

DOI 10.52368/2078-0109-2025-61-3-89-97
УДК 575.167

**ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К РАСЧЕТУ АДДИТИВНОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА ГОЛШТИНСКОЙ ПОРОДЫ
ПО ПРИЗНАКАМ МОЛОЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ДЛЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В GWAS**

Балашко Д.С. ORCID ID 0009-0001-4631-9514

Белорусский государственный университет, г. Минск, Республика Беларусь

*Статья содержит материалы по взаимодействию генотипа и факторов среды и их влиянию на формирование фенотипа. В работе изучены параметры изменчивости и нормальности распределения признаков молочной продуктивности, проанализированы результаты расчета аддитивной генетической ценности крупного рогатого скота голштинской породы с использованием методологии BLUP. **Ключевые слова:** племенная оценка, аддитивная генетическая ценность.*

**POPULATION-GENETIC APPROACHES TO CALCULATING THE ADDITIVE GENETIC VALUE OF HOLSTEIN
CATTLE BY MILK PERFORMANCE TRAITS TO BE USED IN GWAS**

Balashko D.S.

Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

*The article features findings on the interaction between genotype and environmental factors and their impact on the phenotypic formation. The study examines the parameters of variability and distribution normality for milk performance traits, alongside, the additive genetic value estimation for Holstein cattle has been analyzed using BLUP methodology. **Keywords:** breeding valuation, additive genetic value.*

Введение. Молочная продуктивность крупного рогатого скота (КРС) является одним из основных экономически значимых количественных признаков, определяющих эффективность отрасли. В последние десятилетия значительное внимание уделяется популяционно-генетическим подходам, позволяющим более точно оценивать генетическую ценность животных и улучшать селекционные программы. Современные селекционные программы, цель которых повышение молочной продуктивности, базируются на достижениях популяционной и молекулярной генетики. Понимание генетических принципов наследования признаков молочной продуктивности в отечественной популяции скота является главной составляющей для принятия верных селекционных решений [6].

На формирование фенотипических показателей молочной продуктивности коров оказывают влияние два фактора: генотип и среда. Генотип – это совокупность всех генов организма, определяющих наследственные признаки и характеристики особи. Генотип особи представляет собой комбинацию половины набора генов (аллелей) родителей и остается константным на протяжении всей жизни, не считая соматических мутаций.

При одном и том же генотипе фенотипическое проявление признака может быть различным, если во время жизни особи с идентичным генотипом находились в различных условиях. По фенотипу можно сделать лишь приблизительные выводы о генотипе. Эта приблизительность будет зависеть от внешней среды: чем больше значение корреляции между внешней средой и признаком, тем меньше значимая связь между генотипом и этим же признаком. Под средой подразумевается совокупность внешних факторов, действующих на организм с момента оплодотворения яйцеклетки. Следовательно эти факторы играют ключевую роль в определении фенотипа: генотип отвечает за способность, а среда – за возможность проявления признака.

Для характеристик наследственных качеств животных необходима мера, которая относилась бы не к генотипам, а к генам, поэтому наиболее распространенные популяционно-генетические методики в качестве критерия генетической ценности животных используют средний эффект гена, или аддитивную генетическую ценность [5], расчет которой основан на анализе родственных связей животных в популяции.

Аддитивная генетическая ценность – это статистическая мера, показывающая вклад конкретного аллеля на проявление определенного признака или фенотипа. Важно отметить, что аддитивный генетический эффект относится к генам одного из родителей, например, отца, когда вторая половина генов переходит от второго из родителей, случайно выбранного из популяции. Таким образом, средний эффект генов родителей обуславливает среднюю генетическую ценность их потом-

ства. Поэтому оценка животного, проведенная по среднему значению его потомства, фактически представляет собой аддитивную, или племенную ценность (Breeding value, BV) животного [2,4].

Прямое измерение генетической ценности невозможно, поэтому ее оценивают по фенотипу самого животного и/или его родственников. Полученные значения являются оценкой племенной ценности (Estimated breeding value, EBV) и максимально коррелируют с истинной племенной ценностью (BV), под которой подразумевается генетическая ценность животного.

Для расчета аддитивной генетической ценности широко используется метод наилучшего нелинейного несмещенного прогноза (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP) [8, 0], разработанный статистиком и биологом Ч.Р. Хендерсоном в 1949 году, но ввиду ограниченности компьютерных вычислений, данный метод начал использоваться только в конце 1960-х – в начале 1970-х годов. Метод BLUP представляет собой статистическую методику, основанную на принципах линейной регрессии, которая позволяет учитывать как фиксированные (средовые), так и случайные (в том числе, аддитивные) эффекты.

Основные преимущества использования BLUP для расчета аддитивной ценности:

- четкое разделение средовой и генетической составляющей изменчивости продуктивных признаков;
- одновременное сравнение параметров признаков продуктивности, полученных в различных условиях среды от различных генотипов, а также от животных различных поколений;
- учет всех родственных связей и корректировка значений племенной ценности по отношению друг к другу;
- высокая точность оценки, позволяющая достигнуть высокой эффективности селекции [1].

Расчет аддитивной генетической ценности крупного рогатого скота является важным инструментом в селекционном процессе, поскольку он позволяет оценить генетический потенциал животных и предсказать их вклад в продуктивность потомства.

Целью исследований являлся расчет аддитивной генетической ценности крупного рогатого скота голштинской породы по признакам молочной продуктивности Республики Беларусь для последующего использования данных в качестве зависимой переменной при проведении GWA-анализа и поиска генов, связанных с молочной продуктивностью.

Материалы и методы исследований. Данные по хозяйственно полезным качествам дочерей племенных быков производителей голштинской породы, осуществление государственной информационной системы в области племенного молочного скотоводства согласно принятой в Республике Беларусь методике [3].

Значения племенной ценности (Estimated Breeding Value, EBV) рассчитывались по методологии BLUP Animal Model, при помощи программного обеспечения BLUPF90 [9] по следующему уравнению смешанной модели для признаков молочной продуктивности:

$$Y_{ikm} = HYS_{ci} + AGE_k + a_m + e_{ikm}, \quad (1)$$

где Y_{ikm} – фенотипические измерения признаков молочной продуктивности;

HYS_{ci} – фиксированный эффект хозяйство×год×сезон отела;

AGE_k – регрессия на возраст отела;

a_m – рандомизированный аддитивный генетический эффект животного;

e_{ikm} – рандомизированный случайный эффект.

Точность прогноза, или надежность оценки племенной (генетической) ценности, определялась по формуле:

$$REL = 1 - PEV_i / \sigma_a^2, \quad (2)$$

где PEV (Prediction Error Variance) – прогнозируемая ошибка дисперсии или доля аддитивной генетической дисперсии, не учитываемая прогнозом;

σ_a^2 – аддитивная генетическая дисперсия.

Расчет племенной (аддитивной) генетической ценности проведен по всей популяции крупного рогатого скота голштинской породы Республики Беларусь по методологии BLUP Animal Model. Общее количество особей, участвовавших в оценке, указано в таблице 1.

Таблица 1 – Исходные данные для расчета аддитивной генетической ценности для популяции крупного рогатого скота голштинской породы

Всего выгружено коров, голов	Коров после фильтрации, голов	Количество племенных быков, голов	
		оценено всего	имеющих продуктивных дочерей
4 952 013	2 605 377	14515	7139

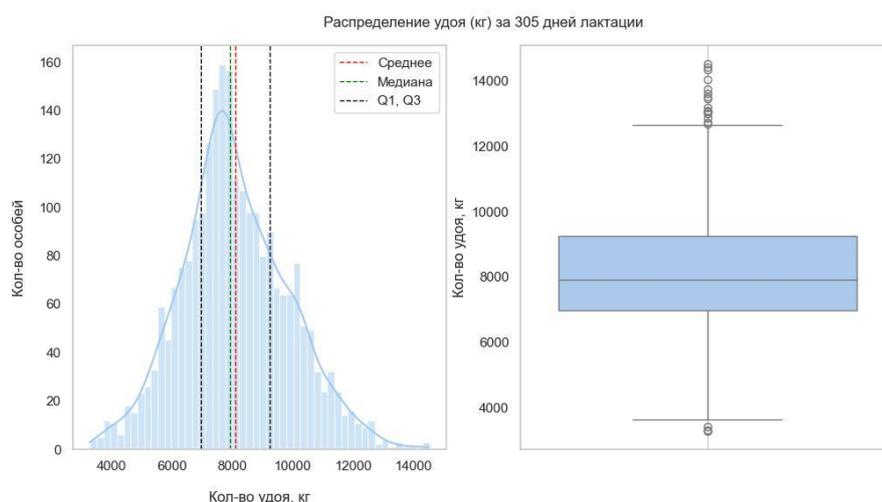
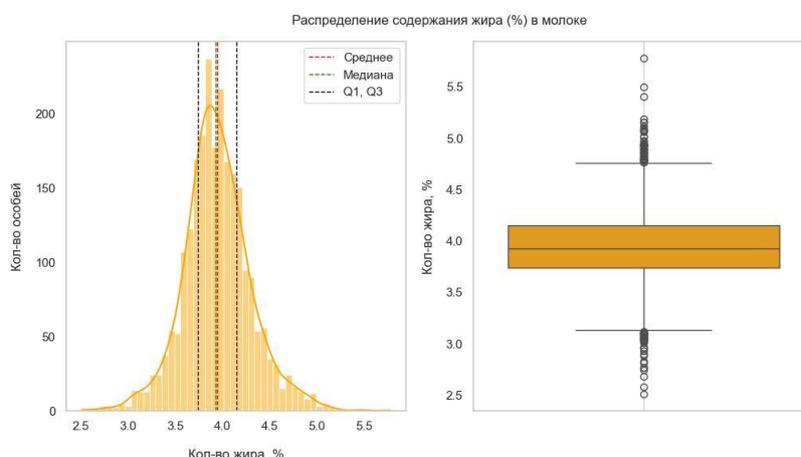
Оценка генетической и паратипической вариаций и коварианс производилась с использованием метода ограниченного максимального правдоподобия (REML). Значения генетической вариации составили 561980, 0,022 и 0,0041 для удоя (кг), жира (%) и белка (%) соответственно. Значение наследуемости для удоя (кг) составляет 0,31, для жира (%) – 0,215 и белка (%) – 0,199.

Исследуемая выборка включала 4473 прогенотипированных животных крупного рогатого скота голштинской породы, из которых: 2065 племенных быков, имеющих точность оценки (REL) минимум 50, а также минимум 20 оцененных дочерей (согласно методике [3]), и 2408 первотелок, имеющих фенотипические измерения признаков молочной продуктивности: удои за 305 дней лактации (удой (кг)), содержание жира и белка в молоке в процентах (жир (%) и белок (%) соответственно).

Статистическая обработка данных, а также построение графиков распределения и диаграмм размаха (boxplot) производилась с использованием необходимых библиотек для анализа данных языка программирования Python.

Результаты исследований. На рисунках 1-3 представлены распределения и диаграммы размаха фенотипических признаков: удои (кг), жир (%) и белок (%).

На основе графических данных распределения удоя установлено, что половина значений сосредоточена в рамках одного стандартного отклонения. Отмечено, что среднее значение выше медианы на 181. Это свидетельствует о незначительной правосторонней асимметрии с коэффициентом 0,25, что обусловлено наличием нетипично высоких значений (выбросов) для данной выборки.

**Рисунок 1 – Распределение значений удоя (кг) в выборке коров****Рисунок 2 – Распределение значений жира (%) в молоке в выборке коров**

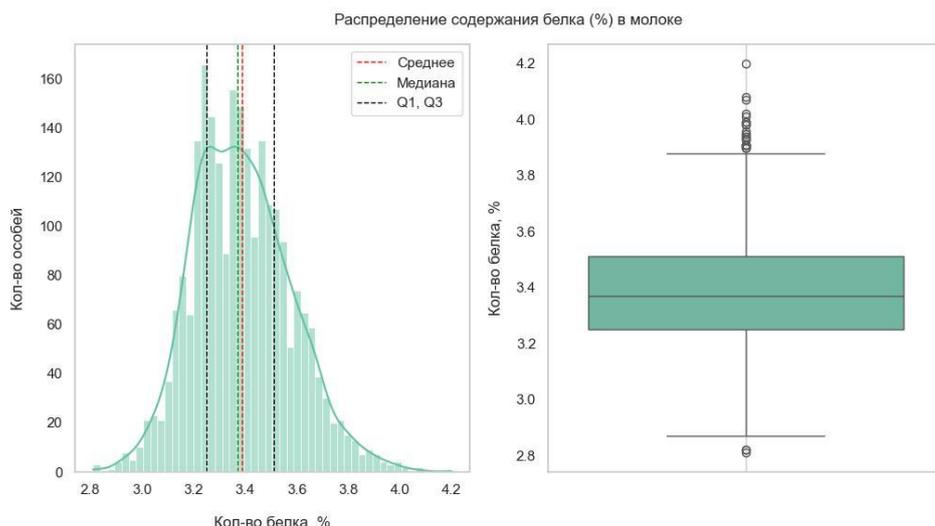


Рисунок 3 – Распределение значений белка (%) в молоке в выборке коров

Распределение признаков жира (%) и белка (%) имело колоколообразную кривую (рисунок 3) с наличием многовершинности. Несмотря на наличие нетипично низких значений жира (%) на диаграмме размаха, присутствует незначительная правосторонняя асимметрия, что также объясняется большим количеством нетипично высоких значений признака (коэффициенты асимметрии: жир (%) – 0,24; белок (%) – 0,36). Около 68% значений для признака удой (кг) находится в пределах одного стандартного отклонения (6318-9880 кг), 74% для жира (%) – 3,59-4,31 (%) и 69% значений для белка (%) – 3,2-3,58 (%).

Выбросы в данных фенотипических измерений признаков молочной продуктивности и многовершинность могут быть связаны с особенностями содержания, здоровья или генетикой отдельных особей. Использование метода BLUP для определения аддитивной племенной ценности должно нивелировать влияние средовых факторов на чрезмерную изменчивость фенотипических данных.

Анализ статистических показателей признаков молочной продуктивности (таблица 2) показал, что по удою (кг) и содержанию белка (%) в молоке фенотипические показатели находились в рамках нормального распределения +/- 3 стандартных отклонения, в то время как по содержанию жира (%) существенное количество значений выходило за указанную норму.

Таблица 2 – Статистические показатели значений признаков молочной продуктивности для выборки коров (n=2408)

	Удой (кг)	Жир (%)	Белок (%)
Среднее значение	8099	3,95	3,39
Стандартное отклонение	1781	0,36	0,19
Коэффициент изменчивости	22	9	6
Минимальное значение	3283	2,51	2,81
Q ₁ (25%)	6963	3,74	3,25
Медиана	7918	3,93	3,37
Q ₃ (75%)	9246	4,15	3,51
Максимальное значение	14526	5,78	4,2

В целом следует отметить, что статистические параметры фенотипических признаков прогенотипированных коров соответствовали совокупности данных, из которых были отобраны.

На рисунках 4-6 представлен графический анализ распределения аддитивной генетической ценности, рассчитанный методом BLUP, по признакам удою (кг), жира (%) и белка (%) прогенотипированных коров.

Аддитивный генетический эффект (EBV) – изменчивость конкретного животного относительно общего среднего (суммы фиксированных эффектов) в исследуемой популяции. Значения показывают суммарный вклад генетических эффектов: чем выше значение, тем выше влияние генетической детерминанты на проявление фенотипа по сравнению с другими особями в популяции.

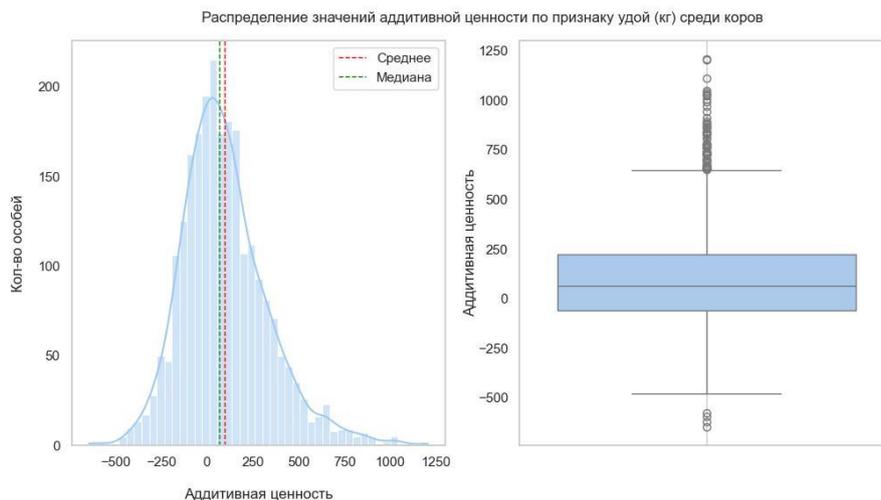


Рисунок 4 – Распределение значений аддитивной генетической ценности удоя (кг) в выборке коров

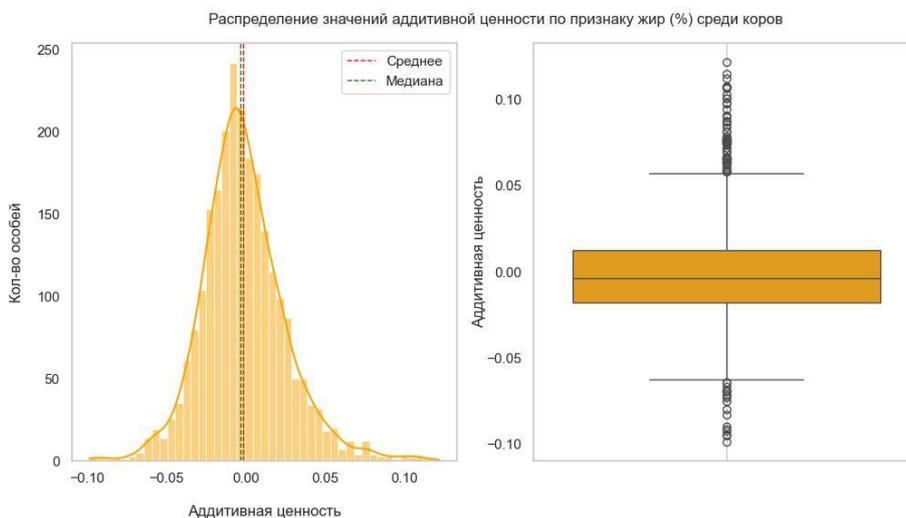


Рисунок 5 – Распределение значений аддитивной генетической ценности жира (%) в выборке коров

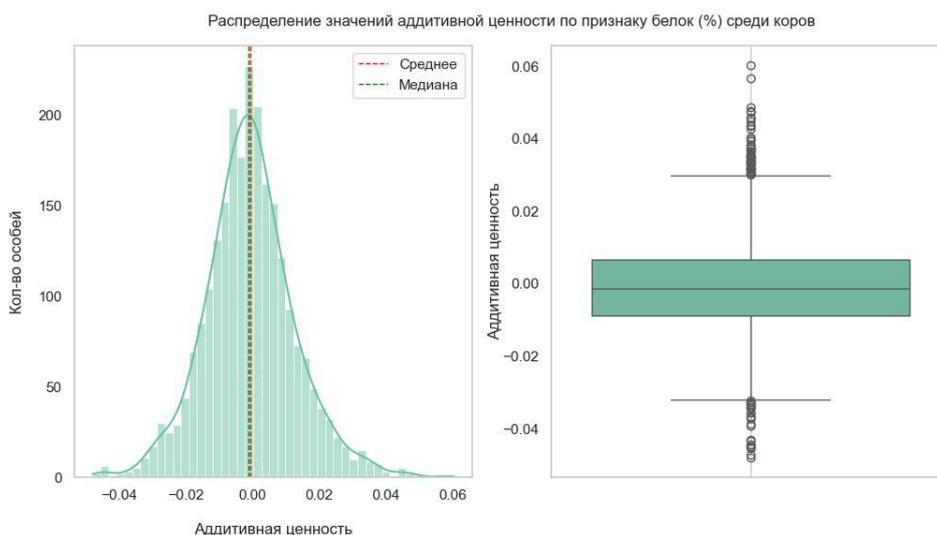


Рисунок 6 – Распределение значений аддитивной генетической ценности белка (%) в выборке коров

Графический анализ распределения племенной ценности коров показал (рисунки 4-6), что по всем исследуемым признакам распределение было близко к нормальному и имело колоколообразную форму кривой, с небольшим смещением графика по признаку удой (кг) в левую сторону, что связано с наличием значительного числа высоких значений племенной ценности по данному признаку.

Разброс значений аддитивной генетической ценности признаков молочной продуктивности в выборке коров (таблица 3) был в допустимых пределах для распределения более 2,5 миллионов животных. При этом около 77% животных по признаку удой(кг)имело значения EBV выше среднего значения выборки, а по признакам жир (%) и белок (%) – 58% и 52% соответственно.

Таблица 3 – Статистические показатели аддитивной генетической ценности (EBV) признаков молочной продуктивности для выборки коров (n=2408)

	Удой (кг)	Жир (%)	Белок (%)
Среднее значение	97	-0,0015	-0,00075
Стандартное отклонение	238	0,027	0,013
Минимальное значение	-646	-0,099	-0,048
Q ₁ (25%)	-61,1	-0,019	-0,0088
Медиана	66,3	-0,0037	-0,0012
Q ₃ (75%)	223	0,013	0,0067
Максимальное значение	1208	0,12	0,06

Графический анализ распределения племенной ценности быков-производителей (рисунки 7-9) показал, что по всем исследуемым признакам распределение имело колоколообразную форму кривой, со смещением средней величины в сторону высоких значений, что связано с наличием большого количества высоких значений племенной ценности, это является следствием того, что быки-производители подвергаются значительному селекционному давлению.

По всем исследуемым признакам разброс значений аддитивной племенной ценности быков (EBV) был значительным (таблица 4), что подтверждается разностью между максимальным и минимальным значением по удою (кг) более 2500 кг, по жиру (%) – 0,657%, по белку (%) – 0,220%, что свидетельствует о наличии достаточного количества данных за пределами +/- 3 стандартных отклонений, при этом 64% значений признака удой(кг) имеют положительное значение EBV, для признаков жир (%) и белок (%) – 43% и 47% соответственно.

Таблица 4 – Статистические показатели аддитивной генетической ценности (EBV) признаков молочной продуктивности для выборки быков (n=2065)

	Удой (кг)	Жир (%)	Белок (%)
Среднее значение	203	0,012	0,0016
Стандартное отклонение	290	0,051	0,022
Минимальное значение	-901	-0,187	-0,09
Q ₁ (25%)	9,99	-0,017	-0,011
Медиана	158	0,0076	0,00086
Q ₃ (75%)	366	0,036	0,014
Максимальное значение	1601	0,470	0,13

В целом наличие животных с высокими значениями племенной ценности по всем селекционируемым признакам коров и быков связано с тем, что генотипировались животные племенных хозяйств, которые прошли селекционный отбор в группу родителей следующего поколения. Выбросы на диаграммах размаха, в контексте данного исследования, не являются ошибочными измерениями, так как данные представляют собой уникальные значения, которые могут быть связаны с проявлением генотипа, поэтому исключение этих данных для последующего их использования при проведении GWA-исследования производится не будет.

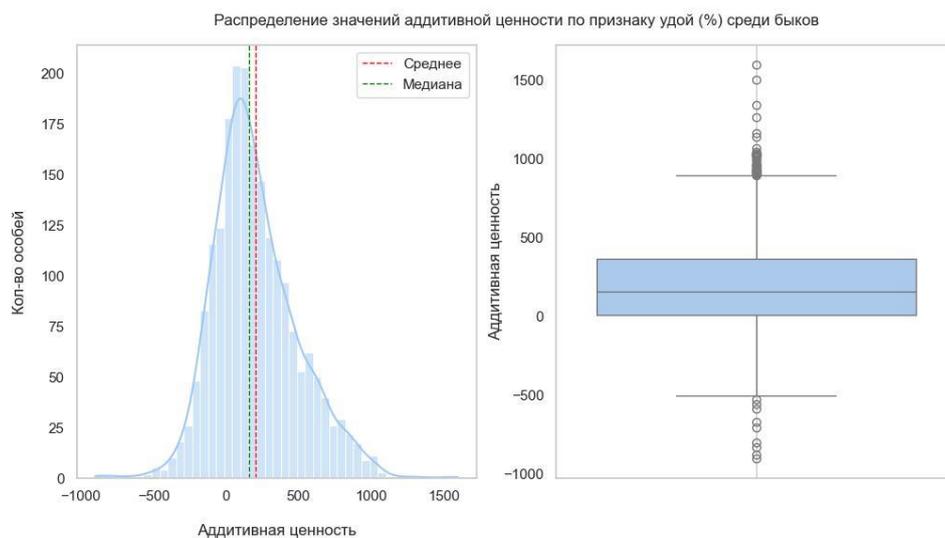


Рисунок 7 – Распределение значений аддитивной генетической ценности удоя (кг) в выборке быков

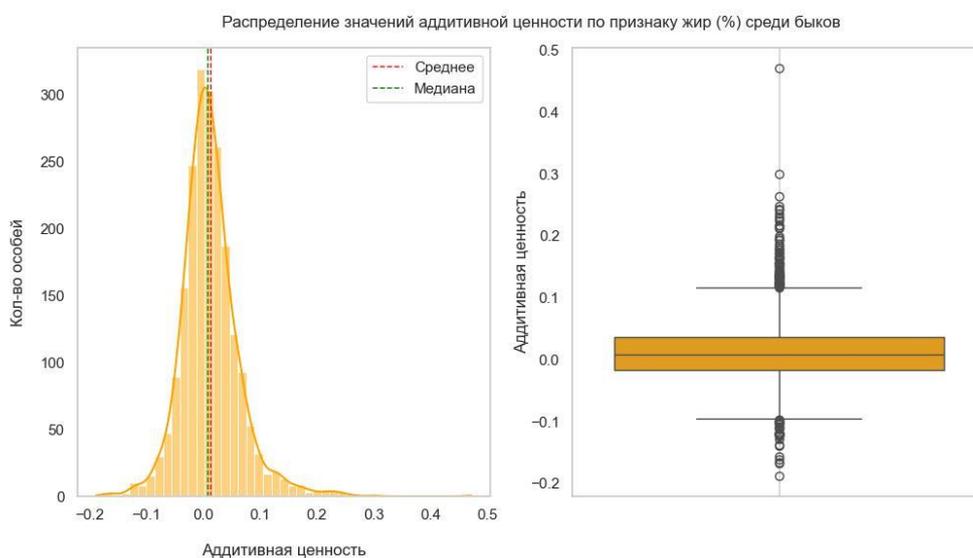


Рисунок 8 – Распределение значений аддитивной генетической ценности жира (%) в выборке быков

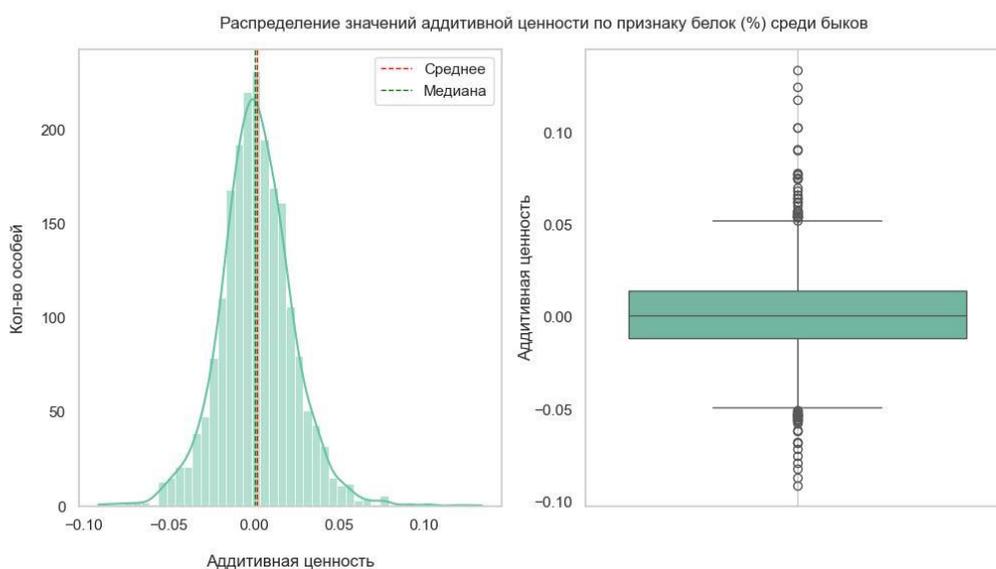


Рисунок 9 – Распределение значений аддитивной генетической ценности белка (%) в выборке быков

Заключение. В результате исследовательской работы рассчитаны значения аддитивной генетической ценности (EBV) выборки прогенотипированных племенных быков и первотелок голштинской породы по признакам молочной продуктивности в рамках всей популяции. Разброс значений EBV для выборки коров составил по признаку удой за 305 дней лактации от -646 до 1208 кг; по содержанию жира и белка в молоке – от -0,099 до 0,12%; от -0,048 до 0,06% соответственно. Разброс значений EBV для выборки быков составил по признаку удой за 305 дней лактации от -901 до 1601, по содержанию жира и белка в молоке – от -0,187 до 0,470; от -0,09 до 0,13 соответственно. Значение наследуемости для удоя за 305 дней лактации составляет 0,31, по содержанию жира и белка в молоке – 0,215 и 0,199 соответственно.

Полученные данные племенной ценности будут использованы для проведения полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) по продуктивным признакам молочной продуктивности с последующей аннотацией генов.

Conclusion. As a result of the research the meanings of the additive genetic value (EBV) for the selections of progenotyped pedigree bulls and first-calf cows of Holstein breed on milk performance traits within the whole population were calculated. The EBV values for the selections of cows ranged from -646 to 1208 kg for milk yield per 305 days of lactation; from -0.099 to 0.12% for fat and protein content in milk; from -0.048 to 0.06%, respectively. The EBV values for the selection of bulls ranged for milk yield per 305 days of lactation from -901 to 1601, for fat and protein content in milk from -0.187 to 0.470; from -0.09 to 0.13, respectively. Heritability value for milk yield per 305 days of lactation is 0.31, for milk fat and protein content 0.215 and 0.199, respectively.

The obtained data on breeding value will be used to conduct a genome-wide association search (GWAS) by milk performance traits, followed by gene annotation.

Список литературы.

1. Преимущества оценки племенной ценности признаков молочной продуктивности крупного рогатого скота методом BLUP / Р. В. Березовик, Н. М. Храменко, Е. Р. Макаро, И. В. Лощинин // Зоотехническая наука Беларуси. – 2022. – № 57 (1). – С. 4–14. – doi.org/10.47612/0134-9732-2022-57-1-4-14.
2. Даншин, В. А. Оценка генетической ценности животных / В. А. Даншин. – Киев : Аграрная наука, 2008. – 180 с.
3. Зоотехнические правила оценки селекционируемых признаков племенного животного, племенного стада, их расчета и измерения от 17.08.2022 № 84. – URL: <https://www.mshp.gov.by/ru/zootehpravila-ru/view/zootexnicheskie-9751/>.
4. Крюков, В. И. Генетика. Генетика количественных признаков и генетические основы селекции : учебное пособие для вузов / В. И. Крюков. – 2-е изд., доп. и испр. – Орел, 2011. – 134 с.
5. Кузнецов, В. М. Методы племенной оценки животных с введением в теорию BLUP / В. М. Кузнецов. – Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2003.
6. Dekkers, J. C. M. Design and optimization of animal breeding programmers / J. C. M. Dekkers // Iowa State university lecture notes. – 2004. – URL: <http://www.anslab.iastate.edu/class/ans652x/chapter1.pdf> (date of access: 10.01.2025).
7. Fernando, R. L. Marker-assisted selection using best linear unbiased prediction / R. L. Fernando, M. Grossman // Genet. Evol. – 1989. – Vol. 21. – P. 467–477. – doi: 10.1186/1297-9686-21-4-467.
8. Liu, X.-Q. Best linear unbiased prediction for linear combinations in general mixed linear models / X.-Q. Liu, J.-Y. Rong, X.-Y. Liu // Journal of Multivariate Analysis 99. – 2008. – Vol. 8. – P. 1503–17. – <https://doi.org/10.1016/j.jmva.2008.01.004>.
9. Masuda, Y. Introduction to BLUPF90 suite programs Standard Edition / Y. Masuda. – University of Georgia : September 2019. – 199 p.
10. Mrode, R. A. Linear models for the prediction of animal breeding values / R. A. Mrode. – 2nd ed. – Wallingford : CAB International, 2005. – 368 p.

References.

1. Preimushchestva ocenki plemennoj cennosti priznakov molochnoj produktivnosti krupnogo rogatogo skota metodom BLUP / R. V. Berezovik, N. M. Hramchenko, E. R. Makaro, I. V. Loshchinin // Zootekhnicheskaya nauka Belarusi. – 2022. – № 57 (1). – S. 4–14. – doi.org/10.47612/0134-9732-2022-57-1-4-14.
2. Danshin, V. A. Ocenka geneticheskoy cennosti zhivotnyh / V. A. Danshin. – Kiev : Agrarnaya nauka, 2008. – 180 s.
3. Zootekhnichesknie pravila ocenki selekcioniruemyh priznakov plemennogo zhivotnogo, plemennogo stada, ih rascheta i izmereniya ot 17.08.2022 № 84. – URL: <https://www.mshp.gov.by/ru/zootehpravila-ru/view/zootexnicheskie-9751/>.
4. Kryukov, V. I. Genetika. Genetika kolichestvennyh priznakov i geneticheskie osnovy selekcii : uchebnoe posobie dlya vuzov / V. I. Kryukov. – 2-e izd., dop. i ispr. – Orel, 2011. – 134 s.
5. Kuznecov, V. M. Metody plemennoj ocenki zhivotnyh s vvedeniem v teoriyu BLUP / V. M. Kuznecov. – Kirov: Zonal'nyj NIISKH Severo-Vostoka, 2003.
6. Dekkers, J. C. M. Design and optimization of animal breeding programmers / J. C. M. Dekkers // Iowa State university lecture notes. – 2004. – URL: <http://www.anslab.iastate.edu/class/ans652x/chapter1.pdf> (date of access: 10.01.2025).

7. Fernando, R. L. *Marker-assisted selection using best linear unbiased prediction* / R. L. Fernando, M. Grossman // *Genet. Sel. Evol.* – 1989. – Vol. 21. – R. 467–477. – doi: 10.1186/1297-9686-21-4-467.
8. Liu, X.-Q. *Best linear unbiased prediction for linear combinations in general mixed linear models* / X.-Q. Liu,, J.-Y. Rong, X.-Y. Liu // *Journal of Multivariate Analysis* 99. – 2008. – Vol. 8. – R. 1503–17. – <https://doi.org/10.1016/j.jmva.2008.01.004>.
9. Masuda, Y. *Introduction to BLUPF90 suite programs Standard Edition* / Y. Masuda. – University of Georgia : September 2019. – 199 p.
10. Mrode, R. A. *Linear models for the prediction of animal breeding values* / R. A. Mrode. – 2nd ed. – Wallingford : CAB International, 2005. – 368 p.

Поступила в редакцию 02.04.2025.