

ПРЕДИСЛОВИЕ

Цель любой программы селекции – максимальное повышение генетического потенциала животных популяции по экономически важным признакам. Она может быть достигнута лишь при интенсивном использовании животных с действительно высокой генетической ценностью. Настоящее состояние наших генетических знаний не позволяет получать истинную характеристику количества и качества наследственных задатков животного по полигенным хозяйственно полезным признакам. Использование фенотипических показателей животных было и остается пока единственной возможностью прогноза их генотипа. Проблема заключается в том, чтобы из относительно ограниченного объема фенотипических данных предков, боковых родственников, самого животного и потомков научиться извлекать максимум достоверной генетической информации и эффективно ее использовать.

На протяжении XX столетия (особенно его второй половины) оценка племенной ценности животных была и остается объектом пристального внимания ученых и специалистов. Американский ученый Сьюэл Райт в начале 20-х годов опубликовал несколько статей, часть из которых была посвящена генетическим последствиям различных систем спаривания, часть - корреляции и причинности. В последних он предложил метод путевых коэффициентов, который сыграл большую роль в популяционно-генетических исследованиях домашних животных и в развитии теории селекционного индекса.

Джей Лаш первым применил достижения популяционной генетики в животноводстве. Он развел положения Райта и создал в 30-40-х годах основы общей теории селекции, которая позволила проводить анализ наследования количественных признаков, прогнозировать генетические качества животных и оценивать эффективность селекционной работы.

Широкому использованию генетико-статистических принципов в племенной оценке животных способствовали исследования учеников Лаша – Хейзеля, Хендersonа, Диккертсона и Робертсона. О том что их работа была обществом встре-

бована, свидетельствует тот факт, что во многих странах мира в настоящее время используются эффективные системы генетической оценки животных.

Особо следует отметить Чарльза Роя Хендерсона (Charles Roy Henderson: 1911-1989 гг.), внесшего неоценимый вклад в развитие теории селекции животных. Статистик и биолог Ч.Хендерсон был идеальным вдохновителем и признанным лидером в разработке целой области статистических исследований - анализа несбалансированных данных линейными моделями смешанного типа (с фиксированными и рандомизированными эффектами), включая оценку варианс, коварианс и прогноз рандомизированных факторов. Эта область исследований объединила такие разные методологии как, с одной стороны, работы Райта, Лаша, Смита и Хейзеля по путевым коэффициентам и селекционным индексам, так, с другой стороны, работы Йетса, Фишера, Снедекора и Брандта по несбалансированным фиксированным линейным моделям. Разработанные Ч. Хендерсоном статистические методы использовались в широкой сфере дисциплин - от эконометрии и социологии до эпидемиологии и питания населения. Сам Ч. Хендерсон применял их в разведении сельскохозяйственных животных. Он был пионером в использовании смешанных моделей для генетической оценки молочного скота. Вообще, Ч. Хендерсон был признанным лидером и авторитетом во всем мире по генетической оценке животных.

В 1953 году в журнале «*Biometrics*» была опубликована работа Ч. Хендерсона по оценке компонентов варианс и коварианс. Размноженная институтом научной информации США отдельным оттиском, как одна из часто цитируемых статей, она стала первой, представившей методы анализа несбалансированных данных. Эти методы используются до настоящего времени, а изложенные в статье методологические положения создали базис для их дальнейшего развития.

С 1950 по 1973 гг. Ч. Хендерсон работал над методологией смешанных моделей. Из нормальных уравнений наименьших квадратов он получил уравнения смешанной модели для наилучшей линейной несмещенной оценки фиксированных эффектов и наилучшего линейного несмещенного прогноза

рандомизированных эффектов. Эти исследования вылились в методологию наилучшего линейного несмешенного прогноза (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP) генотипа животных, которая была представлена им в 1973 году на симпозиуме в честь доктора Лаша. Его доклад - «*Sire evaluation and genetic trends*» - стал эпохальным и был выпущен институтом информации США отдельным оттиском.

В дальнейшей своей работе Ч. Хендерсон продолжал развивать методологию BLUP. В частности, он разработал ускоренный метод вычисления инвертированной матрицы родства между животными без расчета самой матрицы родства. В результате стал возможен анализ всех доступных данных о родственниках животных. Теория BLUP получила свое развитие в BLUP Animal Model. Им были разработаны различные типы биометрических моделей: для одного признака с одной записью на животное; для одного признака с повторяющимися записями; для нескольких признаков с одной записью; для одного признака с повторяющимися записями как разные признаки; для одного признака с одной записью с учетом прямого и материнского генетических эффектов; модели с неаддитивными генетическими эффектами и др. В настоящее время не только национальные системы генетической оценки молочного скота экономически развитых стран, но и интернациональная генетическая оценка, проводимая Центром INTERBULL, базируются на теории BLUP Animal Model.

В 1985 году в возрасте 74 лет Ч. Хендерсон, один из немногих ученых-животноводов, был избран членом Национальной Академии наук США – самая почетная награда для американского ученого. Международное признание вылилось в награждении его многочисленными наградами и избрании членом различных Академий, Ассоциаций и Обществ животноводов, селекционеров и генетиков Северной Америки и Европы.

Ч. Хендерсоном было опубликовано более 240 статей и одна книга «*Applications of Linear Models in Animal Breeding*» (1984), в которой он обобщил результаты и подвел итоги всех своих научных изысканий. Вне всякого сомнения, эта монография должна быть переведена и издана в России.

Цель настоящей книги – показать эволюцию методов племенной оценки животных на протяжении XX столетия - от оценки по фенотипу родителей до оценки по смешанным биометрическим моделям с учетом генетических маркеров. Значительная часть книги посвящена теории методов BLUP Sire Model и BLUP Animal Model, которые за рубежом являются стандартными процедурами генетической оценки животных. В то же время словом «введение» акцентируется, что в книге не дано со всей полнотой то, что изложено в работах Ч. Хендерсона, его многочисленных учеников и последователей. Предназначение книги - помочь читателю приблизиться к пониманию сути BLUP Animal Model. Сопровождающие теорию числовые примеры, данные в Приложении элементы матричной алгебры, и рекомендуемая литература призваны облегчить эту задачу. В последней главе в самых общих чертах определены перспективные направления стратегии развития системы оценки племенной ценности животных в России.

Автор выражает надежду, что изложенный в книге материал послужит стимулом для расширения проводимых в стране исследований по рассматриваемой проблеме и будет способствовать внедрению современных методов племенной оценки в практическую селекцию животных. «*Каждая страна, стремящаяся быть на уровне высших достижений цивилизации, - писал известный ученый Д.С. Фолконер, - с необходимостью должна овладеть количественными математическими методами и не только в целях научных исследований, но и для повседневной практики*».

В заключение, автор приносит глубокую благодарность руководству Голштинской Ассоциации Америки за предоставленную возможность пройти стажировку по программе «Holstein Genetic Evaluation Systems». Автору очень приятно еще раз выразить признательность и благодарность *J. Field, K. Lee, T. Lawlor* (Holstein Association); *A. Freeman, P.J. Berger* (Iowa State University); *H. Norman, G. Wiggans, P. Van Raden* (USDA-ARS), принявшим в этой программе непосредственное участие. Особую благодарность автор выражает *Kent'yu A. Weigel'ю* (Holstein Association) и *Ignacy'ю Misztal'ю* (University of Illinois) за неоценимую помощь в освоении BLUP AM.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
1. БАЗОВЫЕ ПОНЯТИЯ.....	7
1.1. Фенотип, генотип, среда.....	7
1.2. Варианса признака.....	18
1.3. Племенная ценность.....	19
1.4. Точность, достоверность, ошибка.....	24
1.5. Наследуемость, повторяемость, корреляция.....	28
1.6. Генетический прогресс.....	33
1.7. Методы отбора.....	35
2. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ДО BLUP.....	37
2.1. Европа и Северная Америка.....	37
2.1.1. До искусственного осеменения.....	37
2.1.2. Сравнение со сверстницами (СС).....	50
2.1.3. Оценка методом наименьших квадратов (LS).....	54
2.1.4. Модификации метода СС.....	56
2.1.5. Сравнение с одностаднницами (НС).....	60
2.1.6. Методы оценки коров.....	64
2.1.7. MCC-USDA.....	68
2.1.8. Прямое обновление (DU).....	76
2.1.9. Селекционный индекс.....	81
2.2. Россия.....	86
2.2.1. Метод Альтшулера и Суханова.....	86
2.2.2. Индексы племенной ценности.....	91
2.2.3. Интегрированная оценка.....	95
3. ПРОБЛЕМЫ ПРОГНОЗА.....	111
3.1. Наилучший прогноз (BP).....	112
3.2. Наилучший линейный прогноз (BLP).....	114
3.3. Наилучший линейный несмешанный прогноз (BLUP).....	116
4. СМЕШАННЫЕ МОДЕЛИ.....	119
5. BLUP SIRE MODEL.....	127
5.1. Оценка по потомству.....	127
5.2. Одновременная оценка отца и сына.....	158
5.3. Одновременная оценка быков и коров.....	164
5.4. Оценка варианс.....	174
5.5. Эффективность.....	181

6. BLUP ANIMAL MODEL.....	194
6.1. Генетическая модель.....	196
6.2. Один признак / одна запись.....	198
6.3. Один признак / несколько записей.....	205
6.4. Несколько признаков / несколько записей.....	210
6.5. Генетические группы.....	216
6.6. Материнский эффект.....	218
6.7. Оценка варианс.....	221
7. ПРОЦЕДУРА ОЦЕНИВАНИЯ ПО BLUP АМ.....	226
7.1. Эффекты модели.....	226
7.2. Отношения варианс.....	230
7.3. Итерация.....	231
7.4. Выражение племенной ценности	235
7.5. Достоверность.....	236
7.6. Преимущества	238
7.7. Эффективность.....	241
8. INTERBULL-ОЦЕНКА.....	248
9. РОССИЙСКИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ.....	263
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	272
1. Формирование матриц А и A^{-1}	272
1.1. Матрица А.....	272
1.2. Матрица A^{-1}	276
2. Национальные системы оценки.....	287
3. Элементы матричной алгебры.....	321
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.....	339