

Н.М. ХРАМЧЕНКО, А.В. РОМАНЕНКО

ЛИНЕЙНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ

Научно-практический центр национальной академии наук Беларуси по животноводству, г. Жодино, Республика Беларусь

В статье на основе анализа литературных данных описана эволюция методов линейного моделирования племенной генетической ценности животных. Приведены расчёты коэффициентов регрессии линейных моделей при моделировании генетической ценности из различных источников информации. Описаны требования к данным, а также преимущества и недостатки методов.

Ключевые слова: линейное моделирование, наследуемость, дисперсионный анализ, селекционный индекс, BLUP.

N.M. HRAMCHENKO, A.V. ROMANENKO

LINEAR SIMULATION OF BREEDING GENETIC VALUE OF ANIMALS

Research and Production Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Livestock Breeding, Zhodino, Belarus

The paper, based on the analysis of literature data, describes evolution of linear modeling methods for breeding genetic value of animals. Calculations of regression coefficients of linear models during simulation of genetic value from various sources of information are presented. Requirements to data, as well as advantages and disadvantages of the methods are presented.

Key words: linear simulation, inheritance, variance analysis, selection index, BLUP.

Расчёт племенной (генетической) ценностей свиней является неотъемлемой частью селекционных программ генетического улучшения популяции [1]. Любое животное в популяции имеет какую-то абсолютную фенотипическую ценность y , которая может быть выражена как отклонение от популяционной средней μ и обозначена условным символом P :

$$P = y - \mu$$

Фенотипическое проявление признака у животного определяется генетическими факторами и факторами окружающей среды и может быть описано следующей моделью [1]:

$$\text{Фенотип} = \text{генетические эффекты} + \text{средовые эффекты}$$
$$P = G + U$$

Преобразовав, получаем, что абсолютная фенотипическая ценность равна:

$$y = \mu + G + U$$

Генетические эффекты (G) включают аддитивные эффекты генов (A), эффекты доминирования (D) и эпистаза (I).

Средовые эффекты (U) включают систематические факторы внешней среды (B) и случайные средовые факторы (E).

Принимая во внимание составляющие генетических и средовых факторов, модель фенотипической ценности животного по признаку y можно записать следующим образом:

$$y = \mu + A + D + I + B + E$$

Эффекты B можно оценить (стадо, год, пол, сезон и др.) и учесть через среднее по стаду ($=\mu+B$), тогда \hat{y} будет определять фенотипическое отклонение животного от среднего по стаду:

$$\hat{y} = y - \mu - B = A + D + I + E$$

Воздействие D и I на продуктивность животного постоянно, поэтому данные эффекты не представляют интереса с точки зрения генетического улучшения.

Таким образом, линейная функция фенотипической ценности животного имеет вид:

$$y = \mu + A + B + E$$

Аддитивная генетическая ценность A (или a) или средний эффект генов, полученных от родителей, является истинной племенной ценностью. В практическом животноводстве селекция проходит по рассчитанным оценкам племенной генетической ценности (EBV – estimating breeding values), которые могут быть получены из различных источников информации (собственной продуктивности, продуктивности предков и (или) потомков, и др.). Каждый родитель передает половину генов своему потомству, эффект которых называется передающей способностью и является $\frac{1}{2}$ части генетической ценности животного. Таким образом, аддитивная генетическая ценность животного вызывает наибольший интерес и является основой селекции.

Точность составления генетических программ по генетическому улучшению стада напрямую зависит от точного выявления и идентификации животных с высокой истиной племенной ценностью. Нужно отметить, что для оценки племенной ценности используется передающая способность (прогнозируемая передающая способность (РТА)), которая является $\frac{1}{2}$ от прогнозируемой генетической ценности животного.

Предсказание племенных ценностей свиней является неотъемлемой частью селекционных программ генетического улучшения популяции. Крайне важным для точного предсказания племенной ценности является наличие баз данных продуктивности животных с их родословными. Прогноз племенных ценностей может быть основан на данных продуктивности животного и его родственников.

В нашей статье мы будем последовательно (от простого к сложному) описывать линейные модели определения племенной генетической ценности животных, используя следующие шаги:

- EBV из собственных записей (простая регрессия),
- EBV из записей одного типа родственников (простая регрессия),
- EBV из нескольких источников информации (множественная регрессия) теория селекционного индекса,
- EBV из BLUP (лучший линейный прогноз).

1. Имеются данные только о собственной продуктивности [2].

$$\hat{a}_i = b(y_i - \mu)$$

$$b = \text{cov}(a, y) / \text{var}(y) = \text{cov}(a, a + e) / \text{var}(y) = \sigma_a^2 / \sigma_y^2 = h^2,$$

где \hat{a}_i – генетическая ценность i -ого животного;

b – коэффициент регрессии фенотипа на генотип;

y_i – фенотипическая оценка животного;

μ – среднее значение признака в популяции.

Таким образом, прогноз генетической ценности рассчитывается путём простого умножения на коэффициент наследуемости.

2. Имеются данные повторяющихся признаков собственной продуктивности.

Для данного расчёта необходимо разделить общую фенотипическую изменчивость между повторяющимися оценками $\text{var}(y)$ на изменчивость, обусловленную генетикой, и изменчивость, обусловленную влиянием окружающей среды.

$$\text{var}(y) = \text{var}(g) + \text{var}(pe) + \text{var}(te)$$

Внутриклассовая корреляция t – это отношение между изменчивостью, обусловленной генотипом животного, и его фенотипом:

$$t = (\text{var}(g) + \text{var}(pe)) / \text{var}(y)$$

$$\text{var}(te) / \text{var}(y) = 1 - t$$

где $\text{var}(g)$ – генетическая изменчивость включающая аддитивную; $\text{var}(pe)$ – изменчивость, обусловленная перманентным влиянием окружающей среды;

$\text{var}(te)$ – изменчивость обусловленная случайными эффектами окружающей среды.

$$\hat{a}_i = b(\tilde{y}_i - \mu)$$

$$b = \text{cov}(a, \tilde{y}) / \text{var}(\tilde{y})$$

$$\text{cov}(a, \tilde{y}) = \sigma_a^2$$

$$\text{var}(\tilde{y}) = [t + (1 - t)n]\sigma_y^2$$

$$b = \sigma_a^2 / [t + (1-t)/n] \sigma_y^2 = nh^2 / [1 + (n-1)t],$$

где \hat{a}_i – генетическая ценность i -ого животного;

b – коэффициент регрессии фенотипа на генотип;

\bar{y} – средняя фенотипическая оценка по n записям животного i ;

μ – среднее значение признака в популяции;

t – внутрикласовая корреляция.

Таким образом, при прогнозе генетической ценности учитывается повторяемость и количество наблюдений.

3. Прогноз племенной ценности по потомкам животного:

$$\hat{a}_i = b(\bar{y}_i - \mu)$$

$$b = \text{cov}(a, \bar{y}) / \text{var}(\bar{y})$$

$$\text{cov}(a, \bar{y}) = \frac{1}{2} \text{cov}(a, a_s) = \frac{1}{2} \sigma_a^2$$

$$\text{var}(\bar{y}) = [t + (1-t)/n] \sigma_y^2$$

Принимаем, что для полусибсов $t = \frac{1}{4} \sigma_a^2 / \sigma_y^2 = \frac{1}{4} h^2$.

$$b = \frac{1}{2} \sigma_y^2 / [t + (1-t)/n] \sigma_y^2$$

$$= \frac{1}{2} h^2 \sigma_y^2 / [\frac{1}{4} h^2 + (1 - \frac{1}{4} h^2) / n] \sigma_y^2$$

$$= 2nh^2 / (nh^2 + 4 - h^2)$$

$$= 2n / n + (4 - h^2) / h^2$$

$$= 2n / n + k,$$

где: \hat{a}_i – генетическая ценность i -ого животного;

b – коэффициент регрессии фенотипа на генотип;

\bar{y} – среднее значение признака n потомков полусибсов по одному отцу i ;

μ – среднее значение признака в популяции.

$$k = (4 - h^2) / h^2.$$

Таким образом, прогноз племенной ценности зависит от наследуемости и количества потомства.

4. Прогноз племенной ценности по родителям:

$$\hat{a}_0 = (\hat{a}_s + \hat{a}_d) / 2$$

5. Прогноз племенной ценности по коррелируемым признакам:

$$\hat{a}_{ix} = b(y - \mu)$$

$$b = \text{cov}(a_x, y) / \text{var}(y),$$

где: \hat{a}_{ix} – генетическая ценность i -ого животного по признаку x , рассчитанная на основе данных признака y ;

b – коэффициент регрессии;

y – измерения коррелируемого признака;

μ – среднее значение признака в популяции.

Генетическая корреляция (r_{axy}) между признаками y и x .

$$r_{axy} = \text{cov}(a_x, a_y) / (\sigma_{ax} \sigma_{ay})$$

$$\text{cov}(a_x, a_y) = r_{axy} \sigma_{ay} \sigma_{ax}$$

$$b = r_{axy} \sigma_y \sigma_x h_x h_y / \sigma_y^2$$

$$= r_{axy} h_x h_y \sigma_x / \sigma_y$$

Таким образом, расчёт основан на генетической корреляции между признаками их наследуемости и фенотипическом стандартном отклонении.

6. Прогноз на основе селекционного индекса.

Селекционный индекс – это метод для измерения племенной ценности животных, использующий всю доступную информацию о животном и его родственниках. Числовое значение, полученное для каждого животного, называемое индексом (I), является основанием для ранжирования животного в популяции [2]:

$$I_i = \hat{a}_i = b_i(y_i - \mu_i) + b_1(y_1 - \mu_1) + b_2(y_2 - \mu_2),$$

где: y_i – фенотипическое значение признака;

b – весовые коэффициенты, значения которых необходимо установить;

μ_i – среднее значение признака в популяции.

Определение соответствующих весов для этих нескольких источников информации является главной задачей при разработке селекционного индекса. В уравнении индекс является оценкой истинной племенной ценности животного i .

Селекционный индекс [2]:

1. минимизирует среднюю квадратную ошибку прогноза, то есть минимизируется среднее отклонение $(a_i - \hat{a}_i)^2$;

2. максимизирует корреляцию ($r_{a,\hat{a}}$) между истинной племенной ценностью и индексом. Корреляцию часто называют точностью прогноза.

3. увеличивает вероятность правильного ранжирования животных в популяции по их племенной ценности.

Значение весового коэффициента b рассчитывается путём миними-

зации $(a-I)^2$, что является эквивалентом для максимизации корреляции r_{at} . Это та же самая методика, которая используется при расчёте коэффициентов множественной линейной регрессии. Таким образом, значения коэффициентов b можно рассматривать как коэффициенты племенной ценности пробанда для одного измерения признака племенной ценности. Упрощение приводит к решению ряда уравнений, подобных нормальным уравнениям множественной линейной регрессии, результатом решения являются весовые коэффициенты b .

Для получения значений b необходимо решить систему уравнений:

$$b_1 p_{11} + b_2 p_{12} + \dots + b_m p_{1m} = g_{11}$$

$$b_2 p_{21} + b_2 p_{22} + \dots + b_m p_{2m} = g_{21}$$

$$b_m p_{m1} + b_m p_{m2} + \dots + b_m p_{mm} = g_{mm},$$

где: p_{mm} и g_{mm} – фенотипические и генетические варианты для каждого животного в популяции m ;

p_{mn} и g_{mn} – взаимосвязи (ковариансы) между фенотипом и генотипом оцениваемых животных в популяции m и n [2].

В матричной форме представленные уравнения имеют вид:

$$Pb = G$$

$$b = P^{-1}G$$

Таким образом, формула прогноза аддитивной племенной ценности приобретает следующий вид:

$$I = \hat{a} = P^{-1}G(y - \mu) = b(y - \mu),$$

где: P – вариационно-ковариационная матрица аддитивных генетических связей пробандов;

G – ковариационная матрица (матрица взаимосвязей) между животными в популяции и рассчитываемыми предсказаниями племенной ценности;

y – фенотипическое значение оцениваемого признака,

μ – среднее значение признака в популяции[2].

7. Использование при прогнозе аддитивной матрицы родства.

Основопологающим в прогнозе племенной ценности для животных является матрица аддитивных генетических связей (ковариационная матрица родства). Как описано выше, использование селекционного индекса для прогнозирования племенной ценности требует построения матрицы аддитивных генетических связей животных в популяции (ковариационная матрица родства), описывающей все взаимосвязи животных в популяции. Генетическая оценка методом BLUP всецело основана на использовании матрицы аддитивных генетических взаимо-

связей животных в популяции [3].

Генетически обусловленные различия животных в популяции состоят из трёх компонентов: аддитивных генетических различий, различий, вызванных доминированием генов, и эпистатических взаимодействий генов. При прогнозировании интересны только аддитивные генетические различия. Построение матрицы аддитивных генетических связей позволяет учесть при прогнозе племенной ценности пробанда все взаимосвязи его с животными в популяции, а также уровень инбридинга между ними.

Матрица аддитивных генетических связей A , соответствующая матрице числителей коэффициентов родства, получается по следующему рекурсивному алгоритму [2].

Первоначально животных в родословной необходимо закодировать от 1 до n (n – число животных) и упорядочить таким образом, что родители предшествуют их потомкам.

Если оба родителя (s и d) животного i известны:

$$a_{ji} = a_{ij} = 0.5(a_{js} + a_{jd}); j = 1 \text{ до } (i - 1)$$

$$a_{ii} = 1 + 0.5(a_{sd})$$

Если только один из родителей s известен и предполагаем, что он не связан родством с другим:

$$a_{ji} = a_{ij} = 0.5(a_{js}); j = 1 \text{ до } (i - 1)$$

$$a_{ii} = 1$$

Если оба родителя неизвестны:

$$a_{ji} = a_{ij} = 0; j = 1 \text{ до } (i - 1)$$

$$a_{ii} = 1$$

Если умножить матрицу A на аддитивную генетическую дисперсию σ_a^2 , то произведение $A\sigma_a^2$ будет описывать ковариационную структуру аддитивных генетических ценностей оцениваемых животных.

Однако для прогнозирования племенной ценности требуется обратная матрица родства A^{-1} , это весьма сложный вычислительный процесс. Поэтому Хендерсоном [4] в 1976 г. был разработан метод расчёта A^{-1} , минуя матрицу A без учёта инбридинга.

Формируется вектор D^{-1} диагональных элементов a_i , которые задаются как 2, или 4/3, или 1 для животных с двумя известными, одним известным или с неизвестными родителями соответственно.

Элементы A^{-1} первоначально задаются нулями и далее применяются следующие правила.

Если известны оба родителя i -го животного, добавляются [2]:

a_i к элементу (i, i)

$-a_i/2$ к элементам (s, i) , (i, s) , (d, i) и (i, d) .

$a_i/4$ к элементам (s, s) , (s, d) , (d, s) и (d, d) .

Если известен один из родителей (s) i -го животного, добавляются:

a_i к элементу (i, i)

$-a_i/2$ к элементам (s, i) и (i, s)

$a_i/4$ к элементу (s, s).

Если неизвестны оба родителя, добавляются:

a_i к элементу (i, i).

Использование селекционного индекса как лучшего линейного прогноза (BLP) является оптимальным для оценки генетической ценности животных. Однако у метода есть некоторые недостатки, которые необходимо учитывать при его использовании. Во-первых, измерения признаков продуктивности необходимо предварительно стандартизировать на фиксированные факторы среды или принять, что фиксированные факторы одинаковы для всех измерений, что в большинстве случаев невозможно. Во-вторых, решение уравнений для селекционного индекса требует инверсии матрицы родственных взаимосвязей животных в популяции для оцениваемых признаков продуктивности, это весьма сложно в вычислительном отношении для больших массивов данных [2]. Поэтому селекционный индекс для оценки племенной ценности животных применяется как с использованием фиксированных эффектов, так и без них. Например, можно не использовать фиксированные эффекты при селекции яичных кур, оценка которых производится в одинаковых условиях, так как животные содержатся в одной или двух очень больших популяциях, в то время как при селекции большинства видов домашних животных использование фиксированных факторов обязательно. В свиноводстве молодняк от одного производителя или самки рождается в разное время года, часто в нескольких различных хозяйствах. В схемах тестирования потомства у молочного рогатого скота коровы рождаются непрерывно, начинают лактацию в разное время года и в очень большом количестве различных стад [5].

Хендерсон (1949) разработал методологию, названную лучшим линейным несмещённым прогнозом (BLUP), позволяющую оценивать фиксированные эффекты и племенную ценность одновременно [2]. Если родственные связи между оцениваемыми животными включены в процедуру расчёта, то метод BLUP эквивалентен селекционному индексу с дополнительной способностью эффективно оценить и стандартизировать данные оценки признаков племенной ценности на фиксированные эффекты. В отсутствие фиксированных эффектов BLUP идентичен селекционному индексу, используемому для прогноза все известные родственные связи пробанда [5].

Свойства BLUP достаточно хорошо описаны в аббревиатуре данного метода:

Best – максимизация корреляции между истинным значением (a) и прогнозируемым значением племенной ценности (\hat{a}) или минимизации ошибки предсказанной изменчивости (вариансы) $PEV(var(a-\hat{a}))$.

Linear – использование линейной функции.

Unbiased – оценка рассчитанных значений для случайной переменной, например, оценка племенной ценности каждого животного и оценка значений фиксированных эффектов непродвзята, т. е. прогнозируемая величина племенной ценности максимально приближена к истинной ($E(a=\hat{a}))$ [2].

Prediction – предсказание истинных значений племенной ценности.

Теоретическое обоснование метода BLUP

Рассмотрим уравнение для смешанной линейной модели:

$$y = Xb + Za + e,$$

где: $y = n \times 1$ вектор наблюдений (оценок); n – число записей;

$b = p \times 1$ – вектор фиксированных эффектов; p – число уровней фиксированных эффектов;

$a = q \times 1$ – вектор случайных эффектов пробандов; q – число уровней случайных эффектов;

$e = n \times 1$ – вектор случайных эффектов;

X – матрица порядка $n \times p$, которая связывает оценку животных с фиксированными эффектами;

Z – матрица порядка $n \times q$, которая связывает оценку животных со случайными эффектами.

Матрицы X и Z называются матрицами случаев, предполагается, что математическое ожидание (E) переменных:

$$E(y) = Xb; E(a) = E(e) = 0$$

Принимается, что случайные эффекты, которые включают случайное воздействие среды и неаддитивные генетические эффекты (доминирование и эпистаз), независимо распределены с дисперсией σ_e^2 . Поэтому $var(e) = I\sigma_e^2 = R$; $var(a) = A\sigma_a^2 = G$ и $cov(a, e) = cov(e, a) = 0$, где A – это матрица взаимосвязей животных в популяции (матрица родства).

Отсюда следует:

$$var(y) = V = var(Za + e)$$

$$= Zvar(a)Z' + var(e) + cov(Za, e) + cov(e, Za)$$

$$= ZGZ' + R + Zcov(a, e) + cov(e, a)Z'$$

Так как $cov(a, e) = cov(e, a) = 0$, то:

$$V = ZGZ' + R$$

$$cov(y, a) = cov(Za + e, a)$$

$$= cov(Za, a) + cov(e, a)$$

$$= Zcov(a, a)$$

$$= ZG$$

$$cov(y, e) = cov(Za + e, e)$$

$$\begin{aligned}
&= \text{cov}(Za, e) + \text{cov}(e, e) \\
&= Z \text{cov}(a, e) + \text{cov}(e, e) = R
\end{aligned}$$

Главная цель уравнения состоит в том, чтобы предсказать линейную функцию b и a , так что $k'b+a$ (прогноз), основанный на линейной функции от y . Назовем $L'y$ предиктором, позволяющим оценить $k'b$. Предиктор $L'y$ должен быть выбран (получен) случайным образом (беспристрастно), т. е. его математическое ожидание равно математическому ожиданию прогноза. Уравнение прогноза BLUP (Хендерсон, 1973) [6] имеет следующий вид:

$$\hat{a} = BLUP(\hat{a}) = GZ'V^{-1}(y - X\hat{b})$$

$$L'y = k'\hat{b} + GZ'V^{-1}(y - X\hat{b})$$

где: $\hat{b} = (X'V^{-1}X)X'V^{-1}y$ решается методом наименьших квадратов (GLS) для b ,

$k'\hat{b}$ является лучшим несмещённым линейным измерением (BLUE), которое позволяет оценить $k'b$ животного внутри включённого в модель фактора. BLUE имеет сходные значения и свойства с BLUP, но является результатом решения линейной функции фиксированных эффектов [7].

Однако для вычисления a и b в уравнении 15 необходимо обернуть матрицу (V^{-1}), что является весьма сложным расчётом. Для упрощения Хендерсон [8] в 1950 году предложил решение смешанной модели (ММЕ) для вычисления значений b (фиксированных эффектов) и предсказать решения для случайных эффектов a одновременно без необходимости вычисления V^{-1} . ММЕ решение для смешанной линейной модели [2]:

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}XX'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}XZ'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

R^{-1} является единичной матрицей. Разложив её на множители и упростив уравнение, получаем:

$$\begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad \alpha = \frac{\sigma_e^2}{\alpha_a^2} = \frac{1-h^2}{h^2}$$

Отсюда искомые коэффициенты равны:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Решение уравнения ММЕ позволяет рассчитать BLUE для фиксированных факторов модели и BLUP для рандомизированных факторов, при условии некоторых допущений:

1. y , u и e имеют нормальное распределение в популяции, т. е. проявление признаков продуктивности определено большим количеством

генов, расположенными во многих локусах. Все различия между животными, рассчитанные моделью, за счёт включения в ММЕ уравнение аддитивной матрицы родства, вызваны отклонениями в равновесии генов, инбридингом и дрейфом генов и являются результатом селекции [9, 10].

2. Предполагается, что варианты и ковариансы (взаимосвязи) (R и G) для исследуемой популяции известны или, по крайней мере, известны их отношения. На практике варианты и ковариансы популяции не могут быть точно известны, но они могут быть рассчитаны заранее методом ограниченного максимального правдоподобия (REML), если эти расчёты основаны на оценке признаков, используемых в селекции.

3. На основе данных, полученных при расчёте уравнения ММЕ, можно проводить селекцию (отбор) в оцениваемой популяции. Нельзя использовать в селекции (отборе) животных, оценка которых получена на другой популяции [11].

Следует различать статистический метод BLUP и модель, которая используется для описания данных. Метод представляет собой способ расчёта, учитывающий в оцениваемых значениях влияние причинных факторов. Модель описывает какие причинные факторы оказывают влияние на продуктивность [12].

Для расчёта племенной ценности животного на основе BLUP используются различные модели. Старейшей формой учёта является так называемая отцовская модель (BLUP SM), в которой племенная ценность рассчитывается только для хряков, имеющих потомков. В оценке племенной ценности используются данные о продуктивности всех потомков одного отца. Недостатком данного способа является отсутствие учёта влияния матерей потомков. Если каждый хряк спаривается со случайными свиноматками, это не так существенно. Однако если хряк спаривается только с лучшими свиноматками, то доля свиноматок в продуктивности потомства будет приписываться исключительно хряку, следствием чего явятся искажённые значения племенной ценности [12].

Более совершенной формой учёта явилась отцовская модель с матрицей родства, в которой при расчёте племенной ценности хряка учитывается информация об его отце, братьях и других родственниках в соответствии со степенью родства. Это привело к существенному повышению точности оценки племенной ценности, прежде всего, для животных, имеющих мало потомков. Кроме того, такая модель позволила существенно снизить влияние уровня спаривания, так как доля собственных потомков в полученном значении племенной ценности стала несколько ниже [12].

Наиболее современной и эффективной формой BLUP оценки племенной ценности является так называемая модель животного (BLUPAM). В такой модели для каждого животного, будь то хряк или свиноматка, или потомок, решается уравнение. Так как каждое животное представлено своим собственным уравнением, то не происходит потери информации. Кроме того, уровень спаривания перестает играть роль [12].

Эволюция метода BLUP для расчёта истинной племенной (генетической) ценности обусловлена устойчивым увеличением вычислительной мощности и развилась от простых моделей, например, основанной на прогнозировании по данным родителей, к более сложным моделям, таким как BLUP AM, материнские, многомерные и случайные модели регрессии.

Литература

1. Кузнецов, В. М. Основы научных исследований в животноводстве / В. М. Кузнецов. – Киров : Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2006. – 568 с
2. Mrode, R. A. Linear models for the prediction of animal breeding values / M. A. Mrode. – 2nd ed. – Wallingford : CABInternational, 2005. – 368 p.
3. Кузнецов, В. М. Методы племенной оценки животных с введением в теорию BLUP / В. М. Кузнецов. – Киров : Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2003. – 358 с.
4. Henderson, C. R. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in predicting of breeding values / C. R. Henderson // *Biometrics*. – 1976. – Vol. 32. – P. 69–83.
5. 2005. Design and optimization of animal breeding programmes : Lecture notes for the ‘Animal Breeding Strategies’ Course / J. C. M. Dekkers [et al.] // Iowa State University [Electron. resource]. – Access mode: <http://www.anslab.iastate.edu/Class/AnS652X/Chapter1.2.pdf> Google Scholar. – Access date: 19.12.2011.
6. Henderson, C. R. Sire evaluation and genetic trends / C. R. Henderson // *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honour of J.L. Lush* / American Society for Animal Science, Blackburgh, Champaign, Illinois, 1973. – P. 10–41.
7. Henderson, C. R. Applications of Linear Models in Animal Breeding / C. R. Henderson. – Guelph (Canada) : University of Guelph Press, 1984. – 384 p.
8. Henderson, C. R. Estimation of genetic parameters / C. R. Henderson // *Annals of Mathematical Statistic*. – 1950. – Vol. 21. – P. 309-310.
9. Sorensen, D. A. The use of the relationship matrix to account for genetic drift variance in the analysis of genetic experiments / D. A. Sorensen, B. W. Kennedy // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1983. – Vol. 66. – P. 217–220.
10. Kemp, R. A. The effects of positive assortative mating and preferential treatment of progeny on the estimation of breeding values : Unpublished PhD Thesis / R. A. Kemp //, University of Guelph. – Guelph (Canada), 1985.
11. Henderson, C. R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model / C. R. Henderson // *Biometrics*. – 1975. – Vol. 31. – P. 423–447.
12. Современные генетические методы в селекции свиней / Н. А. Зиновьевой [и др.]. – Дубровицы : ВИЖ, 2011. – 72 с.

Поступила: 21.02.2019 г.