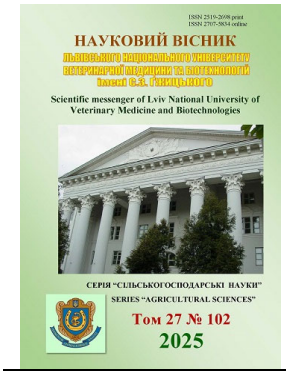

Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Ґжицького. Серія: Сільськогосподарські науки

Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences

ISSN 2519–2698 print
ISSN 2707-5834 online

doi: 10.32718/nvlvet-a10251
https://nvlvet.com.ua/index.php/agriculture

UDC 575.113:599:636

Genetic differentiation of Simmental and Red-and-White Holstein breeds and their crossbreeds

A. J. Zhmur, Yu. G. Kropyvka✉, V. Y. Bodnaruk

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies, Lviv, Ukraine

Article info

Received 10.04.2025
Received in revised form 12.05.2025
Accepted 13.05.2025

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies, Pekarska Str., 50, Lviv, 79010, Ukraine.
Tel.: +38-097-431-88-30
E-mail: sy-kropuvka@ukr.net

Zhmur, A. J., Kropyvka, Yu. G., & Bodnaruk, V. Y. (2025). Genetic differentiation of Simmental and Red-and-White Holstein breeds and their crossbreeds. Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences, 27(102), 361–366. doi: 10.32718/nvlvet-a10251

The enhancement of breeding efficiency in farm animals largely depends on genome mapping and comprehensive genetic monitoring, which integrates tests to evaluate breeding material. Genetic markers play a pivotal role in identifying genes associated with productive traits. The study focused on cattle of various breeds (Simmental, Red-and-White Holstein) and their crossbred offspring (F_1, F_2). Blood samples were collected from the jugular vein using heparin, plasma was obtained via centrifugation, and erythrocytes were washed with saline solution. The primary method was electrophoresis of proteins and enzymes in a 13 % starch gel. Five polymorphic loci were analyzed: transferrin (Tf), amylase-1 (Am-1), ceruloplasmin (Cp), hemoglobin (Hb), and purine nucleoside phosphorylase (PN). Results were processed using the "BIOSYS" software. Comparative analysis revealed differences between crossbreds and parental breeds. In the F_1 group (1/2 blood share), the Tf D_2 allele frequency was 0.646 (closer to Simmentals at 0.516), driven by a high proportion of Tf D_2D_2 homozygotes (39 %) and Tf AD_2 (22 %) and Tf D_1D_2 (20 %) heterozygotes. The Tf E allele was rare (0.012 in F_1), with no Tf EE homozygotes detected. In F_2, the Tf D_2 frequency dropped to 0.480, indicating a leveling of genetic structure. Meanwhile, the low Tf E frequency in crossbreds suggests limited inheritance from parental breeds. Heterozygosity was highest in Red-and-White Holsteins (84.6 %) and lowest in F_1 (67.7 %). For the Am-1 locus, the B allele frequency in F_1 (0.712) aligned closely with Simmentals (0.806), due to Am-1 BB homozygotes (45 %) and Am-1 BC heterozygotes (53 %), while Holsteins showed a higher Am-1 C frequency (0.570). No significant differences were observed for Cp, with F_1 and F_2 occupying an intermediate position. The Hb locus exhibited a low Hb B frequency (0.018–0.028), with no polymorphism in Holsteins. High PN-H phenotype activity (0.25) was characteristic of Simmentals. Cluster analysis grouped Simmentals and crossbred offspring into one cluster, separating them from Holsteins. Genetic distances (per M. Nei) indicated a convergence of F_1 and F_2 gene pools with Holsteins. Similarity with Simmentals persisted due to Tf D_2, low Am-1 C frequency, and stable Hb heterozygosity. Gene pool transformation is locus-specific, and "blood share" does not always reflect genetic changes.

Keywords: *genetic structure, genetic markers, locus, genetically distance, hemohlobin, transferrin, ceruloplasmin, purine nucleoside phosphorylase, amylase.*

Генетична диференціація симентальської і червоно-рябої голштинської порід та їх помісей

А. Й. Жмур, Ю. Г. Кропивка✉, В. Є. Боднарук

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Ґжицького, м. Львів, Україна

Підвищення ефективності селекції сільськогосподарських тварин значною мірою залежить від картування геному та комплексного генетичного моніторингу, який об'єднує тести для оцінки селекційного матеріалу. Генетичні маркери відіграють ключову

роль у виявленні генів, пов'язаних із продуктивними ознаками. Об'єктом дослідження стали тварини великої рогатої худоби різних порід (симентальська, червоно-ряба голштинська) та їхнє помісне потомство (F_1, F_2). Кров для аналізу відбирали з яремної вени з використанням гепарину, плазму отримували центрифугуванням, еритроцити промивали фізіологічним розчином. Основним методом був електрофорез білків і ферментів у 13 % крохмальному гелі. Досліджено п'ять поліморфних локусів: трансферин (Tf), амілаза-1 (Am-1), церулоплазмін (Cp), гемоглобін (Hb), пуриннуклеозидфосфорилаза (PN). Результати обробляли програмою "BIOSYS". Порівняльний аналіз показав відмінності помісних тварин від батьківських порід. У групі F_1 (1/2 кровності) частота алеля Tf D_2 склала 0,646 (ближче до сименталів – 0,516), що зумовлено високим вмістом гомозигот Tf D_2D_2 (39 %) і гетерозигот Tf AD_2 (22 %), Tf D_1D_2 (20 %). Алель Tf E рідкісний (0,012 у F_1), гомозиготи Tf EE не виявлені. У групі F_2 частота Tf D_2 знижується до 0,480, що вказує на вирівнювання генетичної структури. Водночас низька частота Tf E у помісей свідчить про обмежену спадковість цього алеля від вихідних порід. Найвища гетерозиготність – у червоно-рябих голштинів (84,6 %), найнижча – у F_1 (67,7 %). За локусом Am-1 частота алеля B у F_1 (0,712) наближена до сименталів (0,806) завдяки гомозиготам Am-1 BB (45 %) і гетерозиготам Am-1 BC (53 %), тоді як у голштинів переважає Am-1 C (0,570). За Cp відмінностей між групами немає, F_1 та F_2 займають проміжне положення. Локус Hb показав низьку частоту Hb B (0,018–0,028), у голштинів поліморфізм відсутній. У PN висока активність фенотипу PN-H (0,25) характерна для сименталів. Кластерний аналіз об'єднав сименталів і помісне потомство в один кластер, відокремивши голштинів. Генетичні дистанції (за М. Неєм) свідчать про зближення генофонду F_1 та F_2 із голштинами. Подібність із симменталами зберігається завдяки Tf D_2, низькій частоті Am-1 C та стабільній гетерозиготності Hb. Перетворення генофонду має локусспецифічний характер, а «частка кровності» не завжди відображає генетичні зміни.

***Ключові слова**: генетична структура, маркери, локус, дистанція, трансферин, церулоплазмін, пуриннуклеозидфосфорилаза, амілаза.*

Вступ

Сучасний продовольчий ринок потребує високоякісних продуктів вітчизняного виробництва, що неможливо забезпечити без інтенсифікації тваринництва. Одним із ключових елементів цього процесу є ефективна селекція, яка базується на використанні новітніх генетичних підходів і технологій (Bagnato et al., 2008; Zhmur & Bodnaruk, 2016; Bodnaruk et al., 2022).

Генетичний потенціал сільськогосподарських тварин розглядається з позиції формування генного комплексу, здатного в певних умовах середовища детермінувати розвиток бажаного фенотипу. Завдяки прогресу в галузі генетики кількісних ознак виникла концепція маркування генів молекулярно-генетичними маркерами, що дає змогу прогнозувати та отримувати генотипи новонароджених тварин із необхідними фенотипними характеристиками. Сучасні методи молекулярно-генетичного аналізу, зокрема секвенування нового покоління (NGS), полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР) та аналіз однонуклеотидних поліморфізмів (SNPs), значно розширили можливості ідентифікації та оцінки генетичної структури тварин. Вони дозволяють оперативно виявляти генетичні аномалії та визначати бажані алелі без використання дорогих і тривалих класичних методів тестування (Aston, 1965; Kopylov, 2010; Bodnaruk et al., 2017).

Значне підвищення ефективності селекції забезпечується за рахунок картування геному та проведення комплексного генетичного моніторингу. Генетичні маркери, зокрема мікросателіти та SNPs, стали основою для всебічної оцінки племінного матеріалу. Використання методів асоціативного картування QTL (Quantitative Trait Loci) сприяє точнішому визначенню генів, відповідальних за важливі продуктивні ознаки. Це дозволяє прискорити селекційний процес, оцінюючи тварин ще на ранніх етапах онтогенезу (Ashwell et al., 2004; Shsherbatyj et al., 2015).

Одним із ключових напрямів сучасної селекційно-племінної роботи є селекція з використанням молекулярних маркерів (Marker Assisted Selection – MAS). Цей підхід базується на детальному аналізі поліморфізму генів та їхньої експресії, що дає змогу ефективніше відбирати генетично перспективних тварин. ДНК-діагностика відіграє важливу роль у цій системі, дозволяючи ідентифікувати носіїв мутацій, відповідальних за спадкові хвороби або бажані продуктивні характеристики (Bagnato et al., 2008; Kopylov, 2010; Bodnaruk et al., 2018).

У країнах із розвинутим тваринництвом, зокрема в ЄС та США, впроваджено багаторівневу систему молекулярно-генетичної сертифікації тварин. Міжнародне товариство генетиків (ISAG) регламентує обов'язковий молекулярно-генетичний контроль походження, що включає аналіз поліморфних білкових систем. У межах програм продовольчої біобезпеки, що фінансуються ЄС, розробляються технології простежуваності продукції тваринного походження на всіх етапах технологічного ланцюга: від селекції та розведення до переробки та реалізації на ринку (Daetwyler et al., 2008; Bodnaruk et al., 2018).

Таким чином, застосування сучасних методів генетичного аналізу значно підвищує ефективність селекції сільськогосподарських тварин. Впровадження геномної селекції сприяє прискоренню генетичного прогресу, підвищенню продуктивності та поліпшенню здоров'я тварин, що є важливими чинниками для сталого розвитку тваринництва (Kopylov, 2010; Zhmur et al., 2019).

Використання ДНК-маркерів є ключовим елементом у процесі інтеграції геномної селекції в тваринництво України. Сучасні технології ДНК-аналізу мають низку незаперечних переваг перед традиційними методами діагностики, зокрема високу специфічність, швидкість отримання результатів та економічну доцільність. Це дозволяє підвищити ефективність селекції, оптимізуючи використання ресурсів та скорочуючи витрати на генотипування поголів'я за основними продуктивними ознаками. Крім того, ДНК-маркерний аналіз сприяє інтеграції MAS-селекції у виробничі процеси (Viitala et al., 2003; Lipkin et al., 2008; Bodnaruk et al., 2020).

Відбір тварин за генетичними маркерами, що визначають гомозиготність або гетерозиготність за бажаними алелями досліджуваних генів, значно

знижує ймовірність неефективних схрещувань у популяціях. Це особливо важливо в умовах зростаючої кількості тестів та збільшення числа бажаних комбінацій QTL, які відповідають за господарсько-корисні ознаки.

Розвиток тваринництва в Україні вимагає активного впровадження нових методів генетичного аналізу, що базуються на дослідженні спадкової інформації. Використання ДНК-поліморфізму та поліморфних білкових систем дозволяє ідентифікувати специфічні послідовності ДНК, що асоційовані з продуктивними та адаптивними властивостями тварин (Viitala et al., 2003; Lipkin et al., 2008; Rossokha et al., 2020; Bodnaruk et al., 2022).

Генетичні відмінності між породами є предметом численних досліджень, головним чином у зв'язку зі спробами ідентифікації порід або стад, у яких певні господарсько-корисні ознаки зустрічаються з високою частотою. Вибір таких ознак визначається актуальними завданнями аграрного виробництва, зокрема селекцією тварин із високим рівнем продуктивності, адаптацією до регіональних умов та стійкістю до захворювань.

Кожна порода характеризується специфічним набором фенотипових ознак, що поділяють на господарсько-корисні та нейтральні з погляду штучного добору. Проте складність успадкування деяких ознак (наприклад, полігенність) обмежує ефективність традиційних методів селекції. У зв'язку з цим особливого значення набуває метод генетичного маркування породоспецифічних особливостей генофонду (Daetwyler et al., 2008; Kopylov, 2010; Lytvynenko et al., 2015; Ivashchenko, 2023).

Трансферин (Tf), церулоплазмін (Cp), амілаза (Am), гемоглобін (Hb) і пуриннуклеозидфосфорилаза (PN) є важливими маркерними системами, що використовуються для підвищення ефективності селекції та управління генетичними ресурсами. Їхній поліморфізм дозволяє ідентифікувати тварин та прогнозувати їхній продуктивний потенціал.

Впровадження методів молекулярно-генетичного тестування сприяє точній ідентифікації тварин та оптимізації селекційного процесу, що відповідає сучасним тенденціям розвитку тваринництва (Viitala et al., 2003; Lipkin et al., 2008; Bodnaruk et al., 2020).

Мета дослідження

З метою виявлення породоспецифічних особливостей генетичної структури та ступеня внутрішньопородної мінливості було проаналізовано генетичну структуру великої рогатої худоби різних напрямків продуктивності. Вивчення поліморфних білкових систем та ізоферментів сприяє прискоренню селекційного процесу, оскільки дає змогу цілеспрямовано відбирати тварин із бажаними продуктивними характеристиками. Це, своєю чергою, підвищує ефективність селекційної роботи, забезпечує покращення господарсько-корисних ознак та збільшує рівень їх успадковуваності.

Матеріал і методи досліджень

Об'єктом дослідження були тварини різних порід великої рогатої худоби та їхнє помісне потомство. Кров для аналізу відбирали з яремної вени з використанням гепарину як консерванту. Плазму крові отримували шляхом центрифугування, після чого еритроцити промивали фізіологічним розчином. Досліджувані зразки зберігали у замороженому стані.

У роботі застосовували метод електрофоретичного розділення білків та ферментів. Як підтримуюче середовище використовували 13 % крохмальний гель. Аналізували поліморфізм п'яти локусів: трансферину, амілази-1, церулоплазміну, гемоглобіну та пуриннуклеозидфосфорилази. Обробку отриманих результатів здійснювали за допомогою спеціалізованого програмного забезпечення "BIOSYS".

Результати та їх обговорення

У селекційній практиці прогнозування фенотипових ознак у помісного потомства сільськогосподарських тварин традиційно здійснюється на основі концепції «частки кровності». Ця модель ґрунтується на припущенні про адитивну дію генів, що визначають полігенні продуктивні ознаки, та їх рівномірний розподіл серед нащадків.

Однак, досі бракує ґрунтовних досліджень, що детально висвітлюють реальні генетичні механізми, які відбуваються у потомстві, отриманому внаслідок схрещування чистопородних тварин. У зв'язку з цим метою нашого дослідження було здійснення порівняльного аналізу генетичної структури вихідних порід (симентальська та червоно-ряба голштинська) та їх помісного потомства з умовною "часткою кровності" 1/2 (F_1) і 3/4 (F_2).

Порівняльний аналіз генетичної структури всіх чотирьох груп тварин за поліморфними генетико-біохімічними системами показав, що за локусом трансферину (Tf) помісні тварини відрізняються від вихідних порід.

Зокрема, у групі тварин з 1/2 "часткою кровності" (F_1) частота алельного варіанту Tf D_2 становить 0,646, що є вищим показником порівняно з батьківськими породами (0,516 у сименталів та 0,375 у червоно-рябих голштинів). Це зумовлено підвищеною частотою гомозигот Tf D_2D_2 (39 %) та гетерозигот Tf AD_2 (22 %) і Tf D_1D_2 (20 %).

У групі тварин F_2 частота Tf D_2 нижча, ніж у F_1 (0,480 проти 0,646), що свідчить про поступове вирівнювання генетичної структури у нащадків. Водночас у помісних групах (F_1 та F_2) спостерігається відмінність від вихідних порід за частотою алеля Tf E, який у F_1 має значення 0,012, а у F_2 – 0,027, тоді як у вихідних породах цей показник майже однаковий (0,048 у сименталів та 0,047 у червоно-рябих голштинів).

Цікаво, що в усіх досліджених групах жодного разу не спостерігали гомозиготного генотипу Tf EE, що підтверджує його рідкісне поширення (табл. 1).

Таблиця 1

Генетична структура за поліморфними генетико-біохімічними системами сименталів і червоно-рябих голштинів та їх помісей з 1/2 і 3/4 “часткою кровності” за червоно-рябими голштинами

Локуси		Генотипи	Групи тварин			
			сименталі	червоно-рябі голштини	F_1	F_2
Tf		AA	3	5	-	5
		AD_1	13	24	5	16
		AD_2	23	46	22	32
		D_1D_1	3	-	2	3
		D_1D_2	23	5	20	17
		D_2D_2	26	11	39	21
		AE	-	3	-	1
		D_1E	3	-	2	-
		D_2E	6	5	-	4
	Алелі	A	0,210	0,442	0,183	0,300
		D_1	0,226	0,156	0,159	0,193
		D_2	0,516	0,375	0,646	0,480
		E	0,048	0,047	0,012	0,027
Cp		AA	39	30	39	32
		AB	16	54	20	15
		BB	45	16	41	43
	Алелі	A	0,613	0,570	0,598	0,597
		B	0,387	0,430	0,402	0,403
Am		BB	69	18	45	35
		BC	26	50	53	50
		CC	5	32	2	15
	Алелі	B	0,806	0,430	0,712	0,600
		C	0,194	0,570	0,287	0,400
Hb		AA	95	100	95	96
		AB	5	-	5	4
	Алелі	A	0,972	1,000	0,972	0,982
		B	0,028	0,000	0,028	0,018
PN		L	75	92	90	89
		H	25	8	10	11

У групі чистопородних сименталів відмічено статистично достовірне відхилення реальних частот від очікуваних, що свідчить про відхилення від стану генетичної рівноваги за законом Харді-Вайнберга.

Рівень гетерозиготності найвищий у групі червоно-рябих голштинів (H = 84,6 %), а найнижчий – у групі помісних тварин з 1/2 “часткою кровності” за червоно-рябими голштинами (H = 67,7 %).

За локусом Am-1 у досліджуваних групах найбільша частота алеля B спостерігається у групі F_1 (0,712), що наближає її до чистопородних сименталів (0,806). Висока частота Am-1 B у F_1 зумовлена переважанням у цій групі гомозигот Am-1 BB (45 %) та гетерозигот Am-1 BC (53 %). Водночас група червоно-рябих голштинів характеризується високою частотою алеля Am-1 C (0,570), що пояснюється значною кількістю гомозигот Am-1 CC (32 %) та гетерозигот Am-1 BC (50 %).

За законом Харді-Вайнберга у всіх досліджених групах фіксувався стан генетичної рівноваги. Середня гетерозиготність за локусом Am-1 варіювала від 25,8 % до 52,7 % залежно від породи.

Щодо локусу церулоплазміну (Cp), суттєвих відмінностей між групами не виявлено. Групи F_1 та F_2 займають проміжне положення між вихідними породами. Відхилення реальних частот від очікуваних не зафіксовано, а отже, стан генетичної рівноваги не порушено.

За локусом гемоглобіну (Hb) виявлено низьку частоту алеля Hb B (0,018–0,028). У групі чистопородних червоно-рябих голштинів поліморфізму не зафіксовано (Hb A = 1,000), тоді як у решти досліджених груп не зустрічали гомозигот Hb BB.

Аналіз генетичної структури за локусом пуриннуклеозидфосфорилази (PN) засвідчив високу частоту фенотипів із високою активністю у групі чистопородних сименталів (PN-H = 0,25). Групи F_1 та F_2 за частотою фенотипу PN з низькою активністю практично не відрізнялися від чистопородних червоно-рябих голштинів.

Кластерний аналіз підтвердив, що за генетико-біохімічними системами симентальська порода (материнська) та помісні тварини (F_1 і F_2) формують єдиний кластер. Натомість червоно-рябі голштини (батьківська порода) значно відрізняються від них і утворюють окремий самостійний кластер.

Аналіз генетичних дистанцій (табл. 2), розрахованих за методикою М. Нея, свідчить про суттєве зближення генофондів помісного потомства з покращуючою червоно-рябою голштинською породою порівняно з материнською симентальською породою.

Зокрема, генетична дистанція між F_1 та червоно-рябими голштинами (DN = 0,045) є меншою, ніж між сименталами та цією ж породою (DN = 0,069). Водночас відстань між поколінням F_2 (“частка кровності”

3/4 за батьківською породою) та червоно-рябими голштинами ще менша (DN = 0,016). Це підтверджує реальне зближення генофондів помісного потомства із покращуючою породою – червоно-рябою голштинською.

Проте генетична дистанція між сименталами та поколіннями F_1 і F_2 залишається відносно стабільною (DN = 0,015 та 0,019 відповідно). Це свідчить про збереження генетичної спорідненості помісного потомства із материнською породою навіть за значного зменшення частки її спадковості.

Таблиця 2

Індекс ідентичності (вище діагоналі) та генетична дистанція (нижче діагоналі) за поліморфними генетико-біохімічними системами між групами тварин батьківських порід та їх помісей

	Сименталі	F_1	F_2	Червоно-рябі голштини
Сименталі	*****	0,015	0,019	0,069
F_1	0,985	*****	0,011	0,045
F_2	0,981	0,989	*****	0,016
Червоно-рябі голштини	0,933	0,956	0,984	*****

Відмінності у генетичних дистанціях пояснюють результати кластерного аналізу, який показав, що помісне потомство (F_1 і F_2) об'єднується в загальний кластер із сименталами, незважаючи на поступове зменшення їх спадкової частки у генофонді.

Основний внесок у збереження генетичної подібності між сименталами та помісними тваринами вносять такі фактори: підвищена частота алеля Tf D_2 у системі трансферину; знижена частота алеля Am-1 C у системі амілази; стабільна гетерозиготність за локусом гемоглобіну порівняно з червоно-рябою голштинською породою.

Аналіз показав, що перетворення генофонду сименталів при їхньому схрещуванні з червоно-рябими голштинами має чітко виражені локусспецифічні особливості. Генетичні взаємовідносини між батьківськими породами та помісними групами тварин за поліморфними генетико-біохімічними системами не завжди відповідають традиційним уявленням про "частку кровності" у потомства.

Висновки

1. Генетична структура досліджуваних груп тварин за поліморфними генетико-біохімічними системами є специфічною та визначається характерними алельними співвідношеннями для сименталів і червоно-рябих голштинів.

2. Генетична гетерогенність сименталів і червоно-рябих голштинів є відносно стабільною, що проявляється у дотриманні рівноважного стану поліморфних генетико-біохімічних систем відповідно до закону Харді-Вайнберга.

3. Генетичний аналіз показав значну подібність генофонду помісних тварин (F_1 та F_2) до батьківських порід, проте у процесі схрещування спостерігається поступове зближення генофонду помісей із червоно-рябою голштинською породою.

4. Дослідження особливостей генетичної структури симентальської та червоно-рябої голштинської порід і їх помісей за поліморфними білками крові вказує на можливий опосередкований вплив цих маркерів на рівень молочної продуктивності корів.

5. Спостерігається зменшення генетичних дистанцій між генофондом помісного потомства від схрещування сименталів із червоно-рябими голштинами та батьківською породою, що свідчить про ефективне генетичне зближення помісей із покращуючою породою.

6. Походження тварин значною мірою впливає на особливості їхньої генетичної структури, однак цей фактор не є абсолютним, що підтверджується обмеженою ефективністю використання концепції "частки кровності" у селекційному процесі.

Перспективи подальших досліджень будуть спрямовані на вивчення зв'язку між генетичними маркерами та продуктивними й адаптаційними якостями помісного поголів'я.

Відомості про конфлікт інтересів

Автори стверджують про відсутність конфлікту інтересів.

References

Ashton, G. C. (1965). Cattle serum transferrins: a balanced polymorphism?. Genetics, 52(5), 983–997. DOI: 10.1093/genetics/52.5.983.

Ashwell, M. S., Heyen, D. W., Sonstegard, T. S., Van Tassell, C. P., Da, Y., VanRaden, P. M., Ron, M., Weller, J. I., & Lewin, H. A. (2004). Detection of quantitative trait loci affecting milk production, health, and reproductive traits in Holstein cattle. Journal of dairy science, 87(2), 468–475. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(04)73186-0.

Bagnato, A., Schiavini, F., Rossoni, A., Maltecca, C., Dolezal, M., Medugorac, I., Sölkner, J., Russo, V., Fontanesi, L., Friedmann, A., Soller, M., & Lipkin, E. (2008). Quantitative trait loci affecting milk yield and protein percentage in a three-country Brown Swiss population. Journal of dairy science, 91(2), 767–783. DOI: 10.3168/jds.2007-0507.

Bodnaruk, V., Bodnar, P., Zhmur, A., Muzyka, L., Kropyvka, Y., Orihivsjkyj, T., & PoslavskaJ. (2018). Options for genetic-biochemical markers in connection with dairy productivity. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 20(84), 98–103. DOI: 10.15421/nvlvet8418.

Bodnaruk, V., Muzyka, L., Bodnar, P., Zhmur, A., & Orihivsjkyj, T. (2017). New possibilities of effective

breeding in cattle based on the study of the genome. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 19(79), 32–37. DOI: 10.15421/nvlvet7907.

Bodnaruk, V., Muzyka, L., Kropyvka, Y., Bodnar, P., Zhmur, A., & Orikhivskyj, T. V. (2020). Features of the genetic structure of the Simmental breed cattle. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 22(93), 137–141. DOI: 10.32718/nvlvet-a9323.

Bodnaruk, V., Zhmur, A., Muzyka, L., Bodnar, P., & Orichivskyi, T. (2022). Acceleration of the selection process in the population of Black and Spotted cattle by using genetic markers. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 24(97), 213–217. DOI: 10.32718/nvlvet-a9735.

Bodnaruk, V., Zhmur, A., Muzyka, L., Kropyvka, Y., Bodnar, P., PoslavskaJ., & Orihivsjkyj, T. (2018). Isoenzymes spectrum of genes expression of cattle in different directions of productivity. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 20(89), 67–70. DOI: 10.32718/nvlvet8912.

Daetwyler, H. D., Schenkel, F. S., Sargolzaei, M., & Robinson, J. A. (2008). A 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, 91(8), 3225–3236. DOI: 10.3168/jds.2007-0333.

Giblett, E. R. (1977). Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. American Journal of Human Genetics, 29(1), 115. URL: https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1685231.

Ivashchenko, O. Yu. (2023). Henetychne riznomanittia populiatsii velykoi rohatoi khudoby za asotsiiovanymy z rezystentnistiu DNK-markeramy: dys. ... d-ra filosofii: 204 Tekhnolohiia vyrobnytstva i pererobky produktsii tvarynnytstva. Natsionalnyi universytet bioresursiv i pryrodokorystuvannia Ukrainy. Kyiv (in Ukrainian).

Kopylov, K. V. (2010). Stan ta perspektyvy vykorystannia henotypnoho markuvannia v selektsii tvaryn. Visnyk Ukrainskoho tovarystva henetykiv i selektsioneriv, 8(1), 91–98. URL: http://www.utgis.org.ua/images/pdf/visnyk/2010/V8_N1/Visnik-2010-t8-n1_014.pdf (in Ukrainian).

Lipkin, E., Bagnato, A., & Soller, M. (2008). Expected effects on protein yield of marker-assisted selection at quantitative trait loci affecting milk yield and milk protein percentage. Journal of dairy science, 91(7), 2857–2863. DOI: 10.3168/jds.2008-1011.

Lipkin, E., Tal-Stein, R., Friedmann, A., & Soller, M. (2008). Effect of quantitative trait loci for milk protein percentage on milk protein yield and milk yield in Israeli Holstein dairy cattle. Journal of dairy science, 91(4), 1614–1627. DOI: 10.3168/jds.2007-0655.

Lytvynenko, M. O., Kalashnyk, O. M., & Kovtun, S. I. (2015). Henetychnyi polimorfizm bilkiv krovi velykoi rohatoi khudoby ukrainskoi chorno-riaboi molochnoi porody. Visnyk ahrarnoi nauky, 9, 45–49 (in Ukrainian).

Rossokha, V. I., Drobiazko, O. V., Boyko, Y. A., Tur, G. N., Oliinychenko, Y. K., Zaderikhina, O. A., & Brovko, O. V. (2020). Genetic diversity of simmental cattle lines by polymorphic blood group systems. Scientific and technical bulletin of the Institute of Animal Husbandry of the NAAS, 124, 15–23 DOI: 10.32900/2312-8402-2020-124-15-23.

Shcherbatyj, Z. Y., Bodnaruk, V. Y., Bodnar, P. V., Muzyka, L. I., & Zhmur, A. J. (2015). The comparative analysis of species closely related cattle. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 17(1), 293–299. URL: https://nvlvet.com.ua/index.php/agriculture/article/view/3593.

Viitala, S. M., Schulman, N. F., de Koning, D. J., Elo, K., Kinos, R., Virta, A., Virta, J., Mäki-Tanila, A., & Vilkki, J. H. (2003). Quantitative trait loci affecting milk production traits in Finnish Ayrshire dairy cattle. Journal of dairy science, 86(5), 1828–1836. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(03)73769-2.

Zhmur, A., & Bodnaruk, V. (2016). Genetic differentiation of black–spotted breed by B–system of blood group. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences, 18(2), 94–96. DOI: 10.15421/nvlvet6721.

Zhmur, A., Muzyka, L., & Bodnaruk, V. (2019). Henetychna dyverhentsiia chorno-riaboi khudoby za aleliamy hrup krovi. Biolohiia tvaryn, 21(3), 115. (Materialy KhVIII Vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii molodykh vchenykh «Molodi vcheni u rozviazanni aktualnykh problem biolohii, tvarynnytstva ta veterynarnoi medytsyny», 5-6 hrudnia 2019 r., m. Lviv). URL: https://aminbiol.com.ua/images/Journal/2019/AB_2019_21_3_proceedings.pdf#page=31.