

УДК 636.22; 28.082

СТРАТЕГИЯ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ЖИВОТНЫХ В XXI ВЕКЕ

В.М. Кузнецов

Зональный НИИСХ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого

Цель любой программы селекции – максимальное повышение генетического потенциала популяции. 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 потомства научиться извлекать максимум достоверной генетической информации и эффективно ее использовать.

На протяжении XX столетия методы прогноза племенной (генетической) ценности животных постоянно развивались (особенно быков-производителей молочных пород). До эпохи искусственного осеменения производители отбирались по продуктивности матерей или средней продуктивности потомства (табл. 1). Использовался также «индекс быка», который рассчитывался на основании сравнения продуктивности дочерей и матерей. Общий недостаток этих подходов – они не учитывали влияние на продуктивность паратипических факторов, числа потомков и генетическую изменчивость признаков.

В 1926 году Райт ввел в «индекс быка» коэффициент, учитывающий число дочерей и уровень детерминации признака наследственностью. В 1933 году Лашем были сформулированы основные генетические принципы оценки производителей (генотип потомства в среднем равен $\frac{1}{2}$ суммарного генотипа родителей; чем сильнее влияние среды, тем больше ошибка прогноза генотипа; рандомизированные эффекты среды могут быть минимизированы путем увеличения числа потомков и др.).

С широким использованием в молочном скотоводстве искусственного осеменения и, в связи с этим, распространением дочерей быков по многим стадам возникла потребность разработки более совершенных методов. Основная причина – элиминация межстадных паратипических различий. В 50-х годах в Европе Робертсон и Рендель разработали теорию и вычислительную процедуру метода «сравнения со сверстницами» (СС). В Америке Хендерсон предложил метод «сравнения с одностадницами» (НС). Однако оба метода обеспечивали безошибочные оценки племенной ценности производителей только тогда, когда: а) средняя генетическая ценность отцов сверстниц (одностадниц) была одинакова для дочерей всех оцениваемых быков; б) все оцениваемые быки происходили из одной закрытой популяции; в) в популяции не было генетического тренда (эффективность селекции равна нулю).

1. Развитие методов генетической оценки молочного скота в XX столетии

Метод	США	Европа	Россия	
			исследования	практика
D	-	} до 30-х	-	1925...1969
Y	до 1935		-	1976...1979*
(Y-D)	1935...1962	} до 50-х	1925	-
(Y-C)	-		конец 30-х	1969...1976
НС, СС	1963...1973	50...60-е	1935, 1971	1980
МСС	1974...1988	70-е	1982	-
BLUP	-	80-е	1987	-
AM/MT	1989	90-е	1996**	-
MACE		90-е	-	-
AM/MT+QTL	исследования с конца 80-х		-	-
AM/MT+CE	исследования с начала 90-х		-	-

Примечание: D – продуктивность матери; Y – средняя дочерей; (Y-D) – (дочери-матери); (Y-C) – (дочери-сверстницы); НС, СС – сравнение с одностадницами и сверстницами, соответственно; МСС – модифицированные методы сравнения со сверстницами; BLUP – наилучший линейный несмещенный прогноз; AM/MT – модель животного (AM) для мульты (комплекса) признаков (MT); MACE – AM/MT оценка между странами; QTL- локус количественного признака; CE – непрерывная генетическая оценка; * - (дочери-стандарт по породе); ** - AM для одного признака.

Повышение в 60-х годах эффективности племенной работы вследствие внедрения методов СС и НС, интенсивный

обмен спермой как между популяциями внутри страны, так и между странами делали эти допущения несостоятельными. Поэтому были предложены различные модификации методов СС и НС, учитывающие генетический тренд, конкуренцию между отцами сверстниц, генетическую дифференциацию популяций. Использование вычислительной техники в племенной работе также способствовало разработке более сложных процедур прогнозирования. В результате, в 1972 году Хендерсоном [8] была предложена процедура наилучшего линейного несмещенного прогноза по статистическим моделям смешанного типа (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP). Программы оценки животных стали более совершенными, поскольку BLUP устранял присущие методам СС и НС недостатки и имел следующие свойства: а) минимизировал ошибку прогноза генотипа; б) максимизировал вероятность правильного ранжирования животных по их генетической ценности; в) максимизировал генетический прогресс при направленном и интенсивном отборе по BLUP-оценкам. Статистические модели BLUP учитывали влияние различных паратипических факторов и включали эффект аддитивной генетической ценности отца животного. Поэтому для BLUP употреблялось также такое определение, как «Sire Model» - модель отца.

Начиная с 80-х годов, в научной среде широко обсуждались вопросы методологии вычислений, стратегии программирования и эффективности практического применения для прогноза генотипа животных статистических моделей смешанного типа, включающих аддитивный генетический эффект животного – т.н. «Animal Model» - модель животного (в дальнейшем АМ) [9,12,13]. Основные положения теории АМ были разработаны Хендерсоном более 50 лет назад. Однако практическое применение АМ было долгое время невозможным из-за ограниченной мощности вычислительной техники. Совершенствование компьютеров и развитие методологии BLUP устранили это препятствие. В настоящее время разработаны различные пакеты компьютерных программ по BLUP АМ [11]. Многие страны внедрили систему АМ в практическую селекцию. В США генетическая оценка животных по АМ повысила эффективность селекции коров на 19%, быков – на 17%.

Благодаря постоянному совершенствованию методов оценки племенной ценности в США, Канаде, в странах Западной Европы были достигнуты значительные успехи в работе по генетическому улучшению национальных популяций молочного скота. Так, если в 60...70-х годах генетический прогресс в популяциях составлял 20-40-60 кг молока на корову в год, то в 80...90-х годах - 80-100-160 кг молока. Этот генетический прогресс на 80% и более обеспечивался использованием оцененных по качеству потомства производителей.

В России первая инструкция по оценке быков была разработана в 1925 году учеными Московской опытной станции по животноводству. Предписывалось оценивать быков методом «дочери-матери». Большое внимание оценке производителей уделялось в 30-е годы. Об этом свидетельствуют публикации и дискуссии на страницах журнала «Проблемы животноводства». В частности, в 1935 году Д.Е. Альтшулер и Н.П. Суханов предлагали использовать для оценки производителей по качеству потомства метод сравнения со сверстницами и рассчитывать комбинированную племенную ценность с учетом племенной ценности родственников [1]. Однако ценные в методическом отношении разработки не привели к созданию единой методики, которая могла бы найти широкое практическое применение. Как отмечали Ф.Ф. Эйсер и Л.К. Эрнст [7], «неостребованность» оценки производителей была связана с тем, что племенная работа была направлена, главным образом, на массовое улучшение породности скота методом скрещивания (ситуация, сохранившаяся до настоящего времени). Оценка производителей не являлась острой производственной необходимостью, вследствие чего предлагаемые методы не могли получить массовую апробацию. Поэтому вплоть до 1969 года был наиболее распространен метод оценки быков по фенотипу ближайших женских предков.

В 1969 году была принята инструкция по проверке производителей методом «дочери-сверстницы». Через 7 лет (1976) она была заменена на новую, согласно которой племенная ценность производителей определялась из сравнения средней продуктивности дочерей со стандартом по породе. По этой инструкции, почти 100% быков, оцененных в Ленинградской

области, оказались улучшателями. Конечно, такая инструкция не могла долго существовать и через четыре года была принята новая, ныне действующая, инструкция, по которой племенная ценность производителей определяется методом СС. Метод, который Альтшулер и Суханов предлагали в 1935 году, Робертсон и Рендель – в 50-х годах, начали использовать в России только в 1980 году!

В 80-х годах были предложены модификации метода СС [2], разработана компьютерная программа оценки быков для СЕЛЭКС'а и начаты исследования по использованию BLUP в молочном скотоводстве [5]. Результаты показали высокую эффективность метода BLUP [3]. В рамках исследований НИУ Северо-Восточного научно-методического центра BLUP используется для оценки быков в Кировской области с 1997, в Коми Республике – с 1998, в Нижегородской области – с 2001 года (табл. 2). В 1999 году были получены первые результаты BLUP-оценки быков и в Головном информационно-селекционном центре по животноводству России (ВНИИплем).

2. Корреляции между BLUP-оценкой быков и средней продуктивностью их дочерей

Область, Республика	Порода, скот	Число быков	Коэффициенты корреляции		
			удой, кг	жир, %	жир, %
Кировская	Черно-пестрая	235	0,53	0,53	0,48
	Холмогорская	250	0,44	0,39	0,39
Коми	Холмогорская	245	0,46	0,60	0,42
	Айрширская	48	0,37	0,36	0,35
Нижегородская	Черно-пестрая	230	0,49	0,37	0,51
Московская (BLUP×СС) [6]	Холмогорская	44	0,75	-	-
	Ярославская	40	0,62	-	-
	Бурый	48	0,73	-	-
	Палевый	59	0,82	-	-

Исследования по использованию АМ были начаты в нашей стране в начале 90-х годов. Результаты свидетельствовали, что это очень мощное средство для генетической оценки молочного скота [4]. Было показано, что АМ повышает эффективность селекции, относительно метода СС, на 30% (табл. 3).

3. Эффективность селекции молочного скота при генетической оценке 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	%
ADV	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; ADV и AVL – средний удой соответственно дочерей быков и коров; ΔG – прогноз генетического прогресса.

Внутристадная селекция молочного скота по BLUP Animal Model была на 10% эффективнее, чем селекция по BLUP Sire Model. Также было установлено, что продуктивность женских предков является чрезвычайно ненадежным критерием наследственных качеств быков (корреляция с BLUP-оценкой была около нуля). К сожалению, на практике продуктивность матерей и бабушек по отцу и по сей день продолжает оставаться решающим фактором при выборе быков (спермы).

Тенденции развития в конце XX столетия в экономически развитых странах биометрических и молекулярно-генетических методов, информационных и коммуникационных технологий позволяют обозначить следующие ключевые направления работ по совершенствованию российской системы оценки племенной ценности животных.

1. Адаптация к российским условиям и внедрение в практическую селекцию процедуры BLUP AM

Методология прогноза генотипа по BLUP AM базируется на *одновременной* оценке самцов и самок, предков и потомков с учетом всех родственных отношений между животными в стаде. В оценку включаются все экономически важные признаки (мультипризнаковая модель), что повышает точность прогноза генотипа. Значимые паратипические факторы элиминируются посредством включения их в статистическую модель. Вместе с тем, не исключается возможность предвари-

тельной корректировки исходных данных. Для расчета племенной ценности животных используются фенотипические данные. Однако методология АМ настолько совершенна, что среди ученых и практиков вошло в употребление выражение «генетическая оценка», подразумевающая под этим высокую степень соответствия прогноза племенной ценности истинному генотипу животного. Разработка и внедрение процедуры BLUP АМ позволит России стать полноценным членом международной организации INTERBULL и включиться в систему мультипризнаковой оценки животных между странами (Multi-trait Across Country Evaluations, MACE). При расширяющемся импорте генетического материала MACE-процедура обеспечит более точный, достоверный и надежный прогноз генотипа используемых в стране производителей.

2. Разработка концепции и технологии децентрализованной оценки животных (хозяйство ↔ регион ↔ республика)

В настоящее время в стране по качеству потомства оцениваются только производители. Оценка централизована и проводится Главным информационно-селекционным центром по животноводству (ВНИИплем). С переходом на АМ и вычислением племенной ценности и для самцов, и для самок централизованная оценка станет проблематичной как в техническом, так и во временном аспектах. Поэтому лучшей альтернативой представляется *децентрализованная* система оценки животных. По этой системе общероссийская оценка производителей реализуется из региональных оценок (баз данных), которые, в свою очередь, основываются на более частых внутрискладных оценках самок (рис. 1).

Децентрализация основных процедур генетической оценки соответствует современному развитию технических средств в области параллельной обработки данных и созданию сетей. Высшим достижением сетевой технологии была бы такая система, которая бы позволила: а) в любое время с персонального компьютера, находящегося в хозяйстве, использовать для внутрискладной оценки базы данных по стадам других хозяйств; б) в реальном режиме времени посылать информацию в сеть для других компьютеров, оценивающих другие

стада; в) делать общероссийскую оценку посредством параллельной обработки данных.

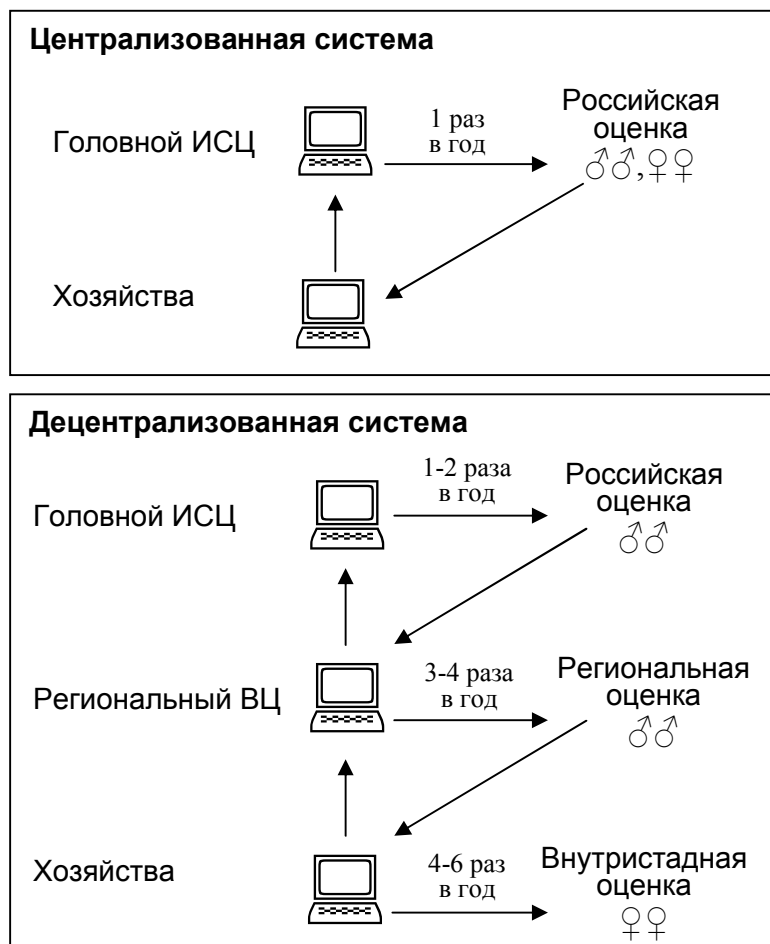


Рис. 1. Альтернативные системы оценки

По мнению канадских ученых, система параллельной обработки данных со многими микропроцессорами может превосходить по производительности и быстродействию суперкомпьютеры.

3. Разработка научного и программного обеспечения непрерывной генетической оценки

По качеству потомства производители оцениваются один раз в год. Однако от начала «снятия» данных с дочерей до получения селекционерами результатов централизованной оценки проходит не менее 2-х лет. Таким образом, при отборе и подборе животных не используются самые последние данные. Чтобы сделать генетическую информацию легкодоступной и

максимально приближенной к практической селекции, ее получение необходимо обеспечить непосредственно в хозяйстве.

Развитие компьютерных и телекоммуникационных технологий делает возможным разработку системы *непрерывной* генетической оценки (рис. 2).

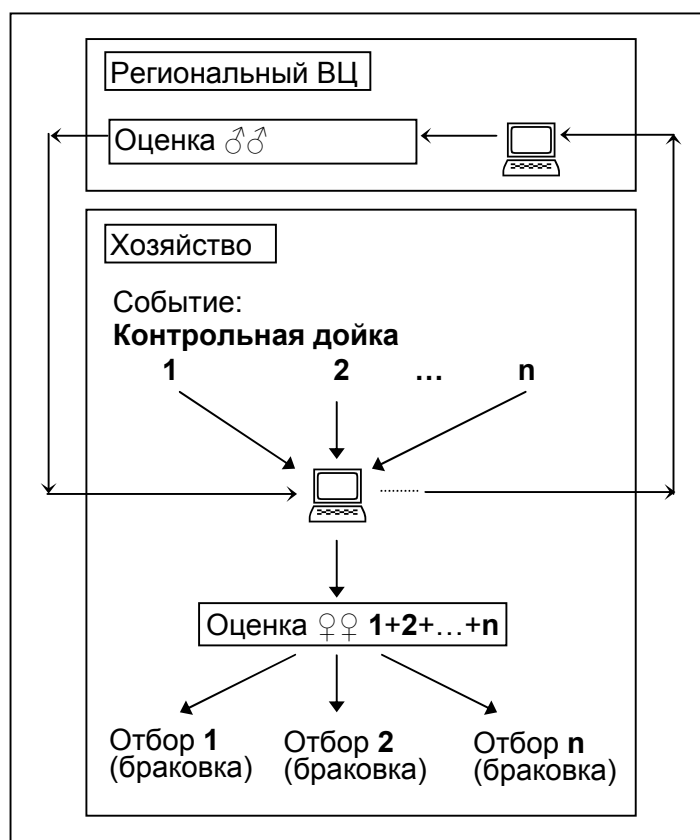


Рис. 2. Схема непрерывной генетической оценки

Эта система подразумевает постоянный ввод в хозяйство новых данных, немедленное использование их в вычислениях, непрерывное получение результатов оценки и их электронное распространение. Непрерывная генетическая оценка позволяет наиболее эффективно использовать данные за счет сокращения периода между их сбором и получением результатов. Исследования показали, что непрерывная генетическая оценка может повысить эффективность селекции за счет снижения генерационного интервала на 7...9% и увеличить доход от коровы в год на 13...20\$ [10]. Американские ученые считают, что непрерывная генетическая оценка станет одним из факторов, которые

обеспечат конкурентоспособность молочной индустрии США в XXI столетии.

4. Расширение и углубление исследований по идентификации QTL и генотипированию животных

С открытием микросателлитных маркеров, которые могут быть типизированы посредством использования полимеразной цепной реакции, становится возможным определение различий между животными по многим геномным сайтам (участкам). Эти сайты можно рассматривать как локусы маркеров. Сами по себе они, вероятно, не являются локусами количественных признаков (Quantitative Trait Loci, QTL), но могут быть связаны с ними. Тем самым, появилась возможность идентификации QTL и их использования в традиционных программах селекции в качестве вспомогательного средства (Marker-Assisted Selection, MAS). Например, использование информации по маркерам QTL совместно с оценками «полигенной» племенной ценности родителей позволяет повысить эффективность заказного спаривания и последующий отбор ремонтных бычков. В селекционных программах с суперовуляцией и пересадкой эмбрионов (система МОЕТ – Multiple Ovulation and Embryo Transfer) с помощью маркеров можно в раннем возрасте, когда нет никакой другой информации, провести дифференциацию полных братьев и поставить на проверку тех из них, которые с большей вероятностью будут превосходить среднюю племенную ценность родителей.

5. Конструирование критериев селекции на основе комбинирования информации по полигенам и QTL

Для прогноза генотипа животных по полигенным признакам и оценки эффектов QTL и аллелей используются одни и те же фенотипические данные. Это делает возможным одновременное вычисление обоих генетических эффектов и конструирование единого критерия селекции на основе *комбинирования информации по полигенам и маркерам QTL* (рис. 3).

Исследования показали, что использование таких критериев может повысить генетический прогресс на 8...30% и более

[14]. Вопрос, однако, заключается в том, чтобы определить такие значения весовых коэффициентов W_1 и W_2 , которые бы максимизировали генетический прогресс при длительной селекции животных.

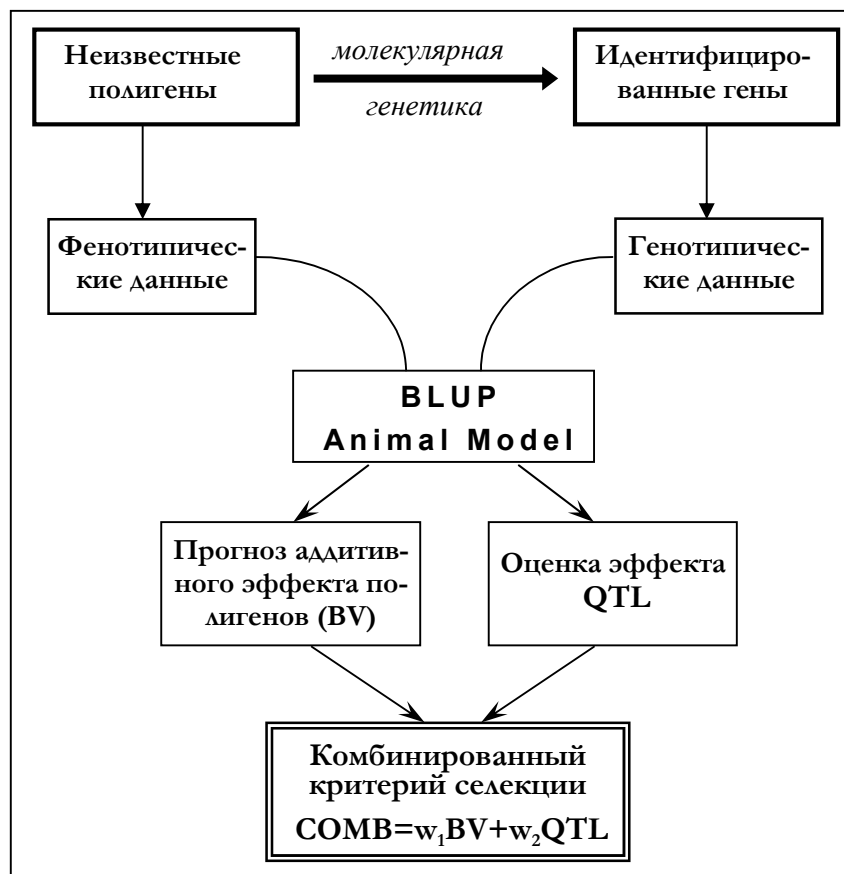


Рис. 3. Схема комплексной генетической оценки (w_1 и w_2 – весовые коэффициенты)

Итак, резюмируя вышесказанное, стратегическая сверхзадача по рассматриваемой в статье проблеме видится в том, чтобы в первой четверти XXI столетия разработать и внедрить в России децентрализованную систему непрерывной мультипризнаковой генетической оценки на базе процедуры BLUP Animal Model и генотипирования животных по локусам количественных признаков. Информационное обеспечение этой системы должно включать: 1) прогноз аддитивного генотипа животных; 2) оценки эффектов локусов количественных признаков и 3) рассчитанные на их основе комбинированные критерии отбора. Реализация этой сверхзадачи позволит России встать в один ряд с передовыми в селекционном отношении странами мира.

Литература

1. Альтшулер Д.Е., Суханов Н.П. Метод оценки быков-производителей по родословной и потомству //Проблемы животноводства, 1935.-№ 12.-С. 31-56.
2. Кузнецов В.М. Оценка быков по качеству потомства (методические рекомендации). Л., 1982.-41 с.
3. Кузнецов В.М. Генетическая оценка молочного скота методом BLUP// Зоотехния.- 1995.-№ 11.-С. 8-15.
4. Кузнецов В.М. Использование Animal Model в селекции животных//Доклады Россельхозакадемии, 1996.-№ 4.-С. 35-38.
5. Кузнецов В.М., Шестиперов А.А., Егорова В.Н. Методические рекомендации по использованию метода BLUP для оценки племенной ценности быков-производителей.-Л., 1987.-69 с.
6. Шапочкин В.В., Дунин И.М., Харитонов С.Н., Кондрашев А.А., Ермаилов А.А. Анализ линейных моделей и результатов оценки племенных качеств быков-производителей по методу BLUP. /Каталог быков-производителей, оцененных по качеству потомства на основе метода BLUP в 1999 году.-М.: ВНИИплем, 2000.-С. 4-50.
7. Эйснер Ф.Ф., Эрнст Л.К. Теория и практика оценки быков по качеству потомства: Сб. «Генетические основы селекции животных», 1969.-С. 340-356.
8. Henderson C.R. Sire evaluation and genetic trend. In Proc. of the Anim. Breed. Genet. Symp., ASAS and ADSA, Champaign.-Illinois, 1973.-P.10-41.
9. Henderson C.R. Applications of linear models in animal breeding. University of Guelph, 1984.-462 p.
10. Misztal I. Technical considerations in implementation of continuous genetic evaluation. Proceedings of the symposium on continuous evaluation in dairy cattle. College Park, MD June 13, 1993.-P. 29-39.
11. Misztal I. Comparison of software packages in animal breeding. Proceedings of the 5th WCGALP. Computing strategies and software. Guelph, Ontario, Canada, 1994.-V. 22.-P. 3-10.
12. VanRaden P.M., Wiggans G.R. Derivation, calculation and use of national Animal Model information// J. Dairy Sci., 1991.-V. 74.- № 8.
13. Wiggans G.R., VanRaden P.M. USDA-DHIA Animal Model genetic evaluations. NCDHIP Handbook. Fact. Sheet H-2, 1989.-P. 1-8.
14. Zhang W., Smith C. The use of marker assisted selection with linkage disequilibrium// Theoretical and Applied Genetics, 1992.-V. 86.-P. 492-496.

STRATEGY OF DEVELOPMENT OF ANIMALS GENETIC ESTIMATION IN XXI CENTURY

V. Kuznetsov

The development of methods of estimation of animal breeding value in the XX century was showed. The strategy of perfection of Russian genetic evaluation system based on procedure of BLUP from Animal Model and on genotyping of animals by quantitative trait loci was defined.