

ОЦЕНКА ПЛЕМЕННОЙ ЦЕННОСТИ МОЛОЧНОГО СКОТА МЕТОДОМ BLUP

В.М. Кузнецов,

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

Рассмотрены факторы, определяющие генетический прогресс в животноводстве. Даны основные положения генетической оценки животных методом наилучшего линейного несмещенного прогноза (**BLUP**). Показаны результаты оценки животных методом **BLUP**. Утверждается, что при игнорировании метода **BLUP** потери в эффективности селекции могут достигать 40% и более.

Основной принцип селекции. При разведении молочного скота передача генов из поколения в поколение осуществляется от отца к сыну, от матери к сыну, от отца к дочери, от матери к дочери. В соответствии с этим выделяются четыре категории племенных животных: отцы быков (SS), матери быков (DS), отцы коров (SD), матери коров (DD). От эффективности оценки, отбора и использования этих групп животных зависит скорость генетического улучшения молочного стада, измеряемая генетическим прогрессом в расчете на корову в год.

Среднегодовой генетический прогресс (ΔG) определяется генетическим превосходством (I) и генерационным интервалом (L) по каждому из 4-х путей передачи генов:

$$\Delta G = \frac{I_{SS} + I_{DS} + I_{SD} + I_{DD}}{L_{SS} + L_{DS} + L_{SD} + L_{DD}}.$$

Из формулы следует, что чем выше будет генетическое превосходство родителей и чем короче период смены поколений, тем большего генетического прогресса можно достигнуть.

Генетическое превосходство (I) отцов и матерей быков, отцов и матерей коров зависит от

- точности оценки племенной ценности (генотипа) кандидатов на селекцию (r_{IA});
- интенсивности отбора (i), которая есть функция отношения отобранных животных к кандидатам на отбор, и
- аддитивной генетической изменчивости признака (σ_A).

Эта зависимость прямопропорциональная:

$$I = i \times r_{IA} \times \sigma_A.$$

Из формулы следует, что чем точнее племенная оценка, чем строже отбор на основе этой оценки, и чем интенсивнее использование отобранных животных, тем большего генетического прогресса можно ожидать в популяции, т.е. тем больше будет уверенности в том, что последующее поколение животных будет лучше предыдущего. Это есть основной принцип селекции.

Генетическая изменчивость (σ_A) обуславливается, главным образом, биологическими особенностями популяции. Воздействие селекционера на ее повышение крайне ограничено. Интенсивный отбор (i) может быть эффективным только при точной оценке племенной ценности большого поголовья животных. Точность оценки племенной ценности (r_{IA}) зависит от метода. Какой метод использовать - выбирает селекционер. *Точность оценки племенной ценности животных повысить значительно легче, чем улучшить все другие факторы, определяющие генетический прогресс.* Поэтому использование метода, обеспечивающего наиболее точную и достоверную оценку племенной ценности отцов и матерей быков, отцов и матерей коров является необходимым условием для эффективной селекции молочного скота.

В России племенная ценность рассчитывается только для быков при оценке их по качеству потомства. В остальных случаях отбор животных проводят по их фенотипической продуктивности или продуктивности родственников.

Метод сравнения со сверстницами (СС). Предложен Альтшелером и Сухановым в 1935 году, теория дана Робертсоном и Ренделем в 1950 году. При использовании этого метода продуктивность дочери быка (D), сравнивается с продуктивностью лактировавших в аналогичных условиях сверстниц (C). Оценка племенной ценности (EBV) рассчитывают по формуле:

$$EBV_{CC} = 2b \frac{\sum(D - \bar{C})}{n},$$
$$b = \frac{w}{w + k}, \quad k = \frac{4 - h^2}{h^2};$$

где $(D - \bar{C})$ - отклонение продуктивности дочери быка от средней продуктивности сверстниц; n - число дочерей; w - число эффективных дочерей ($= n \times n_C / (n + n_C)$, n_C - число сверстниц); h^2 - коэффициент наследуемости; Σ - знак суммирования.

Метод СС легко применим на практике, но имеет нежелательные свойства. В частности, в методе СС среднее значение по сверстникам служит в качестве меры средовых влияний. Это означает, что генетические различия между годами и хозяйствами игнорируются. С другой стороны, группы сверстниц часто происходят от небольшого числа производителей. То есть, генетический уровень сверстниц не является случайным. Он зависит от уровня группы полусибсов (или от групп), которая формирует их основную часть. В результате оценка молодых быков может быть не корректной.

Метод СС обеспечивает несмещенные оценки племенной ценности быков только тогда, когда:

- средняя генетическая ценность отцов сверстниц одинаковая для дочерей всех оцениваемых быков;
- все оцениваемые быки происходят (выбираются) из одной популяции (закрытая система разведения);
- в популяции нет генетического тренда, т.е. эффективность селекции равна нулю.

При разведении отечественных пород молочного скота, когда для генетического улучшения животных постоянно завозится и используется сперма быков-производителей из разных стран Европы и Северной Америки, эти условия не соответствуют действительности. Поэтому метод СС не исключает возможность некорректной классификации (ранжирования) быков по их племенной ценности.

Метод BLUP. В 1973 г. американский ученый Ч. Хендерсон предложил для генетической оценки животных процедуру *наилучшего линейного несмещенного прогноза (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP)*. Для метода BLUP нет перечисленных выше ограничений. Он очень гибкий и универсальный. Метод BLUP в наибольшей степени отвечает нуждам племенного скотоводства.

В очень упрощенном виде EBV быка можно представить так:

$$EBV_{BLUP} = 2 \left[\hat{g} + b \frac{\sum(D - \bar{C}')}{n} \right].$$

В отличие от метода СС, в формулу введен дополнительный элемент \hat{g} и С заменено на C' .

\hat{g} - это оценка (^) эффекта генетической группы, к которой относится бык. Например, различие между средней EBV быков, рож-

денных в 2005 году и средней EBV быков, рожденных в 1995 году (генетическая база, выбранная для сравнения). Через \mathcal{E} учитываются генетические различия между группами животных разных годов рождения, т.е. генетический тренд.

S' - это среднее по сверстницам, скорректированное к генетической базе, используемой для сравнения. Эта корректировка осуществляется исходя из EBV отцов сверстниц. S' учитывает генетическую «конкуренция» между производителями «внутри» года.

Это основные преимущества метода BLUP над методом SS. Кроме того, при использовании BLUP:

1. Все включенные в биометрическую модель факторы оцениваются одновременно. Это позволяет более точно оценить эффекты средовых факторов и исключать их влияние на продуктивность животных.
2. Можно привлекать генетические группы быков в качестве дополнительной информации (учитывать кровность быков по улучшающей породе).
3. Через матрицу родства можно учитывать информацию об отце, братьях и других родственниках. В результате повышается точность прогноза генотипа быков, особенно тех, которые имели небольшое число дочерей.
4. Можно сравнивать оценки быков разных поколений, даже если в популяции имел место генетический тренд.

Следует, однако, отметить, что и при методе BLUP рекомендуется стремиться к рандомизированному использованию спермы проверяемых быков, как дополнительного «запаса прочности» EBV.

Для BLUP требуется определение линейной биометрической модели. Модель - это уравнение, которое показывает какие независимые переменные, факторы, влияют на зависимую переменную, признак. Например, удой дочери быка можно записать как

$$\text{Удой} = \text{Среднее по стаду} + \text{Эффект год-сезона} + \text{Эффект отца} + \text{Неучтенные эффекты}$$

Модель необходима для того, чтобы описать фактическую ситуацию в популяции (породе). То есть как можно полнее и точнее определить факторы, которые влияют на продуктивность животного. Поэтому, чтобы определить модель, необходимо хорошо знать структуру популяции и той внешней среды, в которой продуцируют животные.

Для каждой популяции должна быть подобрана оптимальная модель. Модель, наилучшая для одной популяции, может быть не адекватной для другой. Основная проблема при использовании BLUP заключается в том, чтобы определить сколько и какие факторы должны быть включены в модель.

Биометрические модели BLUP относятся к моделям смешанного типа. Они содержат как фиксированные, так и случайные (рандомизированные) факторы. Фиксированные факторы - это факторы с конкретными градациями, например, фактор «год отела». В отличие от фиксированного фактора, градации случайного фактора считаются случайно выбранными из всех возможных градаций. Оценки эффектов случайного фактора имеют нормальное распределение со средней равной нулю и соответствующей дисперсией, например, оценки эффектов фактора «производитель». Прогностические оценки случайных эффектов в модели не коррелируют с оценками фиксированных эффектов.

BLUP обеспечивает наилучшую линейную несмещенную оценку фиксированных факторов и наилучший линейный несмещенный прогноз случайных факторов. В результате вероятность правильного ранжирования производителей максимизируется.

Базовая модель BLUP для оценки быков по качеству потомства имеет вид

$$y_{ijkl} = \mu + NYS_i + G_j + s_{jk} + e_{ijkl},$$

где μ - общее среднее (по популяции); y_{ijkl} - продуктивность l-ой первотелки, дочери jk-го быка из j-ой генетической группы, отелившейся в i-ом стаде-годе-сезоне; NYS_i - эффект i-го стадо-год-сезона (фиксированный); G_j - эффект j-ой генетической группы отца (фиксированный); s_{jk} - аддитивный генетический эффект (=1/2 генетической ценности) k-го отца из j-ой генетической группе (рандомизированный); e_{ijkl} - эффект неучтенных факторов, связанный с каждой регистрацией продуктивности первотелки (рандомизированный).

Факторы стадо (N), год отела (Y), сезон отела (S) объединены и включены в модель как один комбинированный фактор NYS. В результате учитывается влияние не только каждого фактора в отдельности, но и всевозможные взаимодействия между ними. Продуктивность дочери быка сравнивается с продуктивностью сверстниц внутри i-ой градации NYS.

С детализацией градаций HYS (увеличение числа сезонов) достигается наиболее полное исключение влияния этих факторов на продуктивность. Однако следует отметить, что при этом снижается число эффективных дочерей на быка.

Фиксированный фактор g включается в модель для учета генетического тренда. Быки объединяются в генетические группы по году их рождения. Если быки генетически дифференцированы (разный процент генов улучшающей породы), то по кровности. Возможно создание комбинированных генетических групп.

Включение в модель данного фактора повышает точность оценки быков с ограниченным числом дочерей. Если у быка много дочерей, то больший вес придается информации о их продуктивности. При небольшом числе дочерей - генетической группе, т.е. племенной ценности той (суб)популяции из которой бык был отобран. В группе должно быть не менее 10 быков.

Матричная запись вышеприведенной модели:

$$y = Xb + Zs + e,$$

где y - вектор известной продуктивности;

b - вектор неизвестных фиксированных эффектов ($b' = |HYS' \ g'|$);

s - вектор случайных неизвестных аддитивных генетических эффектов отцов;

e - вектор случайных эффектов неучтенных факторов;

X, Z - соответствующие матрицы плана, определяющие структуру набора данных, который используется для оценки быков.

Эффекты модели имеют следующие свойства (E - математическое ожидание среднего; σ^2 - варианса случайных факторов):

$$E \begin{bmatrix} y \\ s \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \mu; \quad \sigma^2 \begin{bmatrix} s \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I\sigma_s^2 & 0 \\ 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

где σ_s^2 и σ_e^2 - вариансы по отцам и остаточная, соответственно; I - единичная матрица.

Метод BLUP требует построения системы линейных уравнений смешанной модели (Mixed Model Equations, MME):

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + kI \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ s \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix},$$

где $k = \frac{\sigma_s^2}{\sigma_e^2} = \frac{4-h^2}{h^2}$.

В более общем виде систему ММЕ можно записать как $Mp = t$. Решение системы ММЕ дает наилучшие линейные несмещенные оценки (BLUE) фиксированных эффектов HYS и \mathfrak{g} и прогноз аддитивных генетических эффектов быков \mathfrak{e} (BLUP). Решение получают непосредственно через инверсию матрицы M:

$$\mathfrak{p} = M^{-1}t,$$

или итеративно [см. X, X].

EBV быка по BLUP есть:

$$EBV_{BLUP} = 2(\mathfrak{g} + \mathfrak{e}).$$

Как отмечалось выше, метод BLUP очень гибкий. Его можно использовать и для оценки племенной ценности животных по собственным показателям. В этом случае в статистическую модель BLUP включается эффект особи. Например, для оценки первотелок по удою биометрическая модель BLUP имеет вид:

$$y_{ijkl} = \mu + HYS_i + G_j + s_{jk} + c_{ijkl} + e_{ijkl}$$

где c_{ijkl} - аддитивный генетический эффект $ijkl$ -ой первотелки (рандомизированный).

Племенная ценность первотелки с учетом племенной ценности отца рассчитывается по формуле:

$$EBV_{BLUP} = \mathfrak{g} + \mathfrak{e} + \mathfrak{e}.$$

Если у животного несколько записей (лактаций), то эффект \mathfrak{e} включает генетическую компоненту (\mathfrak{e}_g) и компоненту перманентной среды (\mathfrak{e}_p). Тогда формула расчета EBV имеет вид:

$$EBV_{BLUP} = \mathfrak{g} + \mathfrak{e} + \frac{0,75h^2}{r - 0,25h^2} \mathfrak{e},$$

где r - коэффициент повторяемости записей.

EBV_{BLUP} имеют следующие важные свойства:

- a) корреляция между EBV и истинным генотипом max ;
- b) вероятность правильного ранжирования наибольшая;
- c) генетический прогресс при отборе по EBV_{BLUP} max .

Эффективность BLUP. Генотип особи не может быть оценен со 100% точностью. Поэтому непосредственно сравнить разные методы невозможно. Однако, если *априори* предположить, что один из методов является более точным, то можно оценить относительную эффективность альтернативного метода.

Логично допустить, что лучшим методом является тот, который имеет лучшие теоретические свойства. BLUP, с точки зрения теории статистики и селекции, считается наиболее обоснованным. EBV_{BLUP} имеют минимальные ошибки и с наибольшей вероятностью отражают истинную генетическую ценность.

Допустим, что EBV_{BLUP} являются «истинными» генотипами животных. Тогда для сравнения методов можно использовать корреляцию между оценками разными методами одних и тех же животных. Если между EBV_{BLUP} и другим критерием нет никаких различий, то ожидаемая корреляция должна быть равна 1. Отклонение фактического значения корреляции от ожидаемого можно рассматривать как погрешность иного, чем BLUP, метода или же как превосходство метода BLUP (большая точность EBV). Данный подход использован нами при изучении эффективности метода BLUP на всех этапах селекции животных.

В табл. 1 даны корреляции EBV_{BLUP} быков с собственными фенотипическими показателями и со средними значениями потомства по живой массе, спермопродукции и сохранности молодняка.

1. Корреляции между EBV_{BLUP} быков и их фенотипом по живой массе, объему и концентрации эякулята, частоте аборт, мертворождаемости и сохранности телят

Признак и источник информации	Число быков	Эффекты модели BLUP	Корреляция
Живая масса в 12-мес., кг			
- быков	179	s, son, H, Y, SES, A	+0,83
- сыновей (с)	29	s, GS	+0,60
- дочерей (д)	29	s, GS	+0,64
- с+д	29	s, GS, SEX	+0,33
Объем эякулята, мл	83	s, son, L, HGM, W, A	+0,71
Концентрация, млрд/мл	83	s, son, L, HGM, v	+0,78
Частота, %			
- абортов	129	s, HY	+0,73
- мертворождаемости	129	s, HY	+0,77
- сохранности	129	s, HY	+0,53

Примечание. s – аддитивный генетический эффект отца; son – аддитивный генетический эффект быка; L – эффект линии; H – эффект стада; Y и SES – эффекты года и сезона при постановке на элеватор; A – эффект возраста; GS – эффект года-сезона рождения; SEX – эффект пола; HGM – эффект стада-года-месяца рождения быка; W – эффект живой массы в 12-месячном возрасте; v – эффект объема эякулята; HY – эффект стадо-года.

Корреляция EBV_{BLUP} быков с их живой массой составляла +0,83, со средней живой массой сыновей - +0,60, дочерей - +0,64. Эти корреляции говорят о том, что при отборе лучших быков по собственной живой массе или средней живой массе потомства в 17...40 случаях из 100 можно ошибиться. То есть, в сравнении с фенотипическими показателями при использовании метода BLUP точность прогноза генотипа быков повышается на 17...40%.

Относительно объема и концентрации эякулята, частоты аборт, мертворождаемости и сохранности молодняка, использование BLUP повышало надежность EBV на 20...50%.

Российские селекционеры в племенной работе с молочным стадом при выборе быков (спермы) до сих пор большое значение придают средней продуктивности дочерей. Средняя дочерей хотя и в меньшей степени, но все же подвержена влиянию факторов среды. В табл. 2 даны корреляции между EBV_{BLUP} быков в разных популяциях и средней продуктивностью их дочерей.

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

Область, Республика	Порода	Число быков	Признак		
			удой, кг	жир, %	жир, кг
Кировская	Черно-пестрая	235	+0,53	+0,53	+0,48
	Холмогорская	250	+0,44	+0,39	+0,39
Нижегородская Коми	Черно-пестрая	230	+0,49	+0,37	+0,51
	Холмогорская	245	+0,46	+0,60	+0,42
Марий Эл	Айрширская	48	+0,37	+0,36	+0,35
	Черно-пестрая	223	+0,45	+0,41	+0,45

Корреляции указывают на то, что вероятность ошибки при выборе лучших быков по средней продуктивности дочерей может достигать 40...60% и более. Можно полагать, что внедрение в рассматриваемых популяциях процедуры BLUP значительно повысить эффективность выбора быков с действительно лучшими генотипами.

В табл. 3 представлены результаты исследований по сравнению четырех вариантов оценки быков по качеству потомства (удой) методом СС (СС1 - классический метод; СС2 - учитывает генетическую группу быка; СС3 - учитывает генетические различия между стадами; СС4 - учитывает генетические различия

между стадами и генетическую группу) и четырех вариантов BLUP (BLUP1 - базовая модель: $y=HYS+s+e$ без матрицы родства; BLUP2 - модель с генетической группы; BLUP3 - модель с матрицей родства; BLUP4 - модель с генетической группой и матрицей родства). Одни и те же паратипические факторы были элиминированы во всех вариантах оценки.

3. Парные (над диагональю) и ранговые (под диагональю) корреляции между EBV одних и тех же быков, рассчитанных разными вариантами методов СС и BLUP (удой, n=161)

Метод	СС1	СС2	СС3	СС4	BLUP1	BLUP2	BLUP3	BLUP4
СС1	1	+0,99	+0,96	+0,94	+0,95	+0,94	+0,88	+0,87
СС2	+0,99	1	+0,96	+0,96	+0,95	+0,95	+0,90	+0,89
СС3	+0,95	+0,94	1	+0,99	+0,96	+0,95	+0,92	+0,91
СС4	+0,92	+0,94	+0,98	1	+0,94	+0,94	+0,93	+0,92
BLUP1	+0,95	+0,95	+0,95	+0,94	1	+0,99	+0,96	+0,95
BLUP2	+0,94	+0,94	+0,94	+0,93	+0,98	1	+0,96	+0,96
BLUP3	+0,91	+0,92	+0,93	+0,93	+0,98	+0,97	1	+0,99
BLUP4	+0,89	+0,91	+0,92	+0,93	+0,96	+0,97	+0,99	1

Коэффициенты корреляции были высокие. Это свидетельствовало о том, что во всех случаях ранжирование быков было сходным. Тем не менее, по отдельным быкам отмечались существенные сдвиги рангов. Преимущество BLUP над методом СС было около 7%. Модификация метода СС снижала превосходство BLUP до 4%.

Корреляции между EBV по BLUP и оценкой быков модифицированным методом СС (ММСС) показаны в табл. 4 .

4. Корреляции между EBV быков по качеству потомства, рассчитанных методами ММСС и BLUP

Выборка	Число быков	Признак	
		удой, кг	жир, %
20 племенных хозяйств	431	+0,88	+0,84
104 хозяйства	571	+0,89	+0,81

Оба метода давали близкую классификацию быков. Однако в 10...20 случаях из 100 ранги не совпадали.

В исследованиях сотрудников ВНИИ племенного дела, проведенных на холмогорской и ярославской породах, буром и пале-

вом скоте, корреляции между EBV по методу СС и BLUP были на уровне +0,6...+0,8 (табл. 5).

5. Ранговые корреляции между оценками племенной ценности быков *

Метод	BLUPb	BLUPc	BLUPd	BLUPe	СС	BLUPb	BLUPc	BLUPd	BLUPe	СС
	Холмогорская порода					Ярославская порода				
BLUPa	0,98	0,83	0,82	0,97	0,78	0,93	1,00	0,94	0,88	0,63
BLUPb	1	0,81	0,83	0,99	0,75	1	0,92	1,00	0,96	0,62
BLUPc	-	1	0,98	0,80	0,66	-	1	0,94	0,88	0,66
BLUPd	-	-	1	0,81	0,67	-	-	1	0,96	0,62
BLUPe	-	-	-	1	0,84	-	-	-	1	0,61
	Бурый скот					Палевый скот				
BLUPa	0,99	0,97	0,95	0,91	0,75	0,98	0,92	0,89	0,92	0,84
BLUPb	1	0,95	0,95	0,92	0,73	1	0,93	0,91	0,91	0,82
BLUPc	-	1	0,99	0,87	0,68	-	1	0,99	0,87	0,72
BLUPd	-	-	1	0,85	0,69	-	-	1	0,89	0,69
BLUPe	-	-	-	1	0,68	-	-	-	1	0,66

Примечание. * - Шапочкин В.В., Дунин И.М., Харитонов С.Н. и др., 1999;
 BLUPa: $y = hys + s + b_a A + e$, где b_a – регрессия на возраст при отеле (A);
 BLUPb: $y = hys + s + b_a A + b^2 L + e$, где b – регрессия на дойные дни (L);
 BLUPc: $y = hys + G_1 + s + b_a A + e$, где G_1 – ген. группа - порода отца;
 BLUPd: $y = hys + G_1 + s + b_a A + b^2 L + e$, где hys - стадо-год-сезон, s - отец;
 BLUPe: $y = hys + G_2 + s + b_a A + bL + e$, где G_2 – ген. группа - год рожд. отца.

Наилучшей моделью авторы признали BLUPb.

Результаты некоторых зарубежных исследований по сравнению методов СС и BLUP представлены в табл. 6.

6. Корреляции между оценками племенной ценности одних и тех же быков, рассчитанных методами СС и BLUP

Страна	Корреляция	Источник
Болгария	-0,79...+0,50	Хинковский Ц. и др., 1985
Германия	+0,95...+0,99	Lederer J. u.a., 1975
Германия	+0,87	Jaudas U., 1978
Германия	+0,96	Averdunk G., 1984
Канада	+0,93...+0,99	Kennedy B.W. et al., 1977
Куба	+0,97	Cordovi J. et al., 1984
Польша	+0,91	Žarnecki A., 1980
Швеция	+0,86...+0,91	Danell B., et al., 1982
США	+0,86...+0,89	McDaniel B.T., 1974
США	+0,85	Gassell B.G. et al., 1983

Демпфле и Хаггер (Dempfle L., Hagger Ch., 1983) в своих теоретических исследованиях показали, что при переходе от метода СС к BLUP точность прогноза генотипа быков повышалась на 2÷5%. В дальнейшем эти результаты получили экспериментальное подтверждение (Hagger Ch., Dempfle L., 1983).

Ито и Сасаки (Itoh Y., Sasaki Y., 1983) моделировали на ЭВМ оценку племенной ценности быков методами СС, BLUP1 и BLUP2. При небольшом числе дочерей и низких коэффициентах наследуемости признаков BLUP2 превосходил по точности метод СС. Однако преимущество BLUP2 было не более 5%, а во многих случаях менее 2%.

В качестве критерия эффективности методов можно использовать коэффициенты повторяемости EBV одних и тех же быков, рассчитанных в разные периоды времени времени. Такие коэффициенты представлены в табл. 7.

7. Повторяемость EBV быков, рассчитанных методами СС и BLUP

Оценка племенной ценности		Метод	Число быков	Повторяемость		% к СС-методу	
первая	вторая			удой, кг	жир, %	удой, кг	жир, %
20 племхозяйств	20 племхозяйств	СС	116	0,45	0,30	-	-
		BLUP	116	0,53	0,44	118	147
20 племхозяйств	104 хозяйства	СС	160	0,37	0,19	-	-
		BLUP	160	0,44	0,35	119	184
104 хозяйства	20 племхозяйств	СС	139	0,48	0,30	-	-
		BLUP	139	0,60	0,43	123	143
104 хозяйства	104 хозяйства	СС	218	0,35	0,25	-	-
		BLUP	218	0,48	0,35	137	140

Во всех случаях повторяемость (следовательно, и точность) EBV_{BLUP} была выше. Свойства BLUP в большей степени реализовывались при оценке быков по данным массового учета молочной продуктивности. Так, если быки оценивались первый раз в племенных хозяйствах, то процедура BLUP повышала достоверность EBV быков по удою на 18...19%. При первой оценке по массовым данным - на 25...37%. Следует особо отметить, что независимо от метода коэффициенты повторяемости между первоначальной оценкой по всем стадам и последующей в племенных стадах были выше, чем наоборот.

Выбор биометрической модели является ключевой проблемой BLUP. Модель должна адекватно отражать структуру оцениваемой популяции и представлять систему контроля и регистрации данных, в результате которой они были получены. От модели BLUP зависит величина ошибки прогноза генотипа животных.

В табл. 8 показаны ошибки EBV быков (SE) в зависимости от используемой модели BLUP. При расчете относительной ошибки (RSE,%) за базис была принята ошибка по BLUP6.

8. Ошибка EBV быков для разных моделей BLUP (n=246)

Вариант BLUP	Эффекты модели	Удой, кг		Жир, %		Жир, кг	
		SE	RSE,%	SE	RSE,%	SE	RSE,%
BLUP1	s	438	188,0	0,071	157,8	17,0	195,4
BLUP2	s,H	244	104,7	0,046	102,2	10,8	124,1
BLUP3	s,HY	239	102,6	0,046	102,2	10,4	119,5
BLUP4	s,HYS6	242	103,9	0,046	102,2	10,5	120,7
BLUP5	s,HYS4	232	99,6	0,046	102,2	10,1	110,1
BLUP6	s,HYS3	233	100,0	0,045	100,0	8,7	100,0
BLUP7	s,HYS1	229	98,3	0,047	104,4	8,5	98,9
BLUP8	s,HY,m	239	102,6	0,045	100,0	8,6	98,9
BLUP9	s,HY,M	225	96,6	0,044	97,8	8,2	94,3
BLUP10	s,HY,M,w	216	92,7	0,045	100,0	7,9	90,8
BLUP11	s,HY,M,a	227	97,4	0,045	100,0	8,3	95,4
BLUP12	s,HY,M,d	218	93,6	0,045	100,0	7,9	90,8
BLUP13	s,HY,M *	226	97,0	0,058	128,9	8,3	95,4
BLUP14	s,HY,M,w,a	218	93,6	0,045	100,0	7,9	90,8
BLUP15	s,HY,M,w,d	211	90,6	0,045	100,0	7,7	88,5
BLUP16	s,HY,M,a,d	221	94,8	0,045	100,0	8,1	93,1
BLUP17	s,HY,M,w,a,d	214	91,8	0,045	100,0	7,7	88,9

Примечание. * - Продуктивность первотелки была предварительно скорректирована на число дойных дней; s - аддитивный генетический эффект быка; H - эффект стада; HY - совместный эффект стада и года отела; HYS - совместный эффект стада-года-сезона отела (HYS6 - в году два сезона по 6 мес. каждый; HYS4 - в году три сезона по 4 мес. каждый; HYS3 - в году четыре сезона по 3 мес. каждый; HYS1 - период сезона равен одному месяцу); m, M - эффект месяца отела; w - эффект живой массы при первом отеле; a - эффект возраста при первом отеле; d - эффект числа дойных дней; s - рандомизированный фактор; H, HY, HYS, M - фиксированные факторы; m,w,a,d - регрессионные переменные (коварианты).

EBV быков по моделям BLUP1-BLUP5 имели повышенные ошибки. Особенно большая ошибка была при использовании модели BLUP1, когда не учитывался эффект стада.

Определение периода сезона отела в 1 месяц незначительно снизило ошибку EBV по удою и количеству молочного жира и повысило по содержанию жира в молоке. Представление в модели BLUP месяца отела как регрессионной переменной повышало ошибку EBV на 2,6%, в качестве классификационного фиксированного фактора - способствовало снижению ошибки по удою на 3,4%, по содержанию жира в молоке на 2,2%, по количеству молочного жира на 5,7%. В большей степени на ошибку EBV влияла живая масса дочерей, а не возраст при первом отеле. Так, включение в модель эффекта живой массы снижало ошибку EBV на 7÷9%, возраста при отеле - на 3÷5%.

Предварительная корректировка удоя и количества жира дочерей на продолжительность лактации снижала ошибку на 3%. Включение этого фактора в модель - на 6%. Однако по содержанию жира в молоке ошибка возрастала на 29%.

Максимальное снижение ошибки EBV имело место при включении в модель эффектов HYS, месяца отела, а также регрессионных переменных - живой массы при отеле и числа дойных дней (BLUP15). Относительно BLUP6 точность EBV быков повышалась по удою на 9%, по количеству жира на 11%.

Для характеристики *степени* точности EBV быков по BLUP15 исходный набор данных по 161270 первотелкам был рандомизированно разделен на два независимых набора данных. Разделение осуществлялось в пределах стада и года отела таким образом, чтобы число дочерей у каждого быка в каждом из субнаборов данных было равным. В результате такой манипуляции вместо n реальных быков было сформировано $2n$ фиктивных. Этим быков можно рассматривать как монозиготных близнецов. Генетическое родство между этими быками равно 1.

Фактическая величина корреляции между EBV «монозиготных» быков использовалась в качестве меры точности прогноза их генотипа по BLUP15. Чтобы случайная зависимость между числом дочерей у быка и его EBV не влияла на результаты, быков подразделили по числу дочерей на группы и корреляции рассчитывали внутри этих групп (табл. 9).

При большом числе дочерей на быка (≥ 50) корреляции между EBV быков были $>0,9$ (для количества молока и жира). Они свидетельствовали о высокой точности оценки племенной ценности по BLUP15.

Число дочерей у второй группы быков отвечало требованиям, которые определены инструкцией по оценке быков, и в большей мере соответствовало действительному при практической селекции. Корреляции были достаточно высокими (0,85÷0,87), чтобы утверждать о значительной разрешающей способности биометрической модели.

9. Корреляции между двумя независимыми EBV быков по BLUP15

Дочерей на быка	Число быков	Коэффициенты корреляции		
		удой, кг	жир, %	жир, кг
≤ 14	100	+0,69	+0,33	+0,67
15-19	81	+0,87	+0,70	+0,85
≥ 50	65	+0,93	+0,74	+0,91
Общая	246	+0,86	+0,64	+0,84

Основным допущением BLUP является то, что *априори* должен быть известен коэффициент наследуемости (h^2) или связанное с ним отношение варiances (k). Коэффициент наследуемости может быть использован из более ранних генетико-статистических анализов популяции или рассчитан по подготовленным для оценки быков выборкам, или взят из данных литературы. Последнее предпочтительнее, если выборки по объему и структуре не соответствуют требованиям, предъявляемым к оценке h^2 , и если для оценивания h^2 нет специальных пакетов программ, например LSML. Естественно возникает вопрос - как отклонения от истинных значений h^2 влияют на эффективность биометрической модели, точность EBV и классификацию быков?

Как показали исследования, относительно широкий диапазон варьирования h^2 не влиял на эффективность BLUP (табл. 10). Стабильность коэффициентов корреляций свидетельствовала о сохранении рангов быков по их EBV. Вместе с тем следует отметить, что абсолютные значения EBV быков и точность прогноза генотипа зависели от h^2 . Так, при h^2 равном 10, 25 и 40% стандартные отклонения EBV быков по удою были соответственно 221, 304 и 366 кг, усредненная точность оценки - 71, 85 и 90%.

Ожидаемый генетический прогресс при использовании EBV быков, рассчитанных при $h^2=10\%$, составил 31,6 кг молока на корову в год (интенсивность отбора в стандартизированных едини-

цах $i=1$), при $h^2=25\%$ - 43,4 кг, при $h^2=40\%$ - 52,3 кг. Таким образом, если EBV быков планируется привлекать для оценки эффективности селекции, то при решении системы ММЕ необходимо использовать оценки h^2 для данной популяции.

10. Корреляции между двумя независимыми оценками племенной ценности одних и тех же быков при разных значениях наследуемости (BLUP15)

Признак	Дочерей на быка	Число Быков	Коэффициент наследуемости, %		
			10	25	40
Удой, кг	≤ 14	100	+0,69	+0,69	+0,70
	15-19	81	+0,87	+0,87	+0,87
	≥ 50	65	+0,93	+0,93	+0,93
	<i>Общая</i>	246	+0,88	+0,86	+0,85
Жир, %	≤ 14	100	+0,35	+0,53	+0,31
	15-19	81	+0,70	+0,70	+0,70
	≥ 50	65	+0,77	+0,74	+0,73
	<i>Общая</i>	246	+0,68	+0,64	+0,60
Жир, кг	≤ 14	100	+0,67	+0,67	+0,67
	15-19	81	+0,86	+0,85	+0,85
	≥ 50	65	+0,91	+0,91	+0,90
	<i>Общая</i>	246	+0,86	+0,84	+0,84

Продуктивность женских предков продолжает оставаться у российских селекционеров одним из основных критериев при отборе производителей. Так, удой матерей и матерей отцов быков, использовавшихся в 46 стадах Кировской области, была, в среднем, на уровне 8,5÷10 тыс. кг. Вместе с тем, коэффициенты корреляции между продуктивностью женских предков и EBV быков были невысокими, особенно с продуктивностью бабушек по отцам (табл. 11).

11. Коэффициенты корреляции EBV быков с продуктивностью женских предков (min 15 дочерей на быка)

Продуктивность	Число пар	EBV	
		удой, кг	жир, %
Наивысшая			
- матерей	247	+0,48	+0,04*
- матерей отцов	242	+0,34	+0,13*
Средняя			
- матерей	231	+0,44	+0,12*
- матерей отцов		+0,34	+0,17*

Примечание. * -Статистически не значимо ($\alpha>0,05$).

Сходные корреляции были получены при BLUP-оценке быков в Республике Коми (+0,23 с молочной продуктивностью матерей и +0,08 – бабушек по отцу), в Республике Марий Эл (0,3-0,5 по удою, статистически не значимые по содержанию жира в молоке), в Нижегородской области - от -0,02 до +0,2.

Здесь уместно привести данные, полученные во ВНИИ племенного дела, по корреляционной связи между племенной ценностью быков (СС-метод) и наивысшей продуктивностью их матерей (табл. 12; Шапочкин В.В., и др., 1999).

12. Взаимосвязь племенной ценности быков с наивысшей продуктивностью их матерей

Категория по методу СС	Признак		
	удой, кг	жир, %	жир, кг
Улучшатели	+0,12±0,06	+0,02±0,06	+0,07±0,06
Нейтральные	-0,11±0,04	+0,15±0,04	-0,10±0,05
Ухудшатели	-0,08±0,07	+0,07±0,07	-0,02±0,07

По данным табл. 12 нами были рассчитаны обобщенные корреляции и их доверительные интервалы (табл. 13).

23. Обобщенные корреляции СС-оценок быков с наивысшей продуктивностью матерей

Признак	Корреляция ± ошибка	Доверительный 95% интервал
Удой, кг	-0,05±0,03	-0,11...+0,01
Жир, %	+0,10±0,03	+0,04...+0,16
Жир, кг	-0,03±0,03	-0,09...+0,03

Представленные в табл. 11÷13 данные свидетельствуют о крайне сомнительной информационной ценности *фенотипической* продуктивности женских предков при отборе лучших по генотипу быков.

Эффективность BLUP SM исследовалась нами и при оценке племенной ценности коров. Биометрическая модель включала фиксированный эффект совместного влияния стада-года-сезона отела, рандомизированный аддитивный генетический эффект отца и рандомизированный эффект коровы внутри отца. Различные лактации рассматривались как один неоднократно измеренный

признак (модель повторяемости). Продуктивность каждой коровы была предварительно скорректирована посредством мультипликативных коэффициентов на номер лактации, возраст при отеле, сервис-период и продолжительность лактации. Корректировка снизила остаточную вариацию на 13...24%.

Взаимосвязь между EBV коров и их продуктивностью показана в табл. 14.

14. Корреляции между BLUP-оценками коров и их фенотипической продуктивностью

Число		Признак		
лактаций на корову	коров	удой, кг	жир, %	жир, кг
1	428	+0,58	+0,75	+0,61
2	356	+0,73	+0,85	+0,71
3	517	+0,74	+0,81	+0,73
Все	1301	+0,67	+0,75	+0,66

Коэффициенты корреляции свидетельствуют, что при отборе коров по фенотипу потери в эффективности селекции, в сравнении с отбором по BLUP-оценкам, составляют от 15 до 40%.

EBV и Cg по разному классифицировали коров - коэффициенты корреляции были около +0,7...+0,8 (табл. 15). Различия в рангах являются следствием того, что оценки BV включают в себя $\frac{1}{2}$ аддитивной генетической ценности отцов, в то время как Cg – это оценки аддитивной генетической ценности коров *только* на основании их собственной продуктивности. Следовательно, учет информации о племенной ценности отцов повышает точность EBV коров на 20...30%.

15. Корреляции между разными критериями отбора коров

Коррелируемые критерии	Признак		
	удой, кг	жир, %	жир, кг
BV × Cg	+0,71	+0,68	+0,78
BV × PPA	+0,93	+0,93	+0,94
PPA × ABS	+0,73	+0,89	+0,71

Примечание. BV - племенная ценность; Cg - аддитивный генетический эффект коровы; PPA - прогноз продуктивной способности; ABS - средняя продуктивность.

Между EBV и прогнозом продуктивности коров в последующие лактации (PPA) корреляции были достаточно высокими (+0,90...+0,95). Объясняется это тем, что EBV является частью PPA. Корреляции PPA с фенотипической продуктивностью коров были на уровне +0,7...+0,9. Они указывают на то, что в сравнении с PPA вероятность ошибки при выбраковке коров по продуктивности может составлять 10÷30%.

Метод BLUP может быть средством гарантированного повышения эффективности генетической оценки не только крупного рогатого скота, но и других видов животных и птицы. За рубежом BLUP используют в племенном коневодстве, свиноводстве, овцеводстве, птицеводстве и в собаководстве. Наши исследования показали, что при использовании BLUP точность прогноза генотипа петухов относительно усредненного фенотипа потомства повышалась на 20% и более (Кузнецов В.М., 1996, 1999).

Итак, метод оценки племенной ценности животных в значительной степени определяет темпы генетического улучшения популяций молочного скота. Оценки племенной ценности, рассчитанные методом BLUP, являются более точными критериями для отбора животных. Степень эффективности метода BLUP зависит от того, насколько полно статистическая модель учитывает влияющие на продуктивность животного факторы внешней среды и наследственности. Использование BLUP для отбора быков по собственным показателям будет способствовать повышению эффективности селекции на 20-30%. Оценка быков по качеству потомства методом BLUP повысит точность прогноза их генотипа на 20-40%. При использовании оптимальной модели BLUP достоверность прогноза генотипа быков может составлять 85-90% и более. Потери в эффективности селекции коров при игнорировании метода BLUP могут достигать 40%. Метод BLUP позволяет учитывать при оценке коров генетическую ценность их отцов, что способствует повышению достоверности прогноза генотипа коров на 30%. При использовании метода BLUP имеется возможность прогнозировать продуктивность коров в последующие лактации. Этот критерий выбраковки коров из стада на 10-30% эффективнее, чем браковка их по продуктивности. При оценке животных методом BLUP точные значения коэффициен-

тов наследуемости не является критическим. Однако, если BLUP-оценки используются для расчета ожидаемого или реализованного генетического прогресса, то коэффициенты наследуемости признаков должны быть оценены с максимальной точностью. Оценивая результаты проведенных исследований можно заключить, что для повышения эффективности племенной работы целесообразно и необходимо как можно быстрее внедрить в практическую селекцию молочного скота генетическую оценку животных методом BLUP.