

УДК 575.113:599:636

DOI <https://doi.org/10.32782/2226-0099.2026.148.1.40>

ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ТА ІЗОФЕРМЕНТНИЙ СПЕКТР ЧЕРВОНО-РЯБИХ ГОЛШТИНІВ

Боднарук В.Є. – к.б.н.,

старший викладач кафедри генетики і розведення тварин,
Львівський національний університет ветеринарної медицини
та біотехнологій імені С. З. Гжицького

orcid.org/0000-0001-8289-4914

Кропивка Ю.Г. – к.б.н.,

завідувач кафедри генетики і розведення тварин, доцент,
Львівський національний університет ветеринарної медицини
та біотехнологій імені С. З. Гжицького

orcid.org/0000-0002-4654-0147

Жмур А.Й. – старший викладач кафедри генетики і розведення тварин,

Львівський національний університет ветеринарної медицини
та біотехнологій імені С. З. Гжицького

orcid.org/0000-0003-4202-3561

Високий рівень комерціалізації в Україні спричинив зростання поголів'я великої рогатої худоби імпортних порід, зокрема червоно-рябих голштинів. Для скорочення тривалості селекційного процесу та ефективного використання генетичного потенціалу необхідно досліджувати генетичну структуру породи, особливості її спадковості та метаболічні характеристики.

Одним із ключових напрямів досліджень є використання молекулярно-генетичних маркерів, що дають змогу визначити закономірності генетичної мінливості, взаємозв'язок окремих генів із продуктивними характеристиками та адаптивними ознаками. Виявлення генетико-біохімічних систем, пов'язаних із породоутворенням і мінливістю морфо-фізіологічних ознак, сприяє розробці ефективних методів ранньої діагностики та добору тварин із бажаними характеристиками продуктивності.

Об'єктом дослідження були еритроцити та плазма крові. Аналіз проводили методом електрофоретичного розділення білків та ферментів у 13% крохмальному гелі. Досліджували п'ять генетико-біохімічних систем: трансферин, амілазу-1, церулоплазмін, гемоглобін і пуриннуклеозидфосфорилазу. Обробку отриманих даних здійснювали за допомогою програми "BIOSYS".

Генетична структура червоно-рябих голштинів має специфічні особливості. Локус трансферину (Tf) характеризується гетерозиготністю 0,729 і перебуває у стані рівноваги ($P = 0,104$). Найпоширенішим є алель Tf A (0,438), тоді як Tf D2 (0,333) типовий для м'ясних порід. Локус амілази-1 (Am-1) неврівноважений, з рівними частотами алелів Am-1 B та Am-1 C (0,500) і гетерозиготністю 31,8%.

Церулоплазмін (Cp) також неврівноважений ($P = 0,041$), що характерно для багатьох порід великої рогатої худоби. Частота алеля Cp A становить 0,489, а Cp B – 0,511. Гемоглобін виявився мономорфним: у всіх досліджуваних тварин спостерігався генотип Hb-AA. Пуриннуклеозидфосфорилаза (PN) за характером поліморфізму не демонструє суттєвих відмінностей порівняно з іншими молочними породами: частота PN L – 0,872, PN H – 0,128, гетерозиготність – 0,225. Середня гетерозиготність за локусами становить 14,8%, що нижче, ніж у м'ясних порід, але вище, ніж у симентальської.

Зазалом, генетична структура червоно-рябих голштинів є унікальною та відрізняється від м'ясних і комбінованих порід, особливо за локусами амілази-1 і церулоплазміну.



© Боднарук В.Є., Кропивка Ю.Г., Жмур А.Й., 2026

Стаття поширюється на умовах ліцензії відкритого доступу CC BY 4.0

Виявлені алельні співвідношення та органоспецифічний ізоферментний спектр ферментів (LDH, MDH, ME, PN) є важливими маркерами для подальших генетичних і селекційних досліджень.

Ключові слова: генетична структура, генетичні маркери, трансферин, церулоплазмін, пуриннуклеозидфосфорилаза, ізоферментний спектр, гемоглобін, лактатдегідрогеназа, малатдегідрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегідрогеназа.

Bodnaruk V. Y., Kropyvka Yu. G., Zhmur A. J. Genetic structure and isoenzyme spectrum of Red-and-White Holsteins

The high level of commercialization in Ukraine has led to an increase in the population of imported cattle breeds, particularly Red-and-White Holsteins. To shorten the duration of the selection process and optimize the use of genetic potential, it is necessary to study the breed's genetic structure, inheritance patterns, and metabolic characteristics.

One of the key research areas is the use of molecular genetic markers, which allow the identification of genetic variability patterns, associations between specific genes and productivity traits, as well as adaptive characteristics. The identification of genetic and biochemical systems associated with breed formation and the variability of morphophysiological traits contributes to the development of effective early diagnostic methods and the selection of animals with desirable productivity characteristics.

The study involved erythrocytes and blood plasma. The analysis was conducted using electrophoretic separation of proteins and enzymes in a 13% starch gel. Five polymorphic loci were studied: transferrin, amylase-1, ceruloplasmin, hemoglobin, and purine nucleoside phosphorylase. The obtained data were processed using the "BIOSYS" program.

The genetic structure of Red-and-White Holsteins exhibits specific characteristics. The transferrin (Tf) locus has a heterozygosity of 0.729 and remains in equilibrium ($P = 0.104$). The most common allele is Tf A (0.438), whereas Tf D2 (0.333) is more typical for beef breeds. The amylase-1 (Am-1) locus is unbalanced, with equal allele frequencies of Am-1 B and Am-1 C (0.500) and a heterozygosity of 31.8%.

Ceruloplasmin (Cp) is also unbalanced ($P = 0.041$), a characteristic observed in many cattle breeds. The allele frequency of Cp A is 0.489, while Cp B is 0.511. Hemoglobin was found to be monomorphic, with all studied animals exhibiting the Hb-AA genotype. Purine nucleoside phosphorylase (PN) does not differ substantially from other dairy breeds in terms of polymorphism: PN L frequency is 0.872, PN H is 0.128, and heterozygosity is 0.225. The average heterozygosity across loci is 14.8%, lower than in beef breeds but higher than in Simmental cattle.

Overall, the genetic structure of Red-and-White Holsteins is unique and distinct from beef and dual-purpose breeds, particularly in the amylase-1 and ceruloplasmin loci. The identified allele distributions and organ-specific isoenzyme spectrum of enzymes (LDH, MDH, ME, PN) serve as important markers for further genetic and selection research.

Key words: genetic structure, genetic markers, transferrin, ceruloplasmin, purine nucleoside phosphorylase, isoenzyme spectrum, hemoglobin, lactate dehydrogenase, malate dehydrogenase, glucose-6-phosphate dehydrogenase.

Актуальність теми дослідження. Забезпечення населення молоком та молочними продуктами відповідно до медичних норм є важливою складовою продовольчої безпеки держави. У сучасних умовах розвитку аграрного сектору України молочне скотарство зазнає значних труднощів, зумовлених як економічними чинниками, так і наслідками воєнних дій, що призвели до скорочення поголів'я великої рогатої худоби та втрати частини племінних ресурсів [1].

Разом з тим, галузь характеризується зростанням рівня інтенсифікації виробництва та орієнтацією на використання високопродуктивних порід, серед яких провідне місце займає голштинська порода. Активне її використання у селекційних програмах сприяло підвищенню молочної продуктивності, однак зумовило необхідність поглибленого вивчення генетичної структури та особливостей метаболізму тварин з метою ефективного використання їх генетичного потенціалу [2].

У зв'язку з цим особливої актуальності набувають дослідження генетичного поліморфізму та ізоферментних систем, які дозволяють оцінити біологічні

особливості породи, встановити зв'язок між генотипом і продуктивністю та удосконалити селекційний процес у молочному скотарстві.

Постановка проблеми. Незважаючи на активне впровадження інтенсивних технологій у молочному скотарстві України та широке використання високопродуктивних порід, зокрема голштинської, низка важливих наукових і практичних питань залишається недостатньо вирішеною. Зокрема, процеси голштинізації вітчизняного поголів'я, які охоплюють переважну більшість популяцій великої рогатої худоби, супроводжуються змінами генетичної структури тварин, що потребує системного дослідження та контролю [1, 2].

Однією з ключових проблем є недостатній рівень вивчення генетичної організації популяцій червоно-рябої голштинської худоби в умовах України. Існуючі дослідження здебільшого зосереджені на оцінці продуктивних ознак або окремих генетичних маркерів, тоді як комплексна характеристика генетико-біохімічних систем, включаючи поліморфізм білків крові та ізоферментний спектр ферментів, залишається обмеженою.

Важливим аспектом проблеми є також недостатнє впровадження у практику вітчизняного тваринництва сучасних молекулярно-генетичних підходів, зокрема маркер-асоційованої та геномної селекції. У той час як у провідних країнах світу ці методи є основою селекційних програм, в Україні їх застосування носить фрагментарний характер, що обмежує можливості ефективного використання генетичного потенціалу тварин [3].

Крім того, недостатньо дослідженим залишається питання взаємозв'язку між генетично детермінованим поліморфізмом біохімічних маркерів і особливостями метаболізму організму, які можуть проявлятися через органоспецифічний ізоферментний спектр. Вивчення таких зв'язків є важливим для розуміння механізмів формування господарсько-корисних ознак та підвищення ефективності селекційного добору.

Отже, існує наукова проблема, що полягає у необхідності комплексного дослідження генетичної структури та ізоферментного спектру червоно-рябих голштинів з метою поглиблення уявлень про їх біологічні особливості та обґрунтування підходів до оптимізації селекційного процесу в умовах сучасного молочного скотарства.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Питання генетичної структури популяцій сільськогосподарських тварин та її зв'язку з господарсько-корисними ознаками є одним із ключових напрямів сучасної селекційної науки. В Україні значний внесок у розвиток цього напрямку зроблено в роботах, присвячених вивченню генетичних ресурсів та біорізноманіття тварин, де підкреслюється необхідність збереження генофонду та ефективного використання спадкової мінливості у селекційному процесі [1, 4].

Формування теоретичних і методичних засад використання генетичних маркерів у тваринництві пов'язане з розвитком імуногенетичних і популяційно-генетичних досліджень. Зокрема, обґрунтовано доцільність застосування маркерів для оцінки генетичної структури популяцій, контролю походження та прогнозування продуктивності тварин [5, 6]. У подальших дослідженнях показано, що генетичний моніторинг є важливим інструментом збереження племінних ресурсів та оптимізації селекційних програм [7].

Сучасний етап розвитку генетики тварин характеризується широким впровадженням молекулярно-генетичних підходів, зокрема вивченням локусів кількісних ознак (QTL), асоційованих із продуктивністю. Дослідження показують, що

поліморфізм таких генів, як капа-казеїн (CSN3), бета-лактоглобулін (BLG), пролактин та інші, суттєво впливає на молочну продуктивність і технологічні властивості молока [8, 9, 10]. Аналогічні результати отримані у зарубіжних дослідженнях, де встановлено зв'язок генетичних варіантів із показниками молочної продуктивності у різних порід великої рогатої худоби [11, 12].

Подальший розвиток цих підходів пов'язаний із впровадженням геномної селекції, яка дозволяє значно підвищити точність оцінки племінної цінності тварин. У роботах вітчизняних і зарубіжних авторів показано, що використання геномних маркерів забезпечує ефективніше виявлення тварин із високим генетичним потенціалом та прискорення селекційного процесу [3, 13]. Дослідження, проведені із застосуванням повногеномного аналізу та секвенування, дозволяють ідентифікувати гени та геномні регіони, пов'язані з економічно важливими ознаками [14, 15].

Важливим напрямом є також вивчення генетичної різноманітності та структури популяцій різних порід великої рогатої худоби. Так, встановлено особливості генетичної диференціації популяцій за поліморфними системами білків крові та груп крові, що дозволяє оцінити рівень генетичної гетерогенності та ступінь консолідації порід [16, 17, 18]. Подібні дослідження проведено і для симентальської худоби, що підтверджує їх значення для порівняльної оцінки генетичних ресурсів [19].

Окремий напрям досліджень стосується аналізу поліморфізму білків крові та генетико-біохімічних маркерів. Встановлено, що варіації білкових систем можуть бути пов'язані з адаптивними властивостями та продуктивністю тварин [20, 21]. У цьому контексті важливе значення мають дослідження, присвячені використанню генетико-біохімічних маркерів у селекції великої рогатої худоби, які демонструють можливість прискорення селекційного процесу на основі генетичної інформації [22, 23, 24].

Поряд із молекулярно-генетичними методами, значну роль у дослідженні генетичної структури відіграє аналіз ізоферментних систем. Ізоферменти, як прояв експресії генів, відображають особливості внутрішньоклітинного метаболізму і можуть використовуватися як індикатори генетичних відмінностей між популяціями [22, 25]. Дослідження ізоферментного спектру органів великої рогатої худоби різного напрямку продуктивності підтверджують їх видоспецифічність та інформативність для генетичного аналізу [23].

Водночас у світовій науковій практиці активно розвиваються дослідження, спрямовані на вивчення генетичних механізмів продуктивності, адаптації та резистентності тварин. Зокрема, показано, що геномна селекція дозволяє підвищити ефективність відбору за ознаками продуктивності, зменшити негативні прояви інбридингу та покращити адаптаційні властивості тварин [26, 27]. Дослідження варіацій копійності генів та інших геномних особливостей також відкривають нові можливості для вдосконалення селекційних програм [28, 29].

Незважаючи на значний обсяг наукових досліджень, питання комплексного аналізу генетичної структури червоно-рябих голштинів із урахуванням як молекулярно-генетичних, так і біохімічних показників, зокрема ізоферментного спектру, залишається недостатньо вивченим. Це обумовлює необхідність проведення досліджень, спрямованих на інтеграцію різних рівнів генетичної інформації з метою підвищення ефективності селекційного процесу та більш повного використання генетичного потенціалу тварин.

Методика досліджень. Об'єктом досліджень були еритроцити та плазма крові червоно-рябих голштинів. Забір крові здійснювали з яремної вени з використанням антикоагулянту (гепарину). Плазму отримували шляхом центрифугування

крові, після чого еритроцити промивали ізотонічним фізіологічним розчином. Підготовлені зразки зберігали у замороженому стані до проведення аналізу.

Основним методом досліджень було електрофоретичне розділення білків і ферментів у крохмальному гелі. Як підтримуюче середовище використовували 13 % крохмальний гель. Ідентифікацію генетичних варіантів здійснювали за електрофоретичними спектрами відповідних білкових і ферментних систем.

У дослідженні аналізували п'ять генетико-біохімічних систем, серед яких поліморфізм оцінювали за локусами трансферину (Tf), амілази-1 (Am-1), церулоплазміну (Cp), гемоглобіну (Hb) та пурипнуклеозидфосфорилази (PN). Оцінку частот алелів і генотипів, а також показників генетичної структури популяції проводили з використанням програмного забезпечення «BIOSYS».

Для вивчення особливостей внутрішньоклітинного метаболізму досліджували органоспецифічний ізоферментний спектр ферментів, зокрема лактатдегідрогенази (LDH), малік-ензиму (ME), малатдегідрогенази (MDH) та глюкозо-6-фосфатдегідрогенази (G-6-PD). Ізоферментний аналіз проводили у гомогенатах внутрішніх органів, які готували із застосуванням трилону Б.

Результати досліджень. Генетичну структуру червоно-рябої голштинської породи великої рогатої худоби вивчали на основі аналізу поліморфних генетико-біохімічних систем, зокрема трансферину (Tf), амілази-1 (Am-1), церулоплазміну (Cp), гемоглобіну (Hb) та пурипнуклеозидфосфорилази (PN). Розподіл генотипів, їх фактичні та очікувані частоти, а також оцінка відповідності закону Гарді–Вайнберга наведені в табл. 1.

Таблиця 1

Генотипова структура червоно-рябих голштинів за поліморфними генетико-біохімічними системами

Локус	Генотип	n (реальні)	Очікувані (E)	P
Tf	AA	6	9,063	
	AD1	15	8,842	
	AD2	14	14,147	
	AE	1	0,884	
	D1D1	0	2,000	
	D1D2	4	6,737	
	D1E	1	0,421	
	D2D2	7	5,221	
	D2E	0	0,674	
	EE	0	0,011	0,104
Am-1	BB	15	10,874	
	BC	14	22,253	
	CC	15	10,874	0,013
Cp	AA	7	10,379	
	AB	29	22,241	
	BB	8	11,379	0,041
PN	LL	41	35,710	
	LH	0	10,581	
	HH	6	0,710	0,672

Примітка: кількість досліджених зразків за окремими локусами відрізнялася у зв'язку з якістю електрофоретичних спектрів і можливістю однозначного типування.

Найбільш інформативним серед досліджених маркерів виявився локус трансферину (Tf), який характеризується високим рівнем генетичної мінливості. Значення гетерозиготності для цього локусу становило 0,729, що свідчить про значну різноманітність генотипів у популяції. Незважаючи на окремі відхилення між фактичними та очікуваними частотами генотипів, розподіл за локусом Tf загалом відповідав стану генетичної рівноваги ($P = 0,104$). Алельна структура локусу відзначалася домінуванням алеля Tf A (0,438), що зумовлено високою частотою гетерозиготних генотипів AD1 та AD2. Частота алеля Tf D1 була відносно низькою (0,208), тоді як Tf D2 характеризувався більшою поширеністю (0,333), що може вказувати на можливий вплив генетичних компонентів, характерних для м'ясних порід. Алель Tf E зустрічався з мінімальною частотою (0,021), що підтверджується низькою частотою відповідних генотипів.

Локус амілази-1 (Am-1) перебував у невривноваженому стані ($P = 0,013$), що проявлялося у зменшенні частки гетерозиготних генотипів порівняно з очікуваними значеннями та відповідному збільшенні гомозигот. Частоти алелів Am-1 B і Am-1 C були однаковими (0,500), однак реальний генотиповий розподіл свідчить про дефіцит гетерозигот. Така ситуація, ймовірно, пов'язана із селекційним впливом або генетичною консолідацією популяції за даним локусом.

Для локусу церулоплазміну (Cp) також встановлено відхилення від генетичної рівноваги ($P = 0,041$), проте у цьому випадку спостерігався надлишок гетерозиготних генотипів (AB). Частоти алелів Cp A (0,489) та Cp B (0,511) були практично однаковими, що свідчить про відносну стабільність алельного складу, однак генотипова структура може свідчити про відносну перевагу гетерозиготних форм.

Гемоглобін (Hb) у досліджуваній популяції виявився мономорфним: у всіх тварин зафіксовано генотип Hb-AA, що узгоджується з літературними даними і свідчить про консервативність цієї білкової системи. Оскільки дана білкова система не виявляла поліморфізму, її не включали до табличного представлення.

Пуриннуклеозидфосфорилаза (PN) характеризувалася високою частотою алеля PN L (0,872) та значно нижчою частотою алеля PN H (0,128). Водночас у дослідженій вибірці не виявлено гетерозиготних генотипів (LH) за наявності їх очікуваної частки, що може бути зумовлено впливом факторів відбору або обмеженим обсягом вибірки. За локусом PN виявлено дефіцит гетерозиготних генотипів порівняно з очікуваним розподілом, що потребує обережної інтерпретації з огляду на обсяг вибірки та особливості формування популяції.

Аналіз показників гетерозиготності свідчить про неоднорідність генетичної структури популяції (табл. 1). Найвищий рівень гетерозиготності відзначено за локусом трансферину (72,9 %), тоді як найнижчий – за локусом пуриннуклеозидфосфорилази (22,5 %). Середня гетерозиготність становила 14,8 %, що характеризує досліджувану популяцію як таку, що має помірний рівень генетичної різноманітності.

Отримані результати свідчать про наявність породоспецифічних особливостей генетичної структури, які можуть бути пов'язані з формуванням господарсько-корисних ознак. У цьому контексті важливе значення має вивчення органоспецифічних особливостей ізоферментного спектру ферментів, які відображають функціональний стан внутрішньоклітинного метаболізму.

У зв'язку з цим було проведено аналіз ізоферментного спектру ряду ферментів у гомогенатах різних органів. Встановлено, що пуриннуклеозидфосфорилаза (PN) проявляється у вигляді однієї зони активності, що відповідає фенотипу з низькою активністю. Активність ферменту була відносно стабільною у більшості органів,

однак у скелетних м'язах вона була мінімальною, що може бути пов'язано з особливостями енергетичного обміну.

Лактатдегідрогеназа (LDH) проявлялася у вигляді п'яти ізоферментних зон, які формуються внаслідок комбінації субодиноць двох локусів. Найбільша кількість ізоформ спостерігалась у скелетних м'язах, тоді як у легенях, серцевому м'язі та печінці кількість зон була меншою. Найвища активність відзначена для швидкої фракції LDH-1, що характерно для тканин із високою інтенсивністю окисних процесів.

Малик-ензим (ME) представлений двома ізоформами – цитоплазматичною та мітохондріальною. Цитоплазматична форма відзначалася меншою інтенсивністю та більшою рухливістю, тоді як мітохондріальна характеризувалася вищою активністю. Максимальна активність ферменту зафіксована у серцевому м'язі, тоді як у легенях вона була мінімальною. У селезінці мітохондріальна форма практично не проявлялася.

Глюкозо-6-фосфатдегідрогеназа (G-6-PD) була представлена двома зонами активності, одна з яких локалізувалася в стартовій зоні, а інша характеризувалася більшою рухливістю. Найвищий рівень активності швидкої фракції спостерігався у печінці, тоді як у м'язових тканинах вона була значно нижчою.

Малатдегідрогеназа (MDH) проявлялася у вигляді двох ізоферментних форм із близькою інтенсивністю, проте відзначалися органоспецифічні відмінності: підвищена активність швидкої фракції у нирках та знижена активність повільної фракції у легенях.

Висновки та перспективи подальших досліджень. Проведені дослідження дозволили встановити, що генетична структура червоно-рябої голштинської породи великої рогатої худоби є специфічною та формується за рахунок характерних алельних співвідношень поліморфних генетико-біохімічних систем, притаманних даній популяції. Внутріпородна генетична гетерогенність залишається відносно стабільною, що підтверджується наявністю врівноваженого стану більшості досліджених локусів відповідно до закону Гарді-Вайнберга. Виявлені особливості органоспецифічного ізоферментного спектру ферментів (LDH, MDH, ME, PN) свідчать про функціональну диференціацію метаболічних процесів у різних органах, зокрема підвищену активність швидких ізоформ лактатдегідрогенази (LDH-1) у скелетних м'язах, що відображає інтенсивність енергетичного обміну. Результати генетичного аналізу підтверджують значну подібність червоно-рябих голштинів до української червоно-рябої молочної породи, що зумовлено активним використанням голштинської спадковості у породотворчих процесах. Встановлений поліморфізм білкових і ферментних систем крові вказує на потенційний зв'язок із формуванням господарсько-корисних ознак, зокрема молочної продуктивності, що підтверджує доцільність використання генетико-біохімічних маркерів у селекційній практиці.

Перспективи подальших досліджень пов'язані з розширенням вибірки тварин для підвищення достовірності популяційно-генетичних оцінок, поглибленим аналізом взаємозв'язків між генотипами та показниками молочної продуктивності, а також інтеграцією даних біохімічних маркерів із сучасними молекулярно-генетичними методами для підвищення ефективності селекційних програм у молочному скотарстві.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Войтенко С. Л. Генетичні ресурси сільськогосподарських тварин України на початку третього тисячоліття. *Розведення і генетика тварин*. 2019. Вип. 58. С. 110–119. DOI: <https://doi.org/10.31073/abg.58>

2. Хмельничий Л. М., Карпенко Б. М., Супрун І. О. Голштинська порода – генезис, біологічні особливості та ефективність її використання для створення і вдосконалення спеціалізованих молочних порід. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Тваринництво»*. 2023. Вип. 4 (55). С. 59–71. DOI: <https://doi.org/10.32782/bsnau.lvst.2023.4.7>
3. Рубан С. Ю., Даншин В. О., Федота О. М. Світовий досвід та перспективи використання геномної селекції в молочному скотарстві. *Біологія тварин*. 2016. Т. 18, № 1. С. 117–125.
4. Писаренко Н. Б. Оцінка генетичних параметрів популяції української червоної молочної породи. *Науковий вісник «Асканія-Нова»*. 2013. Вип. 6. С. 175–182.
5. Зубець М. В., Подоба Б. Є., Бородай І. С. Генетичні маркери в племінному тваринництві України: історичний аспект, методичні засади. Геномна селекція у тваринництві: стан та перспективи розвитку : матеріали творчої дискусії (Київ, 19 квітня 2011 р.). Київ, 2011. С. 36–38.
6. Подоба Б. Є., Бірюкова О. Д., Кухтіна К. В. Імуногенетична оцінка специфіки порід у системі генетичного моніторингу біорізноманіття. *Вісник аграрної науки*. 2012. № 12. С. 43–47.
7. Копилов К. В., Заблудовський Є. Є. Генетичний моніторинг при збереженні племінних ресурсів тварин. *Розведення і генетика тварин*. 2008. Вип. 42. С. 119–125.
8. Пліванчук О. П., Димань Т. М. Вплив комплексних генотипів каппа-казеїну, бета-лактоглобуліну та пролактину на склад та технологічні властивості молока корів української чорно-рябої молочної породи. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Тваринництво»*. 2016. Вип. 5 (29). С. 85–89.
9. Копилова К. В., Копилов К. В., Полупан Ю. П. та ін. Генетична структура української червоної молочної породи за локусами кількісних ознак (QTL). *Вісник аграрної науки*. 2010. № 2. С. 40–45.
10. Ikonen T., Bovenhuis H., Ojala M., Ruottinen O., Georges M. Associations between casein haplotypes and first lactation milk production traits in Finnish Ayrshire cows. *Journal of Dairy Science*. 2001. 84 (2). P. 507–514. DOI: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)74482-3](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)74482-3)
11. Boleckova J., Matejickova J., Stipkova M. et al. The association of five polymorphisms with milk production traits in Czech Fleckvieh cattle. *Czech Journal of Animal Science*. 2012. 57 (2). P. 45–53. DOI: <https://doi.org/10.17221/5131-CJAS>
12. Dybus A., Grzesiak W., Kamieniecki H. et al. Association of genetic variants of bovine prolactin with milk production traits of Black-and-White and Jersey cattle. *Archiv für Tierzucht*. 2005. 48. P. 149–156. DOI: <https://doi.org/10.5194/aab-48-149-2005>
13. Daetwyler H. D., Schenkel F. S., Sargolzaei M. Genome scan to detect quantitative trait loci for economically important traits in Holstein cattle using two methods and a dense single nucleotide polymorphism map. *Journal of Dairy Science*. 2008. 91 (8). P. 3225–3236. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0333>
14. Ashwell M. S., Heyen D. W., Sonstegard T. S. et al. Detection of quantitative trait loci affecting milk production, health and reproductive traits in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*. 2004. 87 (2). P. 468–475. DOI: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73186-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73186-0)
15. VanRaden P. M., Tooker M. E., O’Connell J. R., Cole J. B., Bickhart D. M. Selecting sequence variants to improve genomic predictions for dairy cattle. *Journal of Dairy Science*. 2017. 100 (6). P. 4303–4311. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2016-12050>
16. Литвиненко М. О., Калашник О. М., Ковтун С. І. Генетичний поліморфізм білків крові великої рогатої худоби української чорно-рябої молочної породи. *Вісник аграрної науки*. 2015. № 9. С. 45–49.
17. Жмур А. Й., Боднарук В. Є. Генетична диференціація чорно-рябої худоби за V-системою груп крові. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2016. Т. 18, № 2 (67). С. 94–96. DOI: <https://doi.org/10.15421/nvlvet6721>

18. Жмур А., Музика Л., Боднарук В. Генетична дивергенція чорно-рябої худоби за алейями груп крові. *Біологія тварин*. 2019. Т. 21, № 3. С. 115.

19. Rossokha V. I., Drobiazko O. V., Boyko Y. A., Tur G. N., Oliinychenko Y. K., Zaderikhina O. A., Brovko O. V. Genetic diversity of Simmental cattle lines by polymorphic blood group systems. *Scientific and Technical Bulletin of the Institute of Animal Husbandry NAAS*. 2020. No. 124. P. 15–23. DOI: <https://doi.org/10.32900/2312-8402-2020-124-15-23>

20. Івашенко О. Ю. Генетичне різноманіття популяцій великої рогатої худоби за асоційованими з резистентністю ДНК-маркерами : дис. ... д-ра філософії : 204 – Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. Київ, 2023.

21. Lipkin E., Bagnato A., Soller M. Expected effects on protein yield of marker-assisted selection at quantitative trait loci affecting milk yield and milk protein percentage. *Journal of Dairy Science*. 2008. 91 (7). P. 2857–2863. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1011>

22. Боднарук В. Є., Боднар П. В., Жмур А. Й., Музика Л. І., Кропивка Ю. Г., Оріхівський Т. В., Пославська Ю. В. Варіанти генетико-біохімічних маркерів у зв'язку з молочною продуктивністю. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2018. Т. 20, № 84. С. 98–103. DOI: <https://doi.org/10.15421/nvlvet8418>

23. Боднарук В. Є., Жмур А. Й., Музика Л. І., Кропивка Ю. Г., Боднар П. В., Оріхівський Т. В., Пославська Ю. В. Ізоферментний спектр експресії генів органів великої рогатої худоби різного напрямку продуктивності. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2018. Т. 20, № 89. С. 67–70. DOI: <https://doi.org/10.32718/nvlvet8912>

24. Боднарук В. Є., Жмур А., Музика Л., Боднар П., Оріхівський Т. Прискорення селекційного процесу у популяції чорно-рябої худоби шляхом використання генетичних маркерів. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Серія: Сільськогосподарські науки*. 2022. Т. 24, № 97. С. 213–217. DOI: <https://doi.org/10.32718/nvlvet-a9735>

25. Копилов К. В. Стан та перспективи використання генотипного маркування в селекції тварин. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*. 2010. Т. 8, № 1. С. 91–98. URL: http://www.utgis.org.ua/images/pdf/visnyk/2010/V8_N1/Visnik-2010-t8-n1_014.pdf

26. Daetwyler H. D., Capitan A., Pausch H. et al. Whole-genome sequencing of 234 bulls facilitates mapping of monogenic and complex traits in cattle. *Nature Genetics*. 2014. 46 (8). P. 858–865. DOI: <https://doi.org/10.1038/ng.3034>

27. Hayes B. J., Lewin H. A., Goddard M. E. The future of livestock breeding: genomic selection for efficiency, reduced emissions intensity, and adaptation. *Trends in Genetics*. 2013. 29 (4). P. 206–214. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.11.009>

28. Pryce J. E., Haile-Mariam M., Goddard M. E., Hayes B. J. Identification of genomic regions associated with inbreeding depression in Holstein and Jersey dairy cattle. *Genetics Selection Evolution*. 2014. 46. 71. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12711-014-0071-7>

29. Bickhart D. M., Hou Y., Schroeder S. G. et al. Copy number variation of individual cattle genomes using next-generation sequencing. *Genome Research*. 2012. 22 (4). P. 778–790. DOI: <https://doi.org/10.1101/gr.133967.111>

Дата першого надходження статті до видання: 07.04.2026

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 01.05.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 22.05.2026