

BLUP ANIMAL MODEL - МЕТОД ПРОГНОЗА ГЕНОТИПА МОЛОЧНОГО СКОТА

В.М. Кузнецов

*доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Зональный НИИСХ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, Киров*

В начале 80-х годов прошедшего столетия в научных журналах появились публикации, в которых рассматривались и обсуждались вопросы методологии вычислений, стратегии программирования и эффективности практического применения для прогноза генотипа линейных моделей смешанного типа, включающих аддитивный генетический эффект животного – т.н. «Animal Model» - модель животного (в дальнейшем АМ). Основные положения теории АМ были разработаны Ч. Хендерсоном еще в 50-х годах. Однако практическое применение АМ было долгое время невозможным из-за ограниченной мощности вычислительной техники. Совершенствование компьютеров и развитие методологии BLUP устранили это препятствие. Принципиальные различия методов СС, BLUP и АМ показаны на рис. 1.

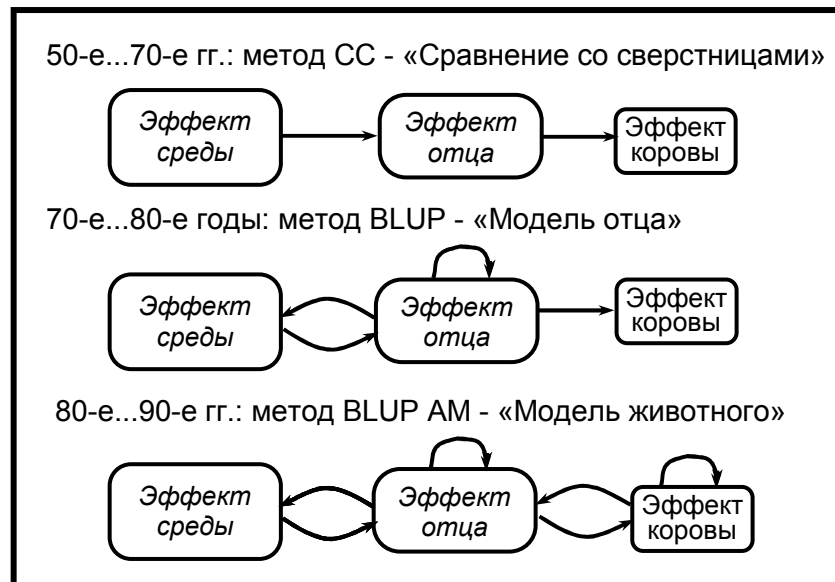


Рис. 1. Принципиальные схемы методов прогноза генотипа животных

Оценка племенной ценности (Estimated Breeding Value, EBV) животных по методу СС рассчитывают в три этапа. На первом этапе элиминируют влияние паратипических факторов. На втором - рассчитывают EBV быков; на третьем - EBV коров.

По BLUP элиминация паратипических факторов и прогноз генотипа быков осуществляется одновременно. Паратипические эффекты абсорбируются (поглощаются), а для решений уравнений по отцам используется процедура итерации.

Различия между методами СС и BLUP были показаны ранее. Общим является то, что в обоих методах базой для сравнения служит продуктивность сверстниц. Кроме того, EBV коров рассчитываются на заключительном этапе с использованием (не обязательно для метода СС) EBV отцов.

АМ - это метод прогноза генотипа, в котором данные каждого животного участвуют в расчете EBV. В АМ используются три источника информации: данные предков, собственная продуктивность животного и данные о потомстве при *корректной* корректировке каждой записи по животному на идентифицированные систематические эффекты среды (рис. 2). Оценка паратипических эффектов и прогноз генотипа быков и коров осуществляются одновременно и итеративно.

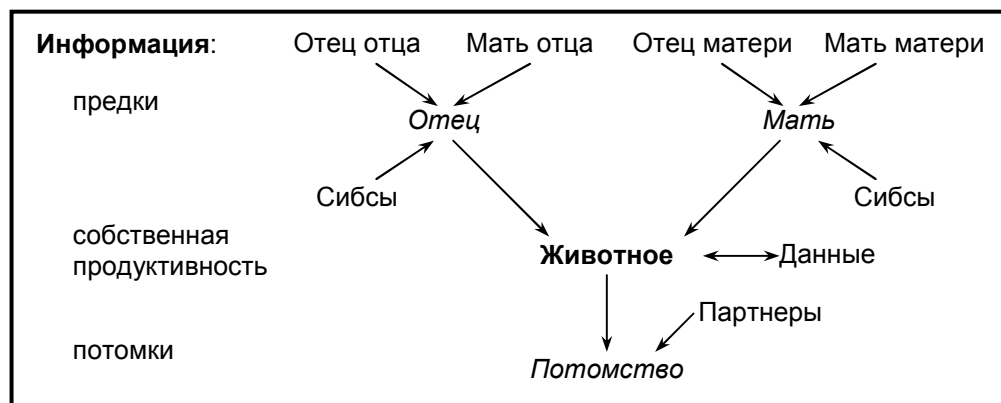


Рис. 2. Информация, используемая в BLUP АМ

Метод АМ - это дальнейшее развитие метода BLUP. Как и по методу BLUP, EBV животного, рассчитанная по методу АМ, является наилучшим линейным несмещенным прогнозом его аддитивного генотипа. Поэтому в публикациях встречается также такое словосочетание, как «BLUP under the Animal Model» - BLUP по модели животного (в дальнейшем BLUP АМ).

Генетическая модель. Каждое животное имеет двух родителей; многие животные имеют потомство. В BLUP АМ могут учитываться все родственные связи между животными. BLUP АМ прогнозирует генетическую ценность исходя из собственной

продуктивности животного (если она имеется), продуктивности всех предков, боковых родственников и потомства. Основная задача BLUP AM - это максимальное использование информации об известных родственниках. В BLUP AM, с одной стороны, все известные родственники животного оказывают влияние на его EBV. С другой стороны, каждое животное вносит вклад в EBV своих родственников. Степень обоюдного влияния зависит от тесноты родства между животными. Дочери, сыновья и родители имеют большее значение для оценки животного, чем дедушки, двоюродные братья и сестры, другие более отдаленные родственники.

В BLUP AM непосредственно или косвенно используется матрица генетического родства (A) между животными. Диагональные элементы матрицы A равны $1+F_i$ (где F_i - это коэффициент инбридинга i-го животного), внедиагональные - числителю коэффициента родства Райта: $\sum[0,5^n(1+F_a)]$ (где n - число путей, связывающих животных i и k через общего предка; F_a - коэффициент инбридинга общего предка). Если умножить матрицу A на аддитивную генетическую вариацию, σ_a^2 , то произведение $A\sigma_a^2$ будет описывать вариационно-ковариационную структуру аддитивных генетических ценностей оцениваемых животных.

В популяциях генотипические средние и дисперсии признаков редко бывают стабильными. Так, в закрытой или малочисленной популяции инбридинг накапливается с каждым поколением (из-за генетического дрейфа) и влияет на генотипическую среднюю и дисперсию. Последние могут также флуктуировать под влиянием отбора из-за изменения частоты генов и возникновения коварианс между генотипическими значениями различных локусов. Использование в BLUP AM матрицы родства (A) позволяет учитывать варьирование этих параметров.

Биометрическая модель генотипа i-го животного, A_i :

$$A_i = 0,5A_{sire} + 0,5A_{dam} + RA_i,$$

где: A_{sire} и A_{dam} - аддитивные генетические ценности отца и матери i-го животного; 0,5 - регрессия A_i на A_{sire} и A_i на A_{dam} ; RA_i - случайные отклонения, связанные с менделевской выборочностью родительских генотипов в процессе гаметогенеза; результатом этого процесса является вариация между особями, включая потомство от одних и тех же родителей.

Гаметы, с которыми гены передаются следующему поколению, несут некоторую выборку генов родительского поколения. Если выборка небольшая, то частота генов будет флуктуировать от одного поколения к другому. Это случайное изменение частоты генов представляет собой стохастический процесс, характерный для *менделевской выборки*. Элементы менделевской выборки имеют ожидаемое значение среднего 0 и дисперсию $0,5(1-F)\sigma_a^2$, где F - это средний коэффициент инбридинга родителей животных.

Отбор влияет на распределение A_{sire} и A_{dam} , но не на RA_i . Если число локусов достаточно велико, то RA_i не зависит от генетической ценности родителей. Если у какого-либо животного родитель неизвестен или не включен в матрицу родства, то половина его племенной ценности входит в RA_i , и распределение RA_i отражает элемент менделевской выборки плюс вклад неизвестного родителя. Если неизвестные родители не отобраны, то дисперсия RA_i будет равна σ_a^2 , когда неизвестны оба родителя или $(0,75 - 0,25F_p)\sigma_a^2$, когда неизвестен только один из родителей (F_p - коэффициент инбридинга известного родителя). При этом допускается, что неизвестные родители являются неинбридными.

Генетическая модель может включать животных предыдущих поколений. Например, A_i может быть выражена как функция генетической ценности прауродителей по отцовской и материнской сторонам родословной плюс элементы менделевской выборки:

$$A_i = 0,25A_{ss} + 0,25A_{ds} + 0,25A_{sd} + 0,25A_{dd} + \\ + 0,5RA_{sire} + 0,5RA_{dam} + RA_i,$$

где: субиндексы ss, ds, sd и dd идентифицируют аддитивную генетическую ценность дедушек и бабушек по отцовской и материнской сторонам родословной (отцы быков, матери быков, отцы коров, матери коров).

На элементы менделевской выборки, как и ранее, отбор в предыдущем поколении не оказывает влияние и они независимы от генетической ценности предков. Этот процесс может быть расширен до нескольких групп предков или до концептуальной базовой популяции предположительно не родственными животными с неизвестными или не идентифицированными родителями.

Процедура оценивания. Предположим, что продуктивность коровы можно описать биометрической моделью, которая включает в себя фиксированный эффект условий содержания (M), рандомизированные эффекты животного (A), перманентной* среды (P), взаимодействия «стадо-бык» (C) и влияние неучтенных случайных факторов внешней среды (E):

$$Y_{ijkl} = M_{ij} + A_{kl} + P_{kl} + C_{ik} + E_{ijkl},$$

где Y_{ijkl} - стандартизированная продуктивность коровы kl (1-ой дочери k -го быка) в ij -ой группе содержания (j -ая лактация в i -ом стадо-год-сезоне отела); M_{ij} - эффект группы содержания; A_{kl} - эффект аддитивной генетической ценности животного; P_{kl} - перманентный эффект среды; C_{ik} - эффект взаимодействия «стадо-бык»; E_{ijkl} - эффект неучтенных факторов.

Если игнорировать субиндексы, которые делают модель специфической для какой-то определенной лактации, то модель будет иметь вид:

$$Y = M + A + P + C + E.$$

В модель не включены эффекты возраста, продолжительности лактации, кратности доения и т.д. Перед оценкой BV данные по лактациям корректируются на эти факторы (предварительная корректировка исходных данных).

Группа содержания, M , идентифицирует сверстниц. Она определяется стадом, годом и сезоном отела (2-6 мес. фиксированные интервалы), номером лактации и статусом коровы (чистопородная или помесная). Такая спецификация позволяет проводить надежное сравнение коров, лактировавших в одних и тех же условиях содержания. В США для оценки используется до пяти лактаций включительно. В российских условиях, как представляется, целесообразно ограничиться тремя первыми лактациями. Более поздние лактации постепенно становятся менее пригодными для генетической оценки животных. Во-первых, в стадах относительно немного коров, которые имеют более 3-х лактаций. Поэтому подобрать сверстниц того же возраста для достоверного сравнения сложно. Во-вторых, влияние паратипических факторов на продуктивность увеличивается с каждой последующей лактацией. Это снижает информативность более поздних лактаций.

* Перманентность - это то, что является или хотя бы кажется, неизменным.

Если в какой-либо группе содержания менее 5 коров, то ее объединяют с другой, чтобы получить достаточное для достоверной оценки число коров. Следует отметить, что группа содержания, включающая дочерей только *одного* быка, не может использоваться для оценки племенной ценности.

Генетическая ценность животного, A, - это средний эффект всех его генов (BV), которые несет данная особь, а не эффект только половины того, что она может передать своим потомкам (передающая способность, PD). Каждый потомок получает разный набор генов от родителей, но средняя генетическая ценность большого числа потомков равна средней генетической ценности их родителей. Отметим, что BV - это свойство как особи, так и популяции, к которой она относится. Нельзя говорить об индивидуальной BV, не определив к какой именно популяции она относится.

При оценке BV животного по BLUP AM учитываются все известные родственные связи с другими животными. Животные, которые имеют большую долю генов родственника, вносят большой вклад в его EBV. Ожидаемая доля общих генов, которые будут иметь два животных, определяется по родословной.

Каждая генеалогическая ветвь в конечном итоге заканчивается неизвестными предками. BLUP AM не допускает, чтобы все неизвестные предки были генетически равноценны. Поэтому неизвестные родители группируются. Средняя генетическая ценность группы неизвестных родителей используется для прогноза генетической ценности их потомства.

Группы формируются таким образом, чтобы родители, у которых должна быть одинаковая генетическая ценность, находились в одной группе (рис. 3). Если в популяции имел место позитивный генетический тренд, то молодые неизвестные родители должны иметь более высокую племенную ценность. Следовательно, неизвестные родители, сгруппированные по годам рождения потомства и сами имеющие различные годы рождения, могут быть включены в одну группу, для того чтобы обеспечить стабильность оценок эффектов групп неизвестных родителей.

Неизвестные родители могут группироваться также по полу и полу потомка (пробанда). Разделение по полу желательно, потому что средняя EBV отцов обычно выше, чем матерей.

Группы, например, могут быть созданы для неизвестных отцов быков, матерей быков, отцов коров и матерей коров.

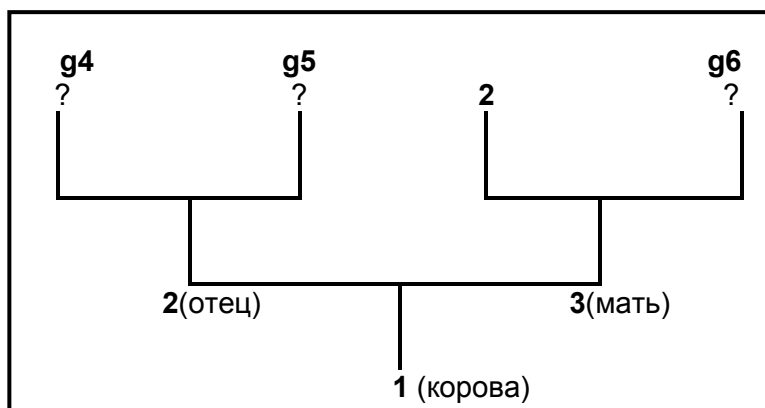


Рис. 3. Пример родословной животного с неизвестными предками (g4, g5, g6 - группы для неизвестных родителей животных 2 и 3). В АМ одновременно оцениваются все животные (1,2,3) с привлечением всей информации (для 3 это 2, g6, 3 и 1, через животное 2 - g4 и g5).

Эта дифференциация учитывает разницу в интенсивности селекции и, следовательно, в генетической ценности разных категорий племенных животных. Внутри этих групп год рождения потомка может быть использован для создания субгрупп. Число годов в субгруппе для каждого пути передачи генов должно корректироваться для выравнивания размера субгрупп. При группировке, если это необходимо, может быть учтено происхождение животного (например, из США или Канады). Прямое воздействие этих субгрупп на EBV животных будет незначительным, особенно на быков, имеющих большое поголовье дочерей.

К группам неизвестных родителей относятся также родители без продуктивности и без родства с двумя (минимум) животными, которые имеют продуктивность (животные без вклада). Группы неизвестных родителей в BLUP АМ необходимы для законченности матрицы родства.

Перманентный эффект среды, Р, оказывает влияние на продуктивность коровы в каждую лактацию, но потомкам не передается. Например, раздой коровы, повреждение вымени в первую лактацию, в некоторой степени, материнский эффект.

Взаимодействие «стадо-бык», С, является общим для коровы и остальных полусибсов по отцу, лактировавших в одном и том же стаде. Дочери быка в стаде могут получать предпочтительный уход и

кормление, в отличие от животных, не связанных родством. Эффект «стадо-бык» включается в модель для объяснения паратипической корреляции между дочерью быка в одном стаде. С-эффект связан с корреляцией между ранними EBV быков по дочерям в малом числе стад с их более поздними EBV, полученными на большом поголовье дочерей во многих стадах. Учет С-эффекта ограничивает влияние, которое отдельное стадо может оказать на оценку быка. Учет С-эффекта лимитирует притягательность оценок быков, имеющих дочерей в одном или нескольких стадах или неравномерное распределение дочерей быка по стадам.

Неучтенные эффекты, E, представляет часть продуктивности коровы за лактацию, которая не объясняется включенными в модель факторами.

Как правило, допущением модели является то, что эффекты P, C и E, некоррелируют, т.е. действуют независимо друг от друга, а также независимы от генетической ценности коров. Если коровы из-за высокой генетической ценности получают предпочтительный уход, то допущение о независимости неверно и последующие EBV могут быть смещенными.

Отношения варiances. Эффекты P, C и A являются рандомизированными. Для их прогноза необходимо знать отношения варiances:

$$k_p = \sigma_e^2 / \sigma_p^2,$$

$$k_c = \sigma_e^2 / \sigma_c^2,$$

$$k_a = \sigma_e^2 / \sigma_a^2,$$

где σ_p^2 - варiances, обусловленная перманентным влиянием среды (различия между повторяющимися показателями особи); σ_a^2 - варiances, обусловленная различиями в аддитивной генетической ценности животных; σ_c^2 - варiances, обусловленная взаимодействием «стадо-бык»; σ_e^2 - остаточная варiances (неучтенных факторов).

Допустим, что

- коэффициент наследуемости (h^2) есть

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2} = 0,25;$$

- коэффициент повторяемости (R) есть

$$R = \frac{\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_p^2}{\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2} = 0,50.$$

Тогда, если сумма относительных значений varianс

$$\begin{aligned} \sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2 &= \\ &= h^2 + c^2 + p^2 + e^2 = \\ &= 0,25 + 0,20 + 0,05 + 0,50 = 1,00, \end{aligned}$$

то

$$k_p = (1 - R) / p^2 = 0,50 / 0,05 = 10,0,$$

$$k_c = (1 - R) / c^2 = 0,50 / 0,20 = 2,5,$$

$$k_a = (1 - R) / h^2 = 0,50 / 0,25 = 2,0.$$

При игнорировании эффекта «стадо-бык», σ_c^2 суммируется с σ_p^2 и $k_a = k_p = 2,0$.

Итерация. В BLUP AM используется процедура повторного вычисления, называемая *итерация*. Особенностью итеративных процедур является *одновременное* оценивание всех эффектов модели. В каждом раунде (шаге) итерации рассчитываются оценки по всем эффектам модели.

Первоначально все эффекты равны 0 или их значению из предыдущей оценки животных. Значения, полученные в первом раунде итерации, используются во втором раунде; полученные во втором - используются в третьем раунде и т.д.

При итерации каждый эффект оценивается из лактаций, скорректированных на все другие эффекты. Каждый эффект оценивается при использовании блока данных (лактаций). Например, оценка эффекта группы содержания, M, для первотелок, отелившихся в январе-марте 2005 г. в стаде 1, основывается на всех первых лактациях коров, отелившихся в январе-марте 2005 г. в стаде 1. Аналогичное усреднение используется для эффектов взаимодействия «стадо-бык» (C) посредством учета лактаций по всем дочерям быка в стаде. Оценка эффектов перманентной среды (P) может потребовать информацию из нескольких стад; суммирование по всем лактациям каждой коровы.

Через повторную оценку каждого эффекта достигается конечное решение, когда последняя оценка определенного эффекта скорректирована на все другие эффекты модели и новый раунд итерации не изменяет ее значение. В общем случае, итерация продолжается до тех пор, пока различия в оценках между раундами не станут допустимо малыми.

В BLUP AM используется итерация данных, а не уравнений. Для эффектов M, P и C применяется итерация Гаусса-Сейдела (Gauss-Seidel), которая использует в вычислениях новые решения по каждому эффекту. Для эффектов «животное» и «группа неизвестных родителей» применяется итерация Якоби (Jacobi), в которой в течение текущего раунда итерации новые оценки не используются. Ниже показана последовательность вычислений, включенных в статистическую модель эффектов.

Эффект условий содержания, M, вычисляется как средневзвешенная разность между удоем за лактацию и другими эффектами модели:

$$\hat{M}^r = \frac{\sum W(Y - \hat{C}^{r-1} - \hat{A}^{r-1} - \hat{P}^{r-1})}{\sum W},$$

где: $\hat{\quad}$ - символ, указывающий на то, что это оценка эффекта; r - номер раунда итерации; W - вес для количества информации в лактации. W зависит от числа дойных дней, кратности доения, номера лактации. W снижает влияние укороченной лактации на оценку. Если это влияние не учитывать, то $\sum W$ на данном этапе равна числу коров в группе содержания (в i-ом стадо-год-сезоне отела и в j-ую лактацию).

Для первого раунда решения по другим эффектам берутся из предыдущей оценки. Если их нет, то для эффекта животного используется средняя EBV родителей, а для других эффектов 0.

Эффект перманентной среды, P, для каждой дочери быка вычисляется по уравнению (сумма по лактациям):

$$\hat{P}^r = \frac{\sum W(Y - \hat{M}^r - \hat{A}^{r-1} - \hat{C}^{r-1})}{\sum W + k_p}.$$

Эффект взаимодействия «стадо-бык», C, вычисляется по уравнению (суммирование по быку в пределах стада):

$$\hat{C}^r = \frac{\sum W(Y - \hat{M}^r - \hat{A}^{r-1} - \hat{P}^r)}{\sum W + k_c}.$$

Оценки M , P и C используются для корректировки продуктивности коровы за каждую лактацию и расчета скорректированного отклонения по всем лактациям:

$$\hat{Z}_{ind}^r = \sum [W(Y - \hat{M} - \hat{P} - \hat{C})].$$

Эти отклонения по коровам свободны от эффектов содержания, перманентной среды и взаимодействия «стадо-бык». Взвешенное среднее скорректированное отклонение продуктивности коровы будет:

$$YD^r = \frac{\hat{Z}_{ind}^r}{\sum W}.$$

Эффект аддитивного генотипа животного (прогноз), A_{ind} , вычисляется как взвешенная комбинация, во-первых, генетической ценности отца (A_{sire}) и матери (A_{dam}), во-вторых, собственной скорректированной средней продуктивности (YD) и, в третьих, генетической ценности потомков (A_{off}), скорректированной на генетическую ценность партнера(-ов) оцениваемого животного по спариванию (A_{mate}):

$$\hat{A}_{ind}^r = W1[(\hat{A}_{sire}^{r-1} + \hat{A}_{dam}^{r-1})/2] + W2 \times YD^r + W3(2\hat{A}_{off}^{r-1} - \hat{A}_{mate}^{r-1}),$$

где: $W1$, $W2$, $W3$ - весовые коэффициенты ($W1 + W2 + W3 = 1$).

Для $W1$ числитель равен 2, если известны оба родителя, $4/3$ - если известен один родитель и 1 - если оба родителя неизвестны. Для $W2$ числитель равен $(1/K_a) \sum W$. И для $W3$ числитель равен половине числа потомков, но потомок от неизвестного партнера приравнивается к $2/3$. Все три коэффициента имеют один знаменатель, равный сумме их числителей.

При оценке коровы могут быть доступны все три источника информации. Очень важная информация будет поступать от проверяемых сыновей и семейств. Так, если у коровы есть три сестры по матери, то эти сестры через последовательную итерацию будут оказывать влияние на оценку матери, а через мать на оценку самой коровы.

Когда оцениваются быки, то используется только часть уравнения, которая относится к родителям и потомству, т.е.

$W_2=0$. EBV потомка корректируется на оценку партнера по спариванию (посредством вычитания $\frac{1}{2}$ EBV партнера).

Хотя только родители и потомки включены в прогноз генотипа животного, однако, все его родственники вносят свой вклад в оценку. Информация о более дальних родственниках включается через родителей животных и потомков потому, что *оценка каждого родителя и каждого потомка включает в себя их родителей и их потомков*. Оценки эффектов неизвестных групп родителей используются для неизвестных родителей и/или партнеров. Итерационная процедура позволяет вкладу каждого животного объединиться с вкладом всех его родственников.

Процесс итерации контролируется посредством вычисления «критерия конвергенции» (сходимости оценок, C_p). Критерий конвергенции - это сумма квадратов отклонений оценок между двумя последовательными раундами итерации, деленная на сумму квадратов оценок последнего раунда итерации:

$$\hat{C}_p^r = \frac{\sum (\hat{A}_{ind}^r - \hat{A}_{ind}^{r-1})^2}{\sum (\hat{A}_{ind}^r)^2}.$$

Для достижения более быстрой сходимости оценок, начиная со второго раунда итерации, используется фактор релаксации (f). В частности, к оценкам текущего раунда суммируется определенный процент (60...90%) разности между оценками двух предыдущих раундов:

$$\hat{A}_{ind'}^r = f(\hat{A}_{ind}^{r-1} - \hat{A}_{ind}^{r-2}) + \hat{A}_{ind}^r.$$

Число раундов (шагов) итерации может быть несколько десятков и даже сотен (зависит от модели). Это, во-первых, повышает точность прогноза генотипа животных и, во-вторых, обеспечивает включение информации о каждом животном в оценки всех его родственников.

Для получения окончательных оценок необходимо определить *генетическую базу*, т.е. «точку отсчета» для сравнения животных. Генетическая база создается путем приравнивания средней оценки коров, рожденных в каком-то выбранном году (например, в 2000), к нулю. Практически это

осуществляется вычитанием средней EBV коров 2000 года рождения из оценок всех животных. Генетическая база не влияет на ранжирование животных относительно друг друга. Через несколько лет, обычно 5, база меняется.

Выражение племенной ценности. Оценки коров и быков, рассчитанные по BLUP AM, являются их EBV:

$$EBV_{ind} = A_{ind}.$$

Деление на 2 превращает EBV в «прогноз передающей способности» (Predicted Transmitting Ability, PTA):

$$\begin{aligned} PTA_{ind} &= A_{ind} / 2 = \\ &= W1 \times PA + W2 \times (YD / 2) + W3 \times (2 \overline{PTA}_{off} - \overline{PTA}_{mate}), \end{aligned}$$

причем

$$PA = (PTA_{sire} + PTA_{dam}) / 2 = \text{средняя PTA родителей.}$$

PTA рассчитывается как для коров, так и для быков, что говорит о единой методологии оценки. Слово «прогноз» указывает на то, что PTA - это решение для рандомизированного эффекта.

Вклад предков определяется как «среднее родителей» (Parent Average, PA). Сопоставление PTA_{ind} с PA характеризует вклад потомков и продуктивности в оценку животного. Анализ PA и PTA_{ind} позволяет осуществлять контроль за точностью данных и правильностью оценки, и понимать - почему оценка отдельного животного отличается от ожидаемого значения.

В системе BLUP AM возможно получить «прогноз продуктивной способности» (Predicted Producing Ability, PPA) коровы:

$$\begin{aligned} PPA_{ind} &= \hat{C} + \hat{P} + \hat{A}_{ind} = \\ &= \hat{C} + \hat{P} + 2PTA_{ind}. \end{aligned}$$

PPA - это прогноз продуктивности коровы в будущие лактации, выраженный относительно генетической базы; может служить критерием для выбраковки коров из стада.

Сопоставляя PPA_{ind} и A_{ind} можно оценить суммарное влияние на продуктивность коровы эффектов C и P:

$$\begin{aligned} (C + P)_{ind} &= PPA_{ind} - A_{ind} = \\ &= PPA_{ind} - 2PTA_{ind}. \end{aligned}$$

Значения (С+Р) указывают на степень отличия BV животных от прогноза эффектов перманентной среды и взаимодействия «стадо-бык».

Достоверность. Мерой эффективности оценки племенной ценности животного является достоверность (Reliability, REL):

$$REL_{ind} = \frac{DE_{ind}}{DE_{ind} + k_d} 100,$$

где: DE_{ind} - количество информации для животного, выраженное в «дочерних эквивалентах»;

$$k_d = \frac{\sigma_e^2 + \sigma_p^2 + \sigma_c^2 + 0,5 \sigma_a^2}{0,25 \sigma_a^2} = \frac{4-2h^2}{h^2}.$$

«Дочерний эквивалент» - это количество информации, которое приносится родителю «стандартной дочерью».

«Стандартная дочь» - это дочь, имеющая одну лактацию, бесконечное число сверстниц в группе содержания и второго оцененного родителя с высокой REL.

Например, количество информации, которое вносят три лактации коровы в ее оценку, эквивалентно количеству информации, вносимой 7,8 эффективным дочерям (табл. 1). DE обеспечивает общую меру для измерения количества информации из разных источников и ее суммирование по всем источникам:

$$DE_{ind} = DE_{записей} + DE_{родителей} + DE_{потомков}.$$

Вклад записей есть функция от числа лактаций и числа сверстниц. По каждой анализируемой родословной вклад родителей и потомства учитывается отдельно.

Расчет REL для быков базируется на информации родителей, дочерей и сыновей. Расчет REL для коров - на информации родителей, собственных данных и данных потомства. Трансплантация эмбрионов способствует получению РТА коров с высокими значениями REL. Для животных без информации о продуктивности и потомстве REL составляет $\frac{1}{4}$ от суммы REL родителей, которая также является REL для их РА.

REL - это квадрат корреляции (коэффициент детерминации) между EBV и генотипом (A) животного. Значения REL могут быть от 0 до 100%. Чем выше REL, тем с бóльшей уверенностью можно судить о генотипе животного по EBV или РТА, или РА.

1. Количество информации в дочерних эквивалентах (DE), вносимое в достоверность (REL) оценки коровы разными родственниками

Источник информации	Информация	DE
Родители	Отец с REL=70%, мать с REL=30%	4,7
	Отец с REL=99%, мать с REL=50%	8,3
	Отец с REL=99%, мать с REL=99%	14,0
Корова (пробанд)	Одна лактация	4,7
	Три лактации	7,8
	Пять лактаций	9,0
Дочь	Одна лактация	1,0
	Три лактации	1,5
	Пять лактаций	1,7
Сын	1 дочь с одной лактацией	0,2
	10 дочерей в 10 стадах	1,8
	50 дочерей в 50 стадах	4,4
	100 дочерей в 100 стадах	5,4
	Оценка с REL=99%	7,0

Следует отметить, что REL является мерой количества, но не качества информации. На сегодня *нет такого метода, который мог бы выявить подтасовку или искажение первичных данных*. Компьютеры могут оказать большую помощь при принятии правильных решений по выбору животных с лучшими генотипами, но *необходима быть уверенным в корректности исходных данных*.

BLUP AM-оценки используются для ранжирования животных. От животных с более высокими рангами следует ожидать более высокую продуктивность. Разница между РТА двух животных, равная 500 кг молока, может быть интерпретирована как *ожидаемая разность между средними скорректированными удоями бесконечного числа потомков этих животных в одинаковых условиях содержания и при равном уровне кормления*.

Для оценки молочного скота по BLUP AM необходимы:

- корректные данные о продуктивности коров по лактациям;
- родословные коров, быков и их родителей;
- идентификация животных базовой популяции (с неизвестными родителями);
- спецификация паратипических факторов;
- информационная система;
- программное обеспечение.

Преимущества. По BLUP AM все половозрастные группы животных оцениваются одновременно с учетом всех родственных отношений. Это дает ряд преимуществ:

1. *Повышается REL EBV быков.* В BLUP AM могут быть использованы данные по двоюродным сестрам, племянницам, внучкам, внучатым племянницам и т.д. Поэтому быки будут иметь большую REL EBV, даже без привлечения дополнительных дочерей. С повышением REL более четко проявляются наследственные качества и ранги быков.

2. *Повышается REL EBV коров.* В BLUP AM могут быть учтены данные о семействе коровы, о ее предках и потомках по материнской линии. При использовании суперовуляции и трансплантации эмбрионов создаются семейства полных сибсов и AM хорошо учитывает их данные. Это уточняет прогноз генотипа коровы.

3. *Учитываются наследственные качества партнеров по спариванию.* В пределах одного стада сперма какого-либо быка может систематически использоваться для осеменения только лучших или худших по EBV коров. Не исключено закрепление спермы молодых быков только за лучшими коровами. Это пример ассортативного спаривания. В BLUP AM рассчитывается поправка на генетическую ценность партнера, которая используется при оценке и быков и коров. Если бык спаривается с коровой, EBV которой выше среднего, то поправка понижает его оценку, чтобы точно определить генетический вклад быка в дочерей. И наоборот, поправка будет положительной, если бык спаривается с коровой, чья EBV ниже среднего уровня. Аналогично учитывается генетическая ценность отцов дочерей, если данные по дочерям используются для оценки коровы. Таким образом, в BLUP AM учитывается *генетическая ценность спаривания*.

4. *Нет необходимости в группировке животных.* Так как в BLUP AM можно учитывать все родственные связи, то группировка животных в том виде, в котором она используется в BLUP, теряет смысл. В BLUP AM группы определяются только для очень старых предков с неизвестными родителями. Группировка одинакова как для быков, так и для коров, что обеспечивает высокую степень соответствия их оценок.

5. *Уточняется оценка по происхождению.* Использование BLUP AM значительно облегчает оценку ремонтного молодняка по происхождению, которая может проводиться одновременно с оценкой родителей. Так как отец и мать оцениваются одновременно, с использованием информации обо всех родственниках и на единой генетической основе, то прогноз генотипа потомка отличается большей надежностью.

6. *Учитывается генетический тренд.* Важной особенностью BLUP AM является учет направленного отбора. Как правило, выбраковка коров по низкой продуктивности проводится в первую лактацию. Коровы, дожившие до поздних лактаций, представляют собой отселекционированную группу. В среднем их генетическая ценность выше, чем средняя генетическая ценность всех коров. Если лактации, по которым проводилась выбраковка коров, не учитывать, то EBV могут быть смещенными. Методов для коррекции этого смещения нет. Поэтому первая лактация должна *всегда* включаться в расчеты (коровы без 1-ой лактации не включаются в официальную оценку). Этим исключается возможное смещение EBV из-за направленного отбора.

Удой коров за первую лактацию положительно коррелирует с пожизненной продуктивностью. Однако некоторые быки имеют дочерей с более высокой продуктивностью в последующие лактации. Так как BLUP AM может учитывать эффект отбора, то все лактации дочерей могут быть использованы для оценки быка. Прогноз генетической ценности быков уточняется, если привлекаются данные по второй и последующим лактациям. Это также способствует повышению REL EBV быков.

Кроме перечисленного, в AM учитываются: а) повторяемость продуктивности коров по лактациям, т.к. часть сходства в продуктивности одной и той же коровы за разные лактации может быть вызвана постоянными паратипическими

факторами; б) взаимодействие «стадо-бык» (паратипическая корреляция - дочери быка в одном стаде могут получать предпочтительные уход и кормление, чем не родственные коровы в том же стаде).

Эффективность. За рубежом разработаны различные пакеты компьютерных программ по BLUP AM. Многие страны внедрили систему BLUP AM в практическую селекцию. В США генетическая оценка животных по BLUP AM повысила эффективность селекции коров на 19%, быков – на 17%. В экономически развитых странах благодаря постоянному совершенствованию методов оценки BV достигнуты впечатляющие успехи в генетическом улучшении национальных популяций молочного скота. Так, если в 1960-70-х годах генетический прогресс составлял 20÷60 кг молока на корову в год, в 80-90-х годах – 70÷100 кг, то в начале XXI века - 90-130-160 кг/год. Этот генетический прогресс на 80% и более обеспечивался интенсивным использованием оцененных и отобранных по качеству потомства производителей.

Ниже приводятся результаты наших исследований по использованию BLUP AM для оценки генетических параметров, прогноза генотипа животных и оценки генетического тренда.

Для исследования были привлечены данные о 2630 первых трех лактациях 1274 коров черно-пестрой породы. Продуктивность за различные лактации коровы рассматривалась как один неоднократно измеренный признак. Поэтому использовали биометрическую модель с повторяемостью:

$$Y = M + L + bD + A + P + C + E,$$

где Y - продуктивность коровы за лактацию; M - влияние условий содержания коровы (совместное влияние фермы, года и сезона отела); L - влияние лактации (номера лактации); bD - линейная регрессия на продолжительность лактации; A - влияние аддитивной генотипической ценности коровы; P - влияние перманентных средовых факторов; C - влияние взаимодействия «стадо-бык»; E - влияние неучтенных в модели факторов.

Эффекты A , P , C и E являлись рандомизированными, остальные - фиксированными. Подготовка данных, декомпозиция фенотипической вариации и оценка племенной ценности

животных осуществлялись по программам RENUM, MTDFS и JAA 2.0 (Misztal I., 1993).

Коэффициент конвергенции (сходимости, C_p) EBV рассчитывался по:

$$C_p = \frac{EBV_r - EBV_{r-1}}{EBV_r},$$

где EBV_r и EBV_{r-1} - оценки племенной ценности животного в текущем (r) и предыдущем (r-1) раундах итерации.

Для расчета вариансы ошибки EBV животных, $Var(E)$, использовали следующее отношение:

$$Var(E) = \frac{Var(EBV - BV)}{Var(BV)} \times 100.$$

где BV - «истинная» племенная ценность (=EBV на 100 раунде итерации).

Результаты оценки варианс, коэффициентов наследуемости, повторяемости, фенотипических и генетических корреляций удою, количества молочного жира и белка даны в табл. 2.

2. Компоненты фенотипической вариансы, наследуемости, повторяемости и корреляций признаков продуктивности

Показатели	Удой, кг	Жир, кг	Белок, кг
Варианса, кг ²			
- генетическая	0,149E+06*	150,8	72,9
- перманентной среды	0,103E+06*	143,7	121,9
- остаточная	0,270E+06*	488,6	340,4
Наследуемость, %	28,5	19,3	13,6
Повторяемость, %	48,5	37,6	36,4
Корреляция **			
- удою, кг	-	+0,94	+0,92
- жир, кг	+0,92	-	+0,86
- белок, кг	+0,85	+0,83	-

Примечание. * 0,149E+06=149000; ** Над диагональю - генетическая; под диагональю - фенотипическая.

Коэффициент наследуемости удою хорошо соответствовал данным литературы. Наследуемость по количеству молочного жира и белка обычно на 10% ниже, чем по удою. В нашем случае различия в оценках составляли более 30%. Возможно, что это было следствием недостаточно полного учета в биометрической модели факторов, влияющих на данные признаки. Так, остаточная варианса по удою

составляла в общей вариации 51,7%, по количеству жира и белка 62,4 и 63,6% соответственно. Возможно, что более низкие оценки генетической изменчивости являлись следствием недостаточно точного определения содержания жира и белка в молоке коров.

Повторяемость удоя, количества жира и белка была на уровне значений, опубликованных в литературе. Наблюдались те же закономерности, что и для коэффициентов наследуемости.

Взаимосвязь между признаками была высокая. Коэффициенты фенотипических и генетических корреляций были на уровне +0,9. Причем, оценки генетических корреляций были на 2...8% выше, чем фенотипических.

Оценки вариантных компонентов были использованы для прогноза генотипа животных. Ниже рассмотрены результаты только по удою, т.к. по количеству жира и белка закономерности и тенденции были схожими.

3. Сравнение оценок племенной ценности животных, рассчитанных при разном числе раундов итераций

Число раундов итерации	Кэфф. конвергенции, Ср	Корреляция с оценками по R100		Отклонение от оценок по R100, кг		Варианса ошибки в % от R100		Генетический тренд, кг
		коровы	быки	коровы	быки	коровы	быки	
5	2,361E-03*	0,918	0,864	81,6	146,1	7,01	19,47	-29
10	1,850E-03	0,984	0,966	60,1	90,0	3,91	8,50	+29
15	4,390E-04	0,991	0,980	39,3	54,2	1,41	3,32	+110
20	1,478E-04	0,993	0,989	25,5	55,7	0,64	1,89	+105
25	5,567E-05	0,997	0,996	15,6	54,7	0,22	0,87	+88
30	2,016E-05	0,998	0,998	12,2	54,1	0,16	0,42	+84
35	6,584E-06	0,999	0,999	9,2	49,4	0,08	0,16	+84
40	2,080E-06	0,999	0,999	9,2	42,7	0,07	0,19	+88
45	1,276E-06	0,999	0,999	8,9	38,7	0,06	0,16	+87
50	4,866E-07	0,999	1,000	7,4	35,5	0,04	0,10	+86
75	2,369E-07	1,000	1,000	3,5	17,1	0,01	0,03	+83
R100	2,075E-07	-	-	-	-	-	-	+81

Примечание. * - 2,361E-03=0,002361. Генетический тренд за 5 лет.

В табл. 3 представлены данные по зависимости EBV животных от числа раундов итерации. При 100 раундах итерации (R100) коэффициент конвергенции оценок составил 2,075E-07.

После 30 раундов итерации EBV изменялись незначительно. Об этом свидетельствовали высокие корреляции, небольшие усредненные абсолютные отклонения от EBV животных на 100-ом раунде итерации (=BV), небольшая вариация ошибки и незначительные изменения в оценках генетического тренда.

В табл. 4 показаны последствия исключения того или иного фактора(-ов) из полной биометрической модели (M1).

4. Сравнение оценок племенной ценности животных, рассчитанных по разным статистическим моделям (50 раундов итерации)

Модель	Исключенный фактор	Корреляция с оценками по M1		Отклонение от оценок по M1, кг		Варианса ошибки в % от M1		Генетический тренд, кг
		коровы	быки	коровы	быки	коровы	быки	
M1	-	-	-	-	-	-	-	+86
2	M	0,865	0,763	1201	1027	37,0	81,1	-314
3	L	0,742	0,499	1088	836	76,1	229,3	-583
4	P	0,994	0,996	32	23	1,5	0,4	+64
5	C	0,991	0,993	28	34	0,8	2,1	+86
6	bD	0,997	0,996	17	21	0,3	0,4	+89
7	C,bD	0,991	0,992	30	37	0,9	2,4	+102
8	P,C,bD	0,990	0,988	54	63	3,2	5,0	+74

Примечание. M1 включает факторы: стадо-год-сезон отела (M), номер лактации (L), перманентная среда (P), взаимодействие «стадо-бык» (C), продолжительность лактации (bD) и генотип животного (A). Генетический тренд за 5 лет.

Наибольшее влияние на EBV и ранги животных оказывали факторы «номер лактации» (L) и «стадо-год-сезон отела» (M). Очень сходными с оценками по модели 1 были оценки по модели 5, исключаящей эффект взаимодействия «стадо-бык» (C), и по модели 6, исключаящей эффект «продолжительность лактации» (bD). Однако одновременное исключение этих факторов (модель 7) привело к переоценке генетического сдвига на 18,6% (допуская, что EBV по модели 1 являлись «истинными»).

Данные табл. 5 иллюстрируют чувствительность EBV животных и генетического тренда к отклонению коэффициента наследуемости, который используется в расчетах, от «истинного» значения. Допускалось, что «истинный» коэффициент наследуемости равен 30% (действительное значение наследуемости, рассчитанное по BLUP AM, было 28,5%).

Высокие коэффициенты корреляций между рангами животных свидетельствовали о незначительном влиянии отклонения оценки наследуемости от «истинного». На абсолютные значения EBV это влияние было более существенным, особенно для коров (варианса ошибки более чем в 2 раза выше). При наследуемости 25...30% оценки генетического тренда были сходными. Отклонение оценки

наследуемости от «истинной» в сторону занижения приводило к недооценке генетического сдвига на 20...30%, а в сторону завышения - к переоценке на 20...50%.

5. Сравнение оценок племенной ценности, рассчитанных с разными значениями коэффициента наследуемости (50 раундов итерации)

Наследуемость, %	Корреляция с оценками при $h^2=30$		Отклонение от оценок с $h^2=30$, кг		Варианса ошибки в % от $h^2=30$		Генетический тренд, кг
	коровы	быки	коровы	быки	коровы	быки	
15	0,969	0,992	101	65	5,0	2,3	58
20	0,989	0,997	65	38	2,0	0,8	66
25	0,998	0,999	33	18	0,5	0,2	84
$h^2=30$	-	-	-	-	-	-	84
35	0,999	1,000	25	12	0,3	0,1	94
40	0,995	0,998	56	28	1,4	0,4	108
45	0,989	0,996	86	43	3,4	1,0	126

Примечание. Генетический тренд за 5 лет.

Средние EBV коров по годам рождения использовали для анализа эффективности селекционной работы в стаде. В табл. 6 даны оценки генетического тренда за смежные годы и кумулятивного тренда за весь период.

6. Эффективность селекционной работы

Годы	Генетический тренд по удою, кг	
	за год	кумулятивный
1985-1986	+57	+57
1986-1987	+116	+173
1987-1988	-89	+84
1988-1989	-30	+54
1989-1990	+32	+86

Отрицательные значения генетического тренда за 1987...1989 годы указывали на то, что 4...6 лет назад в стаде использовались быки с низкими наследственными качествами по удою. Однако за весь период тренд был положительным и составил +86 кг молока.

Что же может дать применение процедуры BLUP AM в практической селекции российского молочного скота?

Ранговая корреляция между EBV коров и их удою составила +0,75; между EBV быков и средней продуктивностью их дочерей - +0,54. Это значит, что вероятность ошибки при отборе коров с лучшими наследственными качествами по их среднему удою может быть в 25 случаях из 100, при характеристике быков по средней продуктивности дочерей - в 46 случаях из 100. Следовательно, процедура BLUP AM способствует уточнению прогноза генотипа животных в среднем на 35%.

7. Эффективность селекции молочного скота при оценке племенной ценности быков и коров по BLUP AM (удой)

Критерий отбора		Средняя племенная ценность по BLUP AM, кг				ΔG	
быков	коров	SS	PB	DS	DD	кг/год	%
AVD	AVL	+312	+178	+427	+70	+38,9	100
BLUP SM	AVL	+461	+207	+427	+70	+46,0	118
BLUP SM	BLUP SM	+461	+207	+450	+89	+47,7	123
BLUP AM	BLUP AM	+473	+252	+492	+98	+51,6	133

Примечание. SS – отцы быков, PB – отобранные по потомству отцы коров, DS – матери быков, DD – матери коров; AVD и AVL – средний удой соответственно дочерей быков и коров; ΔG – прогноз генетического прогресса.

Для оценки последствий перехода на BLUP AM был смоделирован отбор отцов и матерей быков, отцов и матерей коров по абсолютному удою, BLUP-оценкам и BLUP AM-оценкам (табл. 7). Допускали, что интенсивность отбора оцененных по потомству быков 1 из 5, отцов быков 1 из 14, матерей быков 10% и матерей коров 80%; доля коров, осеменяемая спермой проверяемых быков 30%; генерационный интервал 6 лет. EBV по BLUP AM были приняты за «истинный генотип» животных.

Генетическое превосходство быков при отборе по AM-оценкам была на 48, а коров на 18,7% выше, чем при отборе по среднему удою. В общем, эффект селекции при использовании AM повышался на 33%. Относительно отбора по BLUP-оценкам, отбор по AM-оценкам был эффективнее соответственно на 8,5, 9,5 и 8,8%.

Итак, при использовании процедуры оценивания животных по BLUP AM учитываются такие факторы, как группа содержания (стадо-год-сезон отела), номер лактации, продолжительность лактации, генотипическая ценность партнеров, генетическая конкуренция сверстников, взаимодействие «стадо-бык». Расчеты по

BLUP AM основываются на продуктивности самого животного, его предков и потомков, со всеми известными родственными связями, т.е. оптимально используется вся имеющаяся информация. Методология BLUP AM относится к системе одновременной оценки самцов и самок. В BLUP AM продуктивность отдельного животного используется для оценки его племенной ценности. Эта оценка затем включается в оценку предков и потомства. Перечисленное способствует более точной оценке компонентов вариации, племенной ценности животных и генетического тренда. В целом при переходе на BLUP AM эффективность селекции животных может быть повышена на 30% и более.

Литература по теме:

1. Кузнецов В.М. **Оценка быков по качеству потомства** (методические рекомендации).-Л.: ВНИИРГЖ, 1982.-41 с.
2. Кузнецов В.М., Шестиперов А.А., Егорова В.Н. **Методические рекомендации по использованию метода BLUP для оценки племенной ценности быков-производителей**.-Л.: ВНИИРГЖ, 1987.-69 с.
3. Кузнецов В.М. **Использование Animal Model в селекции животных** // Доклады Россельхозакадемии.-1996.-№ 4.-С. 35-38.
4. Кузнецов В.М. **Эффективность селекционных программ при генетической оценке молочного скота по модели животного** // «Животноводство на Европейском Севере: фундаментальные проблемы и перспективы развития»: Тезисы докладов международной конференции Баренц Евро-Арктического региона (1-3 октября 1996 г., Петрозаводск). Петрозаводск: ПетрГУ-С. 96-98.
5. Кузнецов В.М. **Прогноз генотипа молочного скота по Animal Model** // «Нові методи селекції і відтворення високопродуктивних порід і типів тварин»: Матеріали науково-виробничої конференції (29-30 травня 1996 року). Київ: Асоціація «Україна», 1996.-С. 93.
6. Кузнецов В.М. **Прогноз племенной ценности молочного скота по Animal Model** // «Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства»: Сб. науч. тр. Международной научно-производственной конференции (6-8 июля 1996 г.). Беларусь.-Горки: БелСХА, 1996.-С. 181-183.
7. Кузнецов В., Ютанова Л. **Оценка племенной ценности молочного скота по Animal Model** // Молочное и мясное скотоводство.-1997.-№ 1.-С. 22-25.
8. Кузнецов В., Ютанова Л. **Использование Animal Model для анализа племенной работы** // Молочное и мясное скотоводство.-1997.- № 2.-С. 23-25.
9. Кузнецов В.М. **Принципы и эффективность генетической оценки молочного скота по модели животного** // «Научные и практические проблемы увеличения производства молока в Северо-Западном регионе РФ»: Материалы научной сессии Северо-Западного научного центра РАСХН (г. Вологда, СЗНИИМЛПХ, 26-28 июля 2000 г.). С.-Петербург-Пушкин: СЗ НЦ РАСХН, 2000.-С. 24-27.
10. Кузнецов В.М. **Стратегия генетической оценки молочного скота** // «Стратегия развития животноводства России – XXI век»: Сб. материалов научной сессии (Москва, 23-25 июля 2001 г.). М.: Россельхозакадемия, 2001.-Ч. 1.-С. 194-209.
11. Кузнецов В.М. **Стратегия развития генетической оценки животных в XXI веке** // «Здоровье-питание-биологические ресурсы»: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.В. Рудницкого. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2002.-Т. 2.-С. 299-310.
12. Кузнецов В.М. **Методы племенной оценки животных с введением в теорию BLUP**. Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2003.-358 с.