїдів, помірно впливають

високі ($F_x > 3,5 \%$) рівні інбридингу лише тоді, коли значення спорідненого спаровування досягають певного порогу. Генетичний стан інбридингової депресії, який спричиняє спаровування споріднених особин, особливо важливий для порід великої рогатої худоби, обмежених ефективною популяцією. Він часто пов'язаний зі зниженням народжуваності, оскільки морфометрія головки спермів асоціюється з фертильністю. Із розвитком сперми пов'язані гени BRDT і SPAG6 специфічні для породи (Liu et al., 2022). Інбредну депресію підтверджено (Biedermann, et al., 2003) у популяціях великої рогатої худоби як незначних, так і за великої їх чисельності.

РОЗДІЛ VI

ОБМІН РЕЧОВИН У ТВАРИН, ЇХ ЗДОРОВ'Я ТА АДАПТАЦІЯ ЗА ІНБРИДИНГУ

Здоров'я тварин пов'язане з їх довголіттям, збільшуючи час, за який вони продукують. Це впливає на прибутковість виробництва. Високорентабельними є ті корови, які зберігають довголіття за нинішніх умов. Здоров'ю і життю тварин представляє загрозу споріднене спаровування та інбредна депресія. Гетерогенність підбираємих батьків підсилює асиміляцію за обміном речовин та є одним із підходів до створення високого життєвого потенціалу в організмі (Владимирская, 1966). У зиготі, що утворили різноякісні гамети проявляється внутрішнє протиріччя. Воно є джерелом інтенсивності життєвих процесів у організмі та активної його взаємодії з зовнішнім середовищем. Помісні організми від гамет за різної якості різняться високою асиміляційною здатністю. У інбредних тварин спостерігають протилежну направленість обмінних процесів, що впливає на значне зниження життєздатності потомства. Затримання статевої зрілості і зменшення відтворювальної здатності, які розглянули у розділі V свідчать, що співвідношення статей відображаються на якості плоду, розбіжності в метаболізмі, створювані за інбридингу (Владимирская, 1966).

Одним із основних факторів у скотарстві, є здоров'я тварин, оскільки воно безпосередньо впливає на їх добробут. Геномне оцінювання худоби включає ознаки, пов'язані з їх добробутом. Впливу інбридингової депресії на здоров'я та особливості добробуту худоби, пов'язані з їх довголіттям надають важливого значення (Baes et al., 2019). Збільшення коефіцієнта інбридингу є фактором, який підвищує ризик активації шкідливих рецесивних генів, які потенційно впливають на імунну систему великої рогатої худоби (Macedo et al., 2014). Високі коефіцієнти інбридингу безпосередньо пов'язані з експресією рецесивних генів, які погіршують загальну імунну систему, впливаючи на мітохондріальну ДНК (Baes et al., 2019), виживання, загальний стан здоров'я, індивідуальну енергійність і силу (Cassellas et al., 2009). У тропічної великої рогатої худоби не знайдено (Burrow, 1998) впливу інбридингу на ознаки адаптації до тропіків такі як стійкість до екто- та ендо-паразитів та теплового стресу.

Довговічність і стійкість до хвороб, мають низьке успадковування. Успіх розведення на покращену адаптивність худоби до різних середовищ є

суперечливим, оскільки ця ознака має також низьку спадковість (Strandén et al., 2019). Реальна пристосованість великої рогатої худоби до різного середовища та нових умов є результатом природної еволюції, яка займає кілька століть, щоб закріпитися у великої рогатої худоби (Åby & Meuwissen, 2014). Протягом останніх століть люди постійно розробляли спеціалізацію худоби для отримання високопродуктивного фенотипу в процесі безперервного спаровування генетично споріднених тварин за збільшення рівня інбридингу (Refoyo-Martínez et al., 2019). Таким чином, оцінювання індивідуального коефіцієнта інбридингу має вирішальне значення для адаптації тварин, еволюції та збереження (Kardos et al., 2015).

Постійний моніторинг як індивідуального, так і популяційного інбридингу худоби необхідний для пом'якшення шкідливих генетичних ефектів, пов'язаних з пристосованістю великої рогатої худоби до різних середовищ і систем виробництва в найближчому майбутньому (Kardos et al., 2015). Відповідно, потреба в адаптації худоби до середовища є актуальною. Результати моделювання свідчать про те, що геномна селекція може ефективно впроваджувати слабко успадковувану ознаку (адаптація) в високопродуктивну популяцію, коли виробництво, є генетично некорельованим (Åby & Meuwissen, 2014). Перед постійними змінами навколишнього середовища у сучасний час, важливе впровадження локальних адаптивних генів у найважливіші породи (Hoffmann, 2013). Цей генетичний внесок може бути впровадженням адаптивних ознак у комерційні породи (Hoffmann et al., 2021).

Адаптивність тварин до майбутніх середовищ буде важливою для належної продуктивності, що свідчить про покращення їх адаптаційних властивостей за допомогою геномної інтрогресії (Strandén et al., 2019). Впровадження адаптивних генів із порід-донорів у менш адаптовані популяції-реципієнти є способом збільшення генетичної мінливості і уникнення інбридингової депресії та несприятливого впливу на різні ознаки, геномні та фенотипні. Тому, слід контролювати інбридинг через його оцінювання на основі генотипування. Цей контроль є набагато суворішим у розведенні на основі геному, ніж за використання для цієї мети родовід (Mäntysaari et al., 2020).

Інбредна депресія у тварин позитивно корелює зі стресовими факторами навколишнього середовища, з якими вони стикаються у виробничому середовищі. У дослідженнях (Bolormaa et al., 2015) на багатьох породах худоби *Bos taurus*, *Bos indicus* встановлено, що підвищений інбридинг пов'язаний з гіршим темпераментом та зниженням стійкості до кліщів і збільшенням їх кількості. Спаровування впливає на клітинні

процеси, пов'язані зі старінням та пристосуванням до стресу від навколишнього середовища та захисту від шкідливого ефекту інбридингової депресії (García et al., 2012). Ген кодування тєніну SLC11A2 є транспортером металу відіграє критичну роль у захисті організму (Patel et al., 2015). Мутації в ньому є шкідливими у великої рогатої худоби Гірі. Інбридинг негативно корелює з кольором та типом шерсті. Інбредні тварини представляли коротше, гладке і світліше покриття. Ген-кандидат CD180 асоціюється зі здатністю тварин боротися з патогенами великої рогатої худоби породи Брахман і Ангус (Casas et al., 2011), а SPEF2 і PRLR пов'язані з фенотипом SLICK, який істотно впливає на довжину шерсті великої рогатої худоби і відповідно на терморегуляцію за тропічного клімату (Huson et al., 2014). У дослідженні (Porto-Neto et al., 2018) виявили фенотип SLICK, який пов'язаний з мутацією в гені PRLR, що призвело до коротшої шерсті, яка сприяє перенесенню спеки. Гени PEX14 і CORT пов'язані з адаптацією до середовища та відповіддю на тепловий стрес (Shen et al., 2020). Гени ідентифіковані на островах ROH, використовують для селекції в різних породах великої рогатої худоби для вирощування тварин за коротшої шерсті, покращуючи термостійкість у вологому тропічному кліматі (Sarlo Davila et al., 2020).

Варіанти гена ASIP відповідають за ряд алелів у локусі забарвлення шерсті Агуті, що визначає велику його варіабельність (Shiavo et al., 2022). У великої рогатої худоби Nellore ступінь поширення темного кольору над білим визначається складною делецією в гені ASIP (Trigo et al., 2021). Це один із перших випадків (Fontanesi et al., 2015) білого кольору шерсті породи *Bos taurus*, для якої мінливість, що впливає на ген ASIP, пов'язана з характерним кольором шерсті великої рогатої худоби Моденеze. У східноафриканської великої рогатої худоби Shorthorn Zebu ідентифікували (Bahbahani et al., 2015) представника родини білків теплового шоку (DNAJC18), який реагує на тепловий стрес. Знайшли (Liu et al., 2022) три гени (TAF7, SPAG6 і BRDT), пов'язані з імунітетом в HNC. TAF7 може регулювати експресію генів білка теплового шоку та посилювати ефективне відновлення клітин, які зазнали термічного стресу (Nagashimada et al., 2018).

Для того, щоб краще зрозуміти необхідний рівень антитіл для нейтралізації вірусів та реакцію на вакцинацію проти різних вірусів, пов'язаних із респіраторними захворюваннями бугаїв породи Ангус використовувати у тропічних зонах рекомендують (Kramer et al., 2019) GWAS. (Porto-Neto et al., 2014) фенотипові дані, що описують 10 ознак, які мають значення для тропічної адаптації: 1) час, виміряний в електронній формі (до сотої секунди), необхідний тварині подолати відстань 1,7 м після

виходу з вагової кабіни; 2) ректальна температура; 3) кількість яєць глистів на грам калу; 4) оцінка оболонки пенісу, виражена як корельована ознака пупка оцінка у самок та оцінка від 1 (дуже невисока) до 9 (надзвичайно щільне підкреслення); 5) колір шерсті за шкалою від світлого до темного; 6) оцінка величини ураження від 1 (не видно ураження) до 5 (багаторазові ураження в трьох місцях, таких, як шия, живіт і холка); 7) зараженість кліщами (від 0 без кліщів) до 5 (більше 150 кліщів); 8) тип волосяного покриву, оцінка від 1 (надзвичайно коротка і гладка шерсть) до 7 (дуже довга шерсть); 9) BCS виміряний з кроком в одну третину від 1 до 5 і нижче часто перетворюється на суцільну 21-бальну шкалу; 10) жива маса у віці одного року, обчислена як середнє значення усіх зафіксованих у віці від 300 до 420 днів.

РОЗДІЛ VII

МОЛОЧНІСТЬ ІНБРЕДНИХ І АУТБРЕДНИХ КОРІВ

За довготривалого розведення худоби у популяціях, не враховуючи спорідненого спаровування є невисокою ефективність добору м'ясних корів за молочністю (живою масою потомків під час відлучення), яка є однією з основних ознак їх селекції. Вплив спорідненого і неспорідненого підбору батьків на молочність м'ясних корів вивчено на даний час достатньо повно. Щодо зниження живої маси м'ясних телят під час відлучення від корів різних порід у віці від 200 до 220 днів свідчать численні дані авторів. За застосування інбридингу встановлено різне її зниження за збільшення коефіцієнта інбридингу на 1 %. Так для маси у 200 днів південноафриканської худоби браман воно становить 0,418 кг (Pico et al., 2006), герефордської 0,25 кг (Pollak & Ufford, 1978) та 0,465 кг (Nelms & Stratton, 1967). Для телят великої рогатої худоби Nellore у Бразилії зниження живої маси у віці 205 діб на кожне збільшення інбридингу на 1 % становить 0,24 кг (Amaral et al., 2019). У 7 місяців зниження її склало 0,189 кг (Carolino & Gama, 2008). Лінійну залежність фенотипних значень маси телят під час відлучення від коефіцієнта інбридингу, скорегованої на вік 210 та 205 днів встановлено (Bernardes et al., 2016) у популяції Tabapua.

За розведення української м'ясної породи шукали шляхи підвищення молочності корів за підбору до їх плідників. У племінному заводі «Воля» Золотоніського району Черкаської області визначали молочність корів – первісток, середню за все життя, сукупну довічну за продуктивне використання, за живою масою телят, скорегованою на вік 210 днів відповідно до рекомендацій ICAR (2009) у нашій модифікації (Пабат із співавт., 1997) за формулою (7.1).

$$EЖМ = \frac{\PhiЖМ - ЖМН}{B} \times 210 * (183) + ЖМН, \quad (7.1)$$

де $EЖМ$ – еталонна жива маса теляти, скорегована на вік 210 днів, кг; $ЖВМ$ – жива маса теляти під час відлучення, кг; $ЖМН$ – жива маса новонародженого теляти, кг; B – вік теляти під час відлучення, днів; 210 (183) – вік теляти у днях для визначення молочності корови. Визначаючи

еталонну живу масу теляти корегували фактичну її величину на вік корів в отеленнях, сезон отелення і стать потомства.

За формулою (7.2), запропонованою Носевичем (2006), визначили довічну молочність корів із розрахунку на 1 день життя.

$$K = \frac{M_{ЗАГ} \times 1000}{ТЖ}, \quad (7.2)$$

де K – довічна молочність із розрахунку на 1 день життя, г/добу; $M_{ЗАГ}$ – загальна довічна молочність корів, кг; $ТЖ$ – тривалість життя корови від її народження до відлучення останнього потомка, днів.

Молочність корів із розрахунку на один день життя за різного ступеня інбридингу наведено у таблиці 7.1.

Таблиця 7.1

Ступінь інбридингу та довічна молочність корів із розрахунку на один день життя (Угнивенко, 2015)

Коефіцієнт інбридингу (Fх) у корів	Довічна молочність корів із розрахунку на один день життя, г	
	n	M ± m
Аутбредні корови	71	136 ± 11,0
від 0,39 до 4,10	36	108 ± 14,8
від 6,25 до 12,50	15	122 ± 19,3

За молочністю із розрахунку на один день життя інбредні корови мають тенденцію до її погіршення на 25,9 та 11,5 % над аутбредними ровесницями. Закономірного погіршення цієї ознаки не виявлено у інбредних корів за зростання коефіцієнту інбридингу. У наших дослідях (Угнивенко, 2015) молочність (за живою масою телят у віці 6 місяців) інбредних корів також на 5,4 % ($P > 0,999$) відстає від аутбредних ровесниць. Зростання коефіцієнту інбридингу призводить до незначного зниження молочності корів (табл. 7.2).

Таблиця 7.2

Молочність корів (кг) залежно від ступеня спорідненості (Fх, %) батьків (Угнивенко, 2015)

Молочність	Аутбредні корови		Fх = 0,39 - 4,1%		Fх = 6,25 - 12,5%	
	n	M±m	n	M±m	n	M±m
Первісток	42	169,0±4,10	21	165,0±6,7	10	162,0±5,50
Середня	59	178,0±3,70	26	174,0±5,80	12	172,0±6,90
Довічна	72	344,0±40,30	37	277,0±50,90	15	273±66,90

У інбредних первісток молочність гірша на 2,4 та 4,3 %, ніж у аутбредних ровесниць. Середня молочність, визначена за все життя має подібну особливість. У інбредних корів погіршена довічна молочність на 24,2 і 26,0 %, ніж у аутбредних. Зниження молочності м'ясних корів, і недоотримання продукції за період їх використання відбувається за віддаленого інбридингу. У стаді української м'ясної породи, через різне біологічне значення інбредності самиць, і отримані наші результати, можна стверджувати, що у інбредних корів проявляється депресія стосовно їх молочності. Тому для запобігання інбридингу слід використовувати до них гетерогений підбір, який дозволить знизити шкоду від інбредної депресії, утримувати ступінь спорідненого спаровування на низькому рівні.

РОЗДІЛ VIII

ВПЛИВ ІНБРИДИНГУ НА ВАГОВИЙ РІСТ ТВАРИН ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ

Інбридинг порівняно з аутбридингом не завжди знижує ріст великої рогатої худоби. У ряді випадків (Вишне夫斯基 & Белоусов, 1985) встановлено, що молодняк, одержаний від застосування різних ступенів спорідненого спаровування, вірогідно не поступається за ростом аутбредному, а в деяких випадках (Крючков, 1985) навіть переважає ровесників від неспорідненого спаровування. З іншого боку, депресивний вплив інбридингу, добре проявляється зниженням росту молодняку (Culbertson et al., 1998). Інбридингова депресія у худоби спочатку проявляється з живої маси новонароджених (Casellas et al., 2009). На кожне збільшення коефіцієнта гомозиготності на 1 % зменшується на 0,68 кг жива маса молодняку у 12 місяців (Hillers & Freeman, 1964). Зменшення живої маси у віці одного року за збільшення тисноти інбридингу відбувається у бугайців абердин-ангуської породи на 10,4 кг, ніж у аутбредних, а у теличок – на 14,3 кг (Свечин и др., 1974). Депресія індивідуального інбридингу у південноафриканської худоби браман на 1 % збільшення інбридингу особи становила -0,016 кг для живої маси новонароджених, 0,689 – для віку 400 та - 0,957 для 600 днів (Piso et al., 2006). Результати, отримані в цьому дослідженні, узгоджуються з літературними оцінками для 400 днів. За збільшення інбридингу тварин на 1 % зниження живої маси у 400 днів серед порід коливаються від 0,35 до 1,068 кг, для 600 днів – від -1,068 кг до -1,493 кг (Burrow, 1993).

На основі досліджень у інбредних популяціях м'ясної худоби показано також негативні наслідки спорідненого спаровування зменшенням живої маси від 0,04 до 2,07 кг у різному віці на кожен 1 % збільшення інбридингу (Burrow, 1998). І породу зебу, яку вирощували у тропічному середовищі, інбридинг несприятливо не впливав на ріст тварин за його коефіцієнта у межах від 0 до 20 %, і це не мало економічного чи біологічного значення (Burrow, 1998). Несприятливий ефект інбридингу на живу масу від відлучення до 18-місячного віку, спостерігали (Santana et al., 2010) лише за перевищення його рівня 11,5 %. Інбредна депресія найбільш негативно виражена для живої маси телят у віці 3 місяці (Carolino & Gama, 2008). Шкода від інбредної депресії, значно вища у високопородних лініях м'ясної великої рогатої худоби, оскільки природний добір у них не ефективний у

протидії інбридингу (Burrow, 1998), порівняно з отриманими (Carolino & Sama, 2008) у комерційних стадах за сильно інтенсифікованих систем, у яких проводять штучний добір та помірний інбридинг.

У стадах, які утримували у незадовільних умовах годівлі та клімату, за суворих умов оточуючого середовища рівень інбридингової депресії вищий (Carolino & Sama, 2008). Інтенсивне управління твариною є складнішим, ніж умови екстенсивного виробництва. До зменшення середньодобових приростів живої маси до річного віку призводить збільшення коефіцієнта інбридингу тварин на 1 % (Sumreddee et al., 2018). За цього для ознак вагового росту середня інбредна депресія становить 0,269 % (Pereira, 2016). Із масою тіла пов'язані три специфічні гени (WNT8A, NME5 і CDC23), у т.ч. WNT8A корелює з карликовістю худоби південного Китаю (Liu et al., 2022).

У дослідній станції м'ясного скотарства «Ворзель» УСГА (нині НУБіП України) для вивчення впливу спорідненого спаровування на швидкість росту абердин-ангуських тварин ми розділили бугайців за ступенем тісноти інбридингу на 3 групи: I – аутбредні, загальний предок яких знаходився не ближче п'ятого ряду родоводу; II – отримані за помірного і віддаленого інбридингу ($0,1 \% < F_x < 6,25 \%$); III – отримані за тісного інбридингу ($6,25 \% < F_x < 25 \%$). Коефіцієнт інбридингу визначали за формулою, запропонованою Wright (1922) і модифікованою Кисловським (1965). Для виявлення взаємозв'язку між гомозиготністю і швидкістю росту тварин, визначали коефіцієнти кореляції і регресії (Плохинский, 1969). Частку мінливості швидкості росту, зумовлену гомозиготністю, визначали за коефіцієнтом детермінації (Меркурьева, 1970).

У результаті вивчення впливу різних ступенів спорідненого спаровування на живу масу і середньодобовий приріст тварин абердин-ангуської породи отримані дані, які свідчать щодо відсутності помітної інбредної депресії на досліджувані ознаки (табл. 8.1).

В усі вікові періоди бугайці, отримані за помірного і віддаленого інбридингу ($F_x=0,1 - 6,25 \%$) дещо переважали за живою масою аутбредних (I група) і отриманих від тісного інбридингу (III група) ровесників. Між тваринами II і III груп встановлено статистично достовірні відмінності ($P > 0,95$) за живою масою новонароджених. Вірогідної різниці між групами тварин за середньодобовими приростами не спостерігали.

Таблиця 8.1

Жива маса і середньодобовий приріст абердин-ангуської худоби
залежно від інтенсивності інбридингу ($M \pm m$)

Ознака	Групи тварин		
	I- аутбридинг	II $F_x=0,1 - 6,25 \%$	III $F_x=6,26 - 25 \%$
Кількість тварин	7	12	12
Середньодобовий приріст, г: Від народження до 8 міс.	$565 \pm 20,4$	$609 \pm 19,8$	$584 \pm 28,8$
Від 8 до 15 міс.	$796 \pm 23,2$	$752 \pm 14,3$	$782 \pm 16,6$
Жива маса, кг:			
Новонароджених	$24,3 \pm 1,2$	$26,6 \pm 0,6^*$	$24,2 \pm 0,7^*$
У віці 3 міс.	$80 \pm 3,0$	$84 \pm 2,2$	$76 \pm 3,5$
6 міс.	$135 \pm 6,1$	$144 \pm 4,8$	$133 \pm 4,9$
8 міс.	$163 \pm 5,9$	$176 \pm 5,2$	$167 \pm 6,9$
12 міс.	$248 \pm 6,6$	$267 \pm 6,9$	$262 \pm 8,7$
15 міс.	$332 \pm 8,2$	$336 \pm 5,4$	$334 \pm 8,2$

Примітка: *) $P > 0,95$.

За вивчення впливу напрямку інбридингу на швидкість росту тварин отримані наступні дані (табл. 8.2). Від комплексного інбридингу жива маса бугайців у всі вікові періоди (крім новонароджених) була вищою, ніж у аутбредних ровесників, а також отриманих від цілеспрямованого спаровування. Вірогідна різниця ($P > 0,95$) між аутбредними бугайцями отриманими у результаті комплексного інбридингу спостерігалась за живою масою у 12-місячному віці і становила 9,3 %.

Таблиця 8.2

Жива маса і середньодобовий приріст абердин-ангуських бугайців
залежно від спрямування інбридингу ($M \pm m$)

Ознака	Інбридинг		
	цілеспрямований	комплексний	аутбридинг
Кількість тварин	5	16	7
Середньодобовий приріст, г: Від народження до 8 міс.	$540 \pm 39,9$	$622 \pm 18,2$	$565 \pm 20,4$
Від 8 до 15 міс.	$788 \pm 24,7$	$772 \pm 13,3$	$796 \pm 23,2$
Жива маса, кг:			
Новонароджених	$26,3 \pm 1,1$	$25,3 \pm 0,6$	$24,3 \pm 1,2$
У віці 3 міс.	$76 \pm 5,2$	$82 \pm 2,4$	$80 \pm 3,0$
- // - 6 міс.	$131 \pm 9,7$	$143 \pm 3,8$	$135 \pm 6,1$
- // - 8 міс.	$159 \pm 9,9$	$178 \pm 4,5$	$163 \pm 5,9$
- // - 12 міс.	$257 \pm 13,7$	$271 \pm 5,4^*$	$248 \pm 6,6^*$
- // - 15 міс.	$327 \pm 12,0$	$341 \pm 5,3$	$332 \pm 8,2$

Примітка: *) $P > 0,95$.

Дані щодо зв'язку між коефіцієнтом гомозиготності та швидкістю росту тварин представлені у таблиці 8.3. Жива маса новонароджених інбредних бугайців проявляє тенденцію до негативної кореляції ($r = -0,30$) із коефіцієнтом гомозиготності. На основі визначення коефіцієнта детермінації (r^2) встановили, що інбридинг зменшує живу масу новонароджених на 9,0 %. Чіткої закономірності у кореляції між інтенсивністю інбридингу і живою масою бугайців у різному віці встановити не вдалося. Так, у тварин величина коефіцієнта кореляції знизилась до $-0,24$. У представленому прикладі жива маса бугайців на 5,8 % зумовлена інтенсивністю інбридингу.

Таблиця 8.3

Зв'язок коефіцієнта інбридингу з живою масою і середньодобовим приростом абердин-ангуських бугайців

Ознаки	Генотипні параметри				
	r	r^2 , %	частковий коефіцієнт кореляції	квадрат часткового коефіцієнту кореляції	R
Середньодобовий приріст:					
Від народження до 8 міс.	-0,23	5,3	0,45*	20,3	-3,10
Від 8 до 15 міс.	-0,00	0,0	-0,13	1,7	-0,44
Жива маса:					
Новонароджених	-0,30	9,0	-0,45*	20,3	-0,13
У віці 3 міс.	-0,05	0,3	-0,41*	16,8	-0,09
- // - 6 міс.	-0,29	8,4	-0,38*	14,4	-0,80
- // - 8 міс.	-0,26	6,8	-0,46**	21,2	-0,88
- // - 12 міс.	-0,16	2,6	-0,47**	22,1	-0,70
- // - 15 міс.	-0,24	5,8	-0,47**	22,1	-0,95

Примітки: *) $P > 0,95$; **) $P > 0,99$

За збільшення коефіцієнта інбридингу на 1 % жива маса бугайців у 15-місячному віці зменшилась на 0,95 кг. У інші вікові періоди також спостерігалось зменшення живої маси за збільшення інтенсивності інбридингу на 1 %. Жива маса піддослідних тварин із коефіцієнтом генетичної подібності також корелює незначно (табл. 8.4). Встановити тенденцію у зміні кореляції між цими ознаками неможливо. Виявлений негативний зв'язок із живою масою новонароджених, та у віці 3, 6 і 8 місяців у телят. У 12- і 15-місячному віці він був позитивним. Середньодобовий приріст на підсосі та після відлучення у бугайців позитивно корелює з коефіцієнтом генетичної подібності.

На перший погляд складається враження, що збільшення генетичної подібності пробанда із предком не веде до збільшення продуктивності тварин. Але, під час аналізу зв'язку між показниками генетичної подібності та швидкістю росту, коли дію третього фактору (коефіцієнта гомозиготності) виключили, величини часткових коефіцієнтів кореляції стають позитивними, збільшуються і у ряді випадків були достовірними. Так, зв'язок між коефіцієнтом генетичної подібності і живою масою новонароджених, а також у 3, 6 і 8-місячному віці був негативним, у 12 місяців позитивним (0,09), а в 15 – він зовсім відсутній. Часткові коефіцієнти кореляції, між генетичною подібністю і живою масою, та середньодобовим приростом у всіх випадках стали позитивними. Для бугайців у 12-місячному віці вони дорівнювали: 0,46; у 15 - 0,42. Зв'язок в обох випадках був достовірний за $P > 0,95$. Жива маса в 12-місячному віці на 21,2 %, а в 15 – на 17,6 % зумовлена коефіцієнтом генетичної подібності.

Таблиця 8.4

Зв'язок коефіцієнта генетичної подібності з живою масою і середньодобовим приростом піддослідних тварин

Ознака	Генотипні параметри				
	r	r ² , %	частковий коефіцієнт кореляції	квадрат часткового коефіцієнта кореляції	R
Середньодобовий приріст:					
Від народження до 8 міс.	0,00	0,0	0,40*	16,0	0,01
Від 8 до 15 міс.	0,05	0,3	0,14	2,0	0,07
Жива маса:					
Новонароджених	-0,08	0,6	0,36*	13,0	-0,03
У віці 3 міс.	-0,26	6,8	0,34	11,6	-0,09
- // - 6 міс.	-0,11	1,2	0,28	7,8	-0,07
- // - 8 міс.	-0,02	0,0	0,40*	16,0	-0,01
- // - 12 міс.	0,09	0,8	0,46*	21,2	0,08
- // - 15 міс.	0,00	0,0	0,42*	17,6	0,00

Примітка: *) $P > 0,95$

За використання часткових коефіцієнтів кореляції виявлено також збільшення негативного зв'язку між коефіцієнтом гомозиготності та швидкістю росту (див. табл. 8.3). Так, у 6 місяців коефіцієнт кореляції дорівнював -0,38, а у 12 і 15 – - 0,47. Коефіцієнт детермінації у ранні вікові періоди коливався від 16,8 до 22,1 %. За Багрієм & Доротюком (1979), за

помірного інбридингу гомозиготність зростає незначно, але сильно збільшується вплив видатного предка на генотип потомка.

Аналіз кореляції і регресії між інтенсивністю інбридингу і ростом бугайців показав відсутність високого негативного зв'язку між ними. У різні вікові періоди коефіцієнт кореляції (r) варіював від -0,00 до -0,30. У дослідженнях Сірокурова та інші (1975) було встановлено, що жива маса новонароджених інбредних теличок негативно достовірно корелює ($r = -0,205$) з коефіцієнтом інбридингу. У нашому досліді така кореляція дорівнює -0,30. На кожний відсоток збільшення інбридингу (у межах від 0 до 25 %) жива маса новонароджених знижувалась на -0,13 кг, що співпадає з даними -0,12 кг інших авторів (Willis & Wilson, 1974). У інші вікові періоди також спостерігалось зниження живої маси за збільшення інтенсивності інбридингу, але це зниження також не достовірне.

Під час дослідження впливу направленості інбридингу на живу масу і середньодобовий приріст ми встановили, що найкращою продуктивністю характеризувалися бугайці, отримані у результаті комплексного інбридингу. Зв'язок коефіцієнта генетичної подібності з живою масою і середньодобовим приростом свідчить про те, що жива маса новонароджених, а також у віці 3 і 8 місяців у бугайців негативно корелює зі зростанням коефіцієнта генетичної подібності, а у 12-місячному віці – позитивно. Середньодобовий приріст позитивно корелює із генетичною подібністю. У даному випадку, не можна погодитися з думкою Харчука (1972), що специфічний ефект зростання гомозиготності спотворює дію явища генетичної подібності і навпаки.

Більш слабкий ріст інбредного молодняку різних порід, як результат спорідненого спаровування загальновідомий і відмічений у дослідях цього напрямку. У даній роботі нам вдалося висвітлити такі факти, які можуть суттєво змінити підхід до практичного використання інбридингу у м'ясному скотарстві. Враховуючи взаємозв'язок генетичних факторів, була проведена спроба диференціювати їх вплив на ознаки продуктивності. З цією метою визначили часткові коефіцієнти кореляції. За їх використання ми встановили більш високий негативний зв'язок між живою масою і середньодобовим приростом зі зростанням гомозиготності і позитивний з генетичною подібністю. У ряді випадків ця кореляція була достовірною.

Отримані результати підтверджують теоретичне положення Кисловського (1965) про те, що за використання інбридингу набагато більше значення має ступінь підвищення генетичної подібності пробанда із предком, що повторюється в його родоводі, ніж ступінь зростання гомозиготності. На думку Альтшулера та інших (1935): «Роль інбридингу відносно до деяких видів продуктивності повинна зводитись не до збільшення гомозиготності, а

до підвищення генетичної подібності за видатними за продуктивністю особинами». Таким чином, визначення часткових коефіцієнтів кореляції дозволило встановити негативний вплив інтенсивності і позитивний – направленості інбридингу на швидкість росту тварин абердин-ангуської породи. У м'ясному скотарстві племінну роботу доцільно вести на підвищення генетичної подібності пробанда з видатними за продуктивністю предками, уникаючи за цього зростання гомозиготності. Досягнути цього можливо застосуванням помірною та комплексного інбридингів, за яких підвищується генетична подібність потомка з генотипом предка і незначно зростає гомозиготність.

Для характеристики росту інбредних та аутбредних телиць української м'ясної породи у СТОВ «Воля» Черкаської області порівнювали (Угнівенко, 1995) їх живу масу новонароджених і у віці 8 та 15 місяців (табл. 8.5). За живою масою новонароджених інбредні телички поступаються аутбредним на 3,1 %. Одержані від застосування спорідненого спарування телиці поступаються аутбредним ровесницям за живою масою починаючи від 8-місячного віку.

Таблиця 8.5

Показники живої маси (кг) до 15-місячного віку телиць, одержаних за різного спорідненого спарування

Вік тварин	Статистичні параметри	Ступінь інбридингу				
		усі ступені	дуже тісний	тісний	помірний	аутбридинг
Новонароджені	n	339	37	92	210	1219
	M ± m	31,9 ± 0,2	33,4 ± 0,5	31,7 ± 0,4	31,8 ± 0,3	32,9 ± 0,1
8 міс.	n	274	30	68	176	951
	M ± m	198 ± 2,0	200 ± 4,5	199 ± 3,3	197 ± 2,4	202 ± 1,1
15 міс.	n	219	26	57	136	767
	M ± m	299±4,1***	296± 10,3	305± 5,5	297±4,5***	307 ± 3,3***(***)

Примітка:***) P > 0,999

У 15 місячному віці різниця вірогідна за P > 0,999 і становить 2,7 %. Збільшення коефіцієнта інбридингу на 1 %, яке призводить до зниження живої маси худоби опубліковане і в інших джерел літератури. Так, маса новонароджених знижується на 0,103 кг (Hidalgo et al., 2021), а у 365 днів – від 0,514 до 0,579 кг (Reverter et al., 2017). Спостерігається вірогідне (P > 0,999) зменшення живої маси інбредних теличок на 3,4 % у 15-місячних особин, отриманих за помірною спорідненого спарування. Оскільки, інбредна депресія проявляється (Ugnivenko, 2018) за ваговим ростом у самок української м'ясної породи, то це є великою та зростаючою проблемою.

Споріднене спаровування суттєво не позначається негативно на живій масі бугайців новонароджених, у віці 8, 15 та 18 місяців (табл. 8.6). За живою масою інбредні бугайці в усі вікові періоди суттєво не поступаються аутбредним ровесникам.

Таблиця 8.6

Жива маса інбредних та аутбредних бугайців

Група бугайців	Інбредні ($F_x=4,26\%$)	Статистичні параметри	Жива маса (кг) у віці, міс.				
			Новонарод- жені	8 міс.	12 міс.	15 міс.	18 міс.
		n	63	64	63	60	46
		$M \pm m$	$32,1 \pm 0,4$	$249 \pm 3,5$	$378 \pm 4,7$	$469 \pm 6,8$	$559 \pm 7,4$
	Аутбредні	n	84	85	84	79	55
		$M \pm m$	$32,8 \pm 0,4$	$248 \pm 3,2$	$376 \pm 4,9$	$477 \pm 5,7$	$559 \pm 7,0$

За чистопородного розведення збільшення коефіцієнту інбридингу на 1 % знижує живу масу у 365 днів на 0,29 (Sumreddee et al., 2019) і, у 550 днів – на 0,29 кг (Amaral et al., 2019), а у 600 днів – 0,967 кг (Pico et al., 2006). Зменшення ж живої маси м'ясної худоби від 0,04 до 2,07 кг за збільшення інбридингу на 1 % у різному віці спостерігали (Fioretti et al., 2002).

Споріднене спаровування суттєво негативно не позначається на середньодобових приростах бугайців у різні вікові періоди (табл. 8.7). У інбредних бугайців проявляється тенденція до погіршення приростів у досліджувані вікові періоди від 0,3 до 5,1 %.

Таблиця 8.7

Середньодобовий приріст інбредних і аутбредних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Середньодобовий приріст (г) у період (від-до):			
		Новонарод- жені - 8	8-12 міс.	8-15 міс.	8-18 міс.
Інбредні ($F_x=4,26\%$)	n	61	62	59	47
	$M \pm m$	$882 \pm 13,7$	$1063 \pm 27,7$	$1038 \pm 27,8$	$1026 \pm 23,1$
Аутбредні	n	84	84	79	55
	$M \pm m$	$885 \pm 13,2$	$1066 \pm 27,2$	$1091 \pm 22,2$	$1050 \pm 19,8$

Пояснити відсутність негативних наслідків інбридингу відносно росту бугайців можливо тим, що українська м'ясна порода створена за використання значно відмінних схрещуваних порід. Під час виведення нових

порід, різний генетичний фон нівелює інбредну депресію, що теоретично обґрунтовано й доказано Ивановым (1957). Збільшення ж інбридингу у чистопородних тварин зменшує середньодобові прирости живої маси до 12-місячного віку (Sumreddee et al., 2018). Середня інбредна депресія для ознак вагового росту на 1 % інбридингу становить 0,269 % (Pereira et al., 2016).

Вплив спорідненого спаровування на ознаки росту бугайців української м'ясної породи за умов експерименту вивчали також у племінному заводі «Воля» Черкаської області. Для цього дібрали добре розвинених інбредних і аутбредних новонароджених бугайців із різницею в їх живій масі та віці між групами до 5 %. Коефіцієнт інбридингу (F_x) розраховували за 5-ма поколіннями родоводів тварин методом Wright (1922) – Кисловського (1965). Коефіцієнт гомозиготності в інбредних бугайців коливався у межах від 1,56 до 6,25%. У середньому становив 3,75%. Тварин, у яких не було спільних предків в межах V рядів родоходу вважали аутбредними (неспорідненими).

У підсисний період до 6-7-місячного віку вирощували їх під матерями. Після відлучення їх перевіряли за факторами груп крові на вірогідність походження, привчали до типових умов утримання та раціону. Від 8- до 18-місячного віку інтенсивне вирощування бугайців проводили на прив'язі. Годівлю їх у цей період здійснювали кормами власного виробництва за раціонами, розрахованими на одержання середньодобових приростів від 1000 до 1200 г. Щодокадно (два дні поспіль) обліковували масу з'їденого кожним бугайцем корму зважуванням до його даванки і залишків. Енергетичну цінність кормів (у кормових одиницях) і витрати їх на 1 кг приросту живої маси розраховували за фактичним їх споживанням. Від 8 до 18 місяців інбредні бугайці споживали у середньому 2999 кормових одиниць, аутбредні – 2903 (Ugnivenko et al., 2022) (табл. 8.8). У раціоні тварин концентровані корми складали 45,6 та 45,8 % відповідно, грубі – 19,0 та 19,2, соковиті – 15,4 та 13,3, зелені – 20,0 та 21,7 %. У споживанні кормів тваринами за їх загальною кількістю і окремими видами кормів між групами різниці не було вірогідної різниці.

Визначали живу масу тварин їх індивідуальним зважуванням вранці до годівлі у кінці кожного місяця. Два дні поспіль бугайців зважували у 8-, 12-, 15-, 18-місячному віці із вирахуванням середньої живої маси. У 15 та 18 місяців у бугайців оцінювали м'ясні форми за 60-бальною шкалою (Прахов та інші, 1990). Отримані дані опрацьовували за використання методів варіаційної статистики (Плохинський, 1969).

Таблиця 8.8

Споживання кормів бугайцями за період від 8- до 18- місячного віку,
 $M \pm m$

Група тварин	Одиниці	Вид корму					затрати кормів на 1кг приросту, корм. од.
		концентрований	грубий	соковитий	зелений	всього корм. од.	
Інбредні (n=5)	корм. од.	13,69±50,9	570±86,7	461±51,4	599±26,8	2999±88,0	10,1±0,36
	%	45,6±0,56	19,0±1,73	15,4±0,50	20,0±0,24	100,0	-
Аутбредні (n=5)	корм. од.	1328±55,8	558±35,2	387±31,5	630±66,9	2903±104,8	7,8±0,67*
	%	45,8±0,10	19,2±1,11	13,3±0,41	21,7±1,44	100,0	-

Примітка: *) $P > 0,95$

Нами встановлено, що інбредні бугайці народжуються за меншої на 3,2% живої маси ніж аутбредні (табл. 8.9). Інбредну депресію за масою новонароджених телят установили також у інших дослідженнях (Sumreddee et al., 2019; Hidalgo et al., 2021). Ми (Ugnivenko et al., 2022) установили у інбредних бугайців тенденцію щодо збільшення проти аутбредних середньодобових приростів від народження до 8 місяців на 10,2 %. Це відбулося за рахунок кращої молочної продуктивності матерів інбредних бугайців, яка нівелювала шкідливий вплив спорідненого спаровування на швидкість їх росту у період підсису. Інбредні тварини у віці 8 місяців мають тенденцію до збільшення на 8,1 % живої маси, що суперечить даним літератури (Hidalgo et al., 2021) відповідно до яких маса інбредних потомків зменшується у віці 240 днів на 0,69 кг за збільшення на 1 % коефіцієнта гомозиготності. У інбредних тварин порівняно з аутбредними середньодобові прирости у різні періоди від 8- до 18- місячного віку зменшуються від 14,4 до 58,6%. Аутбредні бугайці підтримують досить високу (від 1115 до 1301 г) швидкість росту до 18-місячного віку у різні періоди і швидше росли триваліший час. Від 8 до 18 місяців за середньодобовими приростами живої маси вони вірогідно ($P > 0,95$) переважали на 27,3 % інбредних ровесників. Збільшення середньодобових приростів від 8- до 18- місячного віку в аутбредної худоби відмічено і в інших (Santana et al., 2010) дослідженнях.

Таблиця 8.9

Ознаки вагового росту інбредних і аутбредних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Середньодобовий приріст у період (міс.): від – до					Жива маса у віці, міс.					М'ясні форми (балів) у віці, (міс.)	
		новонародженні – 8	8 – 12	12–15	15–18	8 – 18	новонародженні	8	12	15	18	15	18
Інбредна (n=5)	M	922	1066	1097	703	967	31,4	255	385	485	553	54,1	56,3
	±m	59,2	86,3	112,9	176,8	62,6	1,8	13,3	10,9	10,7	11,6	1,2	1,8
	Cv, %	12,8	16,2	20,6	50,0	12,9	11,4	10,4	5,7	4,4	4,0	4,4	3,1
Аутбредна (n=5)	M	837	1301	1255	1115	1231	32,4	236	394	508	610	53,4	54,8
	±m	26,0	63,7	121,7	200,0	47,2*	1,2	6,9	9,5	12,6	20,5	2,9	2,3
	Cv, %	6,2	9,8	19,4	35,9	7,7	7,1	5,8	4,8	5,0	6,7	10,7	8,3

Примітка: *) $P > 0,95$

Тенденція щодо переваги аутбредних тварин за живою масою над інбредними становить у 12-місячному віці 2,3 %, у 15 місяців – 4,7, та у 18 – 10,3 %. На ознаки, пов'язані з ростом великої рогатої худоби у різних популяціях впливає ген NCAPG-LCORL (Lindholm-Perry et al., 2011). Порівняно з аутбредними бугайцями у інбредних мінливість середньодобових приростів у підсисний період та після відлучення більша, що свідчить за неоднакове їх пристосування до навколишнього середовища. У інбредних бугайців коефіцієнт мінливості живої маси у віці 15 та 18 місяців має тенденцію до зменшення, порівняно з аутбредними. У старшому віці він знижується відповідно на 7,4 та 0,4 пункти. За період випробування від 8- до 18- місячного віку інбредні тварини витрачають кормових одиниць на кілограм приросту живої маси більше на 29,5% ($P > 0,95$), порівняно з аутбредною худобою. За даними інших праць (Burrow, 1998) коефіцієнт гомозиготності не має суттєвого впливу на споживання та ефективність перетворення корму. Інбредна депресія за ефективністю споживання корму є незначною (Carolino & Cama, 2008). У інбредних бугайців у віці 15 та 18 місяців порівняно з аутбредними проявляється тенденція до покращення м'ясних форм відповідно на 1,3 та 2,7 %. Що не співпадає з даними, отриманими (Santana et al., 2010) на худобі породи неллоре лише за коефіцієнту інбридингу понад 7-11 % споріднене спаровування негативно впливає на вираженість м'ясних форм тварин до 18-місячного віку. За збільшення гомозиготності на 1 % зменшення ($P > 0,999$) кондицій тіла відбувається на 0,63 % (Bolormaa et al., 2015).

РОЗДІЛ IX

ВПЛИВ ІНБРИДИНГУ НА М'ЯСНУ ПРОДУКТИВНІСТЬ ХУДОБИ

У дослідженні Carolino & Gama (2008) вказано, що інбридинг не знижує м'ясну продуктивність, зокрема морфологічний склад туш, порівняно з аутбридингом. Коефіцієнт гомозиготності не має суттєвого впливу на ознаки туші чи інші якості м'яса, але підвищує його в'язкість (Burrow, 1998). Споріднене спаровування призводить до істотних змін у анатомії та фізіології тварин. За цього відповідно до твердження Ейснера (1965) ріст серця, печінки, мозку, нирок, гіпофізу, підшлункової залози погіршується, а зростає – легень, щитоподібної та надниркової залоз. Для визначення особливостей м'ясної продуктивності у інбредних тварин української м'ясної породи провели їх забій (Угнівенко, 1994) у Черкаському м'ясокомбінаті. Їх передзабійну живу масу визначали зважуванням до і після 24-годинного голодного витримування без кормів, але за вільного доступу до води. Забійну масу (парної туші) визначали після забою зважуванням. Потім обчислили забійний вихід (вихід туші), за відношенням забійної живої маси до передзабійної. Відповідно до методики ICAR (2008) приріст чистої (Чп) маси (маси туші) на кожен день життя визначали згідно з формулою (9.1):

$$\text{Чп} = \text{маса туші (забійна)}, \text{ кг} \times 1000 / \text{вік тварини під час забою, днів} \quad (9.1)$$

Абсолютну масу обрізей із туші визначали після зачищення їх зважуванням. Їх частку визначали за відношенням до забійної маси (туші). Після обвалювання лівих напівтуш бугайців, зважували масу кісток, м'язової тканини, у т.ч. вищого, першого і другого сортів, жирової тканини та сухожилок і зв'язок. Масу субпродуктів, зокрема голови з рогами, печінки, легень, серця та нирок визначали їх зважуванням відповідно до ДСТУ 3938-99. Жирову тканину розподіляли на жир поливу (підшкірний), міжм'язовий та різні види (навколонишковий, із кишок, із передшлунків, навколосерцевий) внутрішньої жирової тканини. Для порівняння росту різних жирових тканин їх відділяли і зважували.

Після обвалювання вираховували м'язово-кісткове відношення (МКВ) за відношенням м'язової тканини до кісток (Berg & Butterfield, 1976), індекс м'язової тканини – за відношенням м'язової тканини до маси кісток, жирової тканини та сухожилок і зв'язок (Ткачук, 2000). Після зняття парної шкіри її

перед вимірюванням розстиляли на столі, розправляючи складки та інші нерівності і не розтягуючи її в довжину і ширину. На вагах визначали її чисту масу без залишків м'язової і жирової тканин, згустків крові і забруднень. Довжину шкіри вимірювали по хребту від краю шиї зверху по середині між рогами до лінії, яка з'єднує сідничні горби. Ширину шкіри вимірювали по лінії, у середній третині шкіри. За нашими даними (Угнівєнко зі співавт., 2020) інбридинг не справляє вірогідного негативного впливу на м'ясну продуктивність 17-місячних бугайців української м'ясної породи (табл. 9.1).

Таблиця 9.1

Ознаки забою 17- місячних інбредних і аутбредних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Ознаки			
		передзабійна жива маса, кг	маса парної туші, кг	вихід туші, %	вихід внутрішнього жиру, %
Інбредна (n=5)	M	517	313	60,5	3,2
	±m	5,7	4,4	0,5	0,5
	Cv, %	2,5	3,1	1,9	34,7
Аутбредна(n=5)	M	529	320	60,5	2,5
	±m	10,2	6,5	0,4	0,2
	Cv, %	5,8	6,1	1,7	20,6

У інбредних бугайців проявляється тенденція щодо зменшення передзабійної живої маси на 2,3 %, а маси туші – на 2,2 %, ніж у аутбредних ровесників. У інбредних і аутбредних бугайців є однаковим (60, 5 %) забійний вихід (туш). У інбредної худоби проявляється тенденція до збільшеного на 0,7 пункти накопичення внутрішньої жирової тканини. Дані наші (Угнівєнко зі співавт., 2020) співпадають із результатами Carolino & Sama (2008), які також свідчать, що споріднене спаровування батьків вірогідно не погіршує м'ясну продуктивність синів. Морфологічний склад туш 17-місячних інбредних й аутбредних бугайців наведено в таблиці 9.2. У інбредних бугайців проявляється тенденція до погіршення відносного вмісту у туші м'язової тканини на 2,1 пункти, та збільшення вмісту кісток, сухожилок та зв'язок відповідно на 0,8 та 1,1 пункти.

Таблиця 9.2

Морфологічний склад туш інбредних і аутбредних 17- місячних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Ознака			
		м'язова тканина, %	кістки, %	сухожилки та зв'язки, %	коефіцієнт м'ясності
Інбредна (n=5)	M	76,4	18,3	3,9	4,2
	$\pm m$	1,5	0,6	0,5	0,1
	Cv, %	4,4	6,8	29,9	7,9
Аутбредна (n=5)	M	78,5	17,5	2,8	4,5
	$\pm m$	0,5	0,6	0,1	0,2
	Cv, %	1,6	7,7	11,8	7,5

Ці особливості морфологічного складу туш призводять до погіршення коефіцієнта м'ясності на 0,3 пункти. Ріст органів 17-місячних бугайців, які опосередковано впливають на вихід туші, наведено у таблиці 9.3.

Таблиця 9.3

Маса субпродуктів у інбредних і аутбредних 17- місячних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Маса			
		печінки, кг	легень, кг	серця, кг	нирок, кг
Інбредна (n=5)	M	5,7	4,3	1,8	0,8
	$\pm m$	0,1	0,3	0,09	0,1
	Cv, %	3,0	11,8	8,6	25,0
Аутбредна (n=5)	M	6,2	3,6	2,1	1,2
	$\pm m$	0,1	0,3	0,03	0,1
	Cv, %	3,5	14,7	3,1	13,6

У інбредних бугайців проявляється тенденція до зниження маси печінки на 8,8 %, серця - на 16,7 %, нирок - на 50,0 %, але у них на 19,4 % більша маса легень. Отримані дані нами на інбредних бугайцях, щодо

збільшення маси легень свідчать, що споріднене спаровування підвищує окисно-відновні функції, призводить до швидшого «зношення» у них органів і старіння організму та до вибракування у ранньому віці.

На 18-місячних бугайцях ми (Угнівенко зі співавт., 2021) також дослідили повторно вплив інбридингу на їх м'ясну продуктивність. За цього встановлено, що аутбредна худоба має перевагу над інбредною за передзабійною живою масою ($P > 0,95$), забійною масою ($P > 0,95$), і має тенденцію до неї за чистим приростом, забійним виходом (туші) – на 1,8 пункти (табл. 9.4). Із туш інбредних бугайців, отриманих від спорідненого спаровування, мають більше обрізок жиру і м'язової тканини. У інбредних тварин значно менший коефіцієнт мінливості досліджуваних ознак (передзабійної і забійної маси, кількості обрізів).

Таблиця 9.4

Ознаки забою 18-місячних аутбредних бугайців і отриманих від спорідненого спаровування

Група тварин	Статистичні параметри	Ознаки					
		жива маса перед забоем, кг	забійна маса (туші), кг	забійний вихід (туші), %	чистий приріст, г	обрізки, кг	кількість обрізків від маси напівтуші, (%)
Інбредна (n=5)	M	518	309	59,7	583	5,3	3,4
	$\pm m$	6,6	4,1	1,06	16,2	0,25	0,21
	Cv, %	2,5	2,6	3,6	5,6	9,6	12,1
Аутбредна (n=5)	M	565	347	61,5	635	4,4	2,6
	$\pm m$	15,4*	10,5*	1,11	19,2	0,70	0,38
	Cv, %	5,5	6,0	3,6	4,2	31,7	29,1

Примітка: *) $P > 0,95$

За нашими (Ugnivenko et al., 2022a) даними у аутбредних бугайців є тенденція до переваги на 7,1 % інбредних ровесників за масою напівтуш (табл. 9.5). Більше на 3.4 пункти одержують м'язової тканини в туші у відносних величинах від аутбредних бугайців. Інбредні бугайці мають на 6,3 пункти більше ($P > 0,95$) м'яса другого ґатунку. За ковбасною класифікацією воно включає жир між м'язами, який не відділяють під час жилювання.

Інбредні тварини мають більше ($P > 0,95$) на 5,5 % пункти м'язової тканини вищого гатунку, без жиру та сухожилок і зв'язок. Ця вірогідна перевага відбувається за рахунок кращого розвитку у них м'язової тканини 1-го сорту. Вищого та другого сортів було більше у інбредної худоби. Тварини отримані за спорідненого спаровування переважають аутбредних ровесників за вмістом жирової тканини у туші на 0,8 пункти, що позначається на збільшенні використання кормів на їх приріст. Відносна маса кісток у тушах інбредних тварин більша на 1,4 пункти. ІМТ та МКВ мають тенденцію щодо покращення у аутбредних бугайців. У них припадає м'якуша на кілограм кісток більше на 11,6 %. У аутбредної худоби порівняно із інбредною має кращий на 17,2% індекс м'язової тканини.

Таблиця 9.5

Морфологічний склад напівтуш 18-місячних інбредних і аутбредних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Ознаки									
		маса напівтуші, кг	маса кісток %	м'язова тканина, %	зокрема вищого сорту, %	першого сорту, %	другого сорту, %	сухожилки і зв'язки, %	жирова тканина у туші, %	МКВ	ІМТ
Інбредна (n=5)	М	157,1	17,6	74,3	20,4	37,5	42,1	4,0	4,1	4,3	2,9
	±m	4,53	0,59	1,57	2,57	2,99	1,15	0,45	0,17	0,18	0,14
	Cv,%	5,8	6,8	4,2	25,2	16,0	5,5	21,8	8,5	8,5	9,6
Аутбредна (n=5)	М	168,2	16,2	77,7	14,9	49,4	35,8	2,8	3,3	4,8	3,4
	±m	4,29	0,66	0,78	1,22*	1,05*	1,70*	0,08	0,57	0,20	0,11
	Cv,%	5,1	8,2	2,0	16,4	4,3	9,5	6,1	34,4	8,5	6,4

Примітка: *) $P > 0,95$

У півторарічних інбредних тварин гірше розвинена жирова тканина під шкірою (табл. 9.6). У них більш у 3,3 рази її кількість відкладається між м'язами, що призводить до їх зміщення на поверхню (Berg & Butterfield, 1976). Значне накопичення у інбредних бугайців жиру між м'язами впливає на їх екстер'єр, тому вони відрізняються меншою кутастістю і кращим вираженням м'ясних форм, та мають більш виражену скороспілість. Такі тварини раніше починають інтенсивніше відкладати жир, що також сприяє надмірним витратам кормів на виробництво м'ясної продукції. Цю закономірність пояснюють (Ланина & Крючков, 1982) досягненням повного розвитку й кінцевої живої маси в молодшому віці, що поєднується з невеликою масою тіла.

Таблиця 9.6

Вміст у тушах 18-місячних інбредних і аутбредних бугайців жирової тканини

Група тварин	Статистичні параметри	Жирова тканина						
		у туші, кг	зокрема жир- полив, кг	жир-полив до загального жиру, %	жир-полив до жиру у туші, %	зокрема жир між м'язами, кг	жир між м'язами до загального жиру, %	жир між м'язами до жиру у туші, %
Інбредна (n=5)	M	6,4	4,1	19,3	64,1	2,3	11,0	35,9
	±m	0,26	0,26	1,25	3,90	0,35	2,01	3,9
	Cv, %	8,2	12,5	12,7	12,1	30,6	36,9	7,8
Аутбредна (n=5)	M	5,6	4,9	27,4	87,5	0,7	4,6	12,5
	±m	1,02	1,07	5,62	3,93	0,11	0,58	4,95
	Cv, %	35,8	43,7	41,02	9,39	26,5	25,1	68,0

Інтенсивне відкладання жиру поєднується зі здрібнення тварин і підвищенням їх скороспілості, що економічно не ефективно для виробництва яловичини внаслідок зменшення м'ясної продуктивності та збільшення витрат кормів на її виробництво (Черекаєв, 1984). Це пов'язано з тим, що на формування жирової тканини, велика рогата худоба витрачає більше поживних речовин корму, ніж на м'язову. У інбредних тварин нами встановлено високий (35,9%) вміст жирової тканини між м'язами, яка для

кров'яних судин, нервів і лімфатичних залоз є подушкою та служить предметом відходів із них. У інбредних бугайців у цьому віці менш інтенсивно (на 19,5 %) жир відкладається під шкірою й більше між м'язами. Запасні жири підшкірної клітковини, слугують енергетичним резервом і депо для води, виконують опорну, захисну і теплоізоляційну функції для організму. Розвиток жирової тканини під шкірою і між м'язами у великої рогатої худоби має важливе значення у формуванні вираженості м'ясних форм (Ugnivenko et. al., 2022b; Ugnivenko et. al., 2023). Приклади кращої та гіршої вираженості м'ясних форм у різному віці бугайців та бугаїв наведені на рисунках 9.1 – 9.6.

Але розведення великої рогатої худоби за краще виражених м'ясних форм призводить до отримання від неї більшої кількості м'ясної продукції, та зменшення швидкості росту і збільшення вмісту жиру в жирових депо і витрат корму на приріст, погіршення їх племінної цінності і відтворювальної здатності. Вивчаючи залежність між вираженістю м'ясних форм та живою масою і спермопродуктивністю, виявлено відсутність позитивної кореляції між ними ($r =$ від - 0,03 до -0,12). Відсутність вірогідного кореляційного зв'язку ($r =$ від -0,02 до -0,12) між вираженістю м'ясних форм у 15-місячному віці з живою масою бугаїв у 3 роки і ознаками їх спермопродуктивності пов'язана із меншою концентрацією спермійів у бугайців за кращих м'ясних форм.

У скороспілих тварин із кращими м'ясними формами за досягнення ними 8-місячного віку знижується швидкість росту, а особини із гіршими формами мають стабільнішу швидкість росту і ростуть довше. В цьому випадку їх прирости до 18-місячного віку дещо вищі, ніж у скороспілих. Бугайці за помірної вираженості м'ясних форм уже у віці 18 місяців мають тенденцію (0,5%) до переваги за живою масою над тваринами з кращим екстер'єром у період випробування. Так, ті, у яких під час випробування м'ясні форми становлять до 54,5 бали, досягають середньої живої маси у 1,5-річному віці 595 кг, а понад 54,5 бали – лише 592 кг. Кращі з них у віці 3-х років досягають живої маси 1320 кг (рис. 9.5).

Бугайці за гірших м'ясних форм швидше ростуть триваліший час. Середньодобовий приріст їх живої маси від 8 до 18 місяців вищий на 4,1 % порівняно із ровесниками за кращої вираженості м'ясних форм. Тенденція щодо переваги за живою масою у ровесників за гіршої вираженості м'ясних форм починає проявлятися у 15-місячному віці. У бугайців за кращої вираженості м'ясних форм, порівняно з ровесниками, більша мінливість середньодобових приростів. Це свідчить, щодо неоднакового їх пристосування до умов оточуючого середовища, як у підсисний період, так і

після відлучення. Коефіцієнт варіації живої маси у бугайців за гірших м'ясних форм у віці 15 та 18 місяців має тенденцію до зменшення, порівняно з ровесниками.

Отже, на фоні меншої мінливості швидкості росту тварини за гірше виражених м'ясних форм схильні до стабілізації живої маси в старшому віці (15 та 18 місяців). Тварини за краще виражених м'ясних форм за період випробування від 8 до 18 місяців витрачають на кілограм приросту кормових одиниць більше на 3,2%; від 8 до 15 міс. – на 0,9; від 15 до 18 міс – на 5,5 %, порівняно з ровесниками за гірших м'ясних форм. Жир під шкірою найбільше впливає на форми екстер'єру, тому що залягає безпосередньо під нею та глибше (Harrington, 1971). За збільшення кількості жиру в туші його розподіл все більшу роль відіграє у визначенні форми тулуба.



Рис. 9.1. Гірше виражені м'ясні форми у 9 місяців

(Ugnivenko et al., 2022b)



Рис. 9.2. Краще виражені м'ясні форми у 9 місяців



Рис. 9.3. Бугай Павлин 7604 за дещо гірше виражених м'ясних форм (53,5 бали). Жива маса у віці 18 місяців 677 кг; високий і довгий тулуб

(Ugnivenko et al., 2022b)

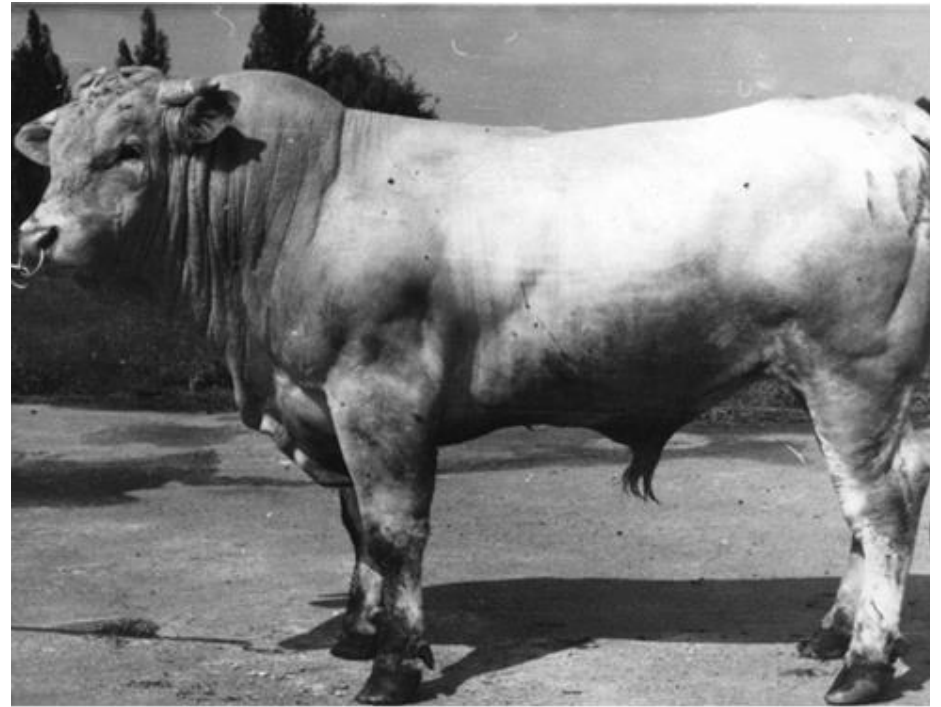


Рис. 9.4. Бугай Наводчик 6887 ЧРУМ-61 за краще виражених м'ясних форм (59,5 бали). Жива маса у віці 18 місяців 610 кг; на низьких ногах і короткотілий

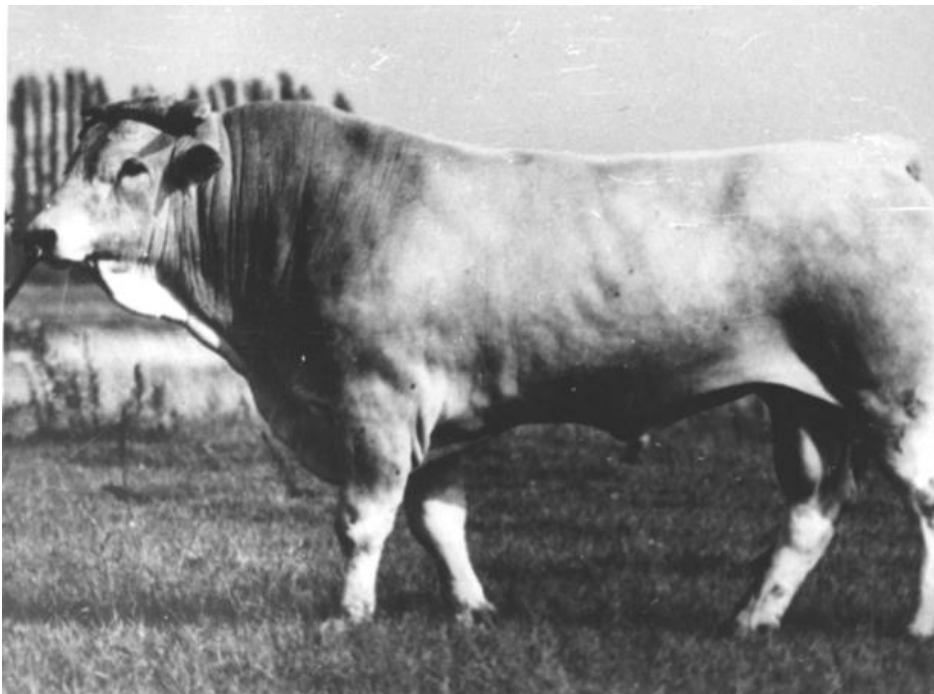


Рис. 9.5. Бук 099 ЧРУМ–3: вираженість м'ясних форм у 15 міс. - 52 бали; жива маса у 3 р. - 1320 кг



Рис. 9.6. Льонок 7070 ЧРУМ–63: вираженість м'ясних форм у 15 міс. – 58 балів; жива маса у 3 р. 1160 кг

(Ugnivenko et. al., 2022b)

Маса і вихід туш та внутрішнього жиру, а також чистий приріст бугайців залежать від вираженості їх м'ясних форм (Угнівенко, 2015). У віці 18 і 21 місяці бугайців за кращого прояву м'ясних форм мають тенденцію до переваги за виходом туш над менш округлими ровесниками на 5,0 і 2,6 %. За чистим приростом – на 2,1 і 6,4 %. У тварин за краще виражених м'ясних форм вищий вихід внутрішнього жиру у віці 21 і 23 місяці на 9,1 і 25,9 %. До інших факторів, які впливають на забійний вихід, слід віднести також масу органів і частин тіла тварин, які не входять до складу туш, таких як голова, ноги, внутрішні органи та інші. Бугайці, яких характеризують кращі м'ясні форми мають тенденцію до зменшення абсолютної і відносної маси голови.

У віці 21 та 23 місяці у тварин за кращих м'ясних форм абсолютна і відносна маса легень менша. У бугайців за округлих форм тулуба у середньому на 13,0 – 24,3 % більше обрізі жирової і м'язової тканин із туші, ніж у ровесників із гіршою вираженістю м'ясних форм. Таким чином, у бугайців за краще виражених м'ясних форм проявляється тенденція до збільшення чистого приросту (до 18 і 21 міс.), виходу туш (у 18 і 21 міс.), внутрішнього жиру (у 21 і 23 міс.), обрізі жиру поливу і м'яса із туші (у 18, 21 та 23 міс.) та витрат корму на приріст живої маси після 8-місячного віку, зменшення маси голови і легень в усі вікові періоди, що вивчали. У бугайців за округліших форм тулуба гірший розвиток сичуга і рубця ніж у ровесників, які мали гірше виражені м'ясні форми.

За кращої вираженості м'ясних форм у бугайців, в тушах підвищується частка м'язової тканини, зокрема вищого сорту і зменшується вміст кісток, що характерно для більш скороспілих тварин (Угнівенко, 2015; Угнівенко, 2015а; Колісник зі співавт., 2018). Вони також мають більше жиру внутрішнього в туші та більший забійний вихід. Надлишок жирової тканини обрізають під час зачищення туш, що суттєво зменшує перевагу їх за виходом порівняно з бугайцями, які мають гірший розвиток м'ясних форм. У бугайців у більш старшому віці має місце збільшення загальної маси напівтуш та м'язової тканини. У 23-місячних бугайців за краще виражених м'ясних форм порівняно з 18-місячними її кількість збільшується у 1,12 рази, за гірше виражених – у 1,18 рази. Відносна маса м'язової тканини найвища (76,1 та 75,4 %) у 18-місячних бугайців. До 23-місячного віку відсоток м'язової тканини в туші знижується на 1,2 % та 1,5 %. У бугайців за краще виражених м'ясних форм вихід м'язової тканини вищого сорту в середньому становить від 19,9 до 31,1 %, за гірше виражених – менше від 2,0 до 4,4 пунктів. Вміст її із віком має тенденцію до збільшення. У молодняку у 23-місячному віці вихід м'язової тканини другого сорту істотно зменшується.

Частка кісток у напівтушах бугайців залежить від вираженості їх м'ясних форм і знаходиться у межах від 16,2 до 18,0 %. За їх погіршення вміст кісток збільшується. Таким чином, туша за її компонентами є надзвичайно мінливою ознакою. У тварин за краще виражених м'ясних форм накопичення жиру настає за меншої маси, ніж у худоби з гіршими м'ясними формами, у якій міститься у тушах більше кісток і менше жирової та м'язової тканин. Бугайці за гірше виражених м'ясних форм зберігають ріст м'язів триваліший час, ніж почнеться відкладання жиру в жирових депо в великих кількостях. Величини індексів м'язово-кісткового відношення та м'ясності за покращення м'ясних форм у тварин мають тенденцію до зростання. Суттєвих особливостей змін за індексом м'язової тканини не існує. У всі вікові періоди у тварин за краще виражених м'ясних форм він дещо вищий. У міру покращення м'ясних форм у тварин прослідковується тенденція до збільшення м'язово-кісткового відношення. У постнатальний період мускулатура у них росте відносно швидше, ніж кістки, і вони мають більше м'язової тканини відносно маси кісток у досліджувані періоди.

Велика рогата худоба за кращих м'ясних форм екстер'єру не має суттєвих переваг за морфологічним складом туш. Тварини за кращих форм мають більше жирової тканини у туші. У них є перевага за виходом м'якуша вищого ґатунку, що пов'язано з більшим вмістом жиру. Не зважаючи на різницю в будові тіла, між групами тварин за відсотком м'язової тканини різниці фактично немає. У тварин за краще виражених м'ясних форм існує незначна перевага за співвідношення м'язової тканини до кісток, сполучної тканини і жиру. Помітна різниця за розподілом жиру в туші. Добре омушклені тварини за більшого вмісту жиру у туші мають вищий вміст м'язів і менший кісток.

Вивчали (Угнівенко, 2016) особливості формування жирової тканини у бугайців української м'ясної породи, за різної вираженості м'ясних форм. Установлено, що відкладання жиру у різних частинах тіла тварин, які мають різну вираженість м'ясних форм, проходить нерівномірно (Угнівенко зі співавт., 2016; Колісник зі співавт., 2018). Кількість загального жиру з туші і внутрішнього значно змінюється під дією вираженості м'ясних форм. Абсолютні показники їх маси свідчать, що бугайці за кращих форм мають внутрішнього жиру більше, а в туші – менше. У тварин, які мають кращу вираженість м'ясних форм у віці 18 і 23 місяці більше на 36,8% і 3,8% відкладається жиру поливу та міжм'язового відповідно на 21,4 та 56%. Ожиріння бугайців за кращої вираженості м'ясних форм призводить до збільшення витрат корму на 1 кілограм приросту, адже на утворення жирової тканини велика рогата худоба витрачає приблизно у 2-2,5 рази більше

поживних речовин, ніж на м'язову. На жаль, бажані м'ясні форми значно впливають на величину жирових депо, тобто на фактор, який все більше стає несумісним з високим виходом товарної продукції, оскільки споживачі не бажають купувати жир за ціною, встановленою на яловичину.

У бугайців за краще виражених м'ясних форм більший відсоток підшкірного жиру є уже у віці 18 місяців. Чим сильніше тварини відселекціоновані за традиційними м'ясними формами, тим вище у них відношення підшкірного жиру до міжм'язового. Бугайці за краще виражених м'ясних форм відкладають більше жиру в підшкірному депо, ніж з гірше вираженими. Витрати поживних речовин на ріст м'язів і кісток у бугайців за гірших і кращих м'ясних форм не різняться. Особини за гірше виражених м'ясних форм зберігають ріст м'язів і кісток довше, ніж ровесники. Оскільки бугайці за гірше виражених м'ясних форм використовують поживні речовини на ріст м'язів і кісток, початок відкладення жиру в них настає пізніше. Жир між м'язами, як і інші жирові відкладення, є результатом надлишку енергії, відкладається в останню чергу.

У бугайців вивчали статеву поведінку за взяття сперми на штучну вагіну і ознаки відтворювальної здатності. Для тестування їх лібідо у манежі використовували опудало. Тестували їх індивідуально і класифікували на три основні ступені прояву статевої активності (активний, спокійний, помірний). Частка високого прояву статевої активності має тенденцію до збільшення на 3,9 пункти у бугайців за гірше виражених м'ясних форм проти ровесників із кращими формами. Це зумовлено тим, що компактні форми, характерні більш скороспілим тваринам. Тобто вони в більш ранньому віці досягають фізіологічної зрілості, що певною мірою негативно позначається на статевій активності. Бугайці за краще виражених м'ясних форм отримують гіршу оцінку за прояв статевої активності («активний» 8,4%), що ймовірно пов'язано з більшим вмістом жирової тканини в їх організмі. Це позначається на тому, що частка активних проявів статевих рефлексів, які показують лібідо у бугайців за краще виражених м'ясних форм на 4,1% менше. Отримані результати доводять, що кращий розвиток м'ясних форм дещо знижує статеву активність бугаїв. Також було встановлено, що розподіл бугаїв із помірним і спокійним проявом статевих рефлексів має тенденцію до збільшення за кращого розвитку м'ясних форм. Найбільша частка є помірного прояву статевої активності. У межах груп спостерігаються специфічні тенденції. Час прояву високої статевої активності («активний») менший на 17,1 % у тварин за краще виражених м'ясних форм.

У тварин за більш виражених м'ясних форм гірші показники спермопродуктивності. У них проявляється тенденція до зменшення об'єму

еякуляту, рухливості та концентрації спермійів. Бугаї за краще розвинених м'ясних форм за масою сім'яників поступаються ровесникам із гірше вираженими м'ясними формами в період від 18- до 23-місячного віку. Запліднювальна здатність спермійів від першого осіменіння краща у плідників за гірше виражених м'ясних форм. У середньому за цією групою вона становить 46,2 %, що вище ніж у ровесників із краще вираженими м'ясними формами на 2,3 пункти. Це пов'язано з меншою концентрацією спермійів і гіршою їх рухливістю у бугаїв, які мають кращі м'ясні форми. Використання плідників за кращих м'ясних форма сприяє тенденції до погіршення збереженості їх приплоду до відлучення на 5,2 пункти. Це пов'язано з тим, що у корів, яких осіменяли спермою плідників за краще виражених м'ясних форм є тяжчі отелення. Це впливає на смертність новонароджених телят і у підсисний період.

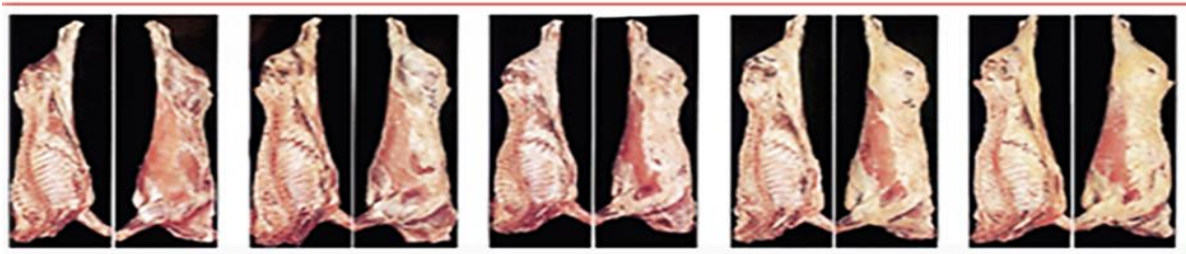
У бугайців за кращої вираженості м'ясних форм раніше та інтенсивніше починає відкладатися у туші жир полив і між м'язами. У них є від 15,1 до 44,7 % більше жирової тканини у туші, у. т. ч. під шкірою – від 3,8 до 44,1 %. За різної вираженості м'ясних форм жиру поливу відкладається більше, ніж між м'язами. Вміст жирової тканини під шкірою відносно загальної її кількості у тілі тварин за кращої вираженості м'ясних форм із віком має тенденцію до зменшення на 6,5 пункти, за гіршої – навпаки, до збільшення на 2,6 пункти. Якщо жир під шкірою у віці 18 місяців у бугайців за кращих форм становить 72,1 від вмісту його у туші, а за гірших – 72,3 %, то у 23 місяці його кількість зменшується відповідно на 13,6 та 4,4 пункти. Жир між м'язами навпаки збільшується відповідно від 27,9 та 27,7 % на такі ж величини. За більшої вираженості м'ясних форм і товщини підшкірного жиру на тушах 18-місячних бугайців вміст внутрішньом'язового жиру (мармуровість) нижчий на 75,0 %. У 18-місячних бугайців за краще розвинених м'ясних форм більше на 15,2 % обрізок жиру із туші над тваринами за гірше розвинених форм, у 23 – на 11,3 %. Велика кількість відходів з туші тварин за кращих м'ясних форм призводить до надмірних (від 0,9 до 14,5 %) витрат кормів (корм. од.) на приріст живої маси. Коефіцієнти кореляції між вираженістю м'ясних форм у бугайців у віці 15 місяців з одного боку і вмістом жиру поливу та кількістю обрізок від 16 до 24 місяців із другого є позитивні і становлять відповідно 0,26 та 0,17.

Від 18- до 23-місячного віку вміст жирової тканини під шкірою відносно загальної її кількості у тілі тварин за кращої вираженості м'ясних форм має тенденцію до зменшення на 6,5 пункти, за гіршої – навпаки до збільшення на 2,6 пункти. У тварин за різної вираженості м'ясних форм жирова тканина між м'язами накопичується криволінійно і нерівномірно.

Отримані дані щодо вмісту жирової тканини у тварин під шкірою і між м'язами свідчать про те, що кращої вираженості м'ясних форм вони досягають за надлишкового відкладення жиру поливу, який до деякої міри згладжує недоліки екстер'єру. Для прийняття рішень споживачем щодо закупівлі яловичини найбільш важливим (36%) фактором є кількість видимого жиру (Realini et al., 2014). Але коли під шкірою знаходиться багато жиру, вихід туш і частка їстівних частин туші зменшується (Oler et al., 2015). Його не використовують для підвищення якості м'яса (Smith et al., 1985).

Розвиток жирової тканини у великої рогатої худоби залежить від породи й породності (Casas et al., 2010), швидкості росту (Ugnivenko & Tokar, 2017). Розвиток жирової тканини під шкірою впливає на якість яловичини захищаючи м'язи у холодильній камері від висихання під час охолодження туш, що може призвести до їх жорсткості (Malheiros et al., 2015). Це є проблемою для тварин тих порід, які мають менше жирової тканини (Mareira et al., 2003). Відкладання великої кількості жиру під шкірою збільшує споживання корму тваринами (Santana et al., 2012). Оскільки розподіл жиру за жировими депо є і предметом обліку утворення відходів, то розкривали особливості (Kruk et al., 2023) формування якісних ознак яловичини у великої рогатої худоби, зокрема рН, вологоутримувальну здатність та penetрацію найдовшого м'яза спини, сенсорні властивості, дегустацію вареної яловичини (аромат, соковитість, ніжність, легкість жування) і бульйону (колір, смак, міцність).

Ступінь покриття туш підшкірним жиром класифікували на п'ять класів (рис. 9.7): 1-й (низький) – жировий полив майже відсутній; 2-й (незначний) – невеликий жировий полив, м'язи просвічуються майже по всій туші; 3-й (середній) – майже вся туша покрита жиром, накопичення жиру в грудній і плечовій частинах; 5-й (дуже високий) – вся туша покрита жиром без просвітів, велике накопичення жиру в грудній частині.



Низький (1) Незначний (2) Середній (3) Високий (4) Дуже високий (5)

Рис. 9.7. Шкала оцінювання підшкірного жиру EUROP.

Показники комерційної класифікації туш 21 – місячних бугайців української чорно-рябої молочної породи за розвитком жиру поливу, знаходилися у межах від «слабкого» до «середнього». Більшість (61,1%) із

них, віднесено до класу 2,5. Підшкірний жир проявляє тенденцію до найбільшої негативної кореляції з такими технологічними властивостями яловичини, як площа «м'язового вічка» ($r=-0,495$) та кислотність ($r=-0,252$) (табл. 9.7). Тому кращий розвиток жиру під шкірою зменшуючи площу «м'язового вічка» одночасно також знижує кількість цінних їстівних частин у туші. Зниження рН м'язової тканини відбувається внаслідок гліколізу, за якого в м'ясі утворюється молочна кислота і воно є мікробіологічно більш стабільним.

Таблиця 9.7

Кореляція між розвитком жиру на туші та технологічними, органолептичними та сенсорними властивостями яловичини

Ознака	r
рН	-0,252
Водов'язуюча здатність	0,093
Пенетрація	0,137
Мармуровість	0,010
Товщина жиру-поливу	-0,034
Площа м'язового вічка	-0,495
Колір м'язової тканини	0,245
Колір жирової тканини	-0,543
Уварювання	-0,144
Дегустація бульйону	-0,328
Дегустація вареного м'яса	-0,288
Вміст води	0,018
Вміст сухих речовин	-0,019
Білок	0,262
Жир	-0,262
Мінеральні речовини	-0,089

За збільшення розвитку підшкірної жирової клітковини значно не зростає пенетрація ($r=0,137$), яка характеризує структурно-механічні

властивості яловичини, водов'язуючої здатності ($r=0,093$) та мармуровості продовгуватого м'яза ($r=0,010$). Клас мармуровості яловичини зростає за одночасного збільшення кількості жирової клітковини під шкірою (Oler et al., 2015), хоча у деяких роботах (Guzek et al., 2013) цього не виявлено. Мармуровість є важливим аспектом якості яловичини (Hidalgo et al., 2021). Вона пов'язана зі сприйняттям м'яса споживачами і, включає його фізичні (ніжність і зрілість колагену) та хімічні (вміст вологи, склад жирних кислот і антиоксидантна здатність) характеристики (Beck et al., 2022). Підвищений рівень мармуровості позитивно впливає на ніжність, соковитість, аромат і загальне оцінювання смаку яловичини (Smith et al., 1985), коли немає сторонніх присмаків (Corbin et al., 2015). Між оцінками ніжності, соковитості і смаку м'яса та вмісту жиру у середині м'язів криволінійні зв'язки вирівнюються за його величини 15 - 17 % (Thompson, 2004).

За кращого розвитку жирової клітковини на туші проявляється тенденція до погіршення уварювання яловичини та загального оцінювання дегустації вареного м'яса і бульйону з нього. Сенсорні властивості яловичини залежать від мармурового жиру, який знаходиться у середині м'язів (Schumacher et al., 2022). Коли м'ясо смажать чи варять він плавиться, просочуючи його. У результаті цього воно стає соковитим і ніжним. На мармуровість яловичини впливають індивідуальні генетичні особливості худоби, її порода, стать, вік на момент забою, система утримання, рівень годівлі та температура охолодження і пакування м'яса (Raza et al., 2019). У великої рогатої худоби вагі чорної породи вміст внутрішньом'язового жиру становить близько 30 % (Gotoh et al., 2018), української м'ясної – лише 0,37 – 0,65 % (Ugnivenko et al., 2021). Серед європейських порід концентрація внутрішньом'язового жиру найвищою є в яловичині абердин-ангуських телиць (Bureš & Bartoň, 2018). Мармуровість м'яса краща у воликів (Park et al., 2018), та у старої худоби (Kul et al., 2019), коли їх інтенсивно годують концентрованими кормами за високого вмісту енергії (Terevinto et al., 2020), лише після того, як «зайвий» жир накопичиться у середині черева, під шкірою та між м'язами (Hudson et al., 2020). Найгіршу якість має яловичина некастрованих бугайців (Mueller et al., 2019). Особливо впливає на харчову якість яловичини морфологія мармуровості (грубі та дрібні вкраплення жиру) (Cho et al., 2020). За грубої мармуровості м'яса у ньому більший вміст поліненасичених жирних кислот та ароматичних сполук, за дрібнозернистої – кращі аромат та смак. Однак споживання яловичини за високої мармуровості не приносить користі здоров'ю людини (Ngapo et al., 2018).

За збільшення розвитку жиру під шкірою погіршується його колір і, відповідно, покращується м'язової тканини. Вищі параметри кольору

яловичини та нижчі кінцевого рН за покращення кондицій тварин, на які впливає вміст підшкірного жиру (Ugnivenko et al., 2023), отримали (Santiago et al., 2023), на помісних ($\frac{1}{2}$ ангус $\times$ $\frac{1}{2}$ шароле) та чистопородних шаролецьких (Gagaoua et al., 2018) тваринах. Колір яловичини має важливе значення для прийняття споживачами рішення щодо її закупівлі (Hughes et al., 2019), оскільки його одним із перших використовують як індикатор свіжості і корисності м'яса (Liu et al., 2020). Колір м'язової тканини залежить від концентрації та хімічної форми міоглобіну, що міститься у ній (Raza et al., 2019). У свіжому м'ясі міститься дезоксиміоглобін, оксиміоглобін і метміоглобін. Червону пігментацію йому надає дезоксиміоглобін, який за присутності кисню окислюється до оксиміоглобіну і сприяє прояву яскравого рожево-червоного кольору. Коли дезоксиміоглобін і оксиміоглобін окислюються до метміоглобіну м'ясо набуває коричневого кольору. Зниження рівня рН, до якого призводить кращий розвиток жиру-поливу, сприяє утворенню метміоглобіну. Зменшує у м'ясі концентрацію небажаної форми міоглобіну і стабілізує його колір метміоглобінредуктаза (Raza et al., 2019). На колір яловичини значно впливають не тільки її біохімія, технологічне оброблення та пакування, але й годівлі тварин (Ruedt et al., 2023). До насиченішого кольору м'яса призводить відгодівля тварин люцерною, бермудською травою, коров'ячим горохом та перловим просом на пасовищах (Salim et al., 2022).

Кореляція між візуально оціненим розвитком підшкірно-жирової клітковини з одного боку, та хімічним складом яловичини з іншого є від помірної до низької. За кращого розвитку жирової тканини на туші практично не змінювався ($r=0,018$) у *m. longissimus dorsi* вміст вологи, велика кількість якої призводить до швидкого псування яловичини (Khaled et al., 2021), та спостерігалася тенденція до збільшення ($r=0,262$) вмісту білка. Білок відіграє ключову роль у виробленні АТФ, обміні енергії, окислювальних стресах та окислювально-відновлювальних процесах у клітинах (Santiago et al., 2023). За кращих кондицій бугайців у них підвищується вміст білків, пов'язаних з енергетичним обміном, а за гіршої – катаболічними процесами (гліколіз), оксидативним стресом, структурою і скороченням м'язів, що впливають на ступінь мармуровості та колір м'яса. За використання протеоміки в поєднанні з рідинною хроматографією, тандемною мас-спектрометрією у бугайців породи Лімузин виявили (Zhu et al., 2023) 85 білків, які корелюють з ніжністю, жувальною здатністю, жорсткістю та смаком м'яса. Передбачувані біомаркери класифікували за взаємопов'язаними біологічними напрямками скорочення м'язів,

енергетичним метаболізмом теплового шоку, окислювальним стресом, регуляцією клітинних процесів, зв'язуванням.

Відповідно до наших даних у бугайців за кращого розвитку підшкірного жиру проявляється тенденція до зменшення ($r = -0,262$) кількості жиру в м'ясі. Це не підтверджує вірогідного зв'язку між досліджуваними ознаками і не дозволяє прогнозувати мармуровість яловичини 21-місячних бугайців української молочної породи залежно від розвитку підшкірно-жирової клітковини. Зменшення вмісту жирової тканини у м'язах бугайців є основною причиною негативного впливу кращого розвитку жиру під шкірою на сенсорні властивості їх м'яса. Яловичина, яка характеризується низьким вмістом жиру в м'язах, є темнішого кольору, твердіша і сухіша (Nogalski et al., 2013). Однак, збільшення кількості внутрішньом'язового жиру за вищого класу розвитку підшкірної жирової клітковини спостерігали у інших (Guzek et al., 2013) дослідженнях. Зворотнім і незначним є коефіцієнт кореляції між розвитком підшкірного жиру, з одного боку, та з іншого, кількістю у *m. longissimus dorsi* мінеральних речовин, які відіграють важливу роль у харчуванні та здоров'ї людини (Khaled et al., 2021). Таким чином, за розвитком підшкірної жирової тканини неможливо точно прогнозувати якісний склад яловичини. Збільшення кількості жиру – поливу на туші зменшує його вміст у м'язах, не надає яловичині більшої мармуровості, погіршує її дегустаційні властивості і бульйону із неї.

Відповідно до наших даних покращення розвитку підшкірного жиру призводить до збільшення водозв'язуючої здатності, яка також характеризує соковитість, ніжність та інші технологічні властивості м'ясних продуктів. За цього яловичина втрачає воду під час теплового оброблення і, продукт із неї є грубішим. Якість яловичини залежить не лише від вмісту жиру у середині м'язів і їх водозв'язуючої здатності, а й від взаємозв'язку внутрішньом'язової сполучної тканини (загальний та нерозчинний колаген, який оточує волокно м'язів, та їх пучки і, м'яз у цілому) типами м'язових волокон та внутрішньом'язового жиру (Listrat et al., 2020). Ніжність м'яса залежить від кількості сполучної тканини, діаметра м'язових волокон, накопичення та розподілу у них жиру. М'ясо тварин великої рогатої худоби, що характеризується більшим вмістом сполучної тканини, є менш ніжне та має більші втрати під час варіння (Raza et al., 2019). Ніжність яловичини та товщина підшкірного жиру можуть бути пов'язані із мутацією 526 T→A в промоторній області екзона 1 гена Myf-5 (Ujan et al., 2011).

Тонкий шар жиру на тушах та їх швидке охолодження, є причинами підвищення жорсткості яловичини, її висихання, темнішого кольору м'язової тканини (Aalhus et al., 2001). Це свідчить, що зберегти туші можливо за

достатньої кількості підшкірної жирової тканини. Для 24-місячних бугайців британських порід та їх помісей рівномірна товщина жирової тканини на рівні 6,0 мм забезпечує адекватний вихід їстівної яловичини у тушах за високого вмісту білка і низької концентрації жиру і визначена як стандарт якості туш і м'ясних продуктів для споживачів (Boito et al., 2018). На сьогодні їх цікавлять такі властивості яловичини як харчова цінність, сенсорні характеристики, профілактика захворювань (Randhawa et al., 2021). У великої рогатої худоби значно розвинений жир під шкірою не бажаний, адже за цього не покращуються якісні ознаки яловичини (Ugnivenko et al., 2022c), збільшується кількість обрізок із туш під час їх зачищення (Ugnivenko et al., 2023), підвищується статевая скороспілість тварин (Naserkheil et al., 2021).

Із-за накопичення внутрішньої, підшкірної та міжм'язової жирової тканин, які мають низьку цінність (Yamada et al., 2020), збільшуються і витрати корму на їх приріст (Taussat et al., 2019). Жир-полив вважають (Li et al., 2020) відходами виробництва яловичини. Хоча уже появляються дані (Sobczuk-Szul et al., 2021), що зовнішній жир є багатшим на кон'юговану лінолеву кислоту, ніж інші типи. Це може мати важливе значення для здоров'я людини і змінити погляди переробних підприємств щодо використання обрізок жиру із туш. Зменшувати відкладання підшкірної жирової тканини необхідно за розведення тварин, отриманих від спорідненого спаровування (Ugnivenko et al., 2022a) і, гомозиготних (Zhao et al., 2020), та за гіршої вираженості м'ясних форм (Ugnivenko et al., 2023). Оскільки у тварин жирова тканина під шкірою максимально росте у період від 7 до 12 місяців, а між м'язами – від 12 до 18 місяців життя (Шевченко, 1968), то у 18-місячних бугайців української м'ясної породи інбридинг максимально впливає на ріст жирової тканини між м'язами, яка в цей період максимально володіє звичайним ростом. У 18-місячних бугайців за інбридингу більше пригнічене жирова тканина під шкірою, оскільки вона суттєво негативно корелює з гомозиготністю (Zhao et al., 2020).

Так, результати Carolino & Cama (2008) свідчать щодо несприятливого впливу інбридингу на роздрібний вихід м'яса, відсотки маси туші та м'ясних відрубів включаючи вирізку. У чистопородних популяціях комерційної та племінної м'ясної худоби шароле, лімузин, симентал, герефорд та ангус інбредні тварини мають менші масу туші і жиру у ній (Mc Parland et al., 2008). На 1 % збільшення інбридингу зменшення маси туші для шароле становить – 0,87 кг, для герефорда – 1,90 кг. Більше страждають від інбридингу за вираженістю м'ясних форм та конформацією туші континентальні тварини, ніж британські. За даними Nolte et al. (2019) на відкладення жиру в організмі та розвиток м'язів впливає ген NUP54.

За отриманими нами даними (Ugnivenko et al., 2022) у інбредних бугайців меншими були довжина шкіри на 26,3 % ($P > 0,99$), її площа на – 7,0 % ($P > 0,95$), та маса на 15,3 % ($P > 0,95$) (табл. 9.8).

Таблиця 9.8

Характеристика шкір 18-місячних інбредних і аутбредних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Ознаки шкір				
		маса, кг	маса від живої маси, %	довжина, м	ширина, м	площа, м ²
Інбредна (n=5)	M	44,5	8,6	1,9	2,2	4,3
	$\pm m$	1,45	0,31	0,03	0,08	0,06
	Cv, %	5,7	6,2	2,5	6,2	2,2
Аутбредна (n=5)	M	51,3	9,0	2,4	1,9	4,6
	$\pm m$	2,44*	0,30	0,07**	0,06*	0,05*
	Cv, %	8,2	5,9	5,2	5,4	1,8

Примітки: *) $P > 0,95$; **) $P > 0,99$

Отже, в українській м'ясній породі за невеликого її поголів'я, однією з важливих проблем є прояв інбредної депресії і за м'ясною продуктивністю порівняно з аутбридингом. Споріднене спаровування батьків сприяє появі потомків за більшого відкладання в туші жиру, отримання кращих сортів м'язової тканини, призводить до збільшення витрат корму на приріст, обрізи жиру поливу і м'яса із туш.

Оскільки досліджують (Zhao et al., 2020) зазвичай підшкірну жирову тканину, між м'язами та у їх середині, то проблема росту у інбредних тварин внутрішньої жирової тканини, яка не має низької харчової цінності, розкрита недостатньо. Низька вартість цієї жирової тканини не стимулює досліджень у напряму пояснення відмінностей в різних рівнях забійного виходу (туш) у інбредних і аутбредних тварин м'ясних порід. Це вказує на прогалини в знаннях виробників і переробників, оскільки розподіл жиру, який не входить до складу туші може значно впливати на її масу. Щоб ефективно і цілеспрямовано виробляти яловичину великорослої української м'ясної породи за більшого виходу цінних компонентів необхідно розкрити особливості відкладання внутрішньої жирової тканини у інбредної та аутбредної худоби. Тому, за умов експерименту дослідили у 18-місячних

бугайців вплив інбридингу на ріст внутрішньої жирової тканини. За подібної годівлі різні за походженням бугайці неоднаково накопичують внутрішню жирову тканину (табл. 9.9).

У інбредних тварин внутрішня жирова тканина складає 69,8 % від її загальної кількості, що більше на 1,8 пункти проти аутбредних ровесників. Більша кількість внутрішнього жиру у тілі інбредних тварин пояснюється його біологічною сприйнятливістю до кращого резервування поживних речовин під час інтенсивної годівлі та використання в періоди лиха. Внутрішній жир нерівномірно відкладається на різних органах тіла тварин. Найбільша кількість знаходиться на кишках та передшлунках тварин обох груп. Найменша – утворюється навколо серця. Інбридинг у м'ясної худоби викликає значні відмінності в розподілі внутрішньої жирової тканини. Інбредні бугайці мають відносно більшу кількість жиру на нирках та передшлунках, порівняно із аутбредними. У аутбредних – навколо серця і кишківника. Збільшене накопичення навколониркової жирової тканини інбредними бугайцями може бути однією з основних причин підвищення витрат кормів, оскільки вона містить найбільшу кількість жиру, порівняно з іншими депо (Lamanov et al., 2020). За даними (Berg & Butterfield, 1976) навколонирикний жир містить близько 90 % екстрагованого жиру і найменшу кількість води і білкових продуктів забою. Жирова тканина навколо серця і кишок більш мінлива у інбредних тварин. У аутбредних – з передшлунка і нирок. У інбредних тварин жирова тканина відкладається вдвічі рівномірніше на передшлунку і нирках. У аутбредних – навколо серця і кишківника.

Посилене відкладення жиру у великому та малому сальниках, можливо пов'язане з віковими змінами в процесі травлення та функціональним навантаженням на передшлунки, тонкий і товстий кишечники. Схильністю окремих тварин до ожиріння та прояву серцевої недостатності можна пояснити значну варіабельність інбредних бугайців, пов'язану з кількістю перикардіального жиру, що часто спостерігають (Krafsur et al., 2019) під час інтенсивного вирощування їх на м'ясо.

Таблиця 9.9

Розподіл внутрішньої жирової тканини за видами у інбредних і аутбредних бугайців

Група тварин	Статистичні параметри	Жирова тканина														
		всього жирової тканини, кг	внутрішня, кг	внутрішньої до передзабійної живої маси, %	зокрема навколосерцева, кг	навколосерцева до внутрішнього жиру, %	навколосерцевий до загальної, %	із кишок, кг	із кишок до внутрішньої, %	із кишок до загальної, %	із передшлунків, кг	із передшлунків до внутрішньої, %	із передшлунків до загальної, %	навколонирикова, кг	навколо ниркова до внутрішньої, %	навколонирикова до загальної, %
Інбредна (n=5)	M	21,2	14,8	2,7	1,2	7,4	5,2	5,6	38,5	26,6	4,1	27,9	19,4	3,9	26,3	18,3
	±m	1,09	1,10	1,19	0,52	2,87	2,13	0,41	4,11	2,45	0,40	0,48	1,46	0,59	2,36	1,92
	Cv,%	10,4	14,9	14,1	90,8	78,0	81,7	14,7	21,4	18,5	19,2	11,9	15,0	30,2	18,0	21,0
Аутбредна (n=5)	M	17,5	11,9	2,1	1,5	12,9	8,7	6,3	54,5	36,8	2,0	16,9	13,2	2,0	15,9	10,8
	±m	1,54	1,24	0,18	0,42	4,9	1,84	0,40	3,53	3,54	0,27	0,70	3,72	0,60	3,14	2,37
	Cv,%	17,5	20,9	17,2	55,0	38,6	42,3	12,6	12,9	19,2	27,2	22,4	56,5	60,6	39,5	44,1

Такі продукти, як нирки, легені та серце, сприяють підвищенню засвоєння негемового заліза із овочів, харчових добавок та інших продуктів рослинного походження (O'Flaherty et al., 2019). Вага субпродуктів залежить від багатьох факторів. Зокрема, відомо (Britto, 2021), що на масу сім'яників впливають вік і статеве дозрівання, а набирається вона за рахунок інтенсивної годувлі. Є дані, що на масу субпродуктів у тілі однотипних бугаїв у віці 18 місяців впливає передзабійна маса, але їх вихід у відсотках змінюється несуттєво (Shakhmurzov et al., 2021). На загальну кількість їстівних і неїстівних субпродуктів істотно впливає порода і вік тварин (Musa et al., 2021).

Внутрішні органи великої рогатої худоби є не тільки доступною первинною продукцією для переробної промисловості, вони нерозривно пов'язані з багатьма цінними її якостями, такими як ріст, здоров'я та продуктивність. Встановлено (An et al., 2018), що 38 значущих однонуклеотидних поліморфізмів впливають на масу внутрішніх органів. Це свідчить щодо генетичної зумовленості виходу субпродуктів у забійних тварин. Генетична зумовленість маси субпродуктів може проявлятися після застосування інбридингу за рахунок концентрації схожих генів і зменшення їх різноманітності. Середню масу субпродуктів інбредних і аутбредних бугайців наведено в таблиці 9.10.

У інбредних бугайців, порівняно з аутбредними менша маса печінки на 22,4 %, нирок – на 62,5, серця – на 11,1, голови - на 23,8 %. Легені важать більше на 10,5 % у інбредних тварин. Разом із тим, у інбредних тварин головний мозок важить більше на 12,5 %, а сім'яники – на 8,3 %. У дослідженнях (Vavrisinova et al., 2019) на телятах встановлено, що відносна маса голів більша у тварин, які поступаються ровесникам такого ж віку за швидкістю росту, або характеризуються вищими приростами і більшими розмірами живої маси на момент забою. Подібний результат отримано в наших дослідженнях. Аутбредні бугайці за більшої живої маси мають перевагу за фактичною та відносною масою голови над інбредними ровесниками.

На відміну від інбридингу, за схрещування, не виявляють (Gosteva et al., 2017) впливу на масу субпродуктів під час розведення бугайців за однакових умов і забою в тому самому віці.

Таблиця 9.10

Маса органів у інбредних та аутбредних 18-місячних бугайців, які не входять до складу туш

Група тварин	Статистичні параметри	Органи											
		голова з рогами, кг	голова з рогами від передзабійної живої маси, %	печінка, кг	печінка від передзабійної живої маси, %	легені, кг	легені від передзабійної живої маси, %	серце, кг	серце від передзабійної живої маси, %	нирки, кг	нирки від передзабійної живої маси, %	мозок, г	сім'яники, г
Інбредна (n=5)	M	16,8	3,3	5,8	1,1	4,2	0,8	1,8	0,4	0,8	0,2	431	615
	±m	0,59	0,10	0,12	0,03	0,24	0,05	0,09	0,01	0,09	0,03	57,1	30,0
	Cv, %	6,1	5,3	3,6	4,4	9,9	10,2	8,8	7,4	20,4	38,5	22,9	8,5
Аутбредна (n=5)	M	20,8	3,6	7,1	1,2	3,8	0,7	2,0	0,4	1,3	0,2	383	568
	±m	0,69	0,06	0,50	0,06	0,32	0,06	0,04	0,01	0,06	0,03	14,8	38,9
	Cv, %	5,7	2,6	12,2	7,8	14,6	15,4	3,2	4,2	8,0	22,2	6,7	6,9

Таким чином, у невеликій популяції української м'ясної породи за застосування інбридингу, яке призводить до зниження середньодобового приросту маси, репродуктивності та молочності корів (Ugnivenko, 2018), однією з найсуттєвіших проблем є також зменшення маси субпродуктів печінки, серця, нирок, голови та підвищення вмісту внутрішнього жиру. Незалежно від складу туші субпродукти і внутрішній жир разом негативно впливають на її вихід. Приблизно 1/4-1/3 основних компонентів (вода, білок і жир) знаходиться в частинах тіла, які не входять до туші (Berg & Butterfield, 1976). Тому необхідно знайти можливість змінити це співвідношення в потрібну сторону, так як вартість субпродуктів значно нижча, ніж туші.

Внутрішній жир є найбільш мінливою тканиною. Після забою його видаляють з жирових депо, так як він не представляє великої харчової цінності. Однак внутрішній жир пов'язаний з додатковими витратами кормів у скотарстві, що є нерентабельним (Taussat et al., 2019). За інбридингу забійний вихід знижується через накопичення внутрішнього жиру. Надмірне відкладення жиру на сальнику у великої рогатої худоби за тих самих умов зумовлене декількома генетичними локусами (Melendez et al., 2019). Гени, що беруть участь у протеолізі, транскрипції, трансляції, транспорті, імунній функції та окисних процесах, різні (Lindholm-Perry et al., 2017).

Виявляли (de Oliveira et al., 2018) асоціації між хромосомними регіонами з площею продовгуватого м'яза, товщиною підшкірного жиру у великої рогатої худоби. Вони підтвердили кілька генів, що мають функцію експресії енергетичного метаболізму і пов'язані із відкладенням жиру. Виявлено такі гени, які пов'язані зі смертю фібробластів та метаболізмом стероїдів у довгих м'язах. Знайдений (Porto-Neto et al., 2018) ген ALKBH3 (у вікні, в якому найбільш пояснюється адитивна генетична депресія площі продовгуватого м'яза, який розташований в ВТА15). Він кодує внутрішній білок, що відновлює ДНК і пригнічує його пошкодження, пов'язані з транскрипцією, у вискоекспресивних генах. Ген HKR4 (розміщений у вікні, асоційованому з товщиною заднього жиру, розташований на ВТА14).

Імовірно, інбридинг призводить до концентрації відповідних генів, що провокують збільшення відкладення внутрішнього жиру. Тому в промисловому м'ясному скотарстві бажано уникати тісного споріднення і віддавати перевагу кросбредному м'ясному скотарству. Іншим недоліком надмірного відкладення внутрішнього жиру є негативна кореляція його з вмістом внутрішньом'язового жиру (Yamada et al., 2020), що зменшує ступінь мармуровості яловичини, яка є схильністю тварин до її накопичення. Це негативно позначається на вартості найцінніших частин туші. Згідно з нашими даними, інбридинг зменшує розмір серця. Ймовірно, цим

пояснюється менша кількість жиру, що відкладається навколо нього. Це компенсується активним накопиченням жирової тканини в передшлунках і навколо нирок. Більша кількість внутрішнього жиру розподіленого на передшлунках та нирках у інбредних тварин спонукає до припущення, що різниця у його вмісті зумовлена різними періодами початку його формування на цих органах у цей період, а не швидкістю. 18-місячні аутбредні бугайці здатні відкладати жир в основному (54,5 %) на кишках, а інбредні характеризуються повільним ростом навколосерцевої жирової тканини.

Жирова тканина над нирками формується рано, а пізніше – під шкірою та інші (Шевченко, 1968). Накопичення внутрішньої жирової тканини в організмі великої рогатої худоби є ознакою, яка в першу чергу пов'язана із її скороспілістю, та схильністю до раннього ожиріння. Скороспіла тварина також відкладає більше жиру на зовнішніх частинах туші (Шевченко & Шевченко, 1978). Встановлені у нашому дослідженні особливості свідчать що інбридинг впливає на прояв відносно більш скоростиглих у тварин, тому вони накопичують внутрішньої жирової тканини більше навколо шлунка та нирок, мають меншу масу голови, печінки, серця, нирок. Кращий розвиток легень у них і закріплення більшої їх маси, призводить до посилення окисно-відновних реакцій. Тенденцію до зменшення абсолютної та відносної маси голови інбредні бугайці мають тому що череп у плода на момент народження закріплюється. За рахунок ранішого окостеніння хрящів тварини від спорідненого спаровування мають коротшу голову, тонший та легший кістяк, що відображається на живій масі. У аутбредних бугайців більше жиру відкладається на серці, кишківнику, оскільки вони відносно більш пізньоспілі.

У тварин української м'ясної породи у поєднанні зі зниженням передзабійної живої маси молодняку інбридинг призводить до накопичення внутрішньої жирової тканини. Загальна маса внутрішнього жиру інбредних тварин на 24 % більша, що призводить до неефективного споживання корму та збільшення виходу малоцінного сирого жиру. Накопичення жиру у аутбредних бугайців частіше спостерігається навколо серця і кишечника, а у інбредних – навколо шлунка і нирок. Надмірне накопичення надниркового жиру через низький вміст вологи та протеїну може негативно вплинути на перерозподіл енергії корму, що витрачається на нарощування більш цінних частин туші. Інбредні бугайці також характеризуються сильнішим пригніченням росту внутрішніх органів, таких як печінка, серце та нирки, що зменшує вагу таких субпродуктів після забою, але за цього збільшується вага їхніх легенів, мозку та сім'яників.

РОЗДІЛ X

НАРОДЖЕННЯ ВИРОДКІВ, ПРОЯВ АНОМАЛІЙ ТА ЛЕТАЛЬНИХ ВИПАДКІВ ЗА ІНБРИДИНГУ

Збільшення гомозиготності в межах породи спричинюючи інбридингову депресію помітно підвищує частку моногенних рецесивних розладів. У популяціях худоби широке використання кількох елітних плідників збільшує частку генетичних розладів, таких як BLAD (дефіцит адгезії бичачих лейкоцитів (Shuster et al., 1992), MFD (хвороба мулолапості), та SVM (комплексна вада розвитку хребців (Thomsen et al., 2006), DUMPS (дефіцит уридинмонофосфатсинтази (Schwenger et al., 1993). За спорідненого спаровування тварин у великої рогатої худоби відбувається народження виродків. Інбридинг призводить часто до ахондроплазії телят. Це виражається в тому, що плід виношується нормально, але приплід гине невдовзі після народження. Нерідко у телят буває розщеплення твердого піднебіння і деформація щелеп, бульдогоподібність та укорочення кінцівок. Безногість і дуже сильне укорочення лицевої частини є за більш сильної вираженості інбредної депресії. Проявляються за інбридингу і такі спадкові аномалії, як не заростання черевної порожнини та безшерстність.

Інбридинг є основною причиною збільшення гомозиготності, появи несприятливих генів, які викликають інбредну депресію. У більшості випадків за інбридингу рецесивні гени є летальними. Не викликаючи будь яких змін у особин у гетерозиготному стані вони на певній стадії онтогенезу призводять до летальних випадків. Негативно інбридинг впливає не лише на тварин, отриманих від спорідненого спаровування, але в деяких випадках і на їх потомків, які безпосередньо походять від аутбридингу. Генетична основа, яка відповідає за появу у телят виродків за деформованих суглобів, обмеженої гнучкості, «бульдоговидної голови», анкілозів суглобів, мертвонароджуваності та ін., наносить шкоду м'ясному скотарству. Їх поширюють гетерозиготні за такими аномаліями бугаї. Вплив летальних рецесивних генів великої рогатої худоби, найбільш часто проявляється в гомозигот у ранньому віці. Вони можуть передаватися потомкам від гетерозиготних батьків. Їх легко виявляють за спорідненого спаровування. Доведено аутосомну рецесивну дію гену паралічу задніх кінцівок (телята народжуються з запізненням і не піднімаються), водянки головного мозку

(накопичення рідини в ньому, за якої відбувається загибель тварин відразу після народження).

Домінантні летальні гени у декстерів проявляють коротконогість. Розведенням їх «у собі» отримують два декстера на коротких ногах, по одному нормального і мертвого (бульдогоподібного, який за летальним геном гомозиготний). Якщо бульдог народжується недоношеним, то кінцівки у нього сильно укорочені із-за відсутності кістки, яка з'єднує тулуб і ратицю. Домінантний летальний ген безшерстності діє локально, переважно на стегні лише у теличок і корів. Катаракту очей, яка призводить до повної чи неповної сліпоти телят, підвищеної їх нервовості та низької продуктивності зумовлює простий аутосомний рецесивний ген субвітальної дії. Інколи летальні рецесивні гени впливають на матір та потомство, за контрактурою м'язів кінцівок (кінцівки вивернуті назад), викривленням ший, окостенінням суглобів у ембріонів, ускладненням отелень. Основні рецесивні летальні гени, відображаються на укороченні верхньої (неправильний прикус) та нижньої (нижня щелепа укорочена, неспроможність до ссання) щелепи, карликовості, викривленні передніх ніг, гіпотрихозі повному і частковому, порфінурії (почервоніння ясен та зубів), судомам та паралічу у телят (атаксія), лосеподібності, недорозвитку мозочка, лускоподібності шкіри, беззубості, зрощенню ніздрів, окостенінні суглобів (анкілоз), атрезії, епілепсії, доппелендеризму, грижі на пупі, відсутності очних яблук, вивиху колінної чашечки. До напівлетальних дефектів великої рогатої худоби, відносять (Петухов & Ернст, 1989), порфірію, пробатоцефалію. Суттєві негативні наслідки у м'ясному скотарстві спричиняють і такі вади як:

- природжена відсутність кінцівок (передні кінцівки є тільки до ліктя, задні - до скакального суглоба, за цього телята народжуються мертвими або гинуть відразу після народження);
- параліч задніх кінцівок зі сліпотою (параліч супроводжує запалення рогової оболонки та тремор і кривошийсть);
- подовження строку вагітності (тривалість її збільшується від 20 до 90 діб, нормальні телята, народжуються мертвими або гинуть під час отелення, у корів майже непомітні передвісники отелення);
- подовження строку тільності внаслідок аплазії передньої частки гіпофізу (плід виношується від 256 до 500 (у середньому 401) днів, повторні ендокринопатії).

Постембріональна смертність приплоду до 8 міс. становить у середньому 16,7 % та варіює залежно від генотипу батька (Угнівенко зі співавт., 2021). За цією ознакою найгіршим (45,5 %; $P > 0,999$) є плідник

Лосось 2391, а найкращі показники (7,0 %; $P > 0,999$) відмічено у бугая Генія 031.

На коровах української м'ясної породи ми вивчили вплив спорідненого спаровування бугаїв та корів на гінекологічні захворювання у їх дочок. Встановлено, що за тісноти спорідненого спаровування від 1,00 до 5,00 % частка корів, що хворіють на гінекологічні захворювання (гіпофункція яєчників, утворення персистентних жовтих тіл і кіст, виникнення запалень статевих органів, у.т.ч метрити, сальпінгіти, оофорити, цервіцити, вагініти) становить 21,7 %, від 5,0 до 10,0 % – дещо менша (на 13,3 %), та від 10,01 до 15,00 % – 20,0% (Угнівенко зі співавт., 2021). Це свідчить, що різні типи інбридингу не впливають вірогідно на схильність корів до гінекологічних захворювань. Споріднене спаровування суттєво не впливає також на стійкість великої рогатої худоби до паразитів, теплового стресу чи темперамент (Burrow, 1998).

Частка корисних мутацій низька порівняно зі шкідливими, оскільки вони порушують високо адаптовані системи біохімічні та фізіологічні (Keightley & Eyre-Walker, 1999). Постійне утворення шкідливих мутацій у геномі та їх усунення добором впливає на рівень інбридингової депресії у популяції та генетичну її мінливість щодо пристосування. За великої кількості поголів'я у популяції шкідливі мутації у ній усуваються за такої ж швидкості, як і з'являються. Від швидкості, за якої шкідливі мутації виникають у всьому геномі залежить їх вплив на середню придатність поголів'я. Злегка шкідливий мутант, більше наносить шкоди фізичній формі популяції, ніж за набагато більшого шкідливого ефекту. За однакового рівня гомозиготності у більших популяціях стабільно вища придатність, ніж у локальних (Wang et al., 1999). Високі темпи розвитку адаптації у великих за розмірами популяціях відбуваються через більш ефективну селекцію за ширших меж добору, ніж за низьких розмірів популяції (Gossmann et al., 2012).

РОЗДІЛ XI

ЕКСТЕР'ЄР І КОНСТИТУЦІЯ ІНБРЕДНИХ ТА АУТБРЕДНИХ ТВАРИН

Споріднене спаровування більше спрямовано впливає на екстер'єр, ніж на тип дорослої тварини (Kristensen & Sorensen, 2005). Негативний вплив інбридингу у великої рогатої худоби проявляється на витонченні кістяку кінцівок і голови, формуванні перерозвиненої ніжної конституції (Кравченко, 1973), та ослабленні екстер'єру і конституції виражену у слабкості й викривленні кінцівок та передчасному старінні. У чистопородних популяціях комерційної та племінної м'ясної худоби шарове, лімузин, симентал та ангус інбредні тварини були вужчі і дрібніші за погано розвинених м'язів (Mc Parland et al., 2008). За коротшу та витонченішу інбредну велику рогату худобу свідчать й інші роботи (Reverter et al., 2017).

У інбредних та аутбредних бугайців за використання вимірювальних інструментів у віці 12, 15 та 18 місяців ми вивчили (Угнівенко зі співавт., 2021) основні проміри їх статей екстер'єру. Бугайці, отримані від спорідненого спаровування мають більші широтні і менші висотні проміри (табл. 11.1). Порівняно з аутбредними тваринами ця худоба менш довготіла і широкотіла та на низьких ногах. За основними промірами різниця між тваринами груп є несуттєвою і статистично невірогідною.

Таблиця 11.1

Проміри екстер'єру інбредних та аутбредних у бугайців

Вік	Промір	Інбредні			Аутбредні		
		М, см	± m, см	Cv,%	М, см	± m, см	Cv,%
1	2	3	4	5	6	7	8
12 місяців	Голів	7			12		
	ВХ	119,3	1,47	3,0	124,0	0,94	3,3
	ВС	123,7	0,85	1,7	127,8	1,63	3,8
	ВК	127,0	1,91	3,7	132,6	0,99	3,3
	ГГ	61,4	2,4	8,1	63,4	0,79	5,4
	ШГ	41,9	1,75	10,3	39,6	0,84	9,3
	КДТ	131,0	3,79	7,1	134,7	1,24	4,0
	ОГ	164,8	2,79	4,2	166,5	1,91	4,3
	КДЗ	45,6	0,97	5,2	47,7	0,55	4,0
	ПЗ	114,8	3,47	7,4	114,1	2,29	7,2
	ОП	19,3	0,27	3,5	19,2	0,18	3,5
	ШМ	40,6	0,94	5,7	40,7	0,53	5,7
15 місяців	Голів	5			14		
	ВХ	125,8	2,10	3,3	129,6	2,01	5,6
	ВС	132,5	3,35	4,4	135,8	2,52	4,9
	ВК	137,6	3,65	5,3	137,9	1,85	4,8
	ГГ	66,0	1,27	3,9	68,5	1,18	6,0
	ШГ	45,6	0,91	4,0	45,5	0,93	7,0
	КДТ	146,4	4,59	6,3	149,7	2,28	5,3
	ОГ	188,2	2,41	2,6	182,7	2,50	4,8
	КДЗ	51,5	2,69	9,0	52,2	0,66	3,6
	ПЗ	120,8	4,04	5,8	118,2	2,49	7,0
	ОП	21,0	0,00	0,0	20,4	0,26	4,4
	ШМ	45,3	1,96	7,5	46,0	0,90	7,0

Продовження таблиці 11.1

1	2	3	4	5	6	7	8
18 місяців	Голів	5			9		
	ВХ	130,4	3,75	5,8	135,2	1,93	4,1
	ВС	136,0	5,42	6,9	135,3	3,26	5,4
	ВК	141,0	4,34	6,1	144,3	2,20	4,3
	ГГ	69,2	1,71	4,9	73,0	1,00	3,9
	ШГ	51,2	1,08	4,2	49,2	1,34	7,7
	КДТ	153,0	5,10	6,7	152,6	2,90	5,4
	ОГ	196,0	4,64	4,1	190,8	2,51	2,6
	КДЗ	51,5	2,56	8,6	53,5	0,93	3,9
	ПЗ	126,5	2,13	2,9	128,0	5,42	8,5
	ОП	21,6	0,14	1,2	21,1	0,33	3,1
	ШМ	47,0	2,26	8,3	47,9	1,11	6,5

Екстер'єр інбредних і аутбредних бугайців також порівнювали за екстер'єрним профілем, який наочно ілюстрував відхилення промірів від середніх (модельних) величин по стаду. Результати оцінювання інбредних і аутбредних бугайців відображені на рисунках 11.1 – 11.3. Аналізуючи побудовані графіки слід зазначити, що у аутбредних бугайців були більші за модельні (середні) величини висоти в холці і крижах, косої довжини тулуба. У них є ширшими та глибшими груди провисла спина і попереки.

	Інбредні											Аутбредні										
Промір	Послаблення	-4	-3	-2	-1	М	1	2	3	4	Посилення	Послаблення	-4	-3	-2	-1	М	1	2	3	4	Посилення
ОГ	Неглибокі та неширокі																					Широкі і глибокі
ВХ	Низькуваті																					Середні
ВК	Низькуваті																					Середні
КДТ	Короткуваті																					Середні
ГГ	Неглибокі																					Середні
ШК	Неширокі																					
ВС	Низькі																					Середні
КДЗ	За недовгого заду																					За довгого заду
ШГ											Широкуваті	Не широкі										
ОП	Середні											Тонкі										
НПЗ											Широкозаді											Середні

Рис. 11.1. Профіль екстер'єру інбредних та аутбредних бугайців у віці 12 місяців

	Інбредні											Аутбредні										
Промір	Послаблення	-4	-3	-2	-1	М	1	2	3	4	Посилення	Послаблення	-4	-3	-2	-1	М	1	2	3	4	Посилення
ОГ											Широкі та глибокі											Середні
ВХ	Низькуваті																					Високуваті
ВК											Середні											Високі не значно
КДТ	Недовгі																					Середні
ГГ	Неглибокі																					Середні
ШК	Не широкі																					Середні
ВС	Низькуваті																					Високуваті
КДЗ	Не довгі																					Довгі
ШГ											Широкуваті											Середні
ОП											Товсті											Середні
НПЗ	Шилозаді																					Середні

Рис. 11.2. Профіль екстер'єру інбредних та аутбредних бугайців у віці 15 місяців

	Інбредні											Аутбредні										
Промір	Послаблення	-4	-3	-2	-1	М	1	2	3	4	Посилення	Послаблення	-4	-3	-2	-1	М	1	2	3	4	Посилення
ОГ											Глибокі та широкі	Неглибокі та неширокі										
ВХ	Невисокі																					Помірно високі
ВК	Невисокі																					Помірно високі
КДТ											Середні											Середні
ГГ	Неглибокі																					Глибокуваті
ШК	Неширокі																					Помірно широкі
ВС											Високі											Середні
КДЗ	Не довгі																					Довгі
ШГ											Широкі	Неширокі										
ОП	Тонкі										Товсті	Не товсті										
НПЗ	Шилозаді																					Виразений

Рис. 11.3. Профіль екстер'єру інбредних і аутбредних бугайців у віці 18 місяців

Модельні відхилення абсолютних промірів та індексів розраховували за запропонованим (Колесник, 1960) методом, який побудований на обчисленні відношень у відсотках (формула 11.1):

$$a = \left(\frac{B}{M_{Дв}} - 1 \right) \times 100 \quad (11.1)$$

де a – модельне відхилення; B – індекс окремої тварини; $M_{Дв}$ – модельний показник (середня величина індексу). За модельну величину взяли середні дані промірів і індексів за досліджуваними інбредними і аутбредними тваринами.

У м'ясному скотарстві використовують ті типи конституції тварин, що ґрунтуються на анатомо-морфологічних відмінностях – грубу, ніжну, щільну, пухку та міцну (Богданов, 1922; Кулешов, 1947; Иванов, 1949). Ми визначали типи конституції, на основі кількісних ознак (індексів) за методикою, яку розробив Колесник (1960), та враховували такі особливості будови тіла інбредних і аутбредних тварин, як грубість і ніжність, щільність і пухкість, широкотілість і вузькотілість.

Належність інбредних і аутбредних бугайців, обчислених за показниками модельних відхилень індексів, до типів конституції наведені у таблиці 11.2.

У інбредних тварин за затримання росту тулуба в довжину відбувається посилення його ріст в ширину. Ці тварини характеризуються широким кістяком, надмірним розвитком жирової тканини, відносно короткими кінцівками. У аутбредних тварин, спостерігається, частково пригнічений ріст у ширину. Аутбредних тварин відрізняють деяка біднокістковість, відносно довгі кінцівки

Таблиця 11.2

Тип конституції інбредних і аутбредних бугайців

Тип конституції за...	Вік, міс.					
	12		15		18	
	інбредні	аутбредні	інбредні	аутбредні	інбредні	аутбредні
Грубістю і щільністю	Грубо (2)	Грубо (1)	Ніжно (-2)	Грубо (1)	Ніжно (-3)	Грубо (7)
Щільністю і пухкістю	Щільний (1)	Пухкий (-1)	Пухкий (-1)	Щільний (1)	Щільний (1)	Щільний (8)
Широкотілістю і вузькотілістю	Широкий (2)	Вузький (-0)	Широкий (8)	Вузький (-2)	Вузький (-1)	Широкий (3)

За особливостями лінійного росту бугайців можна свідчити щодо переваг аутбредних тварин над інбредними за екстер'єром і конституцією. До послаблення конституції тварин призводить закріплення у інбредного організму таких особливостей як збільшена щитоподібна залоза (Эйснер, 1965).

РОЗДІЛ XII

ІНБРЕДНА ВЕЛИКА РОГАТА ХУДОБА ТА ЇЇ ПЛЕМІННА ЦІННІСТЬ

Одним із методів отримання генетично цінних плідників, які стійко передають (препотентних) свої властивості потомкам (Кулешов, 1947; Снэпп, 1956), є інбридинг. Тому першочерговим завданням має бути оцінювання їх племінної цінності і результатів використання інбредних плідників. У інбредних бугаїв є підвищена стійкість передачі цінних властивостей потомкам (Кулешов, 1947; Сперанский, 1971; Колышкина & Бибилова, 1984). Від них отримують більш продуктивних потомків за підбору до неспоріднених самок (Солдатов, 1984).

На прояв інбредної депресії впливає інбридинг не лише тварини а і матерів (Sumreddee et al., 2019). До збільшення смертності новонароджених у первісток відповідно від 3,4 до 6,3 % призводить інбридинг матерів і телят (Adames et al., 2006). Інбридинг матері суттєво впливає на перинатальну смертність телят у порід лімузен та герефорд (Mg Parland et al., 2008). Інбридинг батька обмежено впливає на вік першого отелення їх дочок і стан їх вагітності (Sumreddee et al., 2018). За обмеження кормів тваринам у них більш виражені наслідки інбридингу індивідуального та материнського за відтворювальною здатністю загальною кількістю отелень корів протягом життя, тривалістю та кількістю, вирощених телят до 7 років. Спільний інбридинг на плідників і маток та окремо на матерів негативно впливає на живу масу потомства у 3-х місячному віці (Carolino & Gama, 2008). Підвищення на 1 % коефіцієнта гомозиготності у корови збільшує вік першого отелення нетелей відповідно на 1,4 та 0,8 дня та на 0,214 кг живу масу їх телят у 7 місяців. Інбридинг матері може як зменшувати живу масу на 0,013-0,21 кг так і збільшувати на 1,03 кг у віці 400 та 600 днів відповідно (Burrow, 1993). Серед інбредних плідників відсоток поліпшувачів за якістю потомків вищий (на 18,6 пункти) проти бугаїв, отриманих від кросу ліній (Бич & Сакса, 1987).

Під час створення української м'ясної породи одержали плідників Сеньйора 5087 ЧРУМ-47 і Аспіранта 71416 А 28 ХША-22 за дуже тісного інбридингу у ступені II-II на родоначальників первинних ліній Еоізіано 81

ЧРУ-6 (кіанська порода) та Артура 11 (порода шароле). Вплив ступеня спорідненості бугаїв української м'ясної породи на продуктивність потомків визначили (Угнівенко зі співавт., 2021) у племінному заводі "Воля" Черкаської області. Тварин до 8 місяців утримували на підсисі. Бугайців випробовували за особистою продуктивністю від 8- до 15-місячного віку. За цей період кожному бугайцю згодували 2033 корм. од., у т. ч. концентровані корми становили 49% (табл. 12.1).

Таблиця 12.1

Кількість спожитих кормів тваринами від 8- до 15 – місячного віку

Спожито	Корм				
	грубий	соковитий	зелений	концентрований	всього
Кормових одиниць	303	376	358	996	2033
%	14,9	18,5	17,6	49,0	100,0

Вплив ступеня гомозиготності (F_x) бугаїв на ріст синів визначали, порівнюючи ознаки потомків, отриманих від дуже близького інбридингу ($F_x = 25,0 \%$) і помірного ($F_x = 3,12\%$) та аутбредних батьків (Ugnivenko, 2018). Бугайці, одержані від інбредних батьків у віці від 8 до 15 місяців характеризуються більшою від 1,9 до 7,1 % живою масою, проти аутбредних (табл. 12.2). Найкращий ріст має молодняк, одержаний за дуже тісного спорідненого спаровування. Він переважає ровесників від аутбредних батьків за живою масою від 5,5 до 7,1 %. Сини, народжені від бугаїв за помірного ступеня гомозиготності за живою масою мають тенденцію щодо переваги за живою масою над аутбредними ровесниками на 1,9 та 4,6%, та займають проміжне положення.

Збільшення ступеня гомозиготності у батьків супроводжує підвищення середньодобових приростів живої маси у синів. За середньодобовими приростами у віці від 8 до 15 міс. бугайці, від батьків за дуже близького і помірного інбридингу (ступені інбредності від 3,12 % до 25,0 %) перевершують аутбредних тварин відповідно 6 та 2 %. Позитивний вплив інбридингу на якість бугаїв за продуктивністю дочок відмічено також і у інших працях (Костенко та інші, 1994). Під час підбору батьків першочергову увагу необхідно приділяти оцінюванню та використанню інбредних бугаїв. Видатні за походженням, перевірені за якістю потомків, не мають виродження і, не споріднені з маточним поголів'ям, вони часто є ціннішими порівняно з аутбредними плідниками, (Кравченко, 1967).

Таблиця 12.2

Ознаки росту бугайців від інбредних і аутбредних плідників

Інбредність батька	Статистичні параметри	Ознаки				
		жива маса (кг) у віці, міс.			середньодобовий приріст (г) у період, міс., від-до:	
		8	12	15	новонароджені - 8	8 - 15
25,0%	n	14	14	13	13	13
	M	256	384	479	897	1054
	± m	7,1	11,1	17,3	28,7	66,3
3,12%	n	10	10	9	10	9
	M	250	371	464	895	1014
	± m	9,1	18,0	11,4	37,0	63,7
Аутбредний	n	25	24	25	24	24
	M	239	364	450	856	994
	± m	9,1	14,5	16,4	36,6	55,4

Бугаї по різному впливають на інбридингову депресію на індивідуальну та материнську (Carolino & Sama, 2008). Більшість плідників як за індивідуального, так і материнського інбридингу плідників не згубно впливають на живу масу телят у 7 місяців через споріднене спаровування, яке вони породжують. Деякі на неї впливають позитивно. Оскільки інбредні чоловічий і жіночий організми мають різне біологічне значення то самки від спорідненого спаровування сприяють прояву інбредної депресії за багатьма ознаками. Оскільки за тісного (II-II) спорідненого спаровування одержують поліпшувачів потомків за меншої мінливості ознак, то його застосування необхідне під час удосконалення м'ясних порід і формування у них однорідних груп тварин. Серед маточного поголів'я за спорідненого спаровування ступінь гомозиготності необхідно тримати на низькому рівні через їх незадовільні материнські властивості. За такого використання інбридингу можливо запобігати інбредній депресії у м'ясному скотарстві за ознаками, які суттєво впливають на його економіку.

Споріднене спаровування в ступені II-II або III-III є найбільш бажаним способом передачі генетичної інформації особливо видатного предка потомкам худоби (Марченко, 1987). Помірний інбридинг типу III-IV, IV-IV, й віддалений малоефективні. Вірогідність народження потомків, які мають

небажаних генів батьків у гомозиготному стані, дорівнює 72,42 % за спорідненого спаровування в ступені II-II. За інбридингу у ступені III-III вірогідність народження гомозигот за небажаних генів дорівнює близько 8 %.

Інбридингова депресія різниться серед потомків тоді коли різні інбредні предки, несуть різне генетичне навантаження шкідливих рецесивних алелів (Lacy et al., 1996). Серед потомків родоначальників існує неоднорідність у інбридинговій депресії (Miglior et al. (1994). Однак у літературі є приклади (Burrow, 1993) позитивного впливу інбредної матері на якість її приплоду. Якщо рівень її інбридингу складає до 1 %, то на продуктивність потомків він впливає незначно. Взаємодія між рівнями коефіцієнтів гомозиготності та індивідуальним пов'язана із невідповідністю впливу інбридингу матері на живу масу новонароджених телят. (Pariacote et al., 1998).

Було вивчено (Carolino & Gama, 2008) і встановлено, що збільшення інбредності матері на 1 % Fx більше (0,25%) впливає на 0,42 % дистоцію у первісток, за народження бугайців. У первісток, які народжують теличок ефект інбридингу матерів, менший на 0,20 %. Кількість мертвонароджених після перших пологів зростає для телят чоловічої та жіночої статі на 1 % збільшення інбридингу. Подібні дані отримані і у роботі (Adames et al., 2006) у м'ясної худоби. За їх даними інбридинг матерів збільшує перинатальну смертність новонароджених телят у первісток відповідно на 3,4 та 6,3 %. На 1 % збільшення інбридингу у первісток він посилює дистоцію на 0,417 що народжують самців та на 0,252 % мертвонародженість телят.

У невеликій популяції породи Герефорд збільшення інбридингу на 1 % призведе до зменшення живої маси тварин у віці одного року на 1,07 кг, значно збільшує вік отелення нетелей, але не стан їх вагітності. Як особистий інбридинг, так і матері негативно впливає на продуктивність (Willham, 1972). Під час оцінювання впливу інбридингу на продуктивність тварин слід враховувати обидва (Falconer & Mackay, 1996).

За збільшення 1 % коефіцієнту гомозиготності корови зменшується на 0,02 голови кількість народжених протягом життя телят та на 0,2 місяці тривалість життя потомків (Carolino & Gama, 2008). На живу масу телят у віці 3 місяці найбільше впливає індивідуальний інбридинг. За ознаками туші, інбредна депресія є надзвичайно малою (близько 0,01 %). Існують великі від 1,243 до 0,357 кг відмінності серед ліній за регресією 1 % інбридингу на живу масу телят у 7-місячному віці. Відповідно до наших (Угнівенко зі співавт., 2021) даних (табл. 12.3) ефективність інбридингу зумовлена значно племінною цінністю плідників.

Таблиця 12.3

Жива маса теличок, одержаних за інбридингу на різних бугаїв

Вік, міс.	Статистичні параметри	Направленість інбридингу на:		
		на Еоізіано 81	на Еуфеміо 382	на Аспіранта 71416
Новонар.	n	160	108	62
	M	31,9	31,9	32,4
	$\pm m$	0,2	0,3	0,5
3	n	49	67	50
	M	104	102	98
	$\pm m$	1,9	2,1	2,2
8	n	38	65	44
	M	201	198	198
	$\pm m$	4,4	3,7	5,0
12	n	34	55	40
	M	270	262	262
	$\pm m$	5,6	5,3	5,8
18	n	32	47	38
	M	310	301	295
	$\pm m$	6,5	7,6	7,2

Найбільшу живу масу у віці 15 місяців мають телички, отримані від застосування всіх типів інбридингу на бугая Еоізіано 81. За нею вони переважають на 0,3 % ровесниць інбредних на Еуфеміо 382 ЧРУ-7, та на 5,1 % на бугая Аспіранта 71416 А28 ХША-22.

У період до відлучення збереженість телят також залежить від якості спільного предка (табл. 12.4). Збереженість телят до віку 6 та 8 місяців на 10,8 ($P > 0,95$) та 13,6 пункти ($P > 0,99$) гірша за інбридингу на плідника Еоізіано 81 ЧРУ-7 ніж за його застосування на Еуфеміо 382 ЧРУ-7.

Таблиця 12.4

Збереженість (%) потомків від народження до відлучення

Ознака	Інбридинг на плідника		
	Еозіано 81	Еуфеміо 382	Аспіранта 71416
Новонароджених телят, гол.	160	108	62
Збереженість (%) до 3 міс.	86,9	90,8	90,3
-//- 6 міс.	78,1	88,9	83,9
-//- 8 міс.	74,4	88,0	77,4
-//- 12 міс.	68,1	75,0	69,4
-//- 15 міс.	60,6	66,7	66,1

Відмінності виявлені у збереженні потомків між плідниками, вказують на те, що можливо враховувати це під час прийняття рішень щодо методів розведення великої рогатої худоби, зокрема використання інбридингу. Для зменшення інбридингової депресії у популяціях м'ясної худоби потрібно допускати інбридинг на видатних плідників тільки за добрих умов утримання і годівлі, суворого вибракування молодняку. За дотримання цих умов вдається використати позитивні сторони спорідненого спаровування і запобігти зниження смертності потомків за використання інбредних плідників.

Для одержання однорідних тварин у групах доцільно застосовувати інбридинг, але за помірних та віддалених ступенів. Тіснота інбридингу на видатних предків за них зменшуватиметься та одночасно збільшуватиметься генетична подібність. Коли необхідно одержати цінних продовжувачів ліній, може бути корисним застосування тісного інбридингу (II – II) на видатних бугаїв. Інбридинг у м'ясному скотарстві за близької спорідненості слід застосовувати у великих стадах без генетичних мутацій і незначних ознак продуктивності тварин. Використовуючи обмежене число бугаїв у невеликій популяції ступінь інбридингу зростає знижуючи генетичну мінливість і продуктивність. Генетичну мінливість можливо підтримувати використанням кращих, перевірених за якістю бугаїв (Amaral et al., 2019). Для запобігання інбридингу у товарних стадах необхідно дотримуватися кросу найбільш високопродуктивних і поєднаних ліній.

РОЗДІЛ XIII

ВИКОРИСТАННЯ ІНБРИДИНГУ ЗА СПРЯМУВАННЯМ

Розведення за лініями за якого використовують інбридинг як цілеспрямований метод для досягнення гетерозису за чистопородного розведення (Іванова, 1969) та схрещування (Дунаи, 1982), одержання особин визначної якості та консолідування ознак селекції без зростання гомозиготності (Кисловский, 1965), одержання бугаїв-лідерів (Буркат із співр., 1996). Розводячи велику рогату худобу застосовують різні споріднені спаровування за спрямуванням. Метою створення спеціалізованих ліній є використання тварин декількох генеалогічних груп у кросах всередині порід. Це призводить до внутрішньопородного гетерозису.

Під час роботи з лінією кращі результати дає помірний інбридинг, ніж тісний. Під час роботи з лінією основним методом підбору є тварини, а не крос ліній інбридинг. Отримані за помірного інбридингу, тварини можуть походити за значної переваги споріднених спаровувань над неспорідненими. Під час розведення за лініями головними особливостями використання інбридингу є його спрямування і ступінь тісноти. За ступенем тісноти найбільш поширеними є помірний і множинний інбридинг. Для вирішення спеціальних зоотехнічних завдань рідко застосовують тісний інбридинг. Положенням у родоводі визначають направленість інбридингу якості тих тварин, на яких допускають і через яких досягають споріднене спаровування. Кравченко (1973) розподіляв інбридинг залежно від того, на яких предків споріднене спаровування спрямоване і яке їх положення в родоводі, на «цілеспрямовані, автоматичні та стихійні». Спрямованість інбридингу вимагає вирішення проблеми на яких предків його можливо допускати і на кого – ні. Стихійний інбридинг визначають за наявністю у родоводі спільних тих тварин, які цього не заслуговують, а не за ступенем його тісноти, множинністю і безперервністю.

Під час розведення за лініями виділяв (Кравченко, 1973) такі основні типи спрямованого інбридингу «підкріплювальний на предків родоначальника лінії батька інбредної тварини; внутрішньородинний на

представниць родини, до якої належить мати інбредної тварини; інбридинг на чоловічих представників лінії, до якої належить мати інбредної тварини; інбридинг тварину, що не належить до лінії батька чи матері інбредної тварини («на посередника»); комплексний – на групу предків». У підкріплюючому інбридингу виділили (Олейник, 1975) два підваріанти – підкріплюючий на лінію батька і на лінію матері.

Спорідненість тварин із родоначальником лінії або з його продовжувачем, враховують за внутрішньолінійного інбридингу який застосовують під час підбору плідників однієї лінії до окремих родин. За внутрішньолінійного інбридингу є два варіанти: 1) на родоначальника лінії інбредної тварини (зустрічаються часто); 2) на продовжувача цієї лінії. Прикладом внутрішньолінійного інбридингу слугує родовід плідника Сеньйора 5087 ЧРУМ-47 (рис. 13.1 - 13.2).

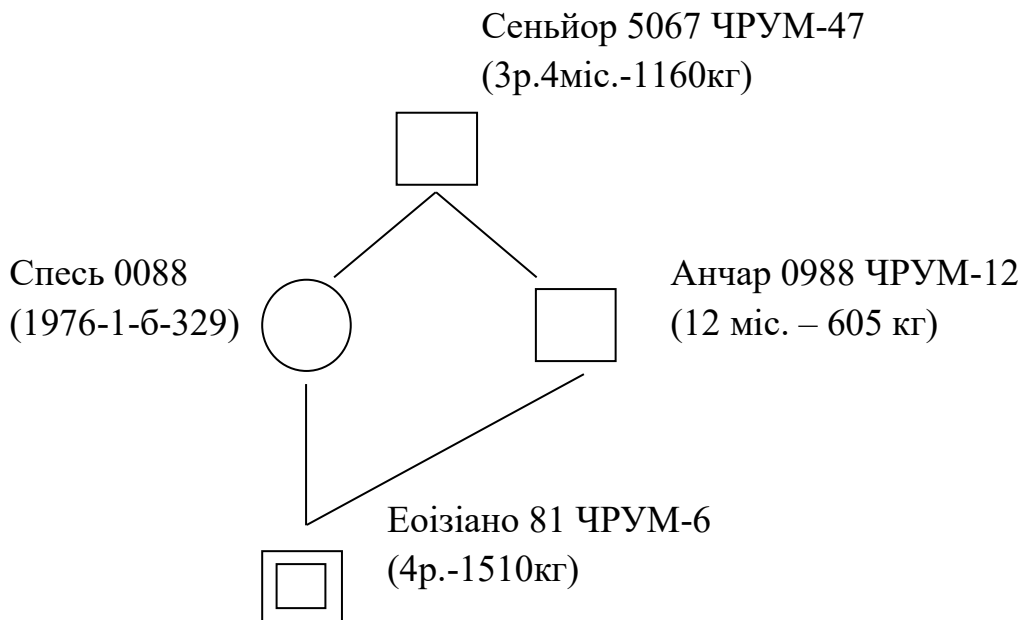


Рис. 13.1. Внутрішньолінійний інбридинг у ступені II-II на родоначальника лінії Еозіано 81

Підкріплювальний інбридинг застосовують для підкріплення нової лінії спорідненим спаровуванням на предків родоначальника цієї лінії, який є представником вихідної лінії, з якої походить родоначальник нової. Цей тип інбридингу має позитивні результати лише тоді, коли дві лінії добре поєднуються між собою (Иванова, 1969).

Споріднене спаровування на чоловічих представників лінії, до якої належить мати пробанда, використовують для поширення у стаді нової лінії, коли вона, краща ніж лінія батька. Ми використовували цей варіант інбридингу використовували під час удосконалення лінії Сом 0418 ЧРУМ-11, який характеризувався не значною власною продуктивністю (А-490-925-8,7-49; Дмитраш, 1981). Його син Рибонуклеїн 2652 ЧРУМ-26 мав також незначну особисту продуктивність (А-530-896-7,0-50). Тому в лінії відновлювали переваги Еоізіано 81 ЧРУМ-6 (4 р. - 1510 кг) за застосування кросу ліній Сом 0418 ЧРУМ-11 х Еоізіано 81 ЧРУМ-6, тварини якої за нашими характеристиками високими (1213 г, або на 9,6 % більше ніж у ровесників) приростами за період від 8 до 18-місячного віку (Кравченко та інші, 1987). Підбором до корови Кущівки 1689 ЧРУМ-347 бугая Рибонуклеїна 2652 ЧРУМ – 26 використавши споріднене спаровування на Еоізіано 81 ЧРУ-6 в ступені II-IV одержали плідника Казеїна 6641 ЧРУМ-65 (А-591-1649-6,98-58,5-119,2; рис. 13.3 - 13.4). На пробанда значно впливає загальний предок із лінії матері. За інбридингу на Еоізіано 81 ЧРУ-6 потомок Казеїна 6641 ЧРУМ-65, був одержаний в типі кіанської породи. За використання інбридингу на предків із лінії, до якої належить мати пробанда на якість потомків більший вплив має загальний предок через материнський організм.

Оскільки батько тварини, більш типовий для своєї лінії, ніж мати для своєї, тому, щоб завершити простий крос Іванова (1969) рекомендувала підкріпити його інбридингом на родоначальника лінії матері. Інбридинг на «посередника» застосовують під час спаровування тварин, споріднених між собою через предка із третьої лінії, до якої не належить плідник або матка. Споріднене спаровування на «посередника» використовують для поліпшення поєднаності двох ліній. За цього здійснюють крос двох ліній через тварин, одержаних за використання «посередника» Аспіранта 71416 А 28 ХША-22 в ступені IV-IV ми поліпшували поєднуваність первинних ліній Еоізіано 81 ЧРУМ-6 й Еуфемію 382 ЧРУМ-7 одержали плідника Голуба 7935 ЧРУМ-64 (19 міс. - 650 кг). Кравченко (1973) вважає, що цей тип інбридингу буває вимушеним, коли ведуть крос двох ліній в стаді, де раніше широко використовували третю лінію, неспоріднену чи малоспоріднену двом першим.



Рис. 13.2. Сеньйор 5087 ЧРУМ-47, одержаний у результаті інбридингу II-II на Еоізіано 81 ЧРУМ-7.

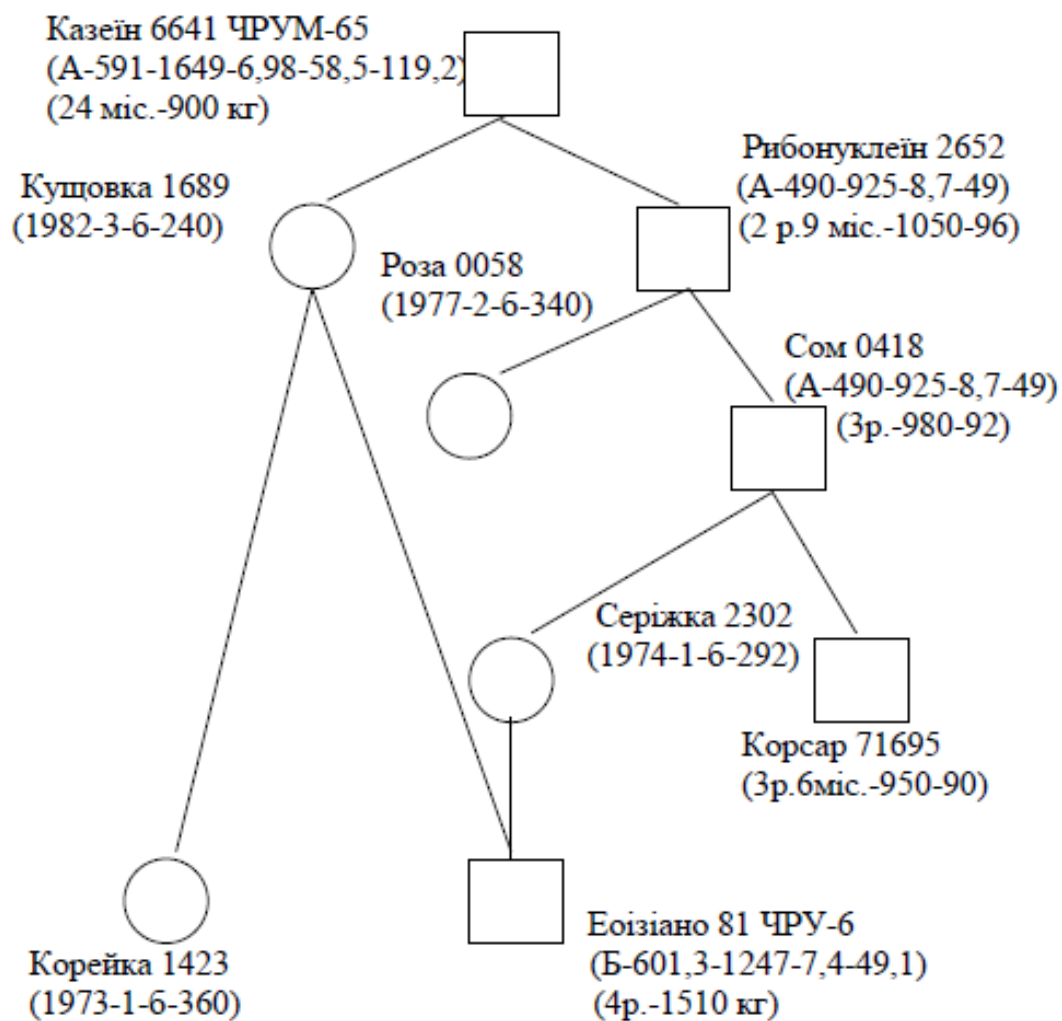


Рис. 13.3. Інбридинг на чоловічих представників ліній, до якої належить мати пробанда, застосований для одержання Казеїна 6641 ЧРУМ – 65 (Угнівенко та ін., 2008).

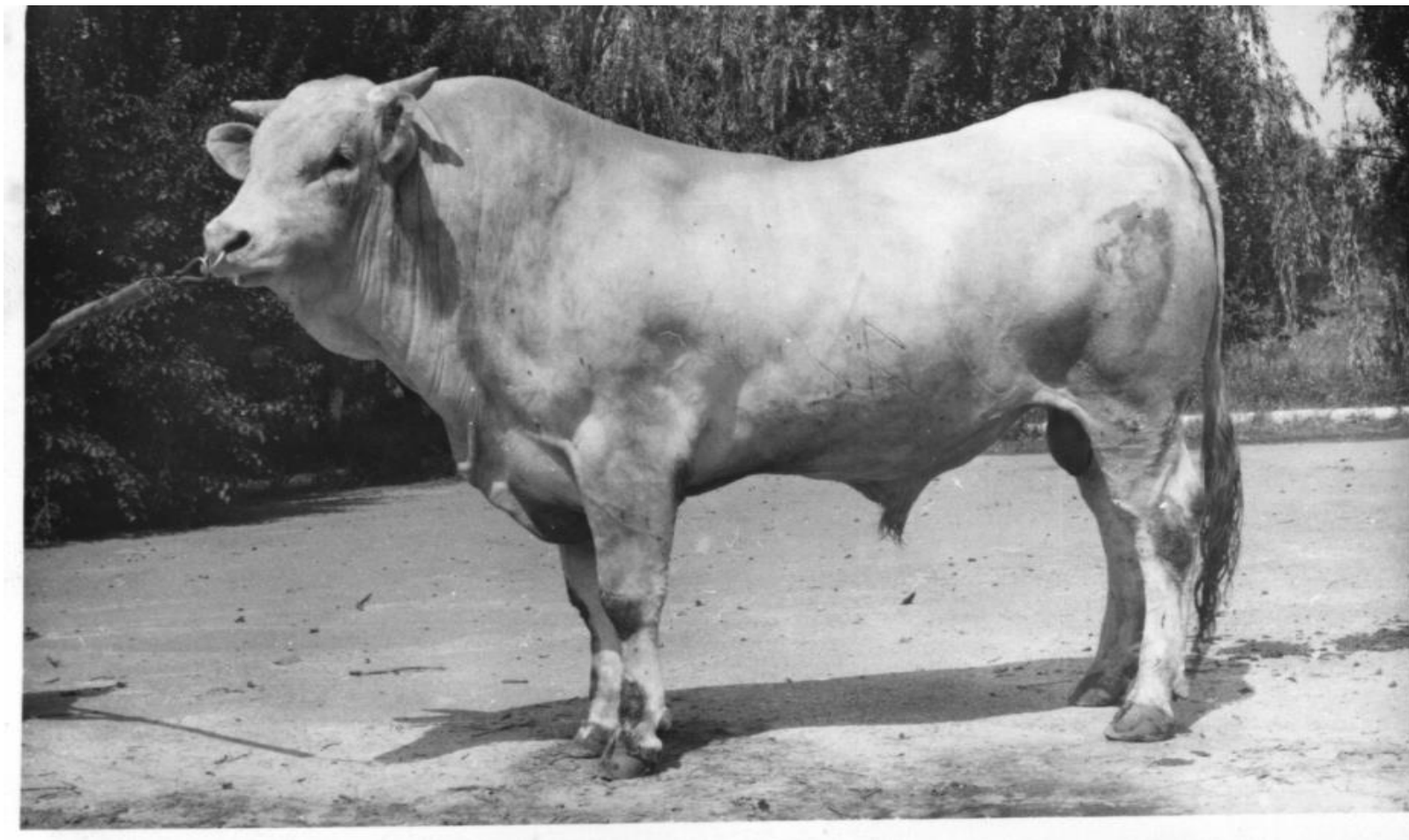


Рис. 13.4. Бугай Казеїн 6641 ЧРУМ-65, одержаний від інбридингу на Еоїзіано 81 ЧРУМ-6 в ступені II-IV (А-591-1649-6,98-58,5-119,2).

За комплексного інбридингу відбувається спаровування тварин, споріднених через двох і більше предків із різних ліній. Його застосовують, щоб зберегти і закріпити в потомків виявлене вдале поєднання ліній чи їх кросів. Комплексним спорідненим спаровуванням заповнювали родоводи поєднанням визначного типу предків. За використання подвійного комплексного інбридингу у ступені II-III на Еуфемію 382 ЧРУ-7 і в ступені IV-IV на Аспіранта 71416 А-28 ХША-22 (рис. 13.5) одержали бугая Ланума 6784 ЧРУМ-66 (А-567-1329-7,2-55,5-108,4; рис. 13.6). За цього використали Аспіранта 71416 А-28 ХША-22 як «посередника», а Еуфемію 382 ЧРУ-7 – як чоловічого представника лінії, до якої належить мати інбредної тварини. Закріплення вдалого поєднання під час кросу ліній розведенням тварин «у собі» є основою комплексного інбридингу. Таке закріплення здійснюють іноді інбридингом не на двох видатних тварин, а на трьох (потрійний комплексний інбридинг). Комплексний інбридинг використовують часто під час роботи з лініями, оскільки він є ефективним прийомом племінної роботи.

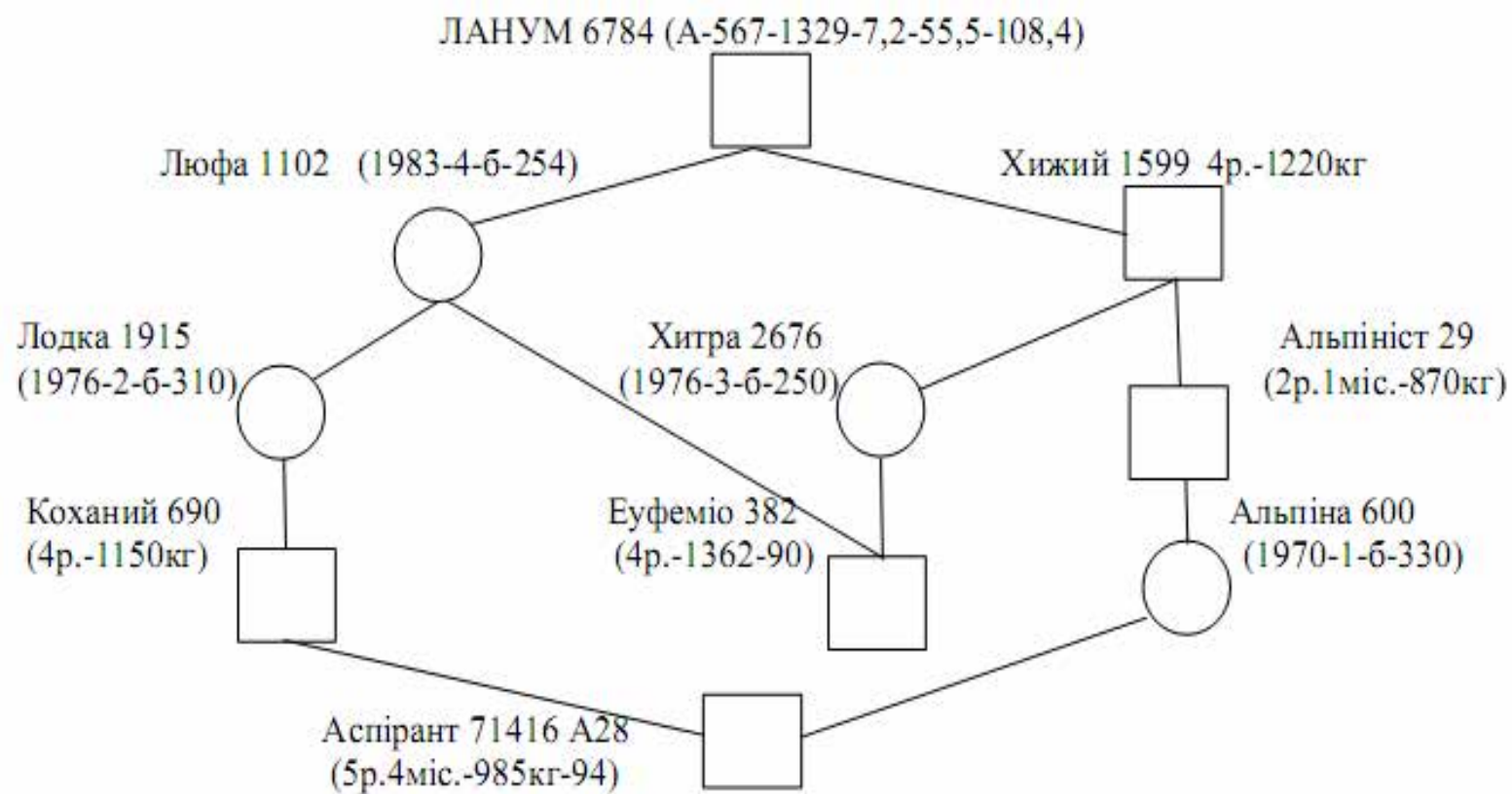


Рис. 13.5. Подвійний комплексний інбридинг на Еуфеміо 382 ЧРУМ-7 II-III та Аспіранта 71416 A28 ХША-22 IV-IV під час отримання Ланум 6784 ЧРУМ-66.

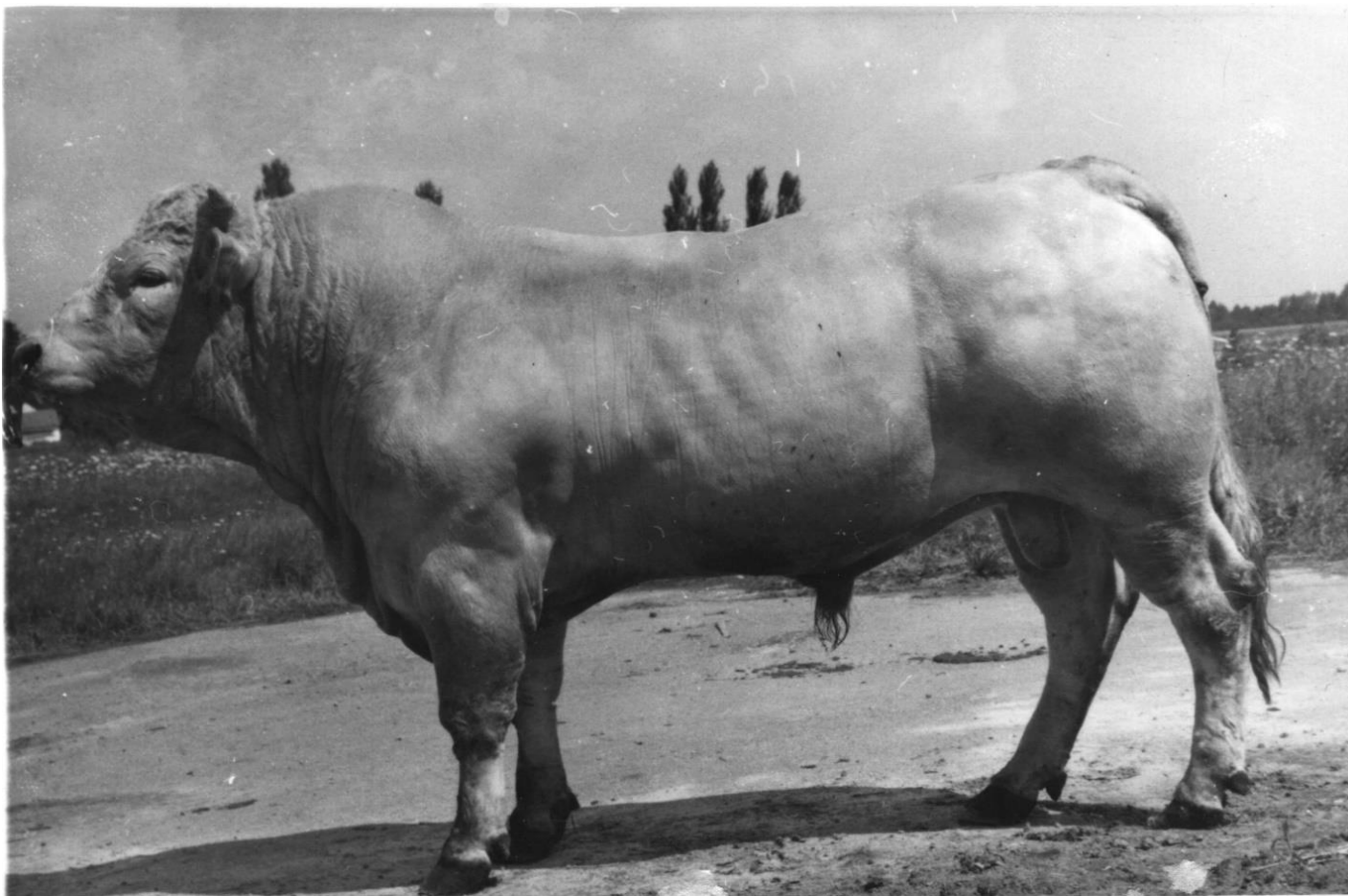


Рис. 13.6. ЛАНУМ 6784 ЧРУМ-65 від Люффи 1102 та Хижого 1599. Жива маса у віці 21 міс.- 750 кг

Використовуючи інбридинг на декількох спільних предків, поєднуючи його з гомогенним підбором за високих показників продуктивності можливо створити цінні генетичні комплекси, накопичити спадковість цих тварин і витіснити спадковість менш цінних. Комплексне споріднене спаровування здійснюють частіше за помірних та віддалених ступенів, то воно сприяє збільшенню генетичної подібності з високопродуктивними предками, і не супроводжує великого росту гомозиготності.

Під час роботи з лініями цілеспрямоване споріднене спаровування допускають і на представниць родин, за тих умов, коли вони є видатними рекордистами чи мають своїх потомків. За нашими (Угнівєнко, 1999) даними, телиці, одержані за різних типів спрямування інбридингу за живою масою в підсисний період не відрізняються (табл. 13.1).

Таблиця 13.1

Жива маса телиць, від різних типів спрямування інбридингу

Вік	Статисти- чні пара- метри	Спрямування інбридингу			
		внутрішньо- лінійний	на чоловічих представників лінії, до якої належить мати пробанда	на «посередника»	комплексний
новона- родженні	n	63	139	120	94
	M	33,2	32,0	31,7	31,0
	± m	4,9	0,4	0,4	0,4
8 міс	n	50	116	97	72
	M	196	199	198	198
	± m	3,6	2,8	2,6	4,1
12 міс	n	40	102	82	70
	M	264	261	260	252
	± m	9,6	3,8	3,9	4,9
15 міс	n	40	92	76	63
	M	305	299	300	290
	± m	8,4	3,7	4,5	5,5

У телиць, одержаних від внутрішньолінійного спорідненого спаровування, жива маса у 15-місячному віці є не значно вищою на 2,0 %, ніж у ровесниць, які походять від інбридингу на чоловічих представників лінії, до якої належить мати інбредної тварини, на «посередника» відповідно – на 1,7 і одержаних від комплексного інбридингу – на 5,2 %. Кращі результати за живою масою, дає інбридинг на одного предка ніж комплексний. За збільшення генотипу предків породи шароле знижується жива маса після відлучення у інбредних телиць.

За нашими (Угнівенко, 2012) даними найгіршу (146 кг) молочність (за масою потомків у 6 місяців) мають первістки, одержані від внутрішньолінійного інбридингу (табл. 13.2).

Таблиця 13.2

Молочність первісток, одержаних за різного спрямування інбридингу

Статистичні параметри	Спрямування інбридингу			
	внутрішньо-лінійний	на чоловічих представників лінії, до якої належить мати пробанда	на «посередника»	комплексний
n	11	30	23	15
M	146	151	152	149
$\pm m$	7,1	3,9	6,8	5,4

Первістки, отримані від внутрішньолінійного спаровування, за молочністю мають тенденцію поступатися ровесницям від інбридингу на родоначальника лінії матері (на 3,4 %) та на «посередника» (на 4,1 %). Найгіршу (79,4 %) збереженість телят до 3-місячного віку ми (Угнівенко, 2012) спостерігали за внутрішньолінійного спаровування (табл. 13.3).

Таблиця 13.3

Збереженість телиць (%), одержаних від різного спрямування інбридингу

Збереженість телиць до віку, міс.	Спрямування інбридингу			
	внутрішньо-лінійний	на чоловічих представників лінії, до якої належить мати пробанда	на «посередника»	комплексний
Кількість новонароджених, голів	63	139	120	94
3	79,4 ^{**(**)*}	91,4 ^{**}	91,7 ^(**)	90,4 [*]
6	79,4	85,6	85,8	80,9
8	79,4	83,5	80,8	76,6
12	63,5	73,4	68,3	74,5
15	63,5	66,2	63,3	67,0

Примітки: *) $P > 0,95$; **) $P > 0,99$

За внутрішньолінійного інбридингу збереженість телят до 3-х місяців вірогідно ($P > 0,99$) менша відповідно на 12,0 та 12,3 пункти, ніж у ровесниць, одержаних за застосування спорідненого спаровування на представників лінії, до якої належить мати пробанда, та на «посередника». Відповідно до цих даних, інбредна депресія за збереженістю телят виникає частіше всього за спаровування представників однієї й тієї ж лінії, за якого посилюється подібність батька і матері пробанда, створена загальним предком. Такого спаровування значно підвищується гомозиготність потомка і проявляється інбредна депресія, підсиленої гомогенним підбором. Інбредна депресія майже повністю зникає, якщо споріднене спаровування застосовують на чоловічих представників лінії, до якої належить мати пробанда або на «посередника».

За використання інбридингу на родоначальника лінії матері, та на «посередника», батько й мати пробанда є представниками різних ліній. Селекцію в них проводили у різних напрямках, і прояв інбредної депресії

зменшується. Таким чином, внутрішньолінійний гетерозис можливо зберегти і підсилити інбридингом на родоначальника тієї лінії, яка бере участь у кросі з боку матері, та на «посередника». За інбредної депресії знижується збереженість телят, найчастіше за спорідненого спаровування представників однієї й тієї ж лінії, але не проявляється за інбридингу, коли батько й мати пробанда представники різних ліній. Крос ліній за використання інбридингу дає можливість застосовувати гетерогенний підбір, що значно зменшує ріст гомозиготності і призводить до внутрішньопородного гетерозису.

Для одержання поліпшувачів за м'ясною продуктивністю та формування маточних стад із підвищеною плодючістю і молочністю корів та збереженістю телят, слід використовувати крос створених за цими ознаками ліній інбридингом на родоначальника лінії матері або на «посередника». За них отримують подвійну користь, бо успадкування цих ознак відбувається за материнською лінією. Спільний предок через материнський організм більше впливає на якість пробанда. За цього зберігається подібність із ним і інбредна депресія не проявляється. Вдале поєднання ліній за чистопородного розведення є результатом виникнення гетерозису. За кросу ліній не можна обмежуватись лише обліком походження тварин, а враховуючи їх індивідуальні особливості, слід намагатися посилювати через жіночу сторону родоvodu цінні властивості лінії. Тварини, отримані від кросу, мають спільне походження і, властиві лише їм ознаки.

Під час роботи «Освіження крові» з лінією є вимушеним кросом, яке використовується для того, щоб вберегти потомків від інбредної депресії. Здійснюють освіження крові підбором до інбредних маток неспоріднених їм плідників із іншої лінії або тих, що знаходяться з ними у віддаленій спорідненості. Якщо отриманий від тісного інбридингу плідник дуже хороший, то споріднене спаровування збільшує його племінну цінність. Використовувати інбредного плідника краще на аутбредних матках не споріднених йому. Для боротьби зі зростанням гомозиготності використовують інкросинг. За подібного спаровування від двох інбредних тварин отримують аутбредний приплід, який характеризується гетерозисом.

Для цього проводять аналіз генеалогічного поєднання комбінаційної здатності ліній, тому що лінія за одних поєднань дає добрі результати, за інших - посередні і навіть погані. За рахунок цієї біологічної властивості, за інших рівних умов, продуктивність тварин від вдалого поєднання

підвищується на 10-15 % порівняно із середніми показниками по стаду (Пешук, 1999).

Щоб максимально одержати ефект від кросу ліній, його проводять широко тільки вже за перевіреною схемою, де краще поєднання плідників із матками окремих заводських ліній вивчене досить добре. Для підвищення повторення вдалого поєднання в попередніх поколіннях бугаїв, нові представники повинні мати подібне походження із ними. Цього можливо досягнути систематичним помірним інбридингом, що дає змогу одержувати препотентних бугаїв і стандартизувати худобу за продуктивністю. Заводські лінії мають бути подібними за основними ознаками, а диференційовані – за наявністю вдалого поєднання з іншими лініями.

Якщо інбридинг починають із спаровування гетерозиготних тварин, то в перших поколіннях він природно збільшує різноманітність. У послідуючих поколіннях можливе загальне звужування мінливості. Гетерогенний підбір за походженням створює передумови для підвищення гетерозиготності, як більша в тих випадках, коли батьки гомозиготні за різними факторами. Гетерозиготність за відповідного поєднання генів призводить до гетерозису ознак у потомка.

Таким чином, спрямованість спорідненого спаровування, а не його інтенсивність більше впливає на збереженість телят до 3-міс. віку і молочність корів м'ясних порід. Одним із методів запобігання депресії за інбридингу є використання внутрішньопородного гетерозису, за спорідненого спаровування на родоначальника лінії до якої належить мати пробанда і на «посередника». Консолідація ліній за використання інбридингу є засобом розмежування породи. Це дає можливість застосовувати гетерогенний підбір за типом під час спорідненого спаровування. Вдалий крос ліній слід розглядати як результат виникнення гетерозису. Найбільш вдалі поєднання дають ті лінії, які значно різняться одна від іншої (гетерогенне спаровування). Застосовуючи за інбридингу гомогенне спаровування, зростання гомозиготності посилюють, і від цього вірогідність отримання негативний результат від його застосування зростає. Методом, який протидіє зростанню гомозиготності, є гетерогенне спаровування, яке дозволяє зберегти достатню гетерозиготність. Основним методом роботи з породою має бути накопичення в родоводах тварин спадковості бажаного типу внаслідок гетерогенного спаровування.

У товарних стадах необхідно уникати спаровування споріднених тварин (Bernardes, 2016). За цього, важливо інтенсивно, використовувати велику кількість молодих плідників високої племінної цінності (Amaral et al., 2019). Із «замовлення» на плідника починають підбір. Для проектування поліпшувального типу підбору, проводять диференціацію маточного поголів'я на групи напівсестер за батьками.

За складання в товарних стадах плану лінійно-групового підбору походження кожної матки не враховують. За одним плідником тут закріплюють їх велику кількість. Потрібно враховувати походження маточного поголів'я за предками батьків з материнського й батьківського боків родоводу. За цього слід враховувати споріднені зв'язки між бугаями, які залишили потомків у стаді. Вони є спільними предками для більшості маток і трапляються у різних комбінаціях в їхніх родоводах. Для складання планів лінійно-групового підбору проводять аналіз походження бугаїв, збирають дані щодо їх використання. У процесі аналізу родоводів плідників і визначення родинних зв'язків між тваринами, які підлягають паруванию, складають схему – «визначник» спорідненого зв'язку між ними. Це дає змогу швидко й безпомилково складати характеристику тварин за повторними кличками. Аналізуючи родоводи, добирають клички всіх тварин, які є спільними предками (табл. 13.4). Серед таких предків є тварини, які перебувають у найближчих рядах родоводу бугаїв. Під час добору спільних предків обмежуються чотирма рядами родоводу. Згодом визначають групові вимоги до підбору, на основі яких і складають «замовлення» на плідника, за якого пропонують (Кравченко, 1957) предків стада ділити на три категорії: «1) збереження яких є бажаним; 2) ставлення до спадковості яких нейтральне; 3) спадковість яких потрібно поглинути. В одних випадках мета підбору – поглинання у приплоді недоліків, властивих матерям, в інших – поглинання недоліків плідника, а ще – збереження і підсилення переваг матері та батька».

За невеликого розміру популяції худоби зниження генетичної різноманітності та прояву інбредної депресії, за ознаками продуктивності однією з найбільш важливих проблем. Слід уникати споріднених паруваний та інтенсивно використовувати аутбредних плідників у товарних стадах (Bernardes, 2016).

Таблиця 13.4

Споріднені зв'язки між бугаями, яких у господарстві використовували і використовують

Загальні предки	Кличка бугая, що використовували і використовують									
	Анчар 0988	Полтурак 6954	Сеньйор 5078	Наводчик 6887	Лорд 00306	Павлін 7604	Звірок 2870	Мулат 1871	Беркут 3472	Фенікс 5061
Еозіано 81	-I	-II	II-II	III-III, II-I	-II	-II	-II	-III		
Аспірант 71416	II-	III-IV		V-IV						
Анчар 0988		-I	-I	-II						
Жеріко 25909827				-II						
Беркут 6797					-I	-I				
Еуфеміо 382					III-	II-	III-	III-	III-	
Казеїн 6641								-I		III-
Ланум 6784									-II	-II

РОЗДІЛ XIV

ЗНИЖЕННЯ ІНБРЕДНОЇ ДЕПРЕСІЇ

14.1. Підбір батьків за індексом великорослості тіла (ІВТ) при спорідненому спаровуванні

Для зниження негативних наслідків спорідненого спаровування здійснювали підбір батьків за врахування різниці («гетерогенні» та «гомогенні») промірів екстер'єру, зокрема за висотою в крижах (ВК). Позитивні результати отримали на бугайцях одержаних від спорідненого спаровування у поєднанні з гетерогенним підбором батьків за цим проміром (табл. 14.1).

Таблиця 14.1

Жива маса інбредних і аутбредних бугайців, одержаних від різного підбору батьків за ВК, $M \pm m$

Жива маса (кг) у віці, міс.	Статистичні параметри	Інбредні бугайці		Аутбредні бугайці	
		від гомогенного підбору (n=14; $F_x=4,78\%$)	від гетерогенного підбору (n=10; $F_x=3,87\%$)	від гомогенного підбору (n=24)	від гетерогенного підбору (n=20)
новонародженні	M	32,1	33,3	32,9	33,0
	$\pm m$	1,02	0,83	0,70	0,55
8	M	250	260	255	251
	$\pm m$	8,2	9,4	5,8	7,9
12	M	373	389	379	393
	$\pm m$	9,6	11,0	9,0	12,9
15	M	457	493	476	496
	$\pm m$	15,4	12,8	11,6	12,4

Ефективність гетерогенного підбору за інбридингу, порівняно з гомогенним є суттєвою, щодо підвищення живої маси потомків. Так, якщо різниця за живою масою у віці 15 міс. на користь гетерогенного підбору за неспорідненого спаровування становить 4,2 %, то за спорідненого – 7,9 %. Іншу картину спостерігали у бугайців, які походять від гомогенного спаровування за висотою у крижах. За живою масою вони поступаються тваринам від гетерогенного підбору. Особливо відставало за ваговим ростом поголів'я, одержане за спорідненого спаровування батьків. Характерним від гомогенного підбору за висотою в крижах при спорідненому спаровуванні є поява тварин дрібного типу. За різнорідного підбору, навпаки, появляються потомки великорослого типу.

Виходячи з великого значення в удосконаленні м'ясних порід маточного поголів'я, в основу досліджень було поставлено задачу розроблення способу підвищення живої маси молодняку та відтворювальної здатності, молочності і тривалості продуктивного використання корів за застосування спорідненого спаровування за якого негативні його наслідки були б зведені до мінімуму. В стаді української м'ясної породи великої рогатої худоби у СТОВ «Воля» Золотоніського району Черкаської області провели дослідження. Вивчили вплив на продуктивність потомків, за спорідненого спаровування, гомогенного та гетерогенного підбору за типами будови тіла, визначеним за запропонованим нами (Угнівенко зі спіавт., 2010) індексом великорослості тіла (ІВТ). В основу визначення типу будови тіла за ІВТ покладено метод модельних відхилень. У стаді виділили по дві групи бугаїв і корів: великорослі (ІВТ > середнього по групі) і дрібні (ІВТ < середнього по групі). Потомків дослідної та контрольної груп формували за принципом гомогенного (великорослий батько × великоросла мати; дрібний батько × дрібна мати) та гетерогенного (великорослий батько × дрібна мати; дрібний батько × великоросла мати) підбору батьків за інбридингу. Догляд, годівля та утримання тварин у групах були подібними. Результати ефективного використання гетерогенного підбору батьків за ІВТ за інбридингу, наведені в таблиці 14.2.

Таблиця 14.2

Середньодобовий приріст інбредних і аутбредних бугайців, отриманих від різних за ІВТ батьків

Підбір батьків за ІВТ	Статистичні параметри	Середньодобовий приріст (г) у період (місяців)			
		0-8	8-12	8-15	12-15
Гомогенний (n=14; F _x =4,78%)	M	877	1006	972	940
	± m	32,9	35,9	55,3	100,3
	C _v , %	13,5	13,3	21,3	39,9
Гетерогенний (n=14; F _x =4,78%)	M	931	1058	1093	1141
	± m	38,9	45,2	46,8	94,3
	C _v , %	13,2	13,5	13,5	26,1

За спорідненого спаровування характерним для гомогенного підбору є зменшення на 21,4 % середньодобових приростів після 12-місячного віку і поява тварин дрібного типу. Різномірний підбір за ІВТ за інбридингу, призводить до появи більшого числа тварин великорослого типу. Ми також вивчали (Угнівенко, 1999) ефективність застосування гетерогенного спаровування тварин за ІВТ для зниження інбредної депресії за живою масою теличок у віці 15 місяців, молочністю та продуктивним використанням корів. Під час спорідненого спаровування батьків, гетерогенний підбір за ІВТ проявляє тенденцію до підвищення живої маси теличок (табл. 14.3).

Таблиця 14.3

Жива маса інбредних і аутбредних телиць, одержаних після різного підбору за ІВТ

Підбір	Статистичні параметри	Жива маса (кг) у віці, міс.					
		новонароджені	3	6	8	12	15
Гомогенний (n=14; F _x =4,78%)	n	49	47	45	45	41	39
	M	32,3	107	165	204	267	305
	± m	0,5	2,8	4,0	4,5	5,4	8,5
Гетерогенний (n=14; F _x =4,78%)	n	37	33	30	29	29	26
	M	31,3	105	169	210	269	307
	± m	0,5	2,2	4,6	5,1	5,9	7,6
Гомогенний	n	74	64	62	61	58	50
	M	31,6	103	165	203	265	299
	± m	0,6	1,8	2,7	3,5	5,1	6,1
Гетерогенний	n	88	76	69	68	63	58
	M	32,8	105	167	207	273	308
	± m	0,5	2,1	3,5	4,5	6,6	8,7

Примітка: *) P > 0,95

Гомогенний й гетерогенний підбір позначаються і на кількості осіменінь на одне запліднення телиць (табл. 14.4). За гетерогенного спаровування у інбредних телиць менше на 0,75 осіменіння (в 1,3 рази), ніж за гомогенного підбору. Корови від гетерогенного підбору, одержані за спорідненого спаровування мають молочність (за масою телят під час відлучення у 6 міс.) більшу на 17,0 % ($P > 0,95$), ніж у ровесниць від гомогенного підбору.

Таблиця 14.4

Продуктивність інбредних і аутбредних корів, одержаних після різного підбору за ІВТ

Підбір	Статистичні параметри	Ознаки				
		отелень за період використання, разів	середня молочність за життя	збереженість потомків до відлучення, %	вік запліднення телиць, міс.	осіменінь на 1 запліднення телиць, разів
Гомогенний (n=14; $F_x=4,78\%$)	n	23	20	20	16	16
	M	1,87	141	88,4	25,6	3,25
	$\pm m$	0,26	5,77*	4,37	2,20	0,80
Гетерогенний (n=14; $F_x=4,78\%$)	n	15	12	12	10	10
	M	2,53	165	80,9	27,5	2,50
	$\pm m$	0,49	8,66*	5,71	2,21	0,54
Гомогенний	n	45	37	37	36	36
	M	2,20	155	83,6	25,4	2,86
	$\pm m$	0,23	3,81	3,75	1,10	0,39
Гетерогенний	n	40	33	33	26	26
	M	2,28	164	85,0	23,4	2,73
	$\pm m$	0,26	4,10	3,92	1,48	0,46

Примітка: *) $P>0,95$

Тип підбору позначається суттєво на кількості отелень корів за період використання. Інбредні корови, за гетерогенного підбору, мають отелень на 35,3 та 3,6 % більше, ніж за гомогенного. Спаровування споріднених генеалогічно, але не подібних за фенотипом й генотипом тварин, протидіє росту гомозиготності, тому у потомків знижується прояв інбредної депресії. Збереженням гетерозиготності за типом будови тіла під час підбору споріднених батьків й пояснює, на наш погляд, наявність серед інбредних тварин задовільних за продуктивністю особин. За такого підбору фактично переваги зберігають, за інших рівних умов, формально інбредні але біологічно різномірні особини.

14.2. Підбір батьків за індексом антигенної подібності (r_{as}) при спорідненому спаровуванні

У СТОВ «Воля» Золотоніського району Черкаської області ми на тваринах української м'ясної породи вивчали вплив на продуктивність тварин різного (гомогенного і гетерогенного) за індексом антигенної подібності підбору бугаїв до самиць за спорідненого спаровування. У стаді виділили дві групи інбредних дочок: I – одержані від гетерогенного підбору за факторами груп крові ($r_{as} \geq 0,291$); II – одержані від гомогенного підбору за факторами груп крові ($r_{as} \leq 0,290$). Приклад дії гетерогенного підбору батьків за r_{as} під час інбридингу, на ріст приплоду наведено в таблиці 14.5. Після гетерогенного і гомогенного підбору за r_{as} не виявлено різниці в живій масі телиць до 15-місячного віку як за спорідненого, так і неспорідненого спаровування.

Таблиця 14.5

Жива маса телиць інбредних і аутбредних за різного підбору r_{as}

Підбір	Статистичні параметри	Жива маса (кг) у віці, міс.					
		новонароджені	3	6	8	12	15
r_{as} до 0,290 ($F_x=5,75\%$)	n	30	29	26	25	24	22
	M	31,0	102	164	206	269	305
	$\pm m$	0,7	3,7	5,1	8,9	10,5	11,7
r_{as} 0,291 і більше ($F_x=4,23\%$)	n	62	55	51	51	46	44
	M	32,7	106	168	208	269	306
	$\pm m$	0,5	3,0	3,2	3,7	4,9	6,8
r_{as} до 0,290 (аутбредні)	n	209	191	172	167	159	141
	M	33,5	106	167	209	276	309
	$\pm m$	0,3	1,2	2,0	2,5	3,3	3,7
r_{as} 0,291 і більше (аутбредні)	n	130	114	105	102	95	85
	M	32,7	103	164	205	274	314
	$\pm m$	0,4	1,4	2,6	3,2	4,1	4,7

За гетерогенного за r_{as} підбору батьків під час інбридингу не спостерігається зниження плодючості й молочності дочок, яке супроводжує гомогенне спаровування (табл. 14.6). За нижчого індексу генетичної подібності матерів із батьками за антигенами факторів груп крові у

інбредних корів спостерігається тенденція (на 9,0 %) до підвищення КВЗ, молочності (на 1,4 %) і збереженості потомків (на 3,8 %). Таким чином, проведені дослідження свідчать, що спаровування споріднених генеалогічно, але не подібних за генотипом тварин, протидіє зростанню гомозиготності, й тому вірогідність прояву у потомків інбредної депресії знижується. Збереженням гетерозиготності за факторами груп крові під час спорідненого спаровування й пояснюється наявність серед інбредних тварин задовільних за продуктивністю особин. За добору, при подібних умовах, переваги фактично зберігають, формально інбредні особини, але вони є біологічно найбільш гетерозиготні, за факторами груп крові.

Таблиця 14.6

Продуктивність інбредних і аутбредних корів, одержаних за різного підбору за r_{as} (Угнівенко, 1999)

Підбір	Статистичні параметри	Ознака					
		отелень за період використання, разів	КВЗ (у середньому)	середня молочність за життя, кг	збереженість потомків до 8 міс., %	вік запліднення телиць, міс	осіменіння на 1 запліднення у телиць, разів
r_{as} до 0,290 ($F_x=5,75\%$)	n	17	10	15	16	11	11
	M	2,18	0,73	150	88,0	27,2	3,27
	$\pm m$	0,35	0,12	6,51	5,04	2,08	0,57
r_{as} 0,291 і більше ($F_x=4,23\%$)	n	23	15	18	18	17	17
	M	2,04	0,67	148	84,8	24,8	2,94
	$\pm m$	0,22	0,04	5,08	5,28	2,09	0,71
r_{as} до 0,290 (аутбредні)	n	82	47	70	70	63	63
	M	2,35	0,66	159	85,8	26,2	2,63
	$\pm m$	0,18	0,03	2,40	2,50	0,84	0,25
r_{as} 0,291 і більше (аутбредні)	n	55	27	45	45	44	44
	M	2,16	0,66	155	87,9	24,8	2,52
	$\pm m$	0,20	0,03	3,6	2,71	1,21	0,28

Після гетерогенного за r_{as} спаровування батьків не спостерігається зниження плодючості й молочності дочок, що має місце після інбридингу, який супроводжує гомогенне спаровування. За нижчого індексу генетичної схожості корів із бугаями за антигенами груп крові спостерігається тенденція до підвищення КВЗ, молочності і збереженості потомків у інбредних корів. Таким чином, дані свідчать, що застосування під час інбридингу спаровування несхожих за r_{as} особин має тенденцію до прояву у

потомків збільшення плодючості й життєздатності. Різноманітність поголів'я за еритроцитарними антигенами створює можливості селекції до застосування гетерогенного спаровування, тобто спрямовувати селекцію на підвищення гетерогенності використанням даних щодо факторів груп крові тварин. Можливі негативні наслідки гомогенного спаровування й користь гетерогенного дозволяють стверджувати, що одним із способів попередження інбредної депресії може бути гетерогенне спаровування батьків за типом будови тіла й індексом антигенної схожості, хоча спаровані тварини за своїм походженням й споріднені між собою.

Застосування під час спорідненого спаровування гетерогенного підбору батьків із різною кількістю факторів груп крові, визначених за індексом антигенної подібності може бути використане для запобігання інбредній депресії у самиць м'ясних порід за живою масою, відтворювальною здатністю, молочністю та тривалістю продуктивного використання. Застосування запропонованого способу призводить до отримання телят, яким властива підвищена збереженість у підсисний період, а коровам – відтворювальна здатність і молочність.

Серед інбредних потомків зберігається деякий відсоток гетерогенних у спадковому й конституційному відношенні тварин, які перевершують за життєздатністю й продуктивністю своїх найбільш продуктивних ровесників. Під час добору фактично переваги зберігають, за інших рівних умов, саме такі, формально інбредні але біологічно найбільш гетерозиготні особини. Інбредні тварини за рахунок добору більш життєздатних особин зберігають гетерозиготність за факторами груп крові й типом будови тіла. Слід відмітити, що гетерогенний підбір за ІВТ під час інбридингу й аутбридингу дає кращі результати ніж за індексом антигенної подібності за ознаками, через які проявляється інбредна депресія (молочність та кількість отелень за життя). Ще академік М.Ф. Иванов (1949), надаючи важливого значення особливостям конституції в селекції, указував, що: «Підбір за конституцією потрібно визнати основним й дуже важливим фактором у селекційній роботі, оскільки міцна конституція є запорукою витривалості й високої продуктивності». А деякі дослідники (Кітте & Полі, 1957) вважали можливим виділити спаровування за особливостями конституції як самостійний метод розведення.

У наших дослідках підтверджено, що різні ознаки за інбридингу ведуть себе не однаково. Так, у тварин української м'ясної породи

найяскравіше інбредна депресія проявляється у відношенні тривалості продуктивного використання й молочності корів. Тому, вдосконалення основних методів консолідації ознак продуктивності тварин української м'ясної породи вимагає використання сучасних досягнень популяційної генетики та врахування внутрішньопородної структури популяції, теоретичного обґрунтування прийомів селекції. Особливого значення це положення набуває за необхідності зниження інбредної депресії в стадах. Для цього слід застосовувати (під час інбридингу та аутбридингу) гомогенний та гетерогенний підбір пар, врахувавши типи будови тіла, визначені за запропонованим нам індексом великорослості тіла (ІВТ) та індексом антигенної подібності (r_{as}). Гетерогенний підбір за ІВТ під час інбридингу сприяє підвищенню молочності потомків на 7,3 % ($P > 0,95$), а за r_{as} та ІВТ нівелює його шкідливий вплив і веде до підвищення продуктивності тварин.

Підбір за ІВТ дає кращі результати, ніж за r_{as} . Таким чином, за складного відтворювального схрещування на етапі розведення «у собі», коли відбувається консолідація ознак, за умов звуження генофонду та росту вірогідності спорідненого спаровування гетерогенний за ІВТ підбір забезпечує внутрішньопородний гетерозис і підтримання мінливості, необхідної для успішної роботи з породою.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Aalhus, J.L., Janz, J.A.M. Tong, A.K.W., Jones, S.D.M., & Robertson, W.M. (2001). The influence of chilling rate and fat cover on beef quality. *Can. J. Anim. Sci.* (Vol.81, pp. 321-330). <https://doi.org/10.4141/A00-084>
2. Åby, B. & Meuwissen, T. (2014). Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production Selection strategies utilizing genetic resources to adapt livestock to climate change.
3. Adamec, V., Cassell, B.G., Smith, E.P., & Peargol, R.E. (2006). Effect of inbreeding in the dam on dystocia and stillbirths in u. s. Holsteins. *Journal of Dairy Science.* (Vol. 89, pp. 307-314). Doi:10.3168/zols.s0022-302(06)72095-1
4. Alvarez, R. H., Gualberto, M. V., Da Silva, B. J., De Carvalho, B. P., & Binelli, M. (2005). Effect of inbreeding on ovarian response and embryo production from superovulated Mantiqueira cows. *Theriogenology.* (Vol. 64, pp. 1669-1676). DOI: 10.1016/j.theriogenology.2004.08.018
5. Amaral, R., Malhado, C.H., Martins Filho, R., Malhado, A.C. M., Rezende, M.P.G., Ambrosini, D.P., & Carneiro, P.L.S. (2019). Inbreeding depression and genetic variability in Nellore breed. *Archives of Veterinary Science.* (Vol. 24, Issue 3). DOI:<http://dx.doi.org/10.5380/avs.v24i3.62841>
6. An, B., Xia, J., Chang, T., Wang, X., Miao, J., Xu, L., & Gao, H. (2018). Genome-wide association study identifies loci and candidate genes for internal organ weights in Simmental beef cattle. *Physiological genomics.* (Vol. 50, Issue 7, pp. 523-531). <https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00022.2018>
7. Azcona, F., Sole, M., Dorado, J., Ross, P., Teran, E., & Demyda-Peyras, S. (2019). Whole genome association analysis suggests an influence of inbreeding on bull sperm morphometry. *Reproduction, Fertility and Development,* (Vol. 31, Issue 1, pp. 202-203). <https://doi.org/10.1071/RDv31n1Ab155>
8. Baes, C.F., Makanjuola, B.O., Miglior, F., Marras, G., Howard, J.T., Fleming, A., & Maltecca, C. (2019). Symposium review: The genomic architecture of inbreeding: How homozygosity affects health and performance. *Journal of dairy science.* (Vol. 102, Issue 3, pp. 2807-2817). <https://doi.org/10.3168/jds.2018-15520>

9. Bahbahani, H., Clifford, H., Wragg, D., Mbole-Kariuki, M.N., Van Tassell, C., & Sonstegard, T. (2015). Signatures of positive selection in East African Shorthorn Zebu: A genome-wide single nucleotide polymorphism analysis. *Sci Rep.* (Vol. 5, pp. 11729). Epub 2015/07/02. pmid:26130263; PubMed Central PMCID: PMC4486961.
10. Ballou, J.D. (1997). Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression mammalian populations. *Journal of Heredity.* (Vol. 88, Issue 3, pp. 169-178). <http://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023085>
11. Beck, P.A., Beck, M.R., & Apple, J.K. (2022). Production systems and nutrition. Reference Module in Food Science. doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85125-1.00029-6>
12. Berg, R.T. & Butterfield, R.M. (1976). *New Concepts of Cattle Growth.* Sydney University Press. Sydney. p. 240
<http://dspace.library.cornell.edu/handle/1813/62>
13. Bernardes, P.A., Grossi, D.A., Savegnago, R.P., Buzanskas, M.E., Ramos, S.B., Romanzini, E.P., & Munari, D.P. (2016). Population structure of Tabapua beef cattle using pedigree analysis. *Livestock science.* (Vol. 187, pp. 96-101). <http://doi.org/10.1016/j.livsci.2016.03.002>
14. Bezdicek, J., Stadnik, L., Makarevich, A., Kubovicova, E., Louda, F., Hegedüsova, Z., Holasek, R., Beran, J., & Nejdlova, M. (2014). Effect of inbreeding on yield and quality of embryos recovered from superovulated Holstein cows. – *J. Vet. Anim. Sci.* (Vol. 38, pp. 681-685). doi: 10.3906 / vet-1403-95
15. Biedermann, G., Wadmann, S., & Maus, F. (2003). Analyse der Population des Hinterwalder Rindes (Genetic analysis of Hinterwald cattle). *Arch Tierz;* (Vol. 46, Issue 4, pp. 307-319). doi: [10.5194/aab-46-307-2003](https://doi.org/10.5194/aab-46-307-2003)
16. Bjelland, D. W., Weigel, K. A., Vukasinovic, N., & Nkrumah, J. D. (2013). Evaluation of inbreeding depression in Holstein cattle using whole-genome SNP markers and alternative measures of genomic inbreeding. *J. Dairy Sci.* (Vol. 96, Issue 7, pp. 4697-4706). doi: 10.3168/jds.2012-6435
17. Boakes, E. H., Wang, J., & Amos, W. (2007). An investigation of inbreeding depression and purging in captive pedigreed populations. *Heredity.* (Vol. 98, Issue 3, pp. 172-182). doi: <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800923>
18. Boichard, D., Maignel, L., & Verrier, É. (1997). The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population.

- Genet Sel Evol. (Vol. 29, pp. 5–23). <https://doi.org/10.1186/1297-9686-29-1-5>
19. Boito, B., Kuss, F., Menezes, L. F. G. D., Lisbinski, E., Paris, M. D., & Cullmann, J. R. (2018). Influence of subcutaneous fat thickness on the carcass characteristics and meat quality of beef cattle. *Ciência Rural*, (Vol. 48). <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170333>
 20. Bolormaa, S., Pryce, J.E., Zhang, Y., Reverter, A., Barendse, W., Hayes, B.J., & Goddard, M.E. (2015). Non-additive genetic variation in growth, carcass and fertility traits of beef cattle. *Genetics Selection Evolution*. (Vol. 47, pp. 1-12). <https://doi.org/10.186/s12711-015-0114-8>
 21. Bourdon, R.M. (2000). *Understanding animal breeding* (Vol. 2). Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
 22. Brand R. (1981). Di Zurucht leim Rind vieh // Muff schneeiz. *Frek viehzucht verb.* (№ 3. – S. 41 – 49).
 23. Britto, L.F. (2021). Sexual Development and Puberty in Bulls. *Bovine Reproduction*. (pp. 58-78). <https://doi.org/10.1002/9781119602484.ch6>
 24. Bureš, D., & Bartoň, L. (2018). Performance, carcass traits and meat quality of Aberdeen Angus, Gascon, Holstein and Fleckvieh finishing bulls. *Livestock Science*, (Vol. 214, pp. 214-237). <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2018.06.017>
 25. Burrow, H. M. (1993). The effects of inbreeding in beef cattle. *Anim. Breed.* (Vol. 61, Issue 11, pp. 737–751). https://www.researchgate.net/profile/H-Burrow/publication/285667729_The_effects_of_inbreeding_in_beef_cattle/links/58c9b040aca27286b3af9f32/The-effects-of-inbreeding-in-beef-cattle.pdf
 26. Burrow, H.M. (1998). The effects of inbreeding on productive and adaptive traits and temperament of tropical beef cattle. *Livestock Production Science*. (Vol. 55, Issue 31, P. 227-243). [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(98\)00139-0](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(98)00139-0).
 27. Carolino, N & Gama, L.T. (2008). Inbreeding depression on beef cattle traits: Estimates, linearity of effects and heterogeneity among sire-families. *Genetics Selection Evolution*. (Vol. 40, Issue 5, pp. 511-527). doi: [10.1186/1297-9686-40-5-511](https://doi.org/10.1186/1297-9686-40-5-511)
 28. Casas, E., Garcia, M.D., Wells, J.E., & Smith, T.P.L. (2011). Association of Single Nucleotide Polymorphisms in the ANKRA2 and CD180 Genes with Bovine Respiratory Disease and Presence of *Mycobacterium Avium* Subsp.

- Paratuberculosis1. *Anim. Genet.* (Vol. 42, pp. 571–577). doi:[10.1111/j.1365-2052.2011.02189.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2011.02189.x)
- 29.Casas, E., Thallman, R.M., Kuehn, L.A., & Cundiff, L.V. (2010). Postweaning growth and carcass traits in crossbred cattle from Hereford, Angus, Brangus, Beefmaster, Bonsmara, and Romosinuano maternal grandsires. *Journal Animal Science*. (Vol. 88, Issue 1, pp. 102-108). doi: [10.2527/jas.2009-2271](https://doi.org/10.2527/jas.2009-2271).
 - 30.Casellas, J., Piedrafita, J., Caja, G., & Varona, L. (2009) Analisis of founder-specific inbreeding depression on birth weight in Ripollesa lambs. *J. Anim. Sci.* (Vol, 87, Issue 1, pp. 72-79). doi: [10.2527/jas.2008-0897](https://doi.org/10.2527/jas.2008-0897).
 - 31.Ceballos, F.C., Joshi, P.K., Clark, D.W., Ramsay, & M., Wilson, J.F. (2018). Runs of homozygosity: Windows into population history and trait architecture. *Nat. Rev. Genet.* (Vol. 19, Issue 4, pp. 220-234). <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.109> 29335644
 - 32.Cho, S., Lee, W., Seol, K. H., Kim, Y., Kang, S. M., Seo, H., Jung, Y., Kim, J. & Van Ba, H. (2020). Comparison of storage stability, volatile compounds and sensory properties between coarsely-and finely-marbled 1+ grade Hanwoo beef loins. *Food Science of Animal Resources*, (Vol. 40, Issue 4, p. 497). doi: [10.5851/kosfa.2020.e17](https://doi.org/10.5851/kosfa.2020.e17)
 - 33.Commission of the European Communities 1982. Commission of the European Communities (Beef Carcass Classification) Regulations. Council Regulations 1358/80, 1208/81, 1202/82. Commission Regulations 2930/81, 563/82, 1557/82, Commission of the European Communities, Brussels.
 - 34.Corbin, C. H., O'Quinn, T. G., Garmyn, A. J., Legako, J. F., Hunt, M. R., Dinh, T. T. N., Rathmann, R J., Brooks, J C & Miller, M. F. (2015). Sensory evaluation of tender beef strip loin steaks of varying marbling levels and quality treatments. *Meat Science*, (Vol. 100, pp. 24–31). doi: [10.1016/j.meatsci.2014.09.009](https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2014.09.009)
 - 35.Crow, D. F. & Kimura, M. (1970). Introduction to the theory of population genetics. The Blackburn Press, New Jersey, 608 p.
 - 36.Crow, J. F., & Kimura, M. (1970a). An Introduction to Population Genetics Theory Harper & Row. New York, USA.
 - 37.Culbertson, M.S., Mabry, J.W., Misztal, I., Gengler, N., Bertrand, J. K., & Varona, L. (1998). Estimation of dominance variance in purebred Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.* (Vol. 76, Issue 2, pp. 448-451). doi:[10.2527/1998.762448x](https://doi.org/10.2527/1998.762448x)

38. Curik, I., Ferenčaković, M., & Sölkner, J. (2014). Inbreeding and runs of homozygosity: A possible solution to an old problem. *Livestock Science*. (Vol. 166, pp. 26–34). doi:[10.1016/j.livsci.2014.05.034](https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.05.034)
39. De Cara, M.Á.R., Fernández, J., Toro, M.Á., & Villanueva, B. (2011). Using genome-wide information to minimize the loss of diversity in conservation programmes. *Journal of animal Breeding and Genetics*. (Vol. 128, Issue 6, pp. 456-464). doi: [10.1111/j.1439-0388.2011.00971.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2011.00971.x)
40. De Cara, M.Á.R., Villanueva, B., Toro, M.Á., Fernández, J. (2013). Using genomic tools to maintain diversity and fitness in conservation programmes. *Mol Ecol*. (Vol. 22, Issue 24, pp. 6091-6099). doi: [10.1111/mec.12560](https://doi.org/10.1111/mec.12560).
41. De Oliveira, S.L., Guidolin, D., Aspilcueta-Borquis, R., do Nascimento, G., da Silva, T., de Oliveira, H. & Munari, D. (2018). Genomic selection in dairy cattle simulated populations. *Journal of Dairy Research*. (Vol. 85, Issue 2, pp. 125–132). doi: [10.1017/S0022029918000304](https://doi.org/10.1017/S0022029918000304)
42. Dezetter, C., Leclerc, H., Mattalia, S., Barbat, A., Boichard, D., & Ducrocq, V. (2015). Inbreeding and crossbreeding parameters for production and fertility traits in Holstein, Montbéliarde, and Normande cows. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 98, pp. Issue 2, 4904–4913). doi: [10.3168/jds.2014-8386](https://doi.org/10.3168/jds.2014-8386)
43. Dias, M.M., Cánovas, A., Mantilla-Rojas, C., Riley, D.G., Luna-Nevarez, P., Coleman, S.J., Speidel, S.E., Enns, R.M., Islas-Trejo, A., Medrano, J.F., Moore, S.S., Fortes, M.R., Nguyen, L.T., Venus, B., Diaz, I.S., Souza, F.R., Fonseca, L.F., Baldi, F., Albuquerque, L.G., Thomas, M.G., & Oliveira, H.N. (2017). SNP detection using RNA-sequences of candidate genes associated with puberty in cattle. *Genet. Mol. Res.* (Vol. 16, Issue 1). doi:[10.4238/gmr16019522](https://doi.org/10.4238/gmr16019522)
44. Doekes, H., Veerkamp, R., Bijma, P., De Jong, G., Hiemstra, S., & Windig, J. (2019). Inbreeding depression due to recent and ancient inbreeding in Dutch Holstein-Friesian dairy cattle. *Genetics Selection Evolution*. (Vol. 51, Issue 1, pp. 51–54). doi: [10.1186/s12711-019-0497-z](https://doi.org/10.1186/s12711-019-0497-z).
45. Dorado, J., Cid, R.M., Molina, A., Hidalgo, M., Ariza, J., Moreno-Millan, M., & Demyda-Peyras, S. (2017). Effect of inbreeding depression on bull sperm quality and field fertility. *Reproduction, Fertility and Development*. (Vol. 29, Issue 4, pp. 712-720). doi: [10.1071/RD15324](https://doi.org/10.1071/RD15324)
46. Doublet, A, Croiseau, P, Fritz, S, Michenet, A, Hozé, C, Danchin-Burge, C, Laloë, & D., Restoux, G. (2019). The impact of genomic selection on genetic

- diversity and genetic gain in three French dairy cattle breeds. *Genetics Selection Evolution*. (Vol. 51, pp. 52). doi:10.1186/s12711-019-0495-1
47. Elandt-Johnson, R.C., John Wiley & Sons, Inc. (1971). *Probability model sand statistical methods in genetics*. New York, London, Sydney, Toronto.
 48. Falconer, D.S., Mackay, F.C. (1996). *Introduction to quantitative genetics*. Longman Scientific and Technical, New York, 4th edition.
 49. Fernández, A., Rodrigáñez, J., Toro, M.A., Rodríguez, M.C., & Silió, L. (2002). Inbreeding effects on the parameters of the growth function in three strains of Iberian pigs. *J. Anim. Sci.* (Vol. 80, Issue 9, pp. 2267-2275). <https://doi.org/10.2527/2002.8092267x> 12350004
 50. Fernández, J., Meuwissen, T.H.E., Toro, M.A., & Mäki-Tanila, A. (2011). Management of genetic diversity in mall farm animal populations. *Animal*. (Vol. 5, Issue 9, pp. 1684–1698). doi: 10.1017/S1751731111000930.
 51. Fioretti, M., Rosati, A., Pieramati, C., & Van Vleck, L.D. (2002). Effect of including inbreeding coefficients for animal and dam on estimates of genetig parameters and prediction of breeding values for reproductive and growth traits of Piedmontese cattle. *Livestock Production Science*. (Vol. 74, Issue 2, pp. 137-145). [http://doi.org/10.1016/S0301-6226\(01\)00295-0](http://doi.org/10.1016/S0301-6226(01)00295-0)
 52. Fontanesi, L., Scotti, E., Samorè, A.B., Bagnato, & A., Russo, V. (2015). Association of 20 candidate gene markers with milk production and composition traits in sires of Reggiana breed, a local dairy cattle population. *Livestok. Sci.* (Vol. 176, pp. 14-21). <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.03.022>
 53. Forutan, M., Ansari Mahyari, S., Baes, C., Melzer, N., Schenkel, F.S., Sargolzaei, M. (2018). Inbreeding and runs of homozygosity before and after genomic selection in North American Holstein cattle. *BMC Genomics*. (Vol. 19, Issue 1, pp. 98). doi: 10.1186/s12864-018-4453-z.
 54. Fritz, S., Capitan, A., Djari, A., Rodriguez, S., Barbat, A., Baur, A., Grohs, C., Weiss, B., Boussaha, M., Esquerré, D., Klopp, C., Rocha, D., & Boichard, D. (2013). Detection of haplotypes associated with prenatal death in dairy cattle and identification of deleterious mutations in GART, SHBG and SLC37A2. *PLoS ONE*. (Vol. 8, Issue 6) doi: 10.1371/journal.pone.0065550.
 55. Fu, Y.-B., Namkoong, G., & Carlson, J.E. (1998). Comparison of Breeding Strategies or Purging Inbreeding Depression via Simulation. *Conserv. Biol.* (Vol. 12, Issue 4, pp. 856-864).

56. Gagaoua, M., Picard, B., & Monteils, V. (2018). Associations among animal, carcass, muscle characteristics, and fresh meat color traits in Charolais cattle. *Meat science*. (Vol. 140, pp. 145-156). <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.03.004>
57. Garcia, B., Stollar, E.J., & Davidson, A.R. (2012) The importance of conserved features of yeast actin-binding protein 1 (Abp1p): the conditional nature of essentiality. *Genetics*. (Vol. 191, Issue 4, pp. 1199-1211). <https://doi.org/10.1534/genetics.112.141739>
58. Gibson, J., Morton, N.E., & Collins, A. (2006). Extended tracts of homozygosity in outbred human populations. *Hum. Mol. Genet.* (Vol. 15, Issue 5, pp. 789-795). <https://doi.org/10.1093/hmg/ddi493>
59. Goddard, M. (2009). Genomic selection: Prediction of accuracy and maximisation of long term response. *Genetica*. (Vol. 136, pp. 245-257). <https://doi.org/10.1007/s10709-008-9308-0>
60. Gomez-Romano, F., Villanueva, B., De Cara, M.A.R., & Fernandez, J. (2013). Maintaining genetic diversity using molecular coancestry: The effect of marker density and effective population size. *Genetics Selection Evolution*. (Vol. 45, pp. 38). <https://doi.org/10.1186/1297-9686-45-38>
61. Gossmann, T.I., Keightley, P.D., & Eyre-Walker, A. (2012). The effect of variation in the effective population size on the rate of adaptive molecular evolution in eukaryotes. *Genome Biol Evol.* (Vol. 4, Issue 5, pp. 658-667). doi: [10.1093/gbe/evs027](https://doi.org/10.1093/gbe/evs027)
62. Gosteva, Ye. R., Kozlova, N.N., & Ulimbashev, M.B. (2017). Beef production of Simmentals of different. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. (Vol. 7, Issue 153, pp. 129-134).
63. Gotoh, T., Nishimura, T., Kuchida, K., & Mannen, H. (2018). The Japanese Wagyu beef industry: current situation and prospects — A review. In *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* (Vol. 31, Issue 7, pp. 933–950). Asian Australasian Association of Animal Production Societies. <https://doi.org/10.5713/ajas.18.0333>
64. Groeneveld, L.F., Lenstra, J.A., Eding, H., Toro, M.A., Scherf, B., Pilling, D., Negrini, R., Finlay, E.K., Jianlin, H., Groeneveld, E., Weigend, S. & Globaldiv Consortium. (2010). Genetic diversity in farm animals-a review. *Animal genetics*. (Vol. 41, pp. 6-31). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02038.x>

65. Guo, Z., Yu, Q., Han, L., Lin, L., Zhang, W. & Zhao, S. (2018). Study on processing technology of bovine liver paste. *Food and Fermentation Industries*. (Vol. 44, Issue 10, pp. 175-182). <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20193242143>
66. Gutiérrez, J.P., Altarriba, J., Díaz, C., Quintanilla, R., Cañón, J., & Piedrafita, J. (2003). Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Genet Sel Evol*. (Vol. 35, pp. 43–63). doi:10.1186/1297-9686-35-1-43
67. Gutiérrez-Reinoso, M., Aponte, P., Cabezas, J., Rodriguez-Alvarez, L. & Garcia-Herreros, M. (2020). Genomic evaluation of primiparous high-producing dairy cows: inbreeding effects on genotypic and phenotypic production–reproductive traits. *Animals*. (Vol. 10, pp. 1–18). doi: 10.3390/ani10091704.
68. Gutierrez-Reinoso, M., Aponte, P. & Garcia-Herreros, M. (2021). Genomic analysis, progress and future perspectives in dairy cattle selection: a review. *Animals*. (Vol. 11, Issue 3, pp. 1–21). doi: 10.3390/ani11030599
69. Guzek, D., Głaska, D., Pogorzelski, G., Kozan, K., Pietras, J., Konarska, M., Sakowska, A., Głaski, K., Pogorzelska, E., Barszczewski, J., & Wierzbicka, A. (2013). Variation of meat quality parameters due to conformation and fat class in Limousin bulls slaughtered at 25 to 27 months of age. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*. (Vol. 26, Issue 5, pp. 716-722). doi:10.5713/ajas.2012.12525
70. Harrington G. The shape of beef cattle and their carcasses in Relation to carcass merit in Beef in the Seventies. An Foras Taluntais, Dublin, 1971.
71. Hedrick, P. W. (1994). Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating. *Heredity*. (Vol. 73, Issue 4, pp. 363-372). doi: 10.1038/hdy.1994.183
72. Hermas, S., Young, C. & Rust, J. (1987). Effects of mild inbreeding on productive and reproductive performance of Guernsey cattle. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 70, Issue 3, pp. 712–715). doi: 10.3168/jds.S0022-0302(87)80062-0
73. Hezel, L.N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*. (Vol. 28, Issue 6, pp. 476-490). doi: 10.1093/genetics/28.6.476
74. Hidalgo, J., Cesarani, A., Garcia, A., Sumreddee, P., Larios, N., Mancin, E., Garcia, J.G., Nunez, R., & Ramirez, R. (2021). Genetic Background and Inbreeding Depression in Romosinuano Cattle Breed in Mexico. *Animal*. (Vol. 11, pp. 321). <https://doi.org/10.3390/ani11020321>

- 75.Hill, W.G. & Weir, B.S. (2011). Variation in actual relationship as a consequence of Mendelian sampling and linkage. *Genet Res (Camb)*. (Vol. 93, Issue 1, pp. 47-64). doi: 10.1017/S0016672310000480.
- 76.Hillers, J., & Freeman, A.E. (1964). Effects of Inbreeding and Selection in a Closed Guernsey Herd. *J. Dairy Sei.* (Vol. 47, Issue 9, pp. 894 – 897). doi:10.3168/JDS.S0022-0302(64)88798-1
- 77.Hinrichs, D. & Thaller, G. (2011). Pedigree analysis and inbreeding effects on calving traits in large dairy herds in Germany. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 94, Issue 8, pp. 4726–4733). <https://doi.org/10.3168/jds.2010-4100>
- 78.Hoffmann, A., & Miller, A., Weeks, A. (2021). Genetic mixing for population management: from genetic rescue to provenancing. *Evolutionary Applications*. (Vol. 14, pp. 634–652). <https://doi.org/10.1111/eva.13154>
- 79.Hoffmann, I. (2013). Adaptation to climate change – exploring the potential of locally adapted breeds. *Animal: An International Journal of Animal Bioscience*. (Vol. 7, pp. 346–362). doi: 10.1017/S1751731113000815.
- 80.Howard, J.T. (2017). Utilizing Genomic Information to Manage the Diversity and Minimize the Unfavorable Effects of Inbreeding in Livestock Populations. (Under the direction of Dr.Christian Maltecca.)
- 81.Howard, J.T., Haile-Mariam, M., Pryce, J.E., & Maltecca, C. (2015). Investigation of regions impacting inbreeding depression and their association with the additive genetic effect for United States and Australia Jersey dairy cattle. *BMC Genomics*. (Vol. 16, pp. 813). doi: 10.1186/s12864-015-2001-7.
- 82.Howard, J.T., Pryce, J.E., Baes, C., & Maltecca, C. (2017a). Invited review: Inbreeding in the genomics era: Inbreeding, inbreeding depression, and management of genomic variability. *J. Dairy Sci.* (Vol. 100 , pp. 6009-6024). <https://doi.org/10.3168/jds.2017-12787> 28601448
- 83.Howrigan, D.P, Simonson, M.A., & Keller, M.C. (2011). Detecting autozygosity through runs of homozygosity: A comparison of three autozygosity detection algorithms. *BMC Genomics*. (Vol. 12, pp. 460). doi: 10.1186/1471-2164-12-460.
- 84.Hozé, C., Fritz, S., Phocas, F., Boichard, D., Ducrocq, V., & Croiseau, P. (2014). Efficiency of multi-breed genomic selection for dairy cattle breeds with different sizes of reference population. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 97, pp. 3918-3929). doi: 10.3168/jds.2013-7761

85. Hudson, N. J., Reverter, A., Griffiths, W. J., Yutuc, E., Wang, Y., Jeanes, A., McWilliam, S., Pethick, D. W., & Greenwood, P. L. (2020). Gene expression identifies metabolic and functional differences between intramuscular and subcutaneous adipocytes in cattle. In *BMC Genomics* (Vol. 21, Issue 1). Springer Science and Business Media LLC. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6505-4>
86. Hughes, J., Clarke, F., Li, Y., Purslow, P. & Warner, R. (2019). Differences in light scattering between pale and dark beef longissimus thoracis muscles are primarily caused by differences in the myofilament lattice, myofibril and muscle fibre transverse spacings. *Meat Science*, (Vol. 149, pp. 96-106). <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.11.006>
87. Huson, H.J., Kim, E.-S., Godfrey, R.W., Olson, T.A., McClure, M.C., Chase, C.C., Rizzi, R., O'Brien, A.M.P., Van Tassell, C.P., & Garcia, J.F. (2014). Genome-Wide Association Study and Ancestral Origins of the Slick-Hair Coat in Tropically Adapted Cattle. *Front. Genet.* (Vol. 5, pp. 101). <https://doi.org/10.3389/fgene.2014.00101>
88. International Committee for Animal Recording (ICAR). (2009). International agreement of recording practices. Approved by the General Assembly held in Nsagara Falls, USA, June 2008, pp. 91-189.
89. Kadarmideen, H. N. (2003). Recording disease and reproductive events in dairy cattle for developing national health and fertility selection indices. *Publication-european association for animal production*. (Vol. 107, pp. 157-162).
90. Kakimov, A., Suychinov, A., Tsoy, A., Mustambayev, N., Ibragimov, N., Kuderinova, N., & Yessinbekov, J. (2018). Nutritive and biological value of liver and blood of various slaughtered animals. *Journal of Pharmaceutical Research International*. (Vol. 22, Issue 3, pp. 1-5). <https://doi.org/10.9734/JPRI/2018/41448>
91. Kalinowski, S.T., Hedrick, P.W., & Miller, P.S. (2000). Inbreeding depression in the Speke's Gazelle Captive Breeding Program. *Conserv. Biol.* (Vol. 14, Issue 5, pp. 1523-1739).
92. Kardos, M., Luikart, G., & Allendorf, F. (2015). Measuring individual inbreeding in the age of genomics: marker-based measures are better than pedigrees. *Heredity*. (Vol. 115, Issue 1, pp. 63–72). doi: 10.1038/hdy.2015.17.

93. Karimi, K., Strucken, E.M., Moghaddar, N., Ferdosi, M.H., Esmailizadeh, A., & Gondro, C. (2016). Local and global patterns of admixture and population structure in Iranian native cattle. *BMC Genet.* (Vol. 17, Issue 1, pp. 108). Epub 2016/07/16. pmid:27418004; PubMed Central PMCID: PMC4946207.
94. Karlsson, P., Droce, A., Moser, J.M., Cuhlmann, S., Padilla, C.O., & Heimann, P. (2013). Loss of vps54 function leads to vesicle traffic impairment, protein mis-sorting and embryonic lethality. *Int J Mol Sci.* (Vol. 14, Issue 6, pp. 10908–10925). Epub 2013/05/28. pmid:23708095; PubMed Central PMCID: PMC3709709.
95. Keightley, Q.D. & Eyre-Walker. (1999). Terumi Mukai and the riddle of deleterious mutation rates. *Genetics.* (Vol. 153, Issue 2, pp. 515-523). ISSN 0016-6731.
96. Keller, L.F. & Waller, D.M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* (Vol. 17, Issue 5, pp. 230-241).
97. Keller, M.C., Visscher, P.M., & Goddard, M.E. (2011). Quantification of inbreeding due to distant ancestors and its detection using dense single nucleotide polymorphism data. *Genetics.* (Vol. 189, Issue 1, pp. 237-249). <https://doi.org/10.1534/genetics.111.130922> 21705750
98. Khaled, A. Y., Parrish, C. A., & Adedeji, A. (2021). Emerging nondestructive approaches for meat quality and safety evaluation – A review. In *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety* (Vol. 20, Issue 4, pp. 3438–3463). Wiley. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12781>
99. Kios, D., Van Marle-Koster, E., Visser, C., & Kitilit, J. (2017). Impact of incomplete pedigrees on inbreeding of Boran cattle in Kenya. *African Journal of Education, Science and Technology.* (Vol. 4, Issue 1, pp. 68-75). <https://ajest.info/index.php/ajest/article/view/44>
100. Kirkpatrick, F.D. (1981). The effect of weaning and reproduction on profit. *Limounsinsin Journal.* (Vol. 11, Issue 4, pp. 446-454).
101. Knief, U., Kempenaers, B., & Forstmeier, W. (2017). Meiotic recombination shapes precision of pedigree- and marker-based estimates of inbreeding. *Heredity.* (Vol. 118, pp. 239-248). <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.95> 27804967
102. Krafur, G.M., Neary, J.M., Garry, F., Holt, T., Gould, D. H., Mason, G.L., Thomas, M.G., Enns, R.M., Tuder, R.M., Heaton, M.P., Brown, R.D., Stenmark, K.R. (2019). Cardiopulmonary remodelling in fattened beef cattle:

- a naturally occurring large animal model of obesity-associated pulmonary hypertension with left heart disease. *Pulmonary circulation*. (Vol. 9, Issue 1). <https://doi.org/10.1177%2F2045894018796804>
103. Kramer M.S., Mace, MS, Downey, ED, Tate, Jr., RG, Woolums, A., Chase, K., & Ryza, J.M. (2019). Whole-genome associative study of reaction to vaccination of calves of the Angus breed. *Navy Genet.* (Vol. 20, Issue 6). doi: 10.1186/s12863-018-0709-5
 104. Kristensen, T.N. & Sorensen, A.C. (2005). Inbreeding-Lessons from animal breeding, evolutionary biology and conservation genetics. *Anim. Sci.* (Vol. 80, pp. 121-133). <https://doi.org/10.1079/ASC41960121>
 105. Kruk O., Ugnivenko A., Antoniuk T., Kolisnyk O., Nosevych D., Drachuk I., Kolesnikova O., Zhurenko V., Shtonda O., & Vakulenko V. (2023). Quality of bull beef of the Ukrainian black and white dairy breed in dependence on the development of subcutaneous adipose tissue. *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences.* (Vol. 17, pp. 960–970). <https://doi.org/10.5219/1917>
 106. Kul, E., Şahin, A., Aksoy, Y., & Uğurlutepe, E. (2019). The effects of slaughter weight on chemical composition, physical properties, and fatty acid profile of musculus longissimus dorsi in Holstein bulls. In *Tropical Animal Health and Production* (Vol. 52, Issue 1, pp. 159–165). Springer Science and Business Media LLC. <https://doi.org/10.1007/s11250-019-01996-x>
 107. Lacy, R.C., Alaks, G., & Walsh, A. (1996). Hierarchical Analysis of Inbreeding Depression in *Peromyscus polionotus*. *Evolution*. (Vol. 50, Issue 6, pp. 2187-2200). doi: 10.1111/j.1558-5646.1996.tb03609.x.
 108. Lamanov, A., Zubairova, L., & Chernyshenko, Y. (2020). Chemical composition of meat products depending on the keeping technology of bull calves of different cattle breeds. *Vestnik BSAU.* (Issue 1, pp. 89-93). <https://doi.org/10.31563/1684-7628-2020-53-1-89-93>
 109. Lasley, J. F. (1978). *Genetics of livestock improvement* (Issue 3). Prentice-Hall, Inc. 492.
 110. Leberg, P. L. & Firmin, B. D. (2008). Role of inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Molecular Ecology*. (Vol. 17, Issue 1, pp. 334-343). doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03433.x
 111. Leroy, G. (2014). Inbreeding depression in livestock species: Review and meta-analysis. *Animal Genetics*. (Vol. 45, pp. 618-628). doi: 10.1111/age.12178

112. Li, X., Fu, X., Yang, G., & Du, M. (2020). Review: Enhancing intramuscular fat development via targeting fibro-adipogenic progenitor cells in meat animals. In *Animal* (Vol. 14, Issue 2, pp. 312–321). Elsevier BV. <https://doi.org/10.1017/s175173111900209x>
113. Lindholm-Perry, A.K., Sexten, A.K., Kuehn, L.A., Smith, T.P.L., King, D.A., Shackelford, S.D., Wheeler, T.L., Ferrell, C.L., Jenkins T.G., Snelling, & W.M., Freetly, H.C. (2011). Association, effects and validation of polymorphisms within the NCAPG - LCORL locus located on BTA6 with feed intake, gain, meat and carcass traits in beef cattle. *BMC Genet.* (Vol. 12, pp. 103). <https://doi.org/10.1186/1471-2156-12-103> 22168586
114. Listrat, A., Gagaoua, M., Normand, J., Andueza, D. J., Gruffat, D., Mairesse, G., Chesneau, G., Mourot, B.-P., Gobert, C., & Picard, B. (2020). Are there consistent relationships between major connective tissue components, intramuscular fat content, and muscle fiber types in cattle muscle? *Animal.* (Vol. 14, Issue 6, pp. 1204–1212). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1017/s1751731119003422>
115. Liu, T., Wu, J-P., Lei, Z-M., Zhang, M., Gong, X-Y., Cheng, S-R., Liang, Y., & Wang, J-F. (2020). Fatty Acid Profile of Muscles from Crossbred Angus-Simmental, Wagyu-Simmental, and Chinese Simmental Cattles. *Food Sci Anim Resour.* (Vol. 40, Issue 4, pp. 563 - 577). <https://doi.org/10.5851/kosfa.2020.e33>
116. Liu, Y., Zhao, G., Lin, X., Zhang, J., Hou, G., Zhang, L., & Xu, L. (2022). Genomic inbreeding and runs of homozygosity analysis of indigenous cattle populations in southern China. *Plos one.* (Vol. 17, Issue 8). doi.org/10.1371/journal.pone.0271718
117. Lutaya, E., Misztal, I., Bertrand, J.K., & Mabry, J.W. (1999). Inbreeding in populations with incomplete pedigree. *J Anim Breed Genet.* (Vol. 116, Issue 6, pp. 475–480). doi:[10.1046/j.1439-0388.1999.00210.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0388.1999.00210.x)
118. Ma, L., Cole, J., Da, Y., & VanRaden, P. (2019). Symposium review: genetics, genome-wide association study, and genetic improvement of dairy fertility traits. *Journal of Dairy Science.* (Vol. 102, pp. 3735–3743).
119. Macedo, A., Bittar, J., Bass, P., Ronda, J., Bittar, E., Panetto, J., Araujo, M., SantoS, R., Martins-Filho, O. (2014). Influence of endogamy and mitochondrial DNA on immunological parameters in cattle. *BMC Veterinary Research.* (Vol. 10, pp. 79). doi: [10.1186/1746-6148-10-79](https://doi.org/10.1186/1746-6148-10-79)

120. Malheiras, J.M., Baldassini, Ch.W.A., Dias, V.A.D., Silva, J.A.L.L.V., Curi, R.A., & Chardulo, L.A.L. (2015). Chemical and sensory meat characteristics of Nellore cattle (*Bos indicus*) finished with different levels of backfat thickness in the longissimus thoracis muscle. *B. Industr. Anim.* (Vol. 72, Issue 4, pp. 341-348). doi:<http://dx.doi.org/10.17523/bia.v72n4p341>.
121. Maltecca, C., Tiezzi, F., Cole, J., & Baes, C. (2020). Symposium review: exploiting homozygosity in the era of genomics – selection, inbreeding, and mating programs. *Journal of Dairy Science.* (Vol. 103, Issue 6, pp. 5302–5313). doi: 10.3168/jds.2019-17846.
122. Mäntysaari, E., Koivula, M., & Strandén, I. (2020). Symposium review: single-step genomic evaluations in dairy cattle. *Journal of Dairy Science.* (Vol. 103, pp. 5314–5326). <https://doi.org/10.3168/jds.2019-17754>
123. Mareira, F.B., Sourza, N.E.D., Matsushita, M. Prado, I.N.D., & Nascimento, W.G.D. (2003). Evaluation of carcass characteristics and meat chemical composition of *Bos indicus* and *Bos indicus* x *Bos Taurus* crossbred steers finished in pasture systems. *Brazilian Archives of Biology and Technology.* (Vol. 46, Issue 4, pp. 609-616). <https://doi.org/10.1590/S1516-89132003000400016>.
124. Marjanovic, J., & Calus, M.P.L. (2021a). Factors affecting accuracy of estimated effective number of chromosome segments for numerically small breeds *Journal of Animal Breeding and Genetics.* (Vol. 138, pp. 151-160). 10.1111/jbg.12512
125. Marjanovic, J., Hulsege, B., & Calus, M.P.L. (2021). Relatedness between numerically small Dutch Red dairy cattle populations and possibilities for multibreed genomic prediction. *Journal of Dairy Science.* (Vol. 104, pp. 4498-4506). 10.3168/jds.2020-19573
126. Martikainen, K., Sironen, A., & Uimari, P. (2018). Estimation of intrachromosomal inbreeding depression on female fertility using runs of homozygosity in Finnish Ayrshire cattle. *J Dairy Sci.* (Vol. 101, Issue 12, pp. 11097–1107). Epub 2018/10/15. pmid:30316595.
127. Martikainen, K., Koivula, M., & Uimari, P. (2020). Identification of runs of homozygosity affecting female fertility and milk production traits in Finnish Ayrshire cattle. *Scientific Reports.* (Vol. 10, Issue 1, p. 3804). doi: 10.1038/s41598-020-60830-9.
128. Mastrangelo, S., Tolone, M., Di Gerlando, R., Fontanesi, L., Sardina, M.T., & Portolano, B. (2016). Genomic inbreeding estimation in small populations:

- evaluation of runs of homozygosity in three local dairy cattle breeds. *Animal*. (Vol. 10, Issue 5, pp. 746–754). Epub 2016/04/15. pmid:27076405.
129. Mc Parland, S., Kearney, I.F., & Berry, D.P. (2009). Purging of inbreeding depression within the Irish Holstein-Friesian population. *Genet. Sel. Evol.* (Vol. 41, Issue 1, pp. 16). doi: 10.1186/1297-9686-41-16.
 130. Mc Parland, S., Kearney, I.F., MacHugh, D.C. & Berry, D.P. (2008). Inbreeding effect on post weaning production traits, conformation and calving performance in Irish beef cattle. *Journal of Animal Science*. (Vol. 86, pp. 3338-3347). [http://doi.org/10.1016/5031-6226\(01\)00295-0](http://doi.org/10.1016/5031-6226(01)00295-0)
 131. Mc Parland, S., Kearney, J.F., Rath, M., & Berry, D.P. (2007). Effects of inbreeding on milk production, calving performance, fertility and conformation in Irish Holstein Friesians. *J. Dairy Sci.* (Vol. 90, pp. 4411-4419). doi:10.3168/jds.2007-0227
 132. Mc Quillan, R., Leutenegger, A.L., Abdel-Rahman, R., Franklin, C.S., Pericic, M., & Barac-Lauc, L. (2008). Runs of homozygosity in European populations. *Am J Hum Genet.* (Vol. 83, Issue 3, pp. 359–372). doi 10.1016/j.ajhg.2008.08.007
 133. Medugorac, I., Medugorac, A., Russ, I., Veit-Kensch, C.E., Taberlet P., Luntz B., Mix, H.M., & Förster, M. (2009). Genetic diversity of European cattle breeds highlights the conservation value of traditional unselected breeds with high effective population size. *Molecular Ecology*. (Vol. 18, pp. 3394-3410). 10.1111/j.1365-294X.2009.04286.x
 134. Melendez, P., Pooock, S.E., Pithua, P., Pinedo, P., Manriquez, D., Moore, S.G., Neal, J.D., & Taylor, J.F. (2019). Genome-wide study to detect single nucleotide polymorphisms associated with visceral and subcutaneous fat deposition in Holstein dairy cows. *Animal*. (Vol. 13, Issue 3, pp. 487-494). <https://doi.org/10.1017/S1751731118001519>
 135. Miglior, E. B., Burnside, & Kennedy, B.W. (1995). Production traits of Holstein cattle: estimation of nonadditive genetic variance components and inbreeding depression. *J. Dairy Sci.* (Vol. 78, Issue 5, pp. 1174-1180). [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(95\)76735-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(95)76735-2)
 136. Mostrangelo, S., Tolone, M., Di Gerlando, R., Fontanesi, L., Sardina, M.T., & Portolano, B. (2016). Genomic inbreeding estimation in small populations: evaluation of runs of homozygosity in three local dairy cattle breeds. *Animal*. (Vol. 10, Issue 5, pp. 746-754). <https://doi.org/10.1017/S1751731115002943>

137. Mueller, L. F., Balieiro, J. C. C., Ferrinho, A. M., Martins, T. da S., Silva Corte, R. R. P., Amorim, T. R., Jesus Mangini Furlan, J., Baldi, F., & Pereira, A. S. C. (2019). Gender status effect on carcass and meat quality traits of feedlot Angus × Nellore cattle. In *Animal Science Journal* (Vol. 90, Issue 8, pp. 1078–1089). Wiley. <https://doi.org/10.1111/asj.13250>
138. Musa, A.A., Mummed, Y.Y., Kurtu, M.Y., & O’Quinn, T.G. (2021). Carcass and Meat Characteristics of Bulls from Arsi, Boran, Harar and Holstein Frisian Crosses Cattle Breeds Finished under Similar Level of Concentrate Supplementation. *Open Journal of Animal Sciences*. (Vol. 11, Issue 1, p. 11). <https://www.scirp.org/journal/Paperabs.aspx?PaperID=106807>
139. Nagashimada, M., Ueda, T., Ishita, Y., & Sakurai, H. (2018). TAF7 is a heat-inducible unstable protein and is required for sustained expression of heat shock protein genes. *FEBS J.* (Vol. 285, Issue 17, pp. 3215–3224). <https://doi.org/10.1111/febs.14604>
140. Nandolo, W., Utsunomiya, Y.T., Meszaros, G., Wurzinger, M., Khayadzadeh, N., & Torrecilha, R.B.P. (2018). Misidentification of runs of homozygosity islands in cattle caused by interference with copy number variation or large intermarker distances. *Genet Sel Evol.* (Vol. 50, Issue 1, p. 43). <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0414-x>
141. Naserkheil, M., Lee, D.-H., Kong, H.-S., Seong, J., & Mehrban, H. (2021). Estimation of Genetic Parameters and Correlation between Yearling Ultrasound Measurements and Carcass Traits in Hanwoo Cattle. In *Animals* (Vol. 11, Issue 5, p. 1425). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ani11051425>
142. Nelms, G.E., & Stratton, P.O. (1967). Selection practiced and phenotypic change in a closed line of beef cattle. *Animal Science*. (Vol. 26, Issue 2, pp. 274 – 277). <https://doi.org/10.2527/jas1967.262274x>
143. Ngapo, T. M., Rubio Lozano, M. S., & Braña Varela, D. (2018). Mexican consumers at the point of meat purchase. Pork choice. In *Meat Science* (Vol. 135, pp. 27–35). Elsevier BV. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.08.005>
144. Nogalski, Z., Wronski, M., Wielgosz-Groth, Z., Purwin, C., Sobczuk-Szul, M., Mochol, M., & Pogorzelska, P. (2013). The Effect of Carcass Conformation Class (Europ System) on the Slaughter Quality of Young Crossbred Beef Bulls and Holstein-Friesians. *Annals of Animal Science*. (Vol. 13, Issue 1, pp. 121-131). Springer Science and Business Media LLC. <https://doi.org/10.2478/v10220-012-0064-9>

145. Nolte, W., Weikard, R., Brunner, R.M., Albrecht, E., Hammon, H.M., Reverter, A., & Kühn, C. (2019). Biological Network Approach for the Identification of Regulatory Long Non-Coding RNAs Associated with Metabolic Efficiency in Cattle. *Front. Genet.* (Vol. 10, p. 1130). <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01130>
146. Northcutt, S. L., Buchanan, D. S., & Clutter, A. C. (2004). Inbreeding in cattle. Oklahoma Cooperative Extension Service. <https://extension.okstate.edu/fact-sheets/print-publications/afs/inbreeding-in-cattle-afs-3165.pdf>
147. Nyman, S., Johansson, A.M., Palucci, V., Schonherz, A.A., Guldbrandtsen, B., Hinrichs, D., & de Koning, D.J. (2022). Inbreeding and pedigree analysis of the European red dairy cattle. *Genetics Selection Evolution.* (Vol. 54, Issue 1, p. 70). <http://doi.org/10.1186/s12711-022-00761-3>
148. O’Flaherty, E.A., Tsermoula, P., O’Neill, E.E., & O’Brien, N.M. (2019). Co-products of beef processing enhance non-haem iron absorption in an in vitro digestion/caco-2 cell model. *International Journal of Food Science & Technology.* (Vol. 54, Issue 4, pp. 1256-1264). <https://doi.org/10.1111/ijfs.14049>
149. Oler, A., Głowinska, B., & Młynek, K. (2015). Slaughter and carcass characteristics, chemical composition and physical properties of longissimus lumborum muscle of heifers as related to marbling class. *Arch. Anim. Breed.* (Vol. 58, Issue 1, pp. 145–150). <https://doi.org/10.5194/aab-58-145-2015>
150. Pariacote, F., Van Vleck, L.D., & MacNeil, M.D. (1998). Effects of inbreeding and heterozygosity on preweaning traits in a closed population of Herefords under selection. *J. Anim. Sci.* (Vol. 76, pp. 1303-1310). doi: 10.2527/1998.7651303x
151. Park, S. J., Beak, S.-H., Jung, D. J. S., Kim, S. Y., Jeong, I. H., Piao, M. Y., Kang, H. J., Fassah, D. M., Na, S. W., Yoo, S. P., & Baik, M. (2018). Genetic, management, and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle — A review. In *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* (Vol. 31, Issue 7, pp. 1043–1061). Asian Australasian Association of Animal Production Societies. <https://doi.org/10.5713/ajas.18.0310>
152. Patel, Sh.M., Koringa, P.G., Reddy, B.B., Nathani, N.M., & Joshi, C.G. (2015). In silico analysis of consequences of non-synonymous SNPs of

- Slc11a2 gene in Indian bovines. *Genomics Data*. (Vol. 5, pp. 72-79). doi: [10.1016/j.gdata.2015.05.015](https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.05.015)
153. Pereira, R.J., Santana, Jr, M. L., Ayres, D.R., Bignardi, A.B., Menezes, G.D.O., Silva, L.O.C., & Albuquerque, L.G. (2016). Inbreeding depression in Zebu cattle traits. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. (Vol. 133, Issue 6, pp. 523-533). <http://doi.org/10.1111/jbgs.12219>
 154. Perez, B., Balieiro, J., Ventura, R., Bruneli, F., & Peixoto, M. (2017). Inbreeding effects on in vitro embryo production traits in Guzerá cattle. *Animal: An International Journal of Animal Bioscience*. (Vol. 11, Issue 11, pp. 1983-1990). doi:10.1017/S1751731117000854.
 155. Pico, B.A., Van Wyk, J.B., & Naser F. W. C. (2006). Inbreeding in the South African Brahman breed. *South African Journal of Animal Science*. (Vol. 36, Issue 5, Sup. 1, p. 103-106).
 156. Pollak, E. J., & Ufford, G. R. (1978). Effect of inbreeding on within-herd genetic evaluation of beef cattle. *Journal of Animal Science*. (Vol. 47, Issue 4, P. 853-857). <https://doi.org/10.2527/jas1978.474853x>
 157. Porto-Neto, L.R., Bickhart, D.M., Landaeta-Hernandez, A.J., Utsunomiya, Y.T., Pagan, M., Jimenez, E., Hansen, P.J., Dikmen, S., Schroeder, S.G., Kim, E.-S., Sun, J., Crespo, E., Amati, N., Cole, J.B., Null, D.J., Garcia, J.F., Reverter, A., Barendse, W., & Sonstegard, T.S. (2018). Convergent Evolution of Slick Coat in Cattle through Truncation Mutations in the Prolactin Receptor. *Front. Genet.* (Vol. 9, p. 57). <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00057>
 158. Pryce, J.E., Johnston, J., Heyes, B.J., Sahana, G., Weigel, K. A., McParland, S., Spurlock, D., Krattenmacher, O., Spelman, R. J., Wall, E., & Calus, M. P. L. (2014). Imputation of genotypea from low density (50,000 markers) to high density (700,000 markers) of cows from research herds in Europe, North America, and Australasia using 2 reference population. *J.Dairy Sci.* (Vol. 97, Issue 3, pp. 1799-1811). <https://doi.org/10.3168/jds.2013-7368>
 159. Purfield, D.C., Berry, D.P., McParland, S., & Bradley, D.G. (2012). Runs of homozygosity and population history in cattle. *BMC Genetics*. (Vol. 13, Issue 70). <https://doi.org/10.1186/1471-2156-13-70>
 160. Randhawa, I. A. S., McGowan, M. R., Porto-Neto, L. R., Hayes, B. J., & Lyons, R. E. (2021). Comparison of Genetic Merit for Weight and Meat Traits between the Polled and Horned Cattle in Multiple Beef Breeds.

- Animals. (Vol. 11, Issue 3, p. 870). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.3390/ani11030870>
161. Raza, S. H. A., Khan, R., Abdelnour, S. A., Abd El-Hack, M. E., Khafaga, A. F., Taha, A., Ohran, H., Mei, C., Schreurs, N. M., & Zan, L. (2019). Advances of Molecular Markers and Their Application for Body Variables and Carcass Traits in Qinchuan Cattle. In *Genes* (Vol. 10, Issue 9, p. 717). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/genes10090717>
 162. Realini, C.E., Kallas, Z., Perez-Juan, M., Olleta, J. L., Berian, M. J., Alberti, C., & Sanudo, C. (2014). Relative importance of cues underlying Spanish consumers' beef choice and segmentations, and consumer liking of beef enriched with n-3 and CLA fatty acids. *Food Quality and Preference*. (Vol. 33, pp. 74-85). <https://doi.org/10.1016/j.foodqual.2013.11.007>
 163. Refoyo-Martínez, A., da Fonseca, R., Halldórsdóttir, K., Árnason, E., Mailund, T., & Racimo, F. (2019). Identifying loci under positive selection in complex population histories. *Genome Research*. (Vol. 29, pp. 1506–1520). doi: 10.1101/gr.246777.118
 164. Reverter, A., Porto-Neto, L.R., Fortes, M.R.S., Kasarapu, P., de Cara, M.A.R., Burrow, H.M., & Lehnert, S.A. (2017). Genomic inbreeding depression for climatic adaptation of tropical beef cattle. *Journal of Animal Science*. (Vol. 95, Issue 9, pp. 3809-3821). doi: 10.2527/jas.2017.1643
 165. Reverter, A., Porto-Neto, L.R., Fortes, M.R.S., McCulloch, R., Lyons, R.E., Moore, S., Nicol, D., Henshall, J., & Lehnert, S.A. (2016). Genomic analyses of tropical beef cattle fertility based on genotyping pools of Brahman cows with unknown pedigree. *J. Anim. Sci.* (Vol. 94, pp. 4096-4108). <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0675> 27898866
 166. Rischkowsky, B., & Pilling, D. (2007). The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture. Food & Agriculture Org.
 167. Robertson, A. (1961). Inbreeding in artificial selection programmes. *Genetics Research*. (Vol. 2, Issue 2, pp. 189-194). doi:10.1017/S0016672300000690
 168. Robertson, A. (1970). Theory of limits in artificial selection with many linked loci. In *Mathematical Topics in Population Genetics*. Springer-Verlag, Berlin. (Vol. 1, pp. 246-288). https://doi.org/10.1007/978-3-642-46244-3_8
 169. Rokouei, M., Vaez, Torshizi, R., Moradi Shahrababak, M., Sargolzaei, M., & Sørensen, A. (2010). Monitoring inbreeding trends and inbreeding depression for economically important traits of Holstein cattle in Iran. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 93, pp. 3294–3302). <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2748>

170. Ruedt, C., Gibis, M., & Weiss, J. (2023). Meat color and iridescence: Origin, analysis, and approaches to modulation. Comprehensive review. Food Science and Technology Safety. (Vol. 22, Issue 4, pp. 3366 - 3394). <https://doi.org/10.1111/1541-4337.13191>
171. Salim, A. P. A. A., Ferrari, R. G., Monteiro, M. L. G., & Mano, S. B. (2022). Effect of different feeding systems on color of longissimus muscle from Bos cattle: A systematic review and meta-analysis. Meat Science, (Vol. 192, p. 108871). <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2022.108871>
172. Santana, Jr. M. L., Oliveira, P.S., Pedrosa, V.B., Eler, J.P. Groeneveld, E., & Ferraz, J.B.S. (2010). Effect of inbreeding on growth and reproductive traits of Nellore cattle in Brazil. In Livestock Science (Vol. 13, Issues 2-3, pp. 212-217). <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.04.003>
173. Santana, M. H. A., Rossi, Jr. P., Almeida, R., & Cucco, D.C. (2012). Feed efficiency and its correlations with carcass traits measured by ultrasound in Nellore bulls. Livestock Science (Vol. 145, Issues 1-3, pp. 252-257). <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2012.02.012>
174. Santiago, B., Baldassini, W., Neto, O. M., Chardulo, L. A., Torres, R., Pereira, G., Curi, R., Chiaratti, M.R., Padilha, P., Alessandrini, L. & Gagaoua, M. (2023). Post-mortem muscle proteome of crossbred bulls and steers: Relationships with carcass and meat quality. Journal of Proteomics, (Vol. 278, p. 104871). <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2023.104871>
175. Sarlo Davila, K.M., Howell, A., Nunez, A., Orelie, A., Roe, V., Rodriguez, E., Dikmen, S., & Mateescu, R.G. (2020). Genome-wide Association Study Identifies Variants Associated with Hair Length in Brangus Cattle. Anim. Genet. (Vol. 51, pp. 811–814). <https://doi.org/10.1111/age.12970>
176. Saura, M., Fernandez, A., Varona, L., Fernandez, A.I., de Cara, M.A.R., Barragan, C., & Villanueva, C. (2015). Detecting inbreeding depression for reproductive traits in Iberian pigs using genome-wide data. Genet. Sel. Evol. (Vol. 47, Issue 1). <https://doi.org/10.1186/s12711-014-0081-5>
177. Schiavo, G., Bovo, S., Bertolini, F., Dall'Olio, S., Nanni Costa, L., Tinarelli, S., Gallo, M., & Fontanesi, L. (2020). Runs of homozygosity islands in Italian cosmopolitan and autochthonous pig breeds identify selection signatures in the porcine genome. Livest. Sci. (Vol. 240). <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2020.104219>
178. Schiavo, G., Bovo, S., Ribani, A., Moscatelli, G., Bonacini, M., Prandi, M., Mancin, E., Mantovani, R., Dall'Olio, S., & Fontanesi, L. (2022).

- Comparative analysis of inbreeding parameters and runs of homozygosity islands in 2 Italian autochthonous cattle breeds mainly raised in the Parmigiano-Reggiano cheese production region. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 105, Issue 3, pp. 2408-2425). <https://doi.org/10.3168/jds.2021-20915>
179. Schumacher, M., DelCurto-Wyffels, H., Thomson, J., & Boles, J. (2022). Fat Deposition and Fat Effects on Meat Quality—A Review. In *Animals* (Vol. 12, Issue 12, p. 1550). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ani12121550>
 180. Schwenger, B., Schöber, S., & Simon, D. (1993). DUMPS cattle carry a point mutation in the uridine monophosphate synthase gene. *Genomics*. (Vol. 16, pp. 241–244). <https://doi.org/10.1006/geno.1993.1165>
 181. Sell-Kubiak, E., Czarniecki, Ł., & Strabel, T. (2018). Challenges in inbreeding estimation of large populations based on Polish Holstein-Friesian cattle pedigree. *Journal of Applied Genetics*. (Vol. 59, pp. 313–323).
 182. Sewalem, G.J. Kistemaker, F. Miglior, & Van Doormaal, B.J. (2006). Analysis of inbreeding and its relationship with functional longevity in Canadian dairy cattle. *J.Dairy Sci.* (Vol. 89, Issue 6, pp. 2210-2216). [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72291-3](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72291-3)
 183. Shakhmurzov, M., Shevkhuzhev, A., Pogodaev, V., Yuldashbaev, Y., & Kherremov, S. (2021). Body types of Aberdeen Angus bulls and their relationship with meat production. In R.Z. Abdulkhalikov (Ed.), *E3S Web of Conferences* (Vol. 262, p. 02023). EDP Sciences. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202126202023>
 184. Sharma, R., Agarwal, A., Rohra, V.K., Assidi, M., Abu-Elmagd, M., & Turki, R.F. (2015). Effects of increased paternal age on sperm quality, reproductive outcome and associated epigenetic risks to offspring. *Reproductive Biology and Endocrinology*. (Vol. 13, pp. 1-20). <https://doi.org/10.1186/s12958-015-0028-x>
 185. Shen, J., Hanif, Q., Cao, Y., Yu, Y., Lei, C., Zhang, G., & Zhao, Y. (2020). Whole Genome Scan and Selection Signatures for Climate Adaption in Yanbian Cattle. *Front. Genet.* (Vol. 11, Issue 94). <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00094>
 186. Shuster, D.E., Kehrli, M.E.Jr., Ackermann, M.R., & Gilbert, R.O. (1992). Identification and prevalence of a genetic defect that causes leukocyte adhesion deficiency in Holstein cattle. *Proc Natl Acad Sci USA*. (Vol. 89, pp. 9225–9229). <https://doi.org/10.1073/pnas.89.19.9225>

187. Slate, J., David, P., Dodds, K.G., Veenvliet, B.A., Glass, B.C., Broad, T.E., & McEwan, J.C. (2004). Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: Theoretical expectations and empirical data. *Heredity*. (Vol. 93, pp. 255-265). <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.680048515254488>
188. Smith, G.C., Carpenter, J.L., Cross, H.R., Murphey, C.E., Abraham, H.C., Savell, J.W., Parrish, F.C.Jr., Davis, G.W., & Berry, B.W. (1985). Relationship of USDA marbling groups to palatability of cooked beef. *Journal of Food Quality*. (Vol. 7, Issue 4, pp. 289-308). <https://doi.org/10.1111/j.1745-4557.1985.tb01061.x>
189. Sobczuk-Szul, M., Mochol, M., Nogalski, Z., Pogorzelska-Przybyłek, P., & Momot, M. (2021). Fattening of Polish Holstein-Friesian × Limousin Bulls under Two Production Systems and Its Effect on the Fatty Acid Profiles of Different Fat Depots. *Animals*. (Vol. 11, p. 3078). <https://doi.org/10.3390/ani11113078>
190. Sorensen, K., Van den Broucke, S., Fullam, J., Doyle, G., Pelikan, J., Slonska, J., & Brand, H. (HLS-EU) (2012). Consortium Health Literacy Project European. Health literacy and public health: A systematic review and integration of definitions and models. *BMC Public Health*. (Vol. 12, Issue 80). <https://doi.org/10.1186/1471-2458-12-80>
191. Speed, D., & Balding, D.J. (2015). Relatedness in the post-genomic era: is it still useful?. *Nature Reviews Genetics*. (Vol. 16, Issue 1, pp. 33-44). doi: 10.1038/nrg3821
192. Strandén, I., Kantanen, J., Russo, I., Orozco-ter Wengel, P., & Bruford, M. (2019). Genomic selection strategies for breeding adaptation and production in dairy cattle under climate change. *Heredity*. (Vol. 123, pp. 307–317). <https://doi.org/10.1038/s41437-019-0207-1>
193. Sugimoto, M., Sasaki, S., Gotoh, Y., Nakamura, Y., Aoyagi, Y., Kawahara, T., & Sugimoto, Y. (2013). Genetic variants related to gap junctions and hormone secretion influence conception rates in cows. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. (Vol. 110, Issue 48, pp. 19495-19500). <https://doi.org/10.1073/pnas.1309307110>
194. Sumreddee, P., Toghiani, S., Hay, E.H., Ling, A., Agrrey, S.E., & Rekaya, R. (2018). PSXIV-32 Inbreeding depression in a Hereford beef cattle population using the pedigree and genomic information. *Journal of Animal Science*. (Vol. 96, Issue 3, p. 141). doi: 10.1093/jas/sky404.308

195. Sumreddee, P., Toghiani, S., Hay, E.H., Roberts, A., Aggrey, S.E., & Rekaya, R. (2019). Inbreeding depression in line 1 Hereford cattle population using pedigree and genomic information. *J. Anim. Sci.* (Vol. 97, Issue 1, pp. 1-18). <https://doi.org/10.1093/jas/sky385> 30304409
196. Sun, C., VanRaden, P., Cole, J., & O'Connell, J. (2014). Improvement of prediction ability for genomic selection of dairy cattle by including dominance effects. *PLoS ONE*. (Vol 9, Issue 8, p. e103934). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103934>
197. Taberlet, P., Valentini, A., Rezaei, H.R., Naderi, S., Pompanon, F., & Negrini, R. (2008). Are cattle, sheep and goats endangered species? *Mol Ecol.* (Vol. 17, pp. 275–284). <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03475.x>
198. Taussat, S., Saintilan, R., Krauss, D., Maupetit, D., Fouilloux, M.N., & Renand, G. (2019). Relationship between feed efficiency and slaughter traits of French Charolais bulls. *Journal of Animal Science.*(Vol. 97, Issue 6, pp. 2308-2319). Oxford University Press (OUP). <https://doi.org/10.1093/jas/skz108>
199. Terevinto, A., Saadoun, A., & Cabrera, M. C. (2020). From the fatty acid content perspective, is it healthier to eat a hindquarter or a forequarter cut? Angus steers in pasture or concentrate systems. *CyTA - Journal of Food.* (Vol. 18, Issue 1, pp. 698–703). <https://doi.org/10.1080/19476337.2020.1843543>
200. Thompson, J. M. (2004). The effects of marbling on flavour and juiciness scores of cooked beef, after adjusting to a constant tenderness. *Australian Journal of Experimental Agriculture.* (Vol. 44, Issue 7, pp. 645–652). <https://doi.org/10.1071/EA02171>
201. Thomsen, B., Horn, P., Panitz, F., Bendixen, E., & Petersen, A.H., Holm, L.E. (2006). A missense mutation in the bovine SLC35A3 gene, encoding a UDP-N-acetylglucosamine transporter, causes complex vertebral malformation. *Genome Res.* (Vol. 16, pp. 97–105). doi: 10.1101/gr.3690506
202. Toro, A., Nieto, B., & Salgado, C. (1988). A note on minimization of inbreeding in small-scale selection programmes. *Livest. Prod. Sci.* (Vol. 20, Issue 4, pp. 317-323).
203. Toro-Ospina, A.M., Herrera Rios, A. C., Pimenta Schettini, G., Vallejo Aristizabal, V.H., Bizarria dos Santos, W., Zapata, C. A., & Ortiz Morea, E. G. (2022). Identification of Runs of Homozygosity Islands and Genomic

- Estimated Inbreeding Values in Caqueteno Creole Cattle (Colombia). *Genes*. (Vol. 13, Issue 7, p. 1232). doi.org/10.3390/genes13071232
204. Trigo, B.B. (2021). Variants at the ASIP locus contribute to coat color darkening in Nellore cattle. *Genet. Sel. Evol.* (Vol. 53, p. 40). <https://doi.org/10.1186/s12711-021-00633-2> 33910501
 205. Ugnivenko, A., & Tokar, U. (2017). Patterns of fat tissue distribution and peculiarities of internal organs in bulls that grow with different growth rates. *Ukrainian Journal of Ecology*, (Vol. 7, Issue 4, p. 106-110). DOI: 10.15421/2017_92
 206. Ugnivenko, A., Getya, A., Nosevych, D., Antoniuk, T., Kruk, O., Slobodyanyuk, N., Ivaniuta, A., Omelian, A., Gryshchenko, S., & Israelian, V. (2022c). The study of “muscle eye” in bulls of Ukrainian black-spotted dairy-meat breed as a factor in improving the properties of meat products. In *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences* (Vol. 16, pp. 519–529). HACCP Consulting. <https://doi.org/10.5219/1762>
 207. Ugnivenko, A., Kos, N., Nosaevych, D., Mushtruk, M., Slobodyanyuk, N., Zasukha, Y., Otchenashko, V., Chumachenko, I., Gryshchenko, S., & Snizhko, O. (2022). The yield of adipose tissue and by-products in the course of the slaughter of inbred and outbred bulls of the Ukrainian beef breed. *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences*. (Q – 2). (Vol. 16, pp. 307–319). <https://doi.org/10.5219/1758>
 208. Ugnivenko, A., Kruk, O., Nosevych, D., Antoniuk, T., Kryzhova, Y., Gruntovskyi, M., Prokopenko, N., Yemtcev, V., Kharsika, I., & Nesterenko, N. (2023). The expressiveness of meat forms of cattle depends on the content of adipose tissue under the skin and between the muscles. In *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences* (Vol. 17, pp. 358–370). HACCP Consulting. <https://doi.org/10.5219/1869>
 209. Ugnivenko, A., Nosevych, D., & Antoniuk, T. (2022b). Topical issues of the development of veterinary medicine and breeding technologies “Izdevnieciba “Baltija Publishing” (Riga, Latvia). (P. 405-456). <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-258-6-12>
 210. Ugnivenko, A., Nosevych, D., Antoniuk, T., Chumachenko, I., Ivaniuta, A., Slobodyanyuk, N., Kryzhova, Y., Rozbytska, T., Gruntovskyi, M., & Marchyshyna, Y. (2022a). Manifestation of living and post-slaughter traits of productivity in inbred and outbred bull calves of Ukrainian meat cattle breed.

- Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences. (Vol. 16, pp. 356–366). <https://doi.org/10.5219/1769>
211. Ugnivenko, A., Slobodyanyuk, N., Shtonda, O., Antoniuk, T., & Pylypchuk, O. (2021). Influence of the Features of weight gain age and Direction of breed productivity on the quality parameters of beef. *Journal Food Sciences and Technology*. (Vol. 11, Issue 1, pp. 108-116). National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine. <https://doi.org/10.15673/fst.v15i1.1963>
 212. Ugnivenko, A.N. (2018). Effect on inbreeding of Ukrainian Beef breed. *Ukrainian Journal of Ecology*. (Vol. 8, Issue 1, pp. 596-600). doi: 10.1542/2017-254. <http://www.ois.mdpu.org.ua/index.php/biol/article/view/-254>
 213. Ujan, J. A., Zan, L. S., Ujan, S. A., Adoligbe, C., & Wang, H. B. (2011). Back fat thickness and meat tenderness are associated with a 526 T→A mutation in the exon 1 promoter region of the MyF-5 gene in Chinese *Bos taurus*. *Genetics and Molecular Research*, (Vol. 10, Issue 7, pp. 3070-3079). <http://dx.doi.org/10.4238/2011.December.12.6>
 214. Upadhyay, M., Bortoluzzi, C., Barbato, M., Ajmone-Marsan, P., Colli, L., & Ginja, C., (2019). Deciphering the patterns of genetic admixture and diversity in southern European cattle using genome-wide SNPs. *Evol Appl*. (Vol. 12, Issue 5, pp. 951–963). <https://doi.org/10.1111/eva.12770>
 215. VanRaden, P.M., Olson, K.M., Null, D.J., & Hutchison, J.L. (2011). Harmful recessive effects on fertility detected by absence of homozygous haplotypes. *J. Dairy Sci*. (Vol. 94, pp. 6153-6161). <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4624> 22118103
 216. VanRaden, P. & Miller, R. (2006). Effects of non-additive genetic interactions, inbreeding, and recessive defects on embryo and fetal loss by seventy days. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 89, pp. 2716–2721). [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72347-5](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72347-5)
 217. VanRaden, P., Olson, K., Wiggan, G., Cole, J., & Tooker, M. (2011a). Genomic inbreeding and relationships among Holsteins, Jerseys, and Brown Swiss. *Journal of Dairy Science*. (Vol. 94, pp. 5673–5682). <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4500>
 218. Vavrisinova, K., Hozakova, K., Bucko, O., Hascik, P., & Juhas, P. (2019). The Effect of the Slaughter Weight on Carcass Composition, Body Measurements and Veal Quality of Holstein Calves. In *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* (Vol. 67, Issue 5, pp.

- 1235-1243). Mendel University Press.
<https://doi.org/10.11118/actaun201967051235>
219. Vergeer, P., Wagemaker, N., & Ouborg, N.J. (2012). Evidence for an epigenetic role in inbreeding depression. *Biol. Lett.* (Vol. 8, pp. 798-801). doi:10.1098/rsbl.2012.0494
 220. Verrier, E., Colleau, J.J., & Foulley, J.L. (1993). Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. *Theor. Appl. Genet.* (Vol. 87, Issue 4, pp. 446-454). <https://doi.org/10.1007/BF00215090>
 221. Wall, E., Brotherstone, S., Kearney, J.F., Woolliams, J.A., & Coffy, M.P. (2005). Impact of nonadditive genetic effects in the estimation of breeding values for fertility and correlated traits. *J.Dairy Sci.* (Vol. 88, Issue 1, pp. 376-385). [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)72697-7](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)72697-7)
 222. Wang, J., Hill, W.G., Charlesworth, D., & Charlesworth, B. (1999). Dynamics of inbreeding depression due to deleterious mutations in small populations: mutation parameters and inbreeding rate. *Genet. Res.* (Vol. 74, Issue 2, pp. 165-178). <https://doi.org/10.1017/S0016672399003900>
 223. Weigel, K., & Lin, S. (2000). Use of computerized mate selection programs to control inbreeding of Holstein and Jersey cattle in the next generation. *Journal of Dairy Science.* (Vol. 83, pp. 822–828). [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(00\)74945-9](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(00)74945-9)
 224. Weller, J.I., Feldmesser, E., Golik, M., Tager-Cohen, I., Domochofsky, R., Alus, O., Ezra, E., & Ron, M. (2004). Factors affecting incorrect paternity assignment in the Israeli Holstein population. *J. Dairy Sci.* (Vol. 87, pp. 2627-2640). [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73389-5](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73389-5) 15328288
 225. Wellmann, R., & Bennewitz, J. (2019). Key genetic parameters for population management. *Frontiers in Genetics.* (Vol. 10, p. 667). 10.3389/fgene.2019.00667
 226. Wientjes, Y.C.J., Veerkamp, R.F., & Calus, M.P.L. (2013). The effect of linkage disequilibrium and family relationships on the reliability of genomic prediction. *Genetics.* (Vol. 193, pp. 621-631). 10.1534/genetics.112.146290
 227. Willham, R. L. (1972). The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *Journal of Animal Science.* (Vol. 35, Issue 6, pp. 1288-1293). [doi: 10.2527/jas1972.3561288x](https://doi.org/10.2527/jas1972.3561288x)

228. Willis, M., & Wilson, A. (1974). Factors affecting birth weight of Santa Gertrudis calves. *Animal Production* (Vol. 18, Issue 3, pp. 231-236). <https://doi.org/10.1017/S0003356100022406>
229. Wilmot, H., Druet, T., Hulsege, I., Gengler, N., & Calus, M.P.L. (2023). Estimation of inbreeding, between-breed genomic relatedness and definition of sub- populations in red-pied cattle breeds. *Animal*. (Vol. 17., Issue 5, p. 100793). doi.org/10.1016/i.animal.2023.100793
230. Wright, S. (1922). Coefficients of inbreeding and relationship. *The American Naturalist*. (Vol. 56. Issue 645: pp. 330-338).
231. Yamada, T., Kamiya, M., & Higuchi, M. (2020). Fat depot-specific effects of body fat distribution and adipocyte size on intramuscular fat accumulation in Wagyu cattle. *Animal Science Journal*. (Vol. 91, Issue 1). e13449. <https://doi.org/10.1111/asj.13449>
232. Zhang, Q., Guldbrandsen, B., Bosse, M., Lund, M.S., & Sahana, G. (2015). Runs of homozygosity and distribution of functional variants in the cattle genome. *BMC Genomics*. (Vol. 16, Issue 1, p. 542). <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1715-x>
233. Zhao, G.Y., Zhang, T.L., Liu, Y.Q., Wang, Z.Z., Xu, L., Zhu, B., Gao, X., Zhang, L.P., Gao, H.J., & Liu, G.E. (2020). Genome-Wide Assessment of Runs of Homozygosity in Chinese Wagyu Beef Cattle. *Animals*. (Vol. 10, Issue 8, p. 1425). doi: 10.3390/ani10081425
234. Zhu, Y., Hamill, R. M., Mullen, A. M., Kelly, A. L., & Gagaoua, M. (2023). Molecular mechanisms contributing to the development of beef sensory texture and flavour traits and related biomarkers: Insights from early post-mortem muscle using label-free proteomics. *Journal of Proteomics*. (Vol. 286, p. 104953). <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2023.104953>
235. Альтшулер, В.Е., Борисенко, Е.Я., & Поляков, А.Н. (1935). Гомо- и гетерозиготность как факторы жизнеспособности и продуктивности. *Биологический журнал*. Том IV.
236. Багрий, Б.А. & Доротюк, Э.Н. (1979). Племенная работа в мясном скотоводстве. – М.: «Колос». – 272 с.
237. Бич, А.И. & Сакса, Е.И. (1987). Эффективность разных вариантов подбора при совершенствовании стада чёрно-пестрого скота // Тезисы докладов V съезда Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. – М. – Т. III. – С. 27-28.

238. Богданов, Е.А. (1922). Как можно ускорить совершенствование и создание племенных стад (разведение по линиям). – М.: «Государственное издательство». – 245 с.
239. Богданов, Е.А. (1938). Как можно ускорить совершенствование и создание стад и пород (разведение по линиям). М.: «Сельхозиздат». – 231 с.
240. Буркат, В.П., Зубець, М.В., Кругляк, А.П. (1996.) Роль коротких ліній у генетичному поліпшенні української червоно-рябої породи // Науково-виробничий бюлетень “Селекція”. – К.: “Укрплемоб’єднання”, – Ч. 3. – С. 29-36.
241. Вишневский, С.М. & Белоусов, А.М. (1985). Характеристика абердин-ангусского племенного молодняка, полученного от различных вариантов подбора // Совершенствование существующих и создание новых пород и типов мясного скота. – Оренбург, – С. 45-48.
242. Вінничук, Д.Т. (1997). М’ясне скотарство: аспекти галузі // Тваринництво України. — № 4. – С. 15.
243. Владимирская, Е.М. (1966.) Пути регуляции пола животных. – К.: «Урожай», – 92 с.
244. Глембоцкий, Я.Л. (1977). Проблема инбридинга в условиях интенсификации животноводства. Использование инбридинга в животноводстве. – М.: «Наука». – С. 3-20.
245. Гнатюк, М. А. & Гнатюк, С.І. (2015). Вплив спорідненого парування на ознаки молочної продуктивності. Вісник Сумського НАУ. Серія «Тваринництво»: Випуск 6 (№ 28) – С. 19 – 23.
246. Дарвин, Ч. (1939). Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире // Под ред. Н.И. Вавилова. – М.: «Сельхозиздат», – 339 с.
247. Дмитраш, Н.А. с сотр. (1981). Каталог оцененных быков мясного направления продуктивности / Под общ. ред. А.М. Окопного. – К.: Поліграф-книга. – 65 с.
248. Дунаи, А. (1982). Создание и комбинирование специализированных отцовских и материнских линий в мясном скотоводстве. – М.: «Колос», – С. 117-125.
249. Егиазарян, Г.А. (1983). Оценка и отбор коров по плодовитости: автореф. дис... канд. с.-х. наук: 06.02.04 / НИИЖ Л И П УССР / – Харьков,— 21 с.

250. Зубець, М. В., Буркат, В. П., Єфіменко, М. Я., & Полупан, Ю. П. (2001). Генетика і селекція у скотарстві. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. С. 181-198.
251. Иванов, М.Ф. (1949). Избранные сочинения // Под ред. Л.Л. Гребня – М.: «Сельхозиздат», – Т. 1. – 471 с.
252. Иванов, М.Ф. (1957.) Экспериментальные работы по разведению овец, выведению новых пород и их совершенствованию. Избранные сочинения. – М.: «Государственное издательство с.-х. литературы», – Т. 1. – 415 с.
253. Иванова, О.А. (1969.) Генетические основы разведения по линиям // Генетические основы селекции животных. – М.: «Наука». – С. 162–207.
254. Иогансон, И., Рендель, Я., & Граверт, О. (1970). Генетика и разведение домашних животных. – М.: «Колос», – 351 с.
255. Кипяткова, Н.А., & Примакин, П.П. (1974). Воспроизводительная способность инбредных и аутбредных коров // Тр. Всесоюз. ин-та заочного образования. – М.: – Вып. 84. – С. 47–50.
256. Кисловский, Д.А. (1965). Избранные сочинения. – М.: «Колос», – 535 с.
257. Киттэ, Е. & Поли, Ж. (1957). Современны́е взгляды и методы разведения // Труды VI Международного конгресса по животноводству. – М.: Издательство иностранной литературы. – Ч. 3. – С.249–277.
258. Колесник, М.М. (1960). Метод модельних відхилень у визначенні типів конституції тварин за будовою тіла // Збірник наукових праць / УСГА. – Київ, – Том. XII. – Вип. I. – С. 64-84.
259. Колісник О.І., Угнівенко А.М., Антонюк Т.А., Прудніков В.Г. М'ясна продуктивність великої рогатої худоби: Монографія. К.: ЦП «Компринт». 2018. 429 с.
260. Колышкина, Н.С. & Бибикова, Э.И. (1984). Селекционное значение доминирования и сверхдоминирования при разведении линий и семейств // Методики научных исследований по селекции в скотоводстве. – К.: МСХУРСР. – Ч. 1. – С. 114–123.
261. Костенко, А.И., Сирацький, И.З., & Меркушин, В.В. (1994). Инбридинг и племенная ценность быков-производителей // Цитология и генетика. – – Вып. 28. – № 1. – С. 54 – 59.
262. Кравченко, М.А., Угнівенко, А.М., Лисенко, М.М., & Кудре, Г.Д. (1987). Продуктивність тварин основних генетиологічних груп колгоспу ім. Постишева. Вісник с.-г. науки. – № 1. – С. 49 – 51.

263. Кравченко, Н.А. & Майборода, Н.Н. (1968). Техника вычисления коэффициентов инбридинга и генетического сходства. Цитология и генетика. — Т. 11. — № 2. — С. 104 – 108.
264. Кравченко, Н.А. (1957). Племенной подбор. — Изд. 2-е. — М.: «Сельхозгиз». — 399 с.
265. Кравченко, Н.А. (1967). Подбор и разведение по линиям. Племенное дело в скотоводстве. — М.: «Колос», — С. 51-62.
266. Кравченко, Н.А. (1973). Разведение сельскохозяйственных животных. — Изд. 2-е. — М.: «Колос», — 486 с.
267. Кравченко, Н.А., & Недокус, И.М. (1975). Кианский скот и его помеси с серой украинской породой. Животноводство. - №5.- С.26 -28.
268. Крючков, В.О. (1985). Работа по созданию заводских линий в племенных хозяйствах центрального и северного Казахстана. Технология племенного мясного скотоводства / Под ред. А.В. Черкаева. — Л.: «Агропромиздат»,— С. 134 – 139.
269. Кулешов, П.Н. (1947). Теоретические работы по племенному животноводству. — М.: «Сельхозгиз», — 223 с.
270. Ланина, А.В., & Крючков, В.Д. (1982). Скороспелость и великорослость казахской белоголовой породы. Пути повышения эффективности животноводства в Казахстане. — Алма-Ата, — С. 40 – 45.
271. Лэсли, Д.Ф. (1982). Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. — М.: «Колос», — 392 с.
272. Лютиков, К.М. (1953). Результаты инбридинга и аутбридинга на примере бестужевской породы крупного рогатого скота. Журнал общей биологии. — Т. 14. — №2 — С. 140 – 166.
273. Марченко, Г.Г. (1987). Распределение генетического материала предка среди инбредных потомков крупного рогатого скота и свиней. Сельскохозяйственная биология. — № 8. — С. 71 – 75.
274. Марченко, О.М. (1995). Застосування інбридингу для виведення нових порід. Матеріали доповідей науково-практичної конференції “Теоретичні й практичні аспекти породоутворювального процесу у молочному та м’ясному скотарстві” — К.: Асоціація “Україна”, — С. 184 – 188.
275. Меркурьева, Е.К. (1970). Биология в селекции и генетике с.-х. животных. — М.: «Колос», 423 с.

276. Миниш, Г., & Фокс, Д. (1986). Производство говядины в США: мясное скотоводство. Перевод с английского Мишихи О.В. Под ред. А.В. Черкаева. – М.: «Агропромиздат», – 478 с.
277. Носевич, Д.К. (2006). Удосконалення методів селекції самиць української м'ясної породи великої рогатої худоби: автореф. дис... канд. с.-г. наук: 06.02.01 / Національний аграрний університет. – К.: – 18 с.
278. Нуржанов, Э.К. (1986). Влияние инбридинга на молочную продуктивность и воспроизводительные способности коров. Животноводство. — №7. – С. 22 – 23.
279. Овсянников, А.И. (1962). Закон Дарвина о действии перекрёстного оплодотворения и самоопыления в животноводстве. Агробиология. – №2. – С. 299 – 304.
280. Овсянников, А.И. (1969). Методы выведения пород с.-х. животных. – Алма-Ата. «Наука», – С. 295 – 307.
281. Олейник, Л.А. (1975). Варианты инбридинга при работе с линией и семействами в заводском стаде и его иммунологическая характеристика. автореф. дис... канд. с.-х. наук: 06.02.01. – Киев. – 26 с.
282. Пабат, В.О., Угнівенко, А.М., & Вінничук, Д.Т. (1997). М'ясне скотарство України. – К.: «Аграрна наука», – 312 с.
283. Петренко, І.П. (1999). До теорії консолідації порід у скотарстві. Розведення і генетика тварин. Вип. 31-32. – С. 185-189.
284. Петренко, І.П., Зубець, М.В., Вінничук, Д.Т., & Петренко, І.П. (1997). Генетико-популяційні процеси при розведенні тварин. – К.: «Аграрна наука», – 472 с.
285. Петухов, В.Л., & Эрнст, Л.К. (1989). Генетические основы селекции с.-х. животных. – М.: «Агропромиздат», 411 с.
286. Пешук, Л. (1999). Пути повышения продуктивности красного молочного скота // Молочное и м'ясної скотоводство. № 6. – С. 17 – 20.
287. Племб, Ч.С. (1913). Типы и породы сельскохозяйственных животных. – С.Петербург. – 559 с.
288. Плохинский, Н.П. (1969). Руководство по биометрии для зоотехников. – М.: «Колос», 256 с.
289. Прахов, Л.П., Лушников, И.В., Саввина, Д.Г., Доротюк, Э.Н., Легошин, Г.П., Лукаш, В.П., Петрушко, С.А., Гамарник, Н.Г., Заднепрятский, И.П., & Белоусов, А.М. (1990). Оценка быков мясных пород по качеству потомства и испытание бычков по интенсивности роста, живой массе,

- мясным формам (методические рекомендации). – М.: ВО «Агропромиздат», – 16 с.
290. Примакин, И.П. (1977). Влияние инбридинга на оплодотворяемость молочных коров. Тр. Всесоюз. с.-х. ин-та заочного образования. – М.: - Вып. 130. – С. 59 – 63.
291. Ранделин, А.В. (1977). Воспроизводительная способность быков при различных методах подбора. Бюл. ВНИИ разведения и генетики с.-х. животных. – Вып. 22. – С. 3-11.
292. Розсоха, В.І., & Тур, Г.М. (1996). Використання імуногенетичних маркерів при тісному інбридингу // Тезиси докладов II міжнародної конференції «Молекулярно-генетическіе маркери животиных». – К.: Аграрна наука, – С. 71.
293. Свечин, К.Б., Тимченко, А.Г., Невмержицький, В.Я. (1974). Племенной завод абердин-ангусского скота и перспективы его развития. Теория и практика использования импортного скота мясных пород: Сб. науч. тр. / УСХА. – К.: – Вып. 134. – С. 25 – 40.
294. Сірокуров, В.М., Харчук, І.Т., & Олійник, А.А. (1975). Вплив інбридингу на ріст телиць і молочну продуктивність корів. Племінна справа і біологія розмноження сільськогосподарських тварин. – К.: «Урожай». Вип. 7. – С. 15-20.
295. Снэпп Р. (1956). Мясное скотоводство. – М.: «Иностранная литература», 699 с.
296. Солдатов, А.П. (1984). Использование инбридинга при совершенствовании пород крупного рогатого скота и свиней: Тр. ВСХИЗО. – М.: - С. 14 – 22.
297. Солдатов, А.П., Русанова, Г.Е. (1978). Наследственность и повторяемость показателей воспроизводства у крупного рогатого скота. Животноводство. - № 11. – С. 72 – 73.
298. Сперанский, А.Т. (1971). Использование инбредных производителей в селекции скота швицкой породы: Автореф. дисс... канд. с.-х. наук: 06.550 / Всесоюз. с.-х. ин-т заочн. обр. – М.: – 23 с.
299. Ткачук, В. М. (2000). Індекс м'язової тканини як критерій оцінки м'ясності тварин. Науковий вісник Національного аграрного університету. — Вип. 21. – С. 106–111.
300. Угнивенко, А.Н. (2015). Молочность мясных коров в зависимости от типа подбора родителей. Зоотехническая наука Беларуси. Сборник

- научных трудов Республиканского унитарного предприятия «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по животноводству. Жодино, – Том 50. – Часть 1. – С. 172 – 179.
301. Угнівенко А. М. Морфологічний склад туш бичків української м'ясної породи за різної вираженості м'ясних форм. Вісник Сумського НАУ. 2015. Вип. 6 (28). С. 157-160.
302. Угнівенко А. М. Ознаки забою бичків української м'ясної породи за різної вираженості м'ясних форм. Зб. наук. праць Білоцерківського НАУ. 2015а. № 1 (116). С. 131-135.
303. Угнівенко А.М. (1994). Українська м'ясна порода великої рогатої худоби. (брошура). – К.: «Київська правда», - 78 с.
304. Угнівенко, А.М. (1995). Використання спорідненого розведення при створенні української м'ясної породи. Селекція та відтворення української м'ясної породи. Праці Дослідної станції м'ясного скотарства «Ворзель». – К.: Т. 1. – С. 57 – 77.
305. Угнівенко, А.М. (1999). Селекційні методи створення і удосконалення української м'ясної породи великої рогатої худоби: Автореф. дис...доктора с.-г. наук: 06.02.01/ НАУ. – К., – 38 с.
306. Угнівенко, А.М. (2000). Наукове обґрунтування селекційних методів удосконалення української м'ясної породи великої рогатої худоби. Аграрна наука і освіта. — № 1. – С. 97 – 103.
307. Угнівенко, А.М. (2002). Діловий вихід потомків до відлучення і собівартість приросту м'ясної худоби . Тваринництво України. – №4. – С. 13-14.
308. Угнівенко, А.М. (2005). Проблеми, пов'язані з внутрішньолінійним розведенням худоби української м'ясної породи // Розведення і генетика тварин. Міжвідомчий тематичний науковий збірник. Матеріали наукової дискусії «Розведення сільськогосподарських тварин за лініями». К.: «Аграрна наука», – Вип. 38. С. 199 – 205.
309. Угнівенко, А.М. (2009). Селекція великої рогатої худоби м'ясних порід. Монографія. – К: «Київська правда» - 206 с.
310. Угнівенко, А.М. (2012). Обґрунтування методів підбору м'ясної великої рогатої худоби. Біоресурси і природокористування.– Т. 4. - № 1-2. – С. 94 – 100.
311. Угнівенко, А.М., Антонюк, Т. А., Коропеч, Л.А., Носевич, Д.К., Себа, М.В., & Повозніков, М.Г. (2010). Практикум із спеціалізованого

- м'ясного скотарства. Навч. посібник [для студентів ВНЗ, які навч. за напрямом підготовки «Технологія вир. прод. твар.»]: За ред. А.М. Угнівенка. – К.: «Аграрна освіта», – 265 с.
312. Угнівенко, А.М., Колісник, О.І., & Кос, Н.В. (2020). М'ясне скотарство: Підручник. – К.: «ЦП Компринт», – 536 с.
313. Угнівенко, А.М., Колісник, О.І., & Носевич, Д.К. (2021). Наукові і практичні основи підбору батьків у спеціалізованому м'ясному скотарстві: Монографія. – К.: ЦП «Компринт». – 400 с.
314. Угнівенко, А.М., Коропець, Л.А., & Демчук, С.Ю. (2017). Наукові засади відтворення поголів'я / Монографія / – К.: «ЦП Компринт», – 400 с.
315. Угнівенко, А.М., Коропець, Л.А., & Носевич, Д.К. (2008). Українська м'ясна порода великої рогатої худоби. Монографія. – К.: «Київська правда». – 130 с.
316. Угнівенко, А.М., Петренко, С.М., Носевич, Д.К., & Токар, Ю.І. (2016). Наукові основи розвитку м'ясного скотарства в Україні. Монографія. – К.: «Компринт». – 330 с.
317. Харчук, И.Т. (1972). Результаты использования инбридинга при разведении чёрно-пёстрого скота Украины. Автореф. дис...канд.. с.-х. наук. – К.: – 28 с.
318. Харчук, И.Т. (1973). Влияние инбридинга на продолжительность хозяйственного использования коров. Племенное дело и биология размножения с.-х. животных. – К.: «Урожай». – Вып. 4. – С. 19 – 21.
319. Черкаев, А.В. (1984). Современные тенденции в селекции мясного скота. Селекционно-генетические и физиологические основы повышения продуктивности крупного рогатого скота: Труды / ВАСХИЗО. – М.: – С. 36-42.
320. Черкаев, А.В. (1989). Актуальные вопросы развития мясного скотоводства. Зоотехния. – № 5. – С. 2-10.
321. Шевченко, Д.И. & Шевченко, Н.И. (1978). Особенности развития жировой ткани у абердин-ангусского и белоголового украинского скота в условиях сходного кормления. Выращивание крупного рогатого скота на мясо. Научные труды УСХА. – Вып. 218. Труды опытной станции мясного скотоводства. – Т. IX. – С. 42-46.
322. Шевченко, Н.И. (1968). Жировая ткань крупного рогатого скота на некоторых этапах онтогенеза. Научные основы производства говядины.

- Труды опытной станции мясного скотоводства УСХА. – К.: – Т. 11. – С. 79-83.
323. Шульженко, И.Ф. & Невмержицкий, В.Я. (1971). Оценка быков абердин-ангусской породы по потомству, интенсификации производства говядины. Труды Опытной станции мясного скотоводства УСХА. – К.: Том 3. – С. 28-31.
324. Щеглачев, Н.Д. (1983). Инбридинг и его использование при совершенствовании чёрно-пёстрого скота. Пути совершенствования племенных и продуктивных качеств крупного рогатого скота: Тр. / ВСХИЗО. – М. – С. 102 – 105.
325. Эйсер, Ф.Ф. (1965). Некоторые вопросы изучения наследственности у сельскохозяйственных животных. Животноводство. – №11. – С. 15 – 20.

Д.К. Носевич, О.П. Крук, А.М. Угнівенко, О.І. Колісник

НАУКОВІ ТА ПРАКТИЧНІ ОСНОВИ ВИКОРИСТАННЯ ІНБРИДИНГУ У М'ЯСНОМУ СКОТАРСТВІ

Видавець ФОП Ямчинський О.В.

03150, Київ, вул. Предславинська, 28

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру
суб'єкта видавничої справи ДК № 6554 від 26.12.2018 р.

Формат 60×84/16. Наклад 200 при. Ум. др. арк. 14,5. Зам. №. 557.

Виготовлювач ТОВ «ЦП «КОМПРИНТ»

03150, Київ, вул. Предславинська, 28

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру
суб'єкта видавничої справи ДК № 4131 від 04.08.2011 р.