

УДК 636.2.082.2

Геномная оценка племенной ценности молочных коров черно-пестрой породы по совокупности признаков молочной продуктивности и признаков фертильности

Ф. С. Шарко^{1*}, А. Хатиб^{2,3,4}, Е. Б. Прохорчук^{1,2}¹ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 119071 Россия²ЗАО «Геноаналитика», Москва, 119234 Россия³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия⁴Комиссия по атомной энергии Сирии (AECS), Департамент сельского хозяйства, Дамаск, 6091 Сирия

*E-mail: fedosic@gmail.com

Поступила в редакцию 30.11.2021

Принята к печати 14.01.2022

DOI:

РЕФЕРАТ Внедрение в селекционные программы данных о геноме животных стало прорывом в селекции крупного рогатого скота. С 2010 года геномная селекция стала официальной системой оценки племенных качеств скота в Европе, США, Канаде и многих развитых странах. Цель данной работы состояла в разработке системы геномной оценки племенной ценности отечественного поголовья крупного рогатого скота черно-пестрой и голштинской породы по трем признакам молочной продуктивности (суточный удой (кг), суточный молочный жир (%) и суточный молочный белок (%); и по шести признакам фертильности (возраст от первого отела (AFC); межотельный период (CI); интервал от отела до первого осеменения (OFI); интервал от первого до последнего осеменения (FLI); длина сервис-периода (DO) и кратность осеменения (NS)). Сформирована единая база данных племенных животных для 523 племенных хозяйств Российской Федерации. В базу данных вошла информация о происхождении 2551529 коров и 69131 быка-производителя молочного направления продуктивности голштинской и черно-пестрой породы, а также информация о продуктивности 1597426 коров с законченными 4771366 лактациями. Даты рождения животных, вошедших в базу данных, – 1975–2017 годы. Проведено генотипирование 672 животных с использованием микроматрицы BovineSNP50 v3 DNA Analysis BeadChip (Illumina, США). Проведена геномная оценка племенной ценности (GEBV) только 644 животных голштинской и черно-пестрой породы (427 быков и 217 коров) (список доступен по ссылке <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.18673583.v1>) с использованием метода одношагового геномного лучшего линейного несмещенного прогноза – модель животного (ssGBLUP-AM). Средний генетический потенциал животных составил +0.88 и +1.03 кг по суточному удою, -0.002% по содержанию жира в молоке и -0.003 и 0.001% по содержанию белка в молоке у коров и быков соответственно (генетический потенциал, который передается на потомство). Установлен отрицательный генетический прогресс по признакам фертильности в популяции за период 1975–2017 годы. Достоверность оценки племенной ценности по качеству потомства (EVB) генотипированных быков варьировала от 89 до 93% по молочным признакам и от 85 до 90% по признакам фертильности. По геному достоверность оценки варьировала от 54 до 64% по молочным признакам и от 23 до 60% по признакам фертильности. Этот результат показывает возможность применения геномной оценки племенной ценности (с довольно высокой достоверностью) отечественного поголовья КРС голштинской и черно-пестрой породы по совокупности признаков фертильности и молочной продуктивности. Система геномной оценки племенной ценности позволит вывести отечественную племенную работу на современный конкурентоспособный уровень и оценивать племенную ценность КРС уже при рождении на основании информации о геноме животного.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА GEBV, черно-пестрая порода, генотипирование, тестовый день, молочная продуктивность, фертильность.

ВВЕДЕНИЕ

Один из самых сложных этапов селекции сельскохозяйственных животных – оценка их племенной ценности. Сложность заключается в том, что для определения племенной ценности необходимо сравнить и проанализировать селекционные характеристики у самих оцениваемых животных, их ближайших родственников, потомков и предков. На начальных этапах развития животноводства племенную ценность оценивали по фенотипическим показателям, в частности, в молочном скотоводстве использовали показатели молочной продуктивности [1, 2]. Однако в последнее десятилетие разработаны более эффективные методы оценки племенной ценности, основанные на применении молекулярно-генетических маркеров. Существенного прогресса удалось достичь благодаря расшифровке генома основных сельскохозяйственных животных (крупного рогатого скота (КРС), свиней и овец) [3], а также применению статистического анализа, в частности, метода наилучшего линейного несмещенного прогноза (BLUP). Расчет племенной ценности на основе метода BLUP позволяет исключить влияние негенетических факторов на изменчивость отобранных признаков в популяции, а также выделить и оценить генетическую составляющую с высокой степенью достоверности [4]. Использование молекулярно-генетических маркеров повышает надежность оценки племенной ценности молодых особей, сокращает интервал генерации и расширяет возможности интенсивного отбора. Кроме того, применение геномной оценки приводит к росту темпов генетического улучшения хозяйственно полезных признаков коров и к снижению материально-технических затрат на оценку генетического потенциала быков-производителей [5, 6]. Особенное значение геномная оценка имеет для показателей здоровья и фертильности, так как надежность геномной оценки племенной ценности только немного уступает надежности этих показателей по качеству потомства. На данный момент отсутствует значительный генетический прогресс в оценке по признакам фертильности, поскольку целому ряду этих признаков долгое время не уделяли должного внимания в селекционных программах [7]. Достоверность геномной оценки племенной ценности молодых животных зависит от достоверности оценки животных, вошедших в референсную популяцию – популяцию быков-производителей, имеющих высоко достоверную оценку по потомству и информацию о геноме [8]. Так как получение информации о геноме является стандартизированной и отработанной технологией, достоверность геномной оценки племенной ценности в большей степени зависит от достоверности оценки животных, вошедших в ре-

ференсную популяцию, по потомству. На практике, для признаков молочной продуктивности оценка племенной ценности по потомству основана на использовании показателей удоя за 305 дней лактации [9]. Удой за 305 дней лактации рассчитывается с использованием ежемесячных суточных измерений объема молока, а также процентного содержания жира и белка в нем. Такие измерения получили название «тестовые дни» [10]. Использование молочной продуктивности за 305 дней лактации для оценки племенной ценности по потомству наряду с некоторыми преимуществами имеет ряд недостатков. Во-первых, эта процедура расчета удоя [11] основана на построении кривой лактации по результатам «тестовых дней» с использованием фиксированных параметров, что приводит к занижению молочной продуктивности в течение первых месяцев лактации и к ее завышению в течение последних месяцев лактации. Эти погрешности могут приводить к некорректному расчету удоя за 305 дней лактации и снижению достоверности оценки племенной ценности по потомству на основании таких первичных данных, а следовательно, и к снижению достоверности геномной оценки племенной ценности. Во-вторых, при использовании значения «Удой за 305 дней лактации» в математических моделях линейного и нелинейного типа в качестве фиксированного фактора, влияющего на изменчивость этого значения, используется усредненный эффект окружающей среды для этой лактации (эффект стада-года-сезона отела), подразумевая, что в течение всей лактации этот эффект был постоянным [12]. На практике этот эффект может сильно варьировать от одного дня лактации к другому [13]. Игнорирование вариативности эффекта окружающей среды на суточную молочную продуктивность приводит к некорректному расчету генетических и паратипических параметров при оценке племенной ценности, а также вносит погрешность в оценку племенной ценности по потомству и по геному. Использование результатов суточной молочной продуктивности напрямую при построении математических моделей оценки племенной ценности позволяет решить все рассмотренные проблемы [14]. Такие математические модели получили название модели тестового дня, или TD-модели [15]. Цель нашей работы состояла в разработке системы геномной оценки племенной ценности отечественного поголовья КРС голштинской и черно-пестрой породы с применением метода TD ssGBLUP-AM по совокупности признаков молочной продуктивности (суточный удой (кг), молочный жир (%), молочный белок (%)) и метода ssGBLUP-AM по признакам фертильности: возраст от первого отела (AFC, дни); межотельный период (CI, дни);

интервал от отела до первого осеменения (OFI, дни); интервал от первого до последнего осеменения (FLI, дни); длина сервис-периода (DO, дни) и кратность осеменения (NS).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

База данных информации о племенных животных

Сформирована единая база данных о фенотипических показателях исследуемых признаков и о происхождении животных из 12 регионов Российской Федерации. Для формирования единой базы использовали первичные базы информации о животных из 523 предприятий, внесенных в реестр племенных организаций Министерства сельского хозяйства Российской Федерации. Первичные необработанные данные получены в виде баз данных, сгенерированных с помощью набора программ СЕЛЕКС [16], которые относятся к реляционной СУБД Firebird 2.5. Работу с базами данных и выгрузку необходимой информации проводили с помощью языка программирования Python 2.7 и пакета FDB. Была выгружена информация о показателях фертильности и молочной продуктивности, а также о происхождении каждого животного с законченной лактацией, входившего в 523 локальные базы данных. В качестве информации о молочной продуктивности для каждого животного выгружали информацию о TD (день, когда собираются показатели молочной продуктивности животного за контрольный дойный день) для каждой лактации: информация о суточном удое, суточном проценте жира и суточном проценте белка. В качестве информации для формирования базы фенотипических данных по признакам фертильности выгружали информацию о дате отела каждого животного, возрасте при отеле, дате и кратности осеменения. Также была выгружена вся первичная информация о происхождении всех животных с известной продуктивностью, а также информация обо всех известных поколениях предков по отцовской и материнской линии.

Система оценки достоверности фенотипических данных племенных животных, входящих в созданную базу данных

При анализе единой базы данных племенных животных обнаружено, что первичные данные содержат большое количество ошибок и неточностей. Это не позволяет использовать такие данные для проведения дальнейших исследований. С целью исправления сложившейся ситуации разработана уникальная многоступенчатая система проверки достоверности данных о молочной продуктивности,

которая включает шесть основных этапов: проверка данных на критические значения, проверка продолжительности стельности, проверка изменчивости данных о молочной продуктивности внутри каждого хозяйства, проверка количества тестовых дней в лактации и анализ достоверности данных о молочной продуктивности внутри каждой лактации. Все лактации, вошедшие в созданную единую базу данных, проходили проверки последовательно по каждому этапу. Лактации, информация о которых не проходила проверку на качество, удаляли из дальнейшего анализа.

Прежде всего из базы были удалены данные о молочной продуктивности, значения которых были меньше или равны 0. Далее данные о молочной продуктивности проверяли на попадание в интервал ($\mu - 3\sigma$, $\mu + 3\sigma$) и удаляли не попавшие. Стоит отметить, что при удалении значений по суточному удою отбрасывали также данные по молочному жиру и молочному белку независимо от того, прошли ли они проверку или нет.

На следующем этапе проверяли продолжительность стельности для каждой лактации также по правилу «трех сигм» [17]. Предварительно были удалены ошибочные неположительные значения. В результате проверку прошли лактации, которые соответствовали продолжительности стельности от 268 до 317 дней. Лактации, продолжительность предварительной стельности перед которыми не попадала в доверительный интервал, из дальнейшего анализа удаляли.

На третьем этапе проверки, чтобы исключить данные, полученные методом копирования одинаково полученных значений, проведен контроль изменчивости признаков внутри стада в каждом хозяйстве. В результате такой проверки из дальнейшего анализа были удалены значения признаков в каждом хозяйстве, если за каждый контрольный дойный день, неделю или месяц в данных предприятия обнаруживали одинаковые значения.

Следующим этапом проверки достоверности данных молочной продуктивности была проверка количества и качества тестовых дней в каждой лактации. Согласно утвержденным правилам оценки молочной продуктивности коров [18], данные проверили на соответствие следующим условиям:

- 1) должны быть данные о не менее трех тестовых днях в лактации;
- 2) между датой отела и датой первого TD должно пройти не более 70 дней;
- 3) между смежными TD должно быть не более 70 дней.

Лактации, которые не подходили по этим правилам, удаляли. Стоит отметить, что если удаляли

данные по признаку «Суточный удой в кг», то удаляли всю лактацию.

На следующем этапе проверки, для каждой лактации, информации о суточных удоях которой прошли предыдущие этапы проверки, была построена кривая лактации с использованием международных признанных методик [19, 20]. Для каждой построенной лактационной кривой по каждому признаку рассчитывали средние абсолютные ошибки аппроксимации (Mean Absolute Error, MAE). Результаты, полученные для каждого признака, образуют нормально распределенную выборку значений. В результате анализа рассчитанных средних абсолютных ошибок аппроксимации для каждой лактации из дальнейшего расчета исключали лактации, которые имели слишком большую ошибку аппроксимации (не вошли в промежуток $(0, \mu + 3\sigma)$).

Первичные данные по признакам фертильности проверяли для каждого признака по отдельности. По признаку возраста первого отела удаляли данные, значение которых не совпадало с интервалом 18–30 месяцев. Данные по межотельному периоду проверяли таким образом, что в базу данных включали только те лактации, которые соответствовали межотельному периоду от 300 до 600 дней. Также в созданную базу вошли данные, значения которых составили от 25 до 360 дней для признака интервала отела – первого осеменения (OFI) и от 25 до 500 дней для признаков первого–последнего осеменения (FLI) и длины сервис-периода (DO). Проверку достоверности данных о кратности осеменения (NS) проводили на соответствие условию, что данное значение не должно превышать 10 осеменений на лактацию.

Система оценки достоверности информации о происхождении племенных животных

Из единой базы данных удаляли информацию о происхождении всех животных, данные о лактации которых были удалены в рамках проверки достоверности данных о фертильности и молочной продуктивности. Первичный анализ показал, что качество данных о происхождении животных не позволяет проводить дальнейшие исследования, так как содержит большое количество дубликатов, ошибок и неточностей.

На первом этапе корректировки данных о происхождении животных разработан уникальный алгоритм исправления зацикливаний в существующей первичной базе данных. Основная идея алгоритма – присвоить животному номер поколения и проанализировать его изменения. Первоначально каждое животное в таблице родства имеет значение «1». Если по ходу прохождения последовательно по та-

блице встречаются потомки какого-либо животного, то номер поколения, в котором он находится, увеличивается на единицу. Если потомок животного имеет номер поколения выше, то соответственно необходимо пропорционально увеличить номер поколения животного. Алгоритм продолжает работу пока не перестанут изменяться номера поколений животных. Соответственно, животное с самым большим номером поколения является родоначальником. В том случае, если есть ошибки в данных какого-то животного и имеются циклы, его номер поколения не перестанет увеличиваться. Животных с такой аномалией удаляли из базы данных о происхождении. Разработанный алгоритм позволил удалить ошибочные данные такого рода.

Следующим этапом корректировки сформированной базы родства стало формирование комбинированной базы данных о происхождении животных с использованием референсной базы данных. Этот этап заключается в интеграции животных из созданной базы данных в уже имеющуюся в открытом доступе базу происхождения племенных животных молочных пород CDCB (Council of Dairy Cattle Breeding, США) [21] как самая полная база данных по молочным породам в мире. Информацию о происхождении животных, полученную из этой базы данных, считали референсной. Далее на основании данных о происхождении животных, полученных из российских и зарубежных источников, были построены два генеалогических дерева и проведен поиск совпадений вершин этих деревьев. Условия поиска – совпадение пола + части номера + даты рождения или совпадение пола + номера, длина которого более 7 цифр. При совпадении вершин все записи о предках этого животного, полученные из российских источников, заменяли референсными. Это, кроме прочего, позволило восполнить недостаток информации в наших базах данных и объединить ветви генеалогического дерева, построенного по российским данным, которые без зарубежной базы никогда бы не пересеклись.

После формирования комбинированной базы данных о происхождении животных, приводилась группировка дубликатов одних и тех же предков животных с законченной лактацией. Прежде всего, записи, которые не подверглись замене в рамках предыдущего этапа, группировались между собой по совпадению клички + даты рождения, или инвентарного номера + клички или инвентарного номера + даты рождения. Каждой группе записей был присвоен уникальный номер в хронологическом порядке. Ошибочные данные удаляли в том случае, если в одной группе записей родителям (отцу или матери) присвоено два или более уникальных

номера. Далее данные группировали с учетом межродственных связей (совпадение отца или матери + совпадение каких-либо личных данных (клички, номера или даты рождения)).

Также мы апробировали метод восстановления части недостающей информации в матрице родства путем итерационной оценки матрицы R (ковариационная матрица остаточной ошибки e) для АМ-модели. Мы применяем *EM-алгоритм* [22] – алгоритм, используемый в математической статистике для нахождения оценок максимального правдоподобия параметров вероятностных моделей в случае, когда модель зависит от некоторых скрытых переменных. Сначала оценивают латентные переменные по текущему приближению параметров, а затем находят оценку параметров, максимизирующую правдоподобие оценки латентных переменных и повторяют до тех пор, пока не сойдется к максимуму правдоподобия. В первом приближении мы считаем, что матрица R – диагональная. Решив АМ-модель с ней, мы получаем оценку внутренних параметров (β и u) модели, а затем в следующей итерации находим следующее приближение оценки матрицы R , используя ту же АМ-модель, тем самым улучшая точность оценки нашей АМ-модели.

Проведение генотипирования животных

Генотипировали 672 животных. ДНК выделяли из крови и кожных выщипов согласно стандартному протоколу QIAamp® DNA Investigator. Генотипирование образцов, содержащих 4 мкл раствора ДНК с концентрацией 50 нг/мкл, проведено с использованием микроматрицы BovineSNP50 v3 DNA Analysis BeadChip (Illumina, США) согласно инструкции к этим микроматрицам. Для разработки системы геномной оценки племенной ценности использовали только генотипы с значением call rate > 90%. Все SNP-маркеры, минорная частота аллелей которых составила менее 5%, из анализа исключали.

Определение породы методом главных компонент (PCA)

С помощью метода PCA мы смогли ориентировочно определить породы животных, информация о которых отсутствовала в нашей базе данных. В этом методе использовали генотипы 672 животных различных пород и программу plink.

Таким образом, на *рис. 1* мы видим четкое разделение животных джерсейской и айрширской породы, а также большой кластер животных из семейства черно-пестрых. Метод позволил определить 644 животных (427 быков-производителей и 217 коров), относящихся к голштинской (392) и черно-пестрой (252) породам, которых использовали в дальнейшем для оценки племенной ценности.

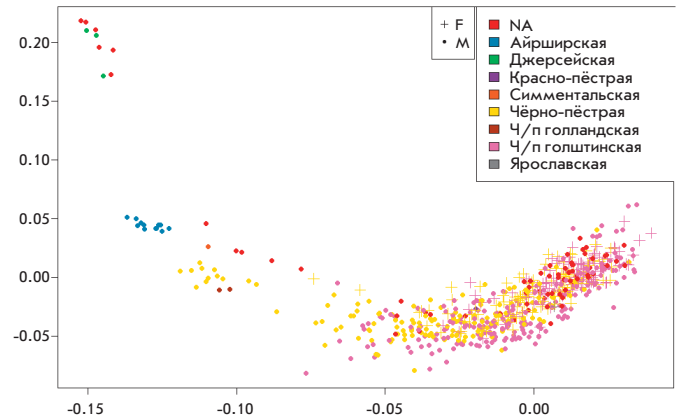


Рис. 1. Метод главных компонент PC1 и PC2 (PCA) для генотипированных животных

строй (252) породам, которых использовали в дальнейшем для оценки племенной ценности.

Оценка племенной ценности и генетических параметров популяции животных черно-пестрой породы

Племенную ценность животных оценивали методом TD ssGBLUP AM [23, 24] для признаков молочной продуктивности и методом ssGBLUP AM [25] для признаков фертильности. Были сформированы следующие фиксированные модели:

$$\begin{aligned}
 Y &= X_1A + X_2HYSb + X_3L + X_4TD + Z_1a + Z_2p + e \\
 AFC &= X_1RYSb + X_2H + Z_1a + e \\
 CI &= X_1RYSb + X_2H + X_3LA + Z_1a + Z_2p + e \\
 CFI &= X_1RYSb + X_2H + X_3LA + Z_1a + Z_2p + e \\
 FLI &= X_1RYSi + X_2H + X_3LA + Z_1a + Z_2p + e \\
 DO &= X_1RYSb + X_2H + X_3LA + Z_1a + Z_2p + e \\
 NS &= X_1RYSi + X_2H + LA + Z_1a + Z_2p + e,
 \end{aligned}$$

где Y – вектор по показателям молочной продуктивности (удой (кг); содержание жира (%); выход молочного жира (кг); содержание белка (%); выход молочного белка (кг)); AFC – вектор показателей признака возраст от первого отела (дни); CI – вектор наблюдений показателей признака межотельного периода (дни); CFI – вектор наблюдений признака интервала от отела до первого осеменения (дни); FLI – вектор наблюдений признака интервал от первого до последнего осеменения (дни); DO – вектор наблюдений признака длина сервис-периода (дни); NS – вектор наблюдений признака кратности осеменения; A – вектор фиксированного эффекта возраст животных; $HYSb$ – вектор фиксированного эффекта хозяйство-год-сезон отела; $RYSb$ – вектор фиксированного эффекта регион-год-сезон рождения; L – вектор фиксированного эффекта номера лактации; H – вектор

фиксированного эффекта хозяйство; TD – вектор фиксированного контрольного дойного дня; RYSc – вектор фиксированного эффекта регион-год-сезон отела; RYSi – вектор фиксированного эффекта регион-год-сезон осеменения; LA – вектор фиксированного эффекта лактация-возраст животного; а – вектор рандомизированных аддитивных эффектов животного; р – вектор рандомизированных эффектов окружающей среды; е – вектор остаточных эффектов; X_1, X_2, X_3, Z_1 и Z_2 – единичные диагональные матрицы, связывающие вектор наблюдений с векторами фиксированных и случайных эффектов.

Расчет генетических параметров (коэффициента наследуемости и повторяемости) проводили по следующим формулам [26]:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

$$R = \frac{\sigma_a^2 + \sigma_p^2}{\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

где h^2 коэффициент наследуемости; R – коэффициент повторяемости; σ_a^2 – аддитивная генетическая вариация; σ_p^2 – вариация окружающей среды; σ_e^2 – вариация остаточных эффектов.

Достоверность оценки племенной ценности рассчитывали с использованием следующей формулы [27]:

$$REL = 1 - \frac{PEV}{(1+F)\sigma_a^2}$$

где REL – достоверность оценки племенной ценности; PEV – прогнозируемая дисперсия ошибок; F – коэффициент инбридинга; σ_a^2 аддитивная генетическая вариация.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика базы данных племенных животных российской популяции КРС черно-пестрой породы

С использованием разработанной системы сформирована уникальная сводная база данных о происхождении племенных животных по отцовской и материнской линии, в которую вошла информация о 69131 быках и 251529 коровах черно-пестрой породы молочного направления продуктивности. Разработанная система позволяет скомбинировать разнородную информацию о происхождении племенных животных молочного направления продуктивности для 523 хозяйств Российской Федерации. Даты рождения животных по вошедшим в базу данных лактациям распределились между 1975 и 2017 годами, среднее количество тестовых

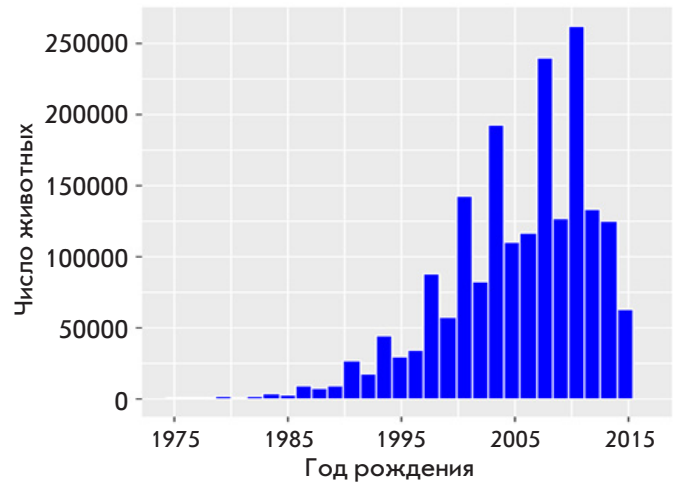


Рис. 2. Распределение животных в базе данных по дате рождения

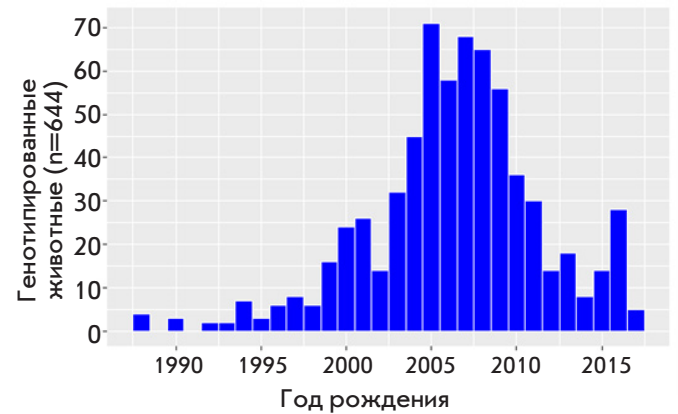


Рис. 3. Распределение генотипированных животных по дате рождения

дней, приходившихся на одну лактацию, равно 9. Распределение животных в созданной базе и распределение генотипированных животных по дате рождения представлено на рис. 2 и рис. 3.

После апробации системы проверки фенотипических данных и данных о происхождении животных в итоговую базу вошла информация о 1 597426 коров с законченными 4771366 лактациями. Известны данные о суточном удое, молочном жире и молочном белке 1047224, 1033839, 1046148 животных соответственно. Число записей тестового дня составило 29735417, 26393276 и 26955476 соответственно по суточному удою, содержанию жира и белка в молоке. Таблица родства по трем признакам молочной продуктивности содержала информацию о 1983031 животном, из которых 51810 – быки-производители. Среднее значение продуктивности всего поголовья составило 20.9 ± 8.433 кг по суточному удою, $3.90 \pm 0.46\%$ по содержанию жира в молоке и $3.18 \pm 0.24\%$ по содержанию белка в молоке.

Таблица 1. Показатели племенных животных российской популяции КРС голштинской и черно-пестрой породы

Признак	Число животных	Число записей	Число животных в таблице родства	Число быков	Мин	Макс	Среднее	Стандартное отклонение
Суточный удой, кг	1047224	29735417	1983031	51810	0.2	46.211	20.90	8.43
Молочный жир, %	1033839	26393276	1983031	51810	2.38	5.47	3.90	0.46
Молочный белок, %	1046148	26955476	1983031	51810	2.31	4.08	3.18	0.24
AFC, дни	937175	937175	1434321	49644	540	1230	836.06	117.32
CI, дни	763773	2026259	1247553	46371	300	600	401.79	67.1
OFI, дни	904999	2535158	1409240	49111	25	360	90.713	53.43
FLI, дни	787536	3174412	1214206	47352	0	720	41.685	79.24
DO, дни	898131	2539399	1400007	48964	25	500	140.18	89.81
NS	959501	3575124	1447815	49781	1	10	1.80	1.39

Таблица 2. Результат расчета генетической вариансы (σ_a^2), вариансы окружающей среды (σ_{pe}^2), остаточной вариансы (σ_c^2), коэффициента повторяемости (R) и коэффициента наследуемости (h^2)

Признак	σ_a^2	σ_{pe}^2	σ_c^2	h^2	R
Суточный удой, кг	4.644 ± 0.783	5.278 ± 0.545	13.536 ± 0.112	0.20	0.427
Молочный жир, %	0.108 ± 0.189	0.109 ± 0.130	0.127 ± 0.610	0.31	0.631
Молочный белок, %	0.221 ± 0.431	0.261 ± 0.302	0.364 ± 0.172	0.26	0.569
AFC, дни	2025 ± 24.12	-	7515 ± 19.09	0.21	-
CI, дни	215.98 ± 4.896	334.3 ± 4.762	3736.6 ± 4.646	0.05	0.13
OFI, дни	232.02 ± 3.172	147.42 ± 2.569	2187.5 ± 2.375	0.09	0.15
FLI, дни	296.58 ± 5.141	438.19 ± 4.523	4861.7 ± 4.462	0.05	0.13
DO, дни	505.30 ± 9.534	1070.8 ± 8.925	6183.1 ± 6.994	0.07	0.2
NS	0.961 ± 0.423	0.522 ± 0.341	0.731 ± 0.254	0.11	0.19

Среднее значение по признаку возраста от первого отела составило 836.06 ± 117.32 дней. По остальным показателям фертильности среднее значение составило: 401.79 ± 67.098 дней по межотельному периоду; 90.713 ± 53.425 дней по интервалу отела–первого осеменения; 41.685 ± 79.243 дней по интервалу первого–последнего осеменения; 140.18 ± 89.805 дней по длине сервис-периода и 1.80 ± 1.39 по кратности осеменения (табл. 1).

Результат оценки генетических параметров селекционных признаков в популяции КРС голштинской и черно-пестрой породы

Для оценки племенной ценности животных в популяции КРС необходимо определить параметры селекционных признаков у животных в популяции. Определены следующие генетические параметры российской популяции голштинской и черно-пестрой породы: фенотипическая варианса, генетическая варианса, варианса факторов окружающей среды, остаточная варианса, коэффициент повторяемости и коэффициент наследуемости. Для расчета дисперсионных компонент использован модуль AIREMLF90, который, в свою очередь, основан на алгоритме AI-REML (Average Information-

Residual Maximal Likelihood). Результат расчета генетических параметров представлен в табл. 2.

Результат расчета компонентов вариансы показывает, что уровень вариабельности признаков фертильности и молочной продуктивности в популяции КРС голштинской и черно-пестрой породы в России достаточно высок, что делает достаточно эффективным ведение направленной селекционной работы по этим признакам. Значение коэффициента наследуемости составило 0.20 по суточному удою, 0.31 по содержанию жира в молоке и 0.26 по содержанию белка в молоке. По всем признакам фертильности, кроме AFC, коэффициент наследуемости имел низкое значение < 0.11 . Это указывает на низкое генотипическое разнообразие популяции животных и на высокое влияние условий окружающей среды на изменчивость данных признаков.

Результаты оценки племенной ценности коров и быков-производителей голштинской и черно-пестрой породы

Рассчитывали геномную племенную ценность всех животных, рожденных в период с 1975 по 2017 год и представленных в созданной базе данных. Племенную ценность (EBV) рассчитывали мето-

Таблица 3. Результат оценки племенной ценности коров и быков-производителей по основным селекционным признакам фертильности и молочной продуктивности в популяции КРС голштинской и черно-пестрой породы

Признак	EBV (коровы)				EBV (быки)			
	Мин	Макс	Среднее	Достоверность (среднее)	Мин	Макс	Среднее	Достоверность (среднее)
Суточный удой, кг	-11.23	13.98	0.88	0.38	-12.05	15.07	1.03	0.33
Молочный жир, %	-0.55	0.69	-0.002	0.39	-0.97	0.73	-0.002	0.34
Молочный белок, %	-0.22	0.31	-0.003	0.37	-0.18	0.30	0.001	0.32
AFC, дни	-142.66	170.45	-11.35	0.35	-199.83	198.35	-10.67	0.32
CI, дни	-34.37	49.54	2.76	0.28	-36.68	49.88	3.07	0.26
OFI, дни	-51.45	56.24	-2.02	0.33	-66.5	73.9	-0.73	0.30
FLI, дни	-40.38	82.07	5.93	0.30	-48.52	94.69	5.85	0.27
DO, дни	-53.94	72.18	3.25	0.29	-68.83	106.07	4.14	0.27
NS	-1.03	2.18	0.14	0.23	-1.08	1.66	0.05	0.21

дом ssGBLUP-AM. Этот метод позволяет включить в единичную модель информацию о фенотипе и генотипе животных, а также информацию о родословной животных. На всех шагах оценки племенной ценности использовали семейство программ BLUPF90 [27]. Результат оценки племенной ценности приведен в *табл. 3*.

Средний генетический потенциал составил 0.88 кг у коров и 1.03 кг у быков по суточному удою, -0.002% по содержанию жира в молоке и -0.003 и 0.001% по содержанию белка в молоке у коров и в потомстве быков соответственно. Необходимо отметить, что средние значения оценки по каждому признаку близки к нулю, а распределение животных относительно этого значения практически симметричное (1 : 1), т.е. 50% животных имеют положительные значения, а другие 50% – отрицательные. Генетический тренд по основным селекционным признакам фертильности и молочной продуктивности в популяции черно-пестрой породы построен с использованием средней рассчитанной племенной ценности животных по году рождения и представлен на *рис. 1* (Приложение).

Значительное повышение удоя (4.4 кг/день) наблюдалось за период с 1975 до 2017 года, при этом в период с 1975 до 2002 года отмечено снижение содержания белка в молоке. Затем с 2002 по 2017 год среднее значение племенной ценности животных увеличивалось с -0.006 до 0.002%. После 2010 года генетический тренд по содержанию жира показывает значительное падение с -0.005 до -0.03%. Показано снижение всех показателей фертильности, кроме возраста первого отела, в период с 1975 до 2017 года.

Один из факторов, влияющих на точность оценки племенной ценности, – это уровень наследу-

емости признака. Чем выше наследуемость, тем выше точность оценки. В нашей работе точность EBV для трех признаков молочной продуктивности и признака фертильности AFC выше точности EBV для остальных признаков фертильности (CI, OFI, FLI, DO и NS). Однако коэффициент наследуемости у AFC и молочных признаков варьировал от 0.20 до 0.31, а у остальных признаков фертильности – от 0.05 до 0.11.

Оценка результативности системы геномной оценки молочного скота

Достоверность геномной оценки племенной ценности определяли методом кросс-валидации. Генотипированные животные были разделены случайным образом на 11 равных групп. 10 групп использовали по очереди для расчета модели. Оставшаяся 11-я группа была тестовой – данные о потомках животных этой группы были удалены, а племенную ценность рассчитывали только по геному. После этого племенную ценность животных сравнивали с их племенной ценностью с использованием фенотипических данных. Критерием достоверности геномной оценки племенной ценности служила степень корреляции между значениями племенной ценности генотипированных животных, рассчитанная по потомству (EBV), и их племенной ценностью, рассчитанной по генотипу (GEBV). Результат оценки достоверности геномного прогноза представлен в *табл. 4*.

Точность оценки племенной ценности по потомству (EBV) рассчитывали на основе вариационных компонентов и генетической изменчивости признаков методом REML, а точность GEBV – как квадрат рангового коэффициента корреляции между значениями EBV и GEBV. Стоит отметить, что у быков-

Таблица 4. Результат расчета достоверности геномной оценки племенной ценности по основным селекционным признакам фертильности и молочной продуктивности в популяции КРС черно-пестрой породы

Признак	Генотипированные коровы (n = 217)			Генотипированные быки (n = 427)		
	Количество потомков (среднее)	Достоверность EBV	Достоверность GEBV*	Количество потомков (среднее)	Достоверность EBV	Достоверность GEBV*
Суточный удой, кг	1.02	0.59	0.98	583.2	0.93	0.65
Молочный жир, %	1.02	0.59	0.97	583.2	0.92	0.54
Молочный белок, %	1.02	0.57	0.97	583.2	0.89	0.54
AFC, дни	0.08	0.21	0.82	358.2	0.89	0.24
CI, дни	0.05	0.15	0.87	285.1	0.87	0.60
OFI, дни	0.08	0.21	0.93	347.1	0.87	0.45
FLI, дни	0.08	0.20	0.54	219.4	0.86	0.26
DO, дни	0.08	0.20	0.93	345.5	0.90	0.56
NS	0.09	0.18	0.51	359.1	0.85	0.23

*Достоверность оценки по сравнению с оценкой по потомству (квадрат рангового коэффициента корреляции).

производителей потомков значительно больше, чем у коров. В нашем исследовании среднее количество потомков у генотипированных быков варьировало от 219.4 для FLI и до 583.2 для признаков молочной продуктивности. У генотипированных коров среднее количество потомков не превышало 1.02 для всех исследуемых признаков, в то время как достоверность EBV зависит в основном от количества потомков. Как показано в табл. 4, достоверность EBV генотипированных коров меньше, чем у быков. У генотипированных быков наблюдается высокая точность EBV (> 85%) по всем признакам фертильности и молочной продуктивности, а у генотипированных коров достоверность EBV варьировала от 0.18 по NS до 0.59 по удою и содержанию жира в молоке.

Корреляция EBV и GEBV (достоверность GEBV) превысила 80% у генотипированных коров по большинству исследуемых признаков и достигла 98% по суточному удою.

При расчете GEBV удаляли данные о потомках генотипированных животных, а племенную ценность оценивали только по генотипу. Генотипированные коровы имеют мало потомков, поэтому удаление потомков из модели ssGBLUP не влияет существенно на значения EBV животных и, соответственно, наблюдается высокая корреляция между значениями EBV и GEBV. Таким образом, в отличие от быков-производителей, достоверность GEBV у генотипированных коров не может отражать результативность системы геномной оценки.

У генотипированных быков выявлены средние значения достоверности GEBV по трем признакам молочной продуктивности. Этот результат указывает на возможность оценки племенной ценности

поголовья КРС черно-пестрой породы по генотипу с достоверностью до 65% по суточному удою и до 54% по содержанию жира и белка в молоке. Для признаков CI, DO и OFI установлена довольно высокая точность GEBV: 60, 54 и 45% соответственно. Минимальное значение точности GEBV получено для признаков AFC (24%), FLI (26%) и NS (23%).

Появление геномной селекции привело к снижению требований к традиционным подходам выбора кандидатов для отбора, при которых необходимо определить множество фенотипических признаков всех близких родственников кандидатов. Геномная селекция открывает возможность выбора признаков, которые сложно или дорого измерить, таких, как фертильность. Этот подход будет развиваться за счет новых геномных исследований (на основе геномики, транскриптомики и протеомики), направленных на выявление генов и путей, контролирующих фертильность крупного рогатого скота, и позволит улучшить фенотипирование для репродуктивной функции.

Результат оценки достоверности геномного прогноза у генотипированных быков и коров также представлен на рис. 4 и 5.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты племенной работы подтвердили, что прогноз племенной ценности КРС с использованием геномной информации более точен, чем только по родству [28–30]. В нашем исследовании впервые в России проведена геномная оценка племенной ценности в российской популяции КРС голштинской и черно-пестрой породы по признакам фертильности. Достоверность геномной оценки

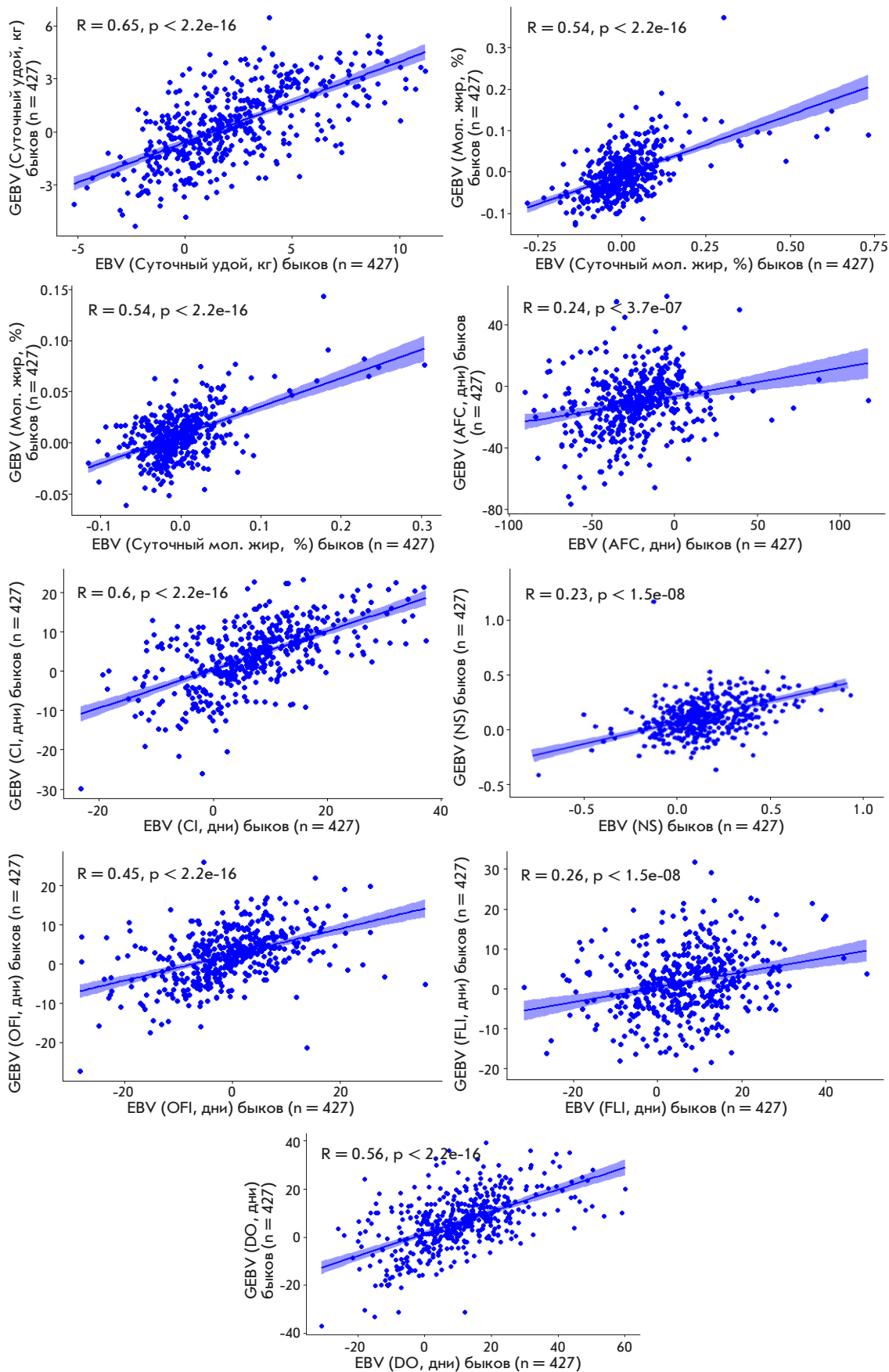


Рис. 4. Корреляция между значениями племенной ценности быков-производителей по потомству (EBV) и их племенной ценности по генотипу (GEBV) по признакам фертильности и молочной продуктивности

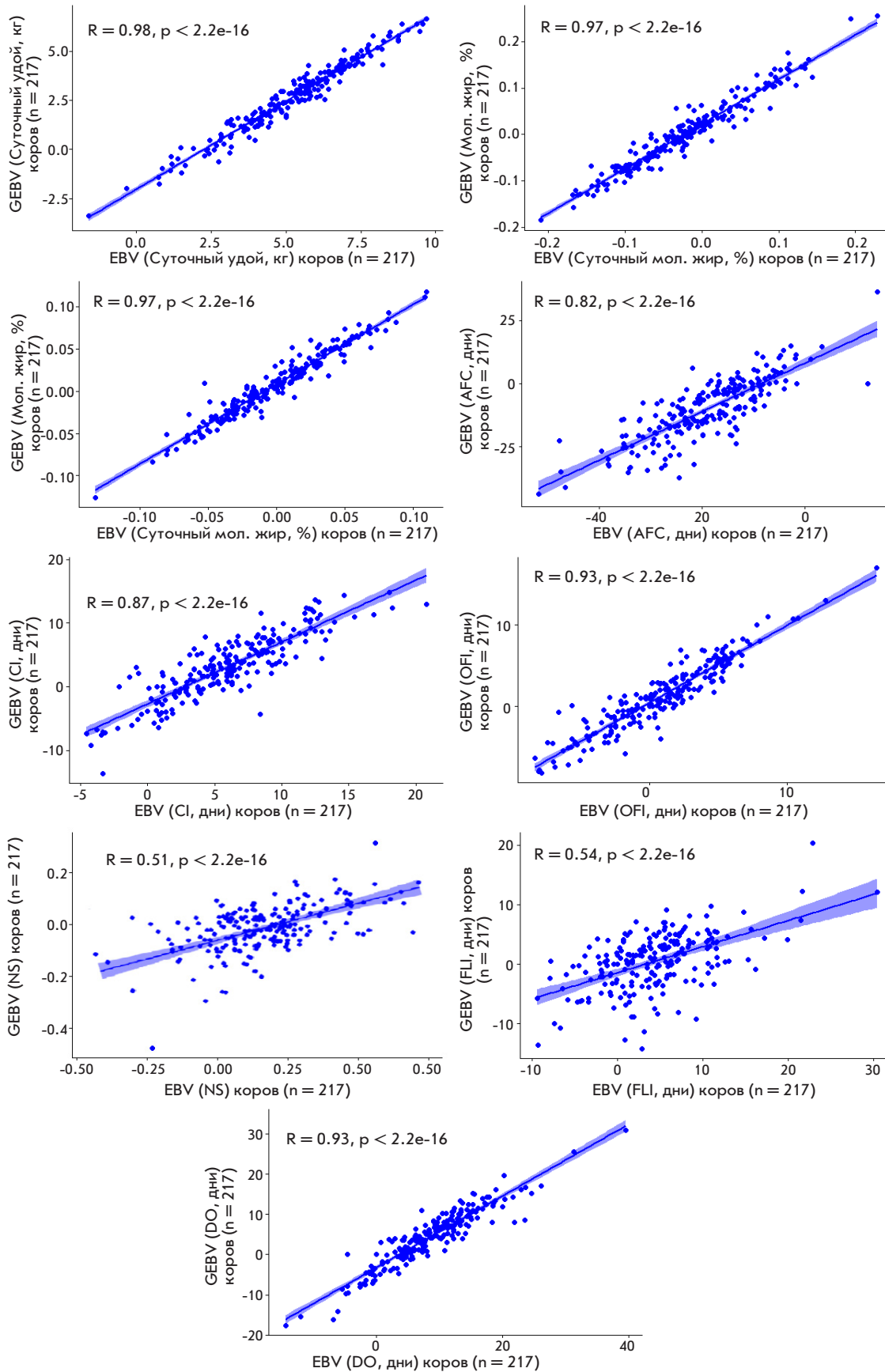


Рис. 5. Корреляция между значениями племенной ценности генотипированных коров по потомству (EBV) и их племенной ценности по генотипу (GEBV) по основным признакам фертильности и молочной продуктивности

ПРИЛОЖЕНИЕ

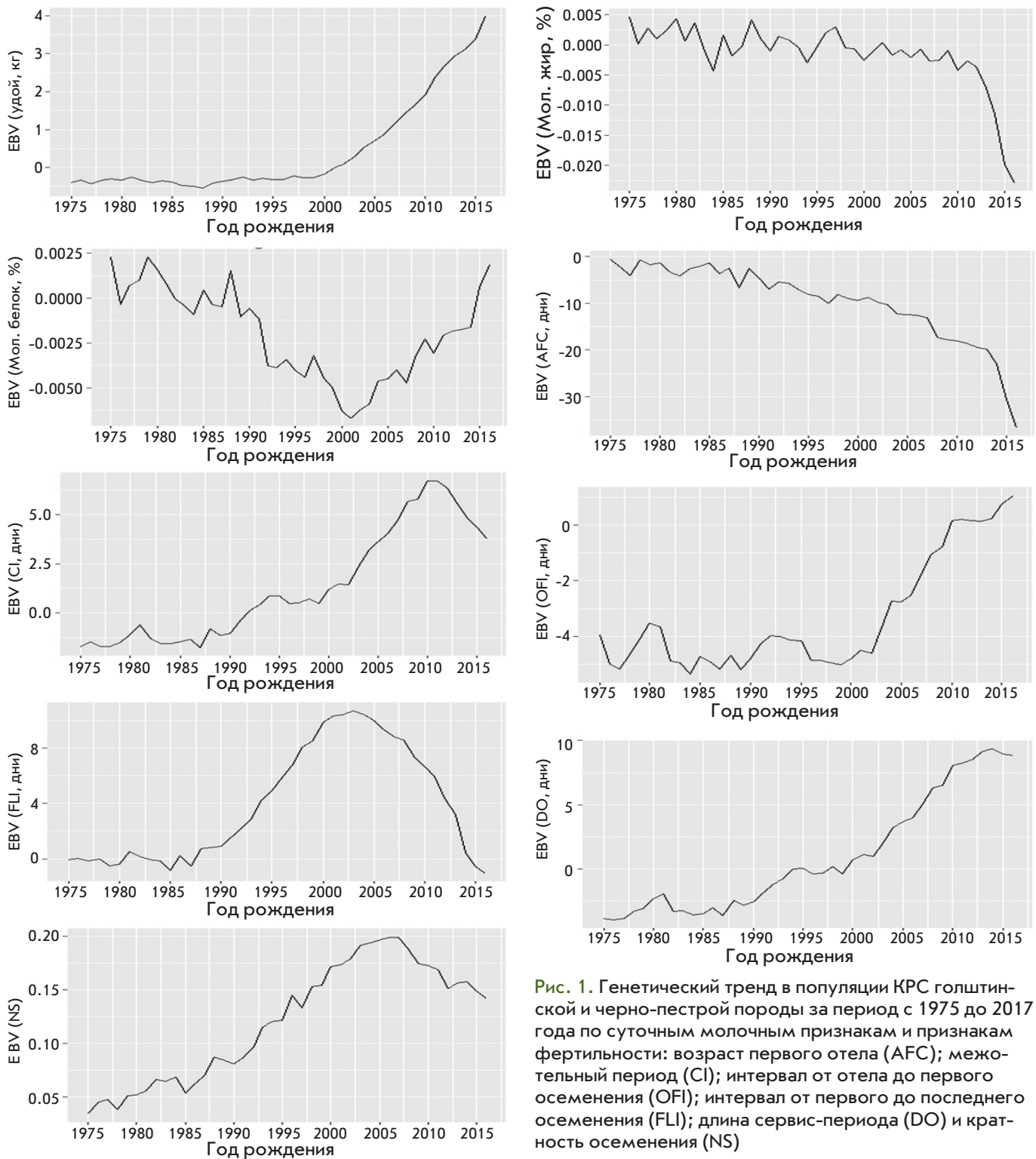


Рис. 1. Генетический тренд в популяции КРС голштинской и черно-пестрой породы за период с 1975 до 2017 года по суточным молочным признакам и признакам фертильности: возраст первого отела (АФС); межотельный период (CI); интервал от отела до первого осеменения (OFI); интервал от первого до последнего осеменения (FLI); длина сервис-периода (DO) и кратность осеменения (NS)

Таблица 5. Сравнение черно-пестрой породы с разными породами КРС в мире

Порода	Количество коров		
	Удой, кг	Молочный жир	Молочный белок
Черно-пестрая	1047224	1033839	1046148
Nordic RDC	3538966	3538966	3538966
Голштинская (Канада)	5976711	5976711	5976711
Айрширская (Канада)	221533	221533	221533
Джерсейская (Канада)	185737	185737	185737
Португальская голштинская	578552	-	-
Немецкая голштинская	48977	-	-
	Количество тестовых дней, млн		
	Удой, кг	Молочный жир	Молочный белок
Черно-пестрая	29.7	26.4	27
Nordic RDC	95.6	95.6	95.6
Голштинская (Канада)	72.4	72.4	72.4
Айрширская (Канада)	2.4	2.4	2.4
Джерсейская (Канада)	1.7	1.7	1.7
Португальская голштинская	11.4	-	-
Немецкая голштинская	0.106	-	-
	Достоверность GEBV, %		
	Удой, кг	Молочный жир	Молочный белок
Черно-пестрая	65	54	54
Nordic RDC	40	50	40
Голштинская (Канада)	65	58	67
Айрширская (Канада)	39	43	54
Джерсейская (Канада)	58	62	68
Португальская голштинская	52–72	-	-
Немецкая голштинская	81–88	-	-

племенной ценности составила 65% по суточному удою и 54% по содержанию жира и белка в молоке. Для признаков фертильности достоверность GEBV составила: CI (60%), DO (54%), OFI (45%), AFC (24%), FLI (26%) и NS (23%). Эти значения немного больше, чем у нордического красно-молочного скота (от 0.22 до 0.31%) по трем признакам фертильности [31]. Сходный результат (достоверность 28.9%) установлен в работе Su и соавт. для оценки племенной ценности у датской джерси с использованием небольшой референсной популяции (1250 датских быков) [32].

Также для оценки племенной ценности КРС по молочным признакам мы использовали модель тестового дня TD ssGBLUP-AM. В настоящее время эта модель используется для официальной оценки племенной ценности КРС во многих странах, например, нордического красно-молочного скота (RDC) [33]. Официальные данные по оценке RDC за март 2012 года получены в ходе генетической оценки КРС северных стран (NAV). Для оценки племенной ценности RDC отобрано 3538966 коров с 95.6 млн записей тестовых дней, а общее число животных

в родословной RDC составило 477468 (табл. 5). Если сравнить результаты изучения голштинской молочной породы, которое мы провели ранее, то видно, что несмотря на почти 2.5-кратную разницу в размере статистической выборки, оценка племенной ценности голштинской и черно-пестрой породы методом TD ssGBLUP-AM имеет довольно высокую достоверность прогноза (порядка 65%).

Результат расчета достоверности геномного прогноза племенной ценности, проведенного нами, сопоставим с результатом оценки племенной ценности коров голштинской породы в Португалии [34]. Среднее значение достоверности геномной оценки племенной ценности португальских голштинских быков-производителей составило 52% у молодых быков и 72% у быков, имеющих данные по продуктивности их дочерей.

Модель тестового дня также используется для геномной оценки племенной ценности трех молочных популяций КРС в Канаде (голштинская, айрширская и джерсейская). Достоверность прогноза племенной ценности по молочному удою составила 65, 39, 58% у голштинской, айрширской и джерсейской поро-

ды соответственно [35]. В работе Bohlouli и соавт. для оценки племенной ценности 48977 голштинских коров в Германии использовали 11.4 млн записей тестовых дней. Достоверность оценки достигала 88% [36].

ВЫВОДЫ

В нашем исследовании, несмотря на небольшое число быков-производителей в референсной популяции, генотипирование которых проводили, показана приемлемая достоверность геномной оценки племенной ценности КРС. Достоверность может быть повышена за счет увеличения числа генотипированных животных в референсной популяции. Нами показана возможность применения геномной оценки племенной ценности у отечественного поголовья КРС голштинской и черно-пестрой породы

по различным признакам фертильности и молочной продуктивности. Данная система позволит вывести отечественную племенную работу на современный конкурентоспособный уровень и уже при рождении оценивать племенную ценность КРС на основании информации о геноме животного.

Работа ФШ и ЕП частично поддержана РФФИ (грант № 17-29-08033) и частично (государственное задание ФИЦ Биотехнологии РАН). Работа АХ частично поддержана Минобрнауки России в рамках реализации проекта по Соглашению № 14.579.21.0147 о предоставлении субсидии (уникальный идентификатор работ (проекта) RFMEFI57917X0147) и частично поддержана РФФИ (грант № 17-29-08033).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лукьянов К., Солошенко В.А., Клименов И.И., Юдин Н.С. // Генетика и разведение животных. 2015. № 3. С. 63–69.
2. Танана Л.А., Минина Н.Г., Климов Н.Н., Коршун С.И., Пешко В.В. Основы разведения сельскохозяйственных животных: Учебное пособие для студентов факультета повышения квалификации и переподготовки кадров. ГГАУ, Гродно, 2011. 116 с.
3. Hayes B.J., Bowman P.J., Chamberlain A.J., Goddard M.E. // J. Dairy Sci. 2009. V. 92. № 2. P. 433–443.
4. Кузнецов В. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2012. № 4. С. 18–57.
5. Pribyl J., Rehout V., Citek J., Pribylova J. // J. Sci. Food Agric. 2010. V. 90. № 11. P. 1765–1773.
6. Robinson G.K. // Statistical Sci. 1991. P. 15–32.
7. Ma L., Cole J., Da Y., VanRaden P. // J. Dairy Sci. 2019. V. 102. № 4. P. 3735–3743.
8. Pryce J., Daetwyler H. // Animal Production Sci. 2011. V. 52. № 3. P. 107–114.
9. Schaeffer L., Jamrozik J., Kistemaker G., van Doormaal J. // J. Dairy Sci. 2000. V. 83. № 5. P. 1135–1144.
10. Jamrozik J., Schaeffer L., Dekkers J. // J. Dairy Sci. 1997. V. 80. № 6. P. 1217–1226.
11. Wiggans G., Goddard M. // J. Dairy Sci. 1997. V. 80. № 8. P. 1795–1800.
12. Meseret S., Tamir B., Gebreyohannes G., Lidauer M., Negussie E. // Asian-Australasian J. Animal Sci. 2015. V. 28. № 9. P. 1226.
13. Van Tassell C.P., Quaas R.L., Everett R.W. // Dairy Sci. 1992. Suppl. 1. P. 251.
14. Ptak E., Schaeffer L. // Livestock Production Sci. 1993. V. 34. P. 23–34.
15. Swalve H. // Archiv für Tierzucht. 1995.
16. Нардин Д.С., Малинина А.И. // Электронный научно-методический журнал Омского ГАУ. 2015. № 3.
17. Ивченко Г.И., Медведев Ю.И. Введение в математическую статистику. М.: Изд-во ЛКИ, 2010. 600 с.
18. Артурович Л. // Министрство сельского хозяйства Российской Федерации. 1997. С. 23–97.
19. Wood P. // Nature. 1967. V. 216. № 5111. P. 164–165.
20. Wilmink J. // Livestock Production Sci. 1987. V. 16. № 4. P. 335–348.
21. https://queries.uscdcb.com/eval/summary/inbrd.cfm?R_Menu=HO#StartBody
22. Hastie T., Tibshirani R., Friedman J. // Springer. 2001. P. 236–243.
23. Koivula M., Strandén I., Pösö J., Aamand G., Mäntysaari E. // J. Dairy Sci. 2015. V. 98. № 4. P. 2775–2784.
24. Oliveira H., Lourenco D., Masuda Y., Misztal I., Tsuruta S., Jamrozik J., Brito L., Silva F., Schenkel F. // J. Dairy Sci. 2019. V. 102. № 3. P. 2365–2377.
25. Кузнецов В. // Актуальные проблемы производства свинины в Российской Федерации. Материаль 19-го заседания межвузовского координационного совета по свиноводству и международной научно-производственной конференции. ДГАУ. 2010. С. 50–57.
26. Ayalew W., Aliy M., Negussie E. // Asian-Australasian J. Animal Sci. 2017. V. 30. № 11. P. 1550.
27. Misztal I., Tsuruta S., Strabel T., Auvray B., Druet T., Lee D. // Proc. 7th world congress on genetics applied to livestock production. 2002. V. 28. № 7.
28. Patry C., Ducrocq V. // Genet. Sel. Evol. 2011. V. 43. № 1. P. 1–9.
29. Lourenco D., Misztal I., Wang H., Aguilar I., Tsuruta S., Bertrand J. // J. Anim. Sci. 2013. V. 91. № 9. P. 4090–4098.
30. Naserkheil M., Lee D.H., Mehrban H. // BMC Genet. 2020. V. 21. № 1. P. 1–9.
31. Matilainen K., Strandén I., Aamand G.P., Mäntysaari E.A. // J. Anim. Breed. Genet. 2018. V. 135. № 5. P. 337–348.
32. Su G., Ma P., Nielsen U., Aamand G., Wiggans G., Guldbbrandtsen B., Lund M. // Animal. 2016. V. 10. № 6. P. 1067–1075.
33. Koivula M., Strandén I., Pösö J., Aamand G.P., Mäntysaari E.A. // Interbull Bulletin. 2012. № 46. P. 115–120.
34. Silva A., Silva D., Silva F., Costa C., Lopes P., Caetano A., Thompson G., Carvalheira J. // J. Dairy Sci. 2019. V. 102. № 7. P. 6330–6339.
35. Oliveira H., Lourenco D., Masuda Y., Misztal I., Tsuruta S., Jamrozik J., Brito L., Silva F., Schenkel F. // J. Dairy Sci. 2019. V. 102. № 3. P. 2365–2377.
36. Bohlouli M., Alijani S., Naderi S., Yin T., König S. // J. Dairy Sci. 2019. V. 102. № 1. P. 488–502.