

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ «РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ – МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА»**

На правах рукописи

Савинов Антон Васильевич

**СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ПЛЕМЕННЫХ КАЧЕСТВ
СВИНЕЙ ПО КОМПЛЕКСУ ПРИЗНАКОВ**

Специальность: 4.2.5. Разведение, селекция, генетика и биотехнология
животных

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
Алтухова Наталья Сергеевна
кандидат сельскохозяйственных наук

Москва - 2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ.....	11
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	11
1.1 История и особенности племенной работы в свиноводстве	11
1.2 Эволюция методологии прогноза племенной ценности животных.....	20
1.3 Комплексная оценка племенной ценности и селекционные цели в свиноводстве.....	35
2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	49
2.1 Формирование исходного массива информации	49
2.2 Логический контроль и фильтрация данных	50
2.3 Генотипирование и обработка геномных данных свиней	51
2.4 Формирование модели прогноза племенной ценности свиней	51
2.5 Расчет селекционно-генетических параметров в популяции свиней	54
2.6 Прогноз племенной ценности животных методом BLUP AM.....	55
2.7 Прогноз племенной ценности животных методом ssGBLUP	56
2.8 Построение селекционного индекса племенной ценности животных	57
3 РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ	61
3.1 Характеристика сформированной базы данных пород свиней	61
3.2 Формирование модели прогноза племенной ценности животных	65
3.3 Оценка селекционно-генетических параметров в популяции свиней породы йоркшир и ландрас	73
3.4 Прогноз племенной ценности свиней методами BLUP AM и ssGBLUP	79
3.5 Комплексная оценка племенной ценности свиней породы йоркшир и ландрас	89

3.6 Сравнительный анализ эффективности отбора животных в селекционные группы.....	97
4.1 ЗАКЛЮЧЕНИЕ	101
4.2 ПРЕДЛОЖЕНИЕ ПРОИЗВОДСТВУ	103
4.3 ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ.....	104
4.4 СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	105
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	106
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	126

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследований. Интенсификация свиноводства требует комплексного подхода к организации основных этапов селекционной работы, основанного на современных передовых научных методах прогноза племенной ценности, отбора и подбора животных. Наиболее важным этапом для генетического совершенствования хозяйственно-полезных признаков в селекционируемых популяциях животных является прогноз их племенной ценности.

В странах с развитым животноводством с середины 80-х годов прошлого столетия для прогноза племенной ценности животных активно применяется метод наилучшего линейного несмещенного прогноза – BLUP (Best linear unbiased prediction). Данный метод основан на решении уравнения смешанной модели, который позволяет нивелировать влияние паратипических факторов и с большой точностью оценить племенную ценность животного на основе всей имеющейся информации о собственной продуктивности, продуктивности предков и потомков.

За последние десятилетия в мировой практике разведения животных внедряются методы геномной селекции (GBLUP – Genomic best linear unbiased prediction, ssGBLUP – Single-step genomic best linear unbiased prediction), основанные на использовании молекулярно-генетических маркеров и позволяющие оценить племенную ценность животных до получения от них потомства.

Комплексная оценка племенной ценности производится сразу по нескольким экономически важным показателям продуктивности индивидуумов на основании построения уравнения селекционного индекса, учитывающего селекционную и экономическую значимость признаков в популяции. Данные методики доказали свою эффективность в различных отраслях животноводства.

В Российской Федерации на сегодняшний день оценка племенных качеств животных в свиноводстве проводится посредством бонитировки и регламентируется приказом МСХ РФ №179 от 7 мая 2009 года с изменениями на 30 октября 2015 года «Об утверждении Порядка и условий проведения бонитировки племенных свиней». Племенная ценность оценивается на основании фенотипических показателей животных, что не согласуется с точностью и

эффективностью современных методов, используемых в мировой практике [63]. Методы генетического и геномного прогноза племенной ценности животных в Российской Федерации применяются редко и, в основном, за счет использования вычислительных ресурсов зарубежных племенных свиноводческих компаний [12]. Зависимость от иностранных селекционных программ не может способствовать всестороннему развитию племенного свиноводства России и влечет к неустойчивости продовольственной безопасности страны. В то же время, качество племенных ресурсов (материала), завозимых из других стран, не всегда соответствует заявленному и не может выступать основой племенного ядра, что приводит к необходимости регулярной покупки иностранных генетических ресурсов для производства отечественной товарной свинины [17].

Таким образом, разработка и внедрение национальных селекционных программ в племенные свиноводческие хозяйства, основанных на современных методах комплексной оценки племенной ценности и геномных технологиях, является важным условием для обеспечения продовольственной безопасности страны и конкурентоспособности российских свиноводческих предприятий.

Степень разработанности темы исследований. В Российской Федерации проведено значительное количество исследований по крупному рогатому скоту, направленных на изучение эффективности применения методологии BLUP и селекционного индекса, доказывающих эффективность данных методик [38, 50, 52]. Также для крупного рогатого скота получены результаты апробации методов геномного прогноза племенной ценности и сравнения с традиционными методами прогноза [1, 6, 18].

В области свиноводства исследований, направленных на апробацию современных методов прогноза племенной ценности, проведено незначительно. Эффективность методологии BLUP в сравнении с отбором по фенотипу подтверждена в исследованиях Рудь А.И., Мельниковой Е.Е., Пархоменко Е.Г., и др. [24, 30, 31, 37].

Апробация геномного прогноза племенной ценности посредством метода ssGBLUP и комплексная оценка племенной ценности на основе построения

уравнения селекционного индекса была осуществлена для породы крупная белая по репродуктивным, откормочным и мясным показателям (Мельникова Е.Е. и др. 2021, 2022), для породы дюрок – по показателям кормового поведения и конверсии корма (Отрадных П.И. и др. 2023, Контэ А.Ф. и др. 2022). В отношении породы ландрас проведена комплексная оценка по репродуктивным, мясным и откормочным показателям (Контэ А.Ф. и др. 2023) [16, 100, 141].

Очевидно, что исследования, направленные на апробацию методов геномного прогноза племенной ценности, сравнение точности методов геномного прогноза с традиционными методами прогноза, разработку комплексной оценки племенной ценности свиней согласно теории построения селекционного индекса, предложенного L.Hazel (1943), на сегодняшний день являются насущной проблемой современной системы племенной работе в свиноводстве.

Цель и задачи исследований. Разработка и адаптация научно-обоснованной системы оценки племенной ценности свиней материнских пород йоркшир и ландрас по отдельным признакам продуктивности и их комплексу.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

1. Сформировать базу данных фенотипических записей признаков продуктивности свиней пород йоркшир и ландрас, базу данных полногеномного генотипирования и родословной.
2. Определить влияние факторов, значимо влияющих на разнообразие селекционных признаков свиней и оптимизировать уравнения смешанной модели для оценки их племенной ценности.
3. Оценить селекционно-генетические параметры и вариантные компоненты признаков в исследуемых популяциях свиней.
4. Произвести прогноз племенной ценности признаков продуктивности животных методом BLUP Animal Model и геномный прогноз племенной ценности методом ssGBLUP.
5. Проанализировать точность прогнозов племенной ценности свиней, полученных разными методами.

6. Разработать и оптимизировать структуру селекционных индексов племенной ценности свиней по комплексу учетных хозяйственно-полезных признаков.
7. Проанализировать процесс формирования селекционных групп свиней на основе отдельных признаков продуктивности, селекционного индекса и разной интенсивности отбора.

Научная новизна исследований. Впервые для закрытой популяции свиней пород йоркшир и ландрас в условиях ООО «Уфимский селекционно-гибридный центр» (Республика Башкортостан) разработаны оптимальные уравнения смешанного типа для оценки компонентов дисперсии и прогноза племенной ценности животных. Апробирован метод геномного прогноза племенной ценности ssGBLUP. Произведено сравнение точности геномного прогноза племенной ценности методом ssGBLUP с точностью прогноза племенной ценности методом BLUP AM. Разработана система комплексной оценки племенной ценности свиней на основе построения уравнений селекционных индексов для пород йоркшир и ландрас. Предложена схема двухэтапного отбора на основании оптимизированного уравнения селекционного индекса.

Теоретическая и практическая значимость работы заключается в повышении эффективности отбора свиней в селекционные группы на основе увеличения объективности и повышения достоверности результатов оценки их племенной ценности как по отдельным признакам, так и по комплексу селекционируемых признаков. Реализация результатов и технологий определения генетической ценности животных и обоснование целесообразности их применения в практике положены в основу оптимизации селекционной программы с закрытой популяцией свиней породы йоркшир и ландрас в условиях ООО «Уфимский селекционно-гибридный центр» Республики Башкортостан.

Методология и методы исследования. Материалом исследования послужили фенотипические показатели, информация о родословной и данные полногеномного генотипирования свиней породы ландрас и йоркшир. Оценка достоверности и уровня влияния факторов для построения уравнения смешанной

модели проводилась на основе дисперсионного анализа. Расчет компонентов дисперсии осуществлялся с помощью метода AIREML. Прогноз племенной ценности свиней произведен с использованием метода наилучшего несмещенного линейного прогноза (модель животного) BLUP Animal Model, геномный прогноз племенной ценности – с помощью одношагового метода геномного наилучшего линейного несмещенного прогноза ssGBLUP. Комплексная оценка племенной ценности производилась путем построения уравнения селекционного индекса согласно базовым положениям индексной теории Л.Хейзела (L.Hazel, 1943). Обработка и анализ результатов осуществлялся посредством языков программирования R и Python, расчет компонентов дисперсии и прогноз племенной ценности производился с помощью программного пакета BLUPF90.

Основные положения, выносимые на защиту:

- результаты анализа селекционно-генетических параметров закрытых популяций свиней породы йоркшир и ландрас;
- сравнительная характеристика методов оценки прогноза племенной ценности животных на основании родословной и данных полногеномного генотипирования;
- разработка структуры уравнения селекционного индекса племенной ценности свиней по комплексу признаков продуктивности;
- оптимизация структуры уравнения селекционного индекса племенной ценности свиней для отбора в селекционные группы при разных целях селекции;
- эффективность формирования селекционных групп свиней по селекционному индексу и их оценкой по отдельным признакам продуктивности.

Степень достоверности и апробация результатов. Исследования проведены на большом массиве данных о животных, включающем информацию об 11 поколениях свиней породы йоркшир и ландрас. При использовании исходных данных была проведена работа по логическому контролю информации на основе программного компьютерного обеспечения, разработанного нами. Исследованы

биометрические показатели выборок, была проведена оценка значимости влияния факторов на разнообразие изученных в исследованиях признаков продуктивности (при помощи построения ANOVA-таблиц, по итогам оценки на базе использования критерия Фишера). Достоверность оценок племенной ценности животных, величин коэффициентов корреляции проводили на основе использования современного научно-методического комплекса расчета статистических характеристик создаваемых выборок биологических объектов, формируемых в процессе исследований.

Основные научные положения диссертации доложены, обсуждены и одобрены на: Международной научно-практической конференции «Научно-практическое обеспечение интенсивного развития животноводства и кормопроизводства на современном этапе», (Алматы, 14–15 июня 2023 года); Международном научном симпозиуме, посвященном 150-летию со дня рождения выдающегося ученого в области зоотехнии академика Е.Ф. Лискуна «Достижения зоотехнической науки в решении актуальных задач животноводства и аквакультуры» (Москва, 2023); Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 180-летию со дня рождения К.А. Тимирязева (Москва, 2023); Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 150-летию со дня рождения А.Я. Миловича (Москва, 2024); Международной научно-практической конференции «Инновации, современные тенденции развития животноводства и зоотехнической науки: методы, технологии, экологическая безопасность производства и переработки сельскохозяйственной продукции» (Саратов, 2025).

Публикация результатов исследований. По теме диссертационного исследования опубликовано 6 работ, в том числе 2 статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК: «Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии» и «Аграрная наука».

Результаты исследования апробированы и внедрены в производство ООО ООО «Уфимский селекционно-гибридный центр» (Республика Башкортостан).

Структура, объём и содержание. Диссертация изложена на 129 страницах компьютерного текста и включает: введение, обзор литературы, материалы и методы исследований, результаты исследований, заключение, предложения производству, библиографический список и приложения. Диссертационная работа содержит 25 таблиц и 32 рисунка. Список литературы включает 212 источников, в том числе 160 - на иностранных языках.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 История и особенности племенной работы в свиноводстве

Разведение сельскохозяйственных животных является давним родом занятий человека. На протяжении веков разведение свиней было неотъемлемой частью жизни общества во всём мире. Свиньи играли важную роль в сельском хозяйстве, экономике, культуре, кулинарии и религиозных обрядах. В зависимости от географии, в каждом регионе сформировалась уникальная культура разведения свиней, отражающая местные традиции, проблемы и инновации. Доказательства одомашнивания свиней по разным источникам датируются 4900–9000 лет до нашей эры. Однако структурированная племенная работа началась в XIX веке, когда были признаны основные культурные породы, сформировавшиеся путем смешивания различных аборигенных пород свиней. Одни породы в последствии распространились по всему миру и преобладают в современных интенсивных системах производства, другие же остались локализованными в определённых регионах. Распространению международных высокопродуктивных пород способствовала интенсификация и индустриализация свиноводства [59, 134]. В. Д. Кабанов отмечал: «...отличительной особенностью современного свиноводства можно считать развивающийся процесс интеграции сходных по направлению продуктивности пород, исчезновение аборигенных и замену локальных малопродуктивных на высоко продуктивные породы» [14]. По сообщению W. A. Craft (1958), еще в конце XIX века ученые-селекционеры не оставляли попыток ответить на вопрос какая порода является лучшей. Закономерным результатом исследований того периода было утверждение, что ни одна из пород не может считаться превосходящей другие во всем, и для каждой породы характерны определенные преимущества по сравнению с другими породами [86].

Большинство современных пород свиней были созданы путем воспроизводительного скрещивания. Данный вид скрещивания имел своей целью сочетание в новой породе полезных признаков, характерных для исходных

родительских пород. Дальнейшее разведение породы «в себе» с использованием родственного спаривания (инбридинга) имело целью «закрепление» полезных качеств разводимой породы [34].

Результатом селекционной работы начала 20-го века явилось формирование породных типов, обладающих уникальными характеристиками. Большинство выставок и испытаний проводились с целью сравнения типов, на основании визуальной субъективной оценки. В 30-40-х годах прошлого столетия в США проводились конференции по типам свиней, на которых заводчики обсуждали, какой тип является наиболее желательным.

Этот период характеризовался делением заводчиками животных на беконный и сальный типы. Особенностью чистопородного разведения, сформировавшегося к на тот момент, была ориентация заводчиков на такие характеристики свиней, как: тип и конституция животных, крепость телосложения, размер; источником информации являлась собственная продуктивность. За определенной породой признавались отличительные особенности, характерные для конкретной породы. В то же время оставались важным направлением улучшение таких показателей как многоплодие, скорость роста, экономичность выращивания и характеристики туши. Разведение свиней представляло собой массовый отбор по фенотипическим показателям с использованием близкородственного спаривания, целью которого являлось закрепление желательных характеристик [86].

Одной из первых масштабных систем оценок племенной ценности свиней в мире стало разработанное в Дании тестирование потомства в специально организованных стадах, получивших название испытательных центров. Они представляли собой большие фермы с определенными стандартами по здоровью и содержанию свиней. Первая станция была открыта в 1907 году. В 1926 году их насчитывалось уже пять. Фермеры реализовывали часть потомства разводимых свиней на станцию по рыночной стоимости, где свиньи находились в одинаковых и оптимальных условиях содержания до забоя, а после забоя результаты тестирования фенотипических показателей публиковались с указанием заводчика. Таким образом, данная система подразумевала нивелирование паратипических

факторов организационным путем, размещая потомство животных в одинаковые условия, что позволяло оценить влияния генотипа на фенотип с определенной долей точности. В результате был отмечен существенный генетический прогресс поголовья свиней по показателям скороспелости и экономичности выращивания, а в 30-х годах – и по качеству туши. Данный подход к оценке генотипа зарекомендовал себя при разведении породы датский ландрас и позволил датским производителям существенно увеличить импорт свинины в Великобританию и другие европейские страны. Датская система распространилась по всей Европе, Новой Зеландии и Канаде. Помимо испытательных станций были созданы и функционировали селекционные центры, поддерживаемые государством. Они имели стандарты, содержащие требования к характеристике туши, типу конституции и здоровью разводимых свиней [70, 86, 103].

В дореволюционной России свиноводство, как и все животноводство, было одной из самых отсталых отраслей сельского хозяйства. Свиньи местных длинноухих и короткоухих пород, малопродуктивных, но обладающих высокой приспособленностью и выносливостью, разводились в небольших крестьянских хозяйствах. Системная племенная работа отсутствовала, а скрещивание с целью улучшения массивов животных проводилось бессистемно.

Начиная с 30-х годов XX столетия в бывшем Советском Союзе племенная работа в свиноводстве была систематизирована под руководством академика М.Ф. Иванова, профессоров А.Ф. Бондаренко и А.П. Редькина, Н. Н. Завадовского и др. Были разработаны основы племенного учета, созданы племенные центры по разведению свиней, разработаны научные принципы создания новых пород и типов, а также системы скрещивания местных пород с импортируемыми животными крупной белой породы [33, 46].

В пороодообразовательном процессе свиней в России В. Д. Кабанов отмечает два важных этапа:

«1. Улучшение местных аборигенных пород путем бессистемного скрещивания с завозимыми свиньями культурных по род (конец XIX — начало XX столетия).

2. Создание отечественных пород путем скрещивания улучшенных свиней с культурными завозными породами и длительной целенаправленной селекцией с применением отбора, и подбора (30-е годы XX столетия)» [14]. Начиная с 50-х годов, в России наблюдался значительный рост производства свинины за счет создания большого количества крупных специализированных свиноводческих комплексов, на которых велась селекционная работа с использованием как отечественных, так и зарубежных пород [34]. В период с 1990 по 2004 гг. отмечалось значительное снижение численности поголовья во всех категориях хозяйств (с 38,3 млн гол до 13,4 млн гол) [3]. Начиная с 2005 года, в следствии масштабных инвестиций в отрасль, постройки новых и модернизации старых свинокомплексов наблюдается стабильный рост числа поголовья и производимой продукции свиноводства [10].

Преобладающей системой спаривания при производстве товарных животных в свиноводстве является скрещивание. Скрещивание стало широко применяться в разведении свиней в начале XX века. Johnson R.K. (1981) отмечает, что с появлением гибридной кукурузы в 1930-х годах и ее феноменальный успех в коммерческом производстве побудили производителей свиней всерьез задуматься о скрещивании [131]. Эффекты скрещивания выражались в превосходстве уровня проявления хозяйственно-полезных качеств помесных свиней по отношению к средним значениям чистопородных предков. L. M. Winters et al. (1935) указывают на результаты шестилетнего эксперимента, где чистопородные животные уступали помесным по массе поросят при рождении и скороспелости [208]. Н. Т. Fredeen отмечает, что превосходство помесных свиней над чистопородными редко является статистически значимым на небольших выборках, однако указывает на значимость данных различий с экономической точки зрения при сравнении больших массивов животных [102].

В результате проведенных многочисленных экспериментальных работ по вопросам эффективности применения скрещивания в свиноводстве большая часть селекционеров в США перешли на схемы двух-, трех- или четырехпородного скрещивания. В странах Европы технология скрещивания была принята позднее

[67]. По оценке Н. Т. Fredeen, уже к 50-м годам прошлого столетия доля помесных свиней на американском и европейском рынках составляла 85% [102]. Сегодня доля помесных особей в товарном свиноводстве составляет около 90% [54].

Наряду с широким применением промышленного скрещивания, на современном этапе также выделяют понятие породно-линейной гибридизации. Данная технология схематически не отличается от промышленного скрещивания, но обязательным условием для гибридизации является предварительная селекция скрещиваемых пород по ограниченному набору производственных показателей для формирования материнских и отцовских специализированных линий, с доказанной комбинационной способностью и гарантированным эффектом гетерозиса. [9, 32, 34,43,44,185,].

Эффекта гетерозиса – это отклонение (чаще превосходство) средней продуктивности потомства от средней продуктивности чистопородных родительских форм носит название [185]. Шейко И.П. и соавторы (2024) отмечают, что учеными многих стран изучено свыше 200 вариантов скрещиваний различных пород и породных групп и не во всех сочетаниях были получены положительные результаты. Поэтому в большинстве случаев животноводы используют промышленное скрещивание тех пород, которые хорошо апробированы в практике, т.е. дают хорошие результаты при скрещивании. Многочисленные эксперименты на сочетаемость родительских форм позволили сформировать наиболее эффективную дифференциацию пород на материнские (для производства самок) и отцовские (для производства самцов) и их дальнейшее скрещивание для производства товарных животных [27,136].

Большой вклад в разработку аналитических методов для оценки систем скрещивания, инбридинга, гетерозиса и экономической рентабельности производства для достижения максимального генетического прогресса внесли Лаш, Диккерсон, Сэйлер и многие другие [92,93,182]. В то же время экспериментальные работы по поиску наиболее сочетаемых пород и линий для гибридизации и максимизации уровня проявления селекционных признаков у товарных животных

ведется по настоящее время как в Российской Федерации, так и за рубежом [2,15,55,102,131,201].

В селекционных программах свиноводства для получения товарных животных с повышенными (улучшенными) качествами, либо получения эффекта гетерозиса у помесных животных применяется ротационное скрещивание. Суть *ротационных* скрещиваний состоит в том, что часть женских особей используется для дальнейшего воспроизводства. Материнское поголовье ремонтируется помесными матками последней ступени. Для получения следующего поколения конечной продукции привлекаются производители из использовавшихся в программе пород. Такой вид скрещивания относится к непрерывным видам скрещивания. В организационном плане такие виды скрещивания имеют определенные преимущества. Прежде всего, можно обходиться без покупки женских особей, а покупать лишь небольшое число мужских особей.

В случае, когда помеси, полученные от скрещивания с участием двух и более пород животных не используются для дальнейшего размножения, называют терминальными или дискретными.

Системы терминального скрещивания делятся на двухпородные (помесей первого поколения получают от чистопородных животных), трехпородные (помесные свиноматки спариваются с хряками мясных линий, например, таких как пьетрен, бельгийский ландрас или гемпшир, чтобы улучшить качество туш конечного продукта) и четырехпородные (использование не только помесных маток, но и помесных производителей: в таком случае товарные свиньи сочетают в себе характеристики четырех различных пород). Каждая из систем скрещивания имеет свои преимущества и недостатки. Более простые с производственной точки зрения схемы не реализуют в полном объеме все преимущества эффекта гетерозиса, в то время как более сложные схемы требуют более сложной системы управления и значительных массивов животных [72,83].

Fredeen Н.Т. (1957) отмечает, что увеличение целевых показателей за счет эффекта гетерозиса можно наблюдать не только у помесей I поколения, но и в последующем поколении вследствие проявления материнского эффекта. Так,

помеси F1 за счет эффекта гетерозиса проявляют повышенные по сравнению с родительскими формами не только характеристики роста и развития, но также показатели молочности, что непосредственно влияет на вскармливаемое помесной свиноматкой поросят [102].

Интенсификация свиноводства за последние сто лет существенно повысила долю производимой свинины в рамках работы крупных свиноводческих предприятий. Хотя доля производимой свинины в средних и мелких фермерских хозяйствах остается значительной, тенденция увеличения производственных мощностей компаний-гигантов и крупных агрохолдингов доказывает преимущество предприятий поточного типа с полным циклом производства. Так, по сообщению Бирюковой Т.В. (2015), в Германии в 2001 году основное поголовье свиней находилось в небольших хозяйствах (менее 200 голов), тогда как к 2010 году большая часть имеющегося поголовья содержалась на предприятиях от 200 голов и в крупных высокоиндустриальных свиноводческих комплексах [7]. В.В. Смирнова (2003) подчеркивает преимущество крупных свиноводческих комплексов как за счет более оптимальных условий для организации селекционно-племенной работы, так и за счет увеличения показателей технологической и экономической эффективности [39].

Крупные международные свиноводческие компании увеличивают долю производимой свинины, вместе с тем при возрастающей конкуренции их число уменьшается. По данным Чистякова В.Т. (2018) 80% американских и европейских племенных животных поставляют 20% племенных компаний. Данная тенденция демонстрирует эффективность централизованных селекционных программ в крупных свиноводческих предприятиях за счет централизованного управления и финансирования, эффективного сбора и анализа данных, а также возможности апробации современных методов геномного прогноза племенной ценности и геномных технологий [54].

Таким образом крупные мировые племенные свиноводческие компании, имеющие собственные селекционно-генетические центры и большие закрытые популяции свиней, объединенные единой селекционной программой, обладают

рядом преимуществ. Реализация селекционных программ по совершенствованию племенных качеств свиней в закрытых популяциях, включающие экспорт племенных животных, а также сбор фенотипической информации от предприятий, закупающих племенной материал, позволяет значительно повысить эффективность производства, а также формировать актуальные селекционные цели, удовлетворяющие меняющимся условиям рынка. К примеру, английская компания PIC (Pig Improvement Company) с 2003 года внедрила систему Genetic Nucleus Crossbred (программа GNX-bred), которая включает в себя тестирование потомства молодых хряков на коммерческих товарных площадках по всему миру, что значительно увеличивает объем информации, используемый в моделях оценки племенной ценности [69].

В свиноводстве отсутствует международная система обмена генетическими и фенотипическими данными, сравнимая с Interubull в молочном скотоводстве. Соответственно, генетический прогресс по экономически важным признакам достигается путем реализации селекционных программ в рамках племенных свиноводческих компаний. Результаты многолетней селекционной работы в нуклеусной части породы непосредственно отражаются на прибыли, получаемой от производства свинины и реализации генетического материала, – отсюда вытекает специфика организации племенной работы в закрытых популяциях [140].

Большую роль в племенном свиноводстве играют научные исследования, направленные на разработку и апробацию передовых методов разведения, содержания и кормления животных. По мнению немецкого ученого Р.Кнар (2001): «Технология, необходимая для этих процессов, традиционно разрабатывалась в университетах и научно-исследовательских институтах и распространялась в промышленности на безвозмездной основе. На более позднем этапе селекционные компании по контракту участвовали в государственных исследовательских проектах (например, аспиранты), результаты которых часто подвергались некоторой степени конфиденциальности. Племенные компании все чаще нанимают собственный научно-исследовательский персонал для разработки собственных методов, особенно в области регистрации данных и молекулярной генетики;

результаты такой работы обычно (полностью) не публикуются. Отсюда следует, что роль научно-исследовательской работы в свиноводстве развивается по двум взаимозависимым направлениям: 1) она приобретает все большее значение для разработки продукции и, следовательно, требуют увеличения финансирования, и 2) она все чаще выполняется собственными силами племенных компаний» [139]. Данная тенденция демонстрирует эффективность централизованного управления селекционным процессом в рамках крупных племенных компаний с полным циклом производства за счет возможности реализации единых селекционных программ, с учетом запросов рынка и апробации передовых методов разведения для достижения максимального генетического прогресса.

Основными структурами, осуществляющими племенную работу в Российской Федерации, являются племенные заводы и племенные репродукторы. С 2010 года также взят курс на создание селекционно-генетических центров (СГЦ). По данным за 2021 год в Российской Федерации зарегистрировано 12 СГЦ, принадлежащих крупным агрохолдингам и производителям свинины [5]. В редакции приказов Министерства сельского хозяйства России от 16 апреля 2013 года №183 и 16 февраля 2016 года №56 определение селекционно-генетических центров и селекционно-гибридных центров приведено в следующем изложении:— «Селекционно-генетический центр – организация по племенному животноводству, осуществляющая разведение высокопродуктивных чистопородных племенных животных, проведение работ по учету уровня их продуктивности и качества животноводческой продукции, в том числе посредством использования автоматических систем управления селекционно-племенной работой»;— «Селекционно-гибридный центр – вид организации по племенному животноводству, располагающей стадом чистопородных племенных животных нескольких пород, осуществляющей деятельность по выведению, совершенствованию и воспроизводству специализированных сочетающихся линий путем замкнуто го линейного разведения» [48].

Реорганизация племенных структур в соответствии с современными реалиями производства продукции свиноводства повысит эффективность селекции ввиду возможности апробации передовых научных методик.

По данным И. А. Минакова и А. Ю. Сытовой в 2019 году в Российской Федерации 68% свинины было произведено двадцатью крупными свиноводческими компаниями, что также подтверждает эффективность единых селекционных программ в рамках крупных свиноводческих предприятий [26]. В то же время состав маточного поголовья свиней в России представлен в основном импортными породами. На сегодняшний день основными разводимыми породами свиней являются: крупная белая – 53,7% от суммарного племенного маточного поголовья, йоркшир – 21,4%, ландрас – 18,9%, дюрок – 5,2%, на остальные породы приходится 0,8% [29].

Таким образом, для увеличения темпов генетического прогресса и формирования племенного ядра животных с высокими генетическими характеристиками наиболее эффективными являются крупные племенные свиноводческие предприятия, имеющие единую селекционную программу, основанную на современных методах прогноза племенной ценности.

1.2 Эволюция методологии прогноза племенной ценности животных

В рамках системы разведения животных селекционеры стремятся выбрать животных по их, так называемой, истинной племенной ценности. Однако не существует совершенного знания – мы не можем видеть гены и племенную ценность, поэтому для оценки племенной ценности должны использовать фенотипы животных [195].

В период становления племенного свиноводства отбор проводился на основании визуальной оценки фенотипических показателей свиней и выявления наиболее предпочтительных для животноводов характеристик. Основными источниками информации выступали: фенотип животного, родословная и фенотипы родственников. Несмотря на то, что отбор по фенотипу не учитывает влияния разницы в условиях содержания и кормления, по некоторым признакам

были достигнуты значительные успехи (например, по содержанию подкожного жира) [160,192].

Методология селекционного индекса, разработанная Л.Хейзелом (L.N. Hazel) на основании работ Д. Лаша (J.L. Lush) и Ф. Смита (F.H. Smith), использовавшего дискриминантную функцию Фишера для селекции растений, позволила проводить отбор сразу по нескольким признакам с учетом их генетической взаимосвязи, тем самым формируя оптимальную стратегию отбора животных и максимизируя генетический прогресс, с учетом экономической составляющей по ряду хозяйственно-полезных признаков [113,148,186,206].

Большим шагом в развитии зоотехнической науки стала разработка Чарльзом Роем Хендерсоном (C.R. Henderson) метода наилучшего линейного несмещенного прогноза. Данный метод основан на решении уравнений смешанной модели, когда результирующий признак представляется как совокупность фиксированных (например, стадо, год, сезон, пол и возраст животного и т. д.) и рандомизированных (зачастую, генетических) эффектов [119]. Метод позволяет нивелировать эффекты паратипических факторов и определить уровень влияния генотипа на проявление признака.

В матричном виде уравнение BLUP выглядит как:

$$y = Xb + Zu + e, \quad (1)$$

Наилучший линейная оценка и прогноз описывается следующей системой уравнений:

$$\begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad (2)$$

где y – вектор значений признака;

X и Z – соответствующие структурные матрицы.

b – вектор фиксированных эффектов;

u – вектор случайных генетических значений;

e – вектор остаточных значений (ошибок);

A – матрица коэффициентов родства;

Первоначальной модификацией метода BLUP была модель Sire Model (модель отца), которая применялась для оценки быков-производителей в молочном скотоводстве исходя из данных о продуктивности их дочерей. Вектор рандомизированных значений «*u*» данной модификации представляет собой генетические эффекты отцов оцениваемых животных [120].

Позже была разработана (в 1979 году) и внедрена (в 1989 году) в программы генетической оценки молочного скота другая спецификационная смешанная модель - Animal Model (модель животного), в которой рандомизированные эффекты представлены аддитивными генетическими эффектами самих животных. Также была разработана редуцированная модель Animal Model, в которой значительно сокращалось количество решаемых уравнений [118]. Модель животного позволяла оценивать всех животных, как самцов, так и самок. По мнению Paul R. Vampton именно Animal Model являлась самой подходящей моделью для использования в свиноводстве [61]. По мнению Кузнецова В. М., модель Animal Model в сравнении с Sire Model может повысить эффективность селекции на 30% [20].

Прогресс в процедурах генетических оценок часто ждал прогресса в компьютерных технологиях, поскольку разработанные методы подразумевали сложные вычисления и использование большого объема данных по животным. Размерность матрицы «*A*» соответствовала количеству исследуемых животных, и ее невозможно было инвертировать с помощью вычислительных ресурсов, доступных в то время. Ч.Р.Хендерсон разработал алгоритм построения инвертированной матрицы родословной, что позволило применять BLUP на больших массивах информации [117,203]. Также Хендерсоном была разработана модель с несколькими признаками (Multiple Trait Model), позволяющая производить прогноз племенной ценности одновременно по нескольким показателям продуктивности [122]. Неоспоримым достоинством методологии BLUP является ее гибкость, позволяющая достигнуть значительной точности, а также применять в различных областях животноводства [126].

Первое применение метода BLUP в свиноводстве осуществили G.F.S. Hudson и B.W. Kennedy. Свиньи пород йоркшир, ландрас, гемпшир и дюрок были оценены

по толщине шпика и скороспелости [129]. В последствии многие страны (США, Дания) внедрили методологию BLUP в национальные программы по селекции свиней. Многие крупные международные коммерческие компании по разведению свиней разработали собственные селекционные программы, основанные на использовании процедуры BLUP [61,150].

По сообщению Paul R. Vampton, в Великобритании сложившаяся на тот момент структура племенного свиноводства, состоящая из заводчиков, объединенных испытательными станциями, претерпела изменения в конце 1970-х годов из-за сокращения централизованного тестирования. В то же время, использование методологии BLUP оказалось эффективным для крупных свиноводческих предприятий, объединенных единой селекционной программой, имеющих большое поголовье свиней, распределенных по различным стадам. Автор отмечает: «Структура программы разведения является основным фактором, определяющим, насколько эффективно BLUP может быть применен для улучшения свиней. Хотя племенная организация вполне может иметь большую популяцию нуклеусов, она почти безусловно будет рассредоточена среди отдельных стад, размером 200–400 свиноматок. Использование BLUP для объединения информации родственников из разных стад, обеспечивает значительную гибкость, так как уже нет необходимости проводить централизованное тестирование животных и географическое положение больше не является серьезным ограничением. Размер нуклеусной популяции можно легко увеличить за счет добавления новых стад с помощью искусственного осеменения» [61].

Таким образом, именно применение метода BLUP сформировало наиболее эффективную модель племенной работы, включающую максимальное количество доступной информации о продуктивности животных и их родственников, в рамках единой селекционной программы.

G.M. Belonsky и B.W. Kennedy публикуют результаты компьютерного моделирования селекционного процесса продолжительностью 10 лет, сравнивая эффект отбор хряков и свиноматок на основе BLUP методологии с отбором по собственному фенотипу по нескольким признакам продуктивности с

наследуемостью от 0,1 до 0,6 в закрытой популяции свиней. Относительное преимущество эффекта отбора по BLUP составило 55%, а ремонт стада животными, оцененными методом BLUP, способствовал значительному увеличению генетического прогресса (от 34% до 57%) [78]. В исследованиях, проведенных А.И. Рудь и соавторами (2010), продемонстрирована высокая эффективность отбора свиноматок на основе оценок, рассчитанных методом BLUP, в противоположность собственным фенотипическим показателям по признаку многоплодия и скорости роста [30,37]. Эффективность применения метода BLUP для оценки племенной ценности свиней подтверждается во многих исследованиях, проведенных как в России, так и за рубежом [31,40,112,135,150].

Решение смешанных моделей подразумевает прогноз аддитивной генетической ценности животных, что является наиболее эффективным в контексте чистопородного разведения. Однако в свиноводстве классическими программами разведения являются программы скрещивания, основная цель которых получение эффекта гетерозиса по ряду экономических признаков. Американские ученые (L.L. Lo и др., 1997) разработали модель, в которой генетический эффект был представлен аддитивной и доминантной ценностью, что позволяет производить оценку методом BLUP помесных животных при двухпородном скрещивании, повысить точность оценки пород, разводимых в чистоте, за счет включения информации о кроссбредных животных и производить отбор с включением данных о чистопородных и помесных животных [149,156].

Развитие методов молекулярной генетики, в частности разработка метода полимеразной цепной реакции (ПЦР) в конце 80-х начале 90-х годов прошлого века, позволило идентифицировать большое количество полиморфизмов ДНК. Картирование генома и идентификация локусов количественных признаков в дальнейшем позволило накопить большую базу данных, содержащую информацию о локусах, связанных с мясными и откормочными качествами свиней, репродуктивными показателями, с показателями здоровья и устойчивостью к заболеваниям и др. [41,179]. Большинство хозяйственно-полезных признаков имеют полигенную природу, то есть детерминированы множеством генов. Локус,

аллельные изменения которого связаны с варьированием количественного признака, называют локус количественных признаков (Quantitative Trait Loci — QTL) [98]. Исследование геномных ассоциаций маркеров с проявлением хозяйственно-полезных признаков дало начало маркер-вспомогательной селекции (MAS). Основными генетическими маркерами являются полиморфизмы длины рестрикционных фрагментов, микросателлиты, полиморфизмы длины амплифицированных фрагментов, а также однонуклеотидные полиморфизмы [49,67,109].

Использование генетических маркеров для прогноза племенной ценности способствует увеличению эффективности отбора по признакам с низкой наследуемостью или отбора по признакам, измерение которых затруднительно (признаки устойчивости к болезням) или требует убоя животного (показатели качества мяса и убойные характеристики у племенных животных), а также признакам, проявление которых сцеплено с полом [109,189,202]. В то же время оценка с помощью маркеров при отборе молодых животных теоретически может способствовать сокращению генерационного интервала между поколениями [21]. Генетические маркеры – это полиморфизмы, ассоциированные с проявлением хозяйственно-полезного признака. Выделяют три типа маркеров, имеющих значение для селекции:

1. Прямые маркеры: генотип локуса мутации, которая непосредственно находится на участке гена, отвечающего за признак (казуальная мутация), то есть локусы, для которых можно генотипировать функциональный полиморфизм;
2. LD (linkage disequilibrium) маркеры: генотип локуса, находящегося в неравновесном сцеплении с функциональной мутацией.
3. LE (linkage equilibrium) маркеры: генотип локуса, находящегося в равновесном сцеплении с функциональной мутацией [167].

По сообщению Jack C.M. Dekkers для широкомасштабной селекции на уровне популяции большое значение имеют маркеры первых двух типов, в то время как LE маркеры могут быть использованы только при отборе внутри семейства [91].

Отбор с использованием информации о генетических маркерах осуществлялся различными методами. Он мог проводиться только на основании суммарного эффекта маркеров, кроме того, маркеры могли быть включены как фиксированные эффекты в уравнение BLUP или совместно с оценкой племенной ценности – в селекционный индекс [143]. При тандемном отборе, в первую очередь, отбор проводился на основе информации о маркерах, а затем по фенотипу или оценке племенной ценности BLUP. Отбор животных по информации маркеров мог проводиться в более раннем возрасте, а оценка племенной ценности BLUP в более позднем [91].

Недостатком маркер-вспомогательной селекции является тот факт, что известные QTL объясняют только часть генетической дисперсии, в то время как другие не учтенные QTL, детерминирующие признак, игнорируются. Например, полиморфизм генов, детерминирующих признак толщины жировой ткани свиней, объясняет его генетическую вариацию для каждого гена только в пределах 5% [171]. В то же время ассоциация маркеров с QTL не всегда может быть воспроизведена в разных породах и популяциях, что также ограничивает применение MAS [91,130]. По этим причинам широкого распространения и коммерческой эффективности методология маркер-вспомогательной селекции так и не достигла [21,164].

В результате секвенирования генома человека и большинства видов животных, в том числе свиней, было обнаружено, что значительная часть полиморфизмов ДНК представлена однонуклеотидными заменами [80,108,130,152]. Идентификация многочисленных SNP маркеров в геноме, разработка чипов высокой плотности, снижение стоимости генотипирования и разработка статистических методов по обработке геномных данных в начале нынешнего столетия способствовали изменению концепции прогноза племенной ценности в селекционном процессе и внедрению геномной селекции [185].

Геномная селекция – это усовершенствованная MAS селекция, в рамках которой используется очень большое количество маркеров с высокой плотностью, охватывающих весь геном. Предполагается, что эффекты маркеров объясняют

большую часть генетической изменчивости, так как, плотность маркеров позволяет охватить практически все QTL.

Впервые концепцию геномной селекции представили голландский ученый Тео Meuwissen и австралийский ученый Michael Goddard. Он предложил сравнение трех способов оценки эффектов маркеров высокой плотности и суммирования этих эффектов для получения прямой геномной ценности (DGV - direct genomic values). Метод наименьших квадратов оказался неэффективным из-за большого числа степеней свободы в модели оценки ввиду большого количества маркеров и меньшего количества зависимых переменных (фенотипов). Включение в модель эффектов маркеров только с максимальным значением давало точность оценки 0,32, что сопоставимо с прогнозом по родословной. Оценка маркерных эффектов с помощью модели BLUP имела точность 0,75, это при условии, что все маркеры объясняют равные части генетической вариации. Оценка эффектов маркеров с помощью байесовского метода, предполагающего, ненормальное распределение изменчивости маркерных эффектов, показала высокую точность, равную 0,85. Этот факт указывал на возможность использования геномного прогноза племенной ценности у животных, не имеющих потомства и фенотипических данных, а также для улучшения признаков с низкой наследуемостью [21,163].

В общем виде уравнение прогноза на основании суммирования эффектов маркеров имеет вид:

$$y_i = \mu + \sum_{j=1}^p x_{ij}\beta_j + e_i, \quad (3)$$

где y_i – фенотипическое значение i -ой особи;

μ – популяционное среднее;

p – число маркерных локусов;

x_{ij} – генотип i -ой особи по локусу j ;

β_j – эффект маркера;

e_i – остаточный (случайный) эффект среды.

Daniel Gianola (2009) указывает, что методы, предложенные Т. Meuwissen, подходят для статистической обработки данных с числом маркеров, превышающих число наблюдений, а также являются логическим развитием методологии BLUP к более расширенным спецификациям, включающих геномные данные [105].

Разработанный Т. Meuwissen метод SNPBLUP предполагает, что каждый SNP объясняет одинаковую долю изменчивости. В последствии методы байесовской регрессии были адаптированы для оценки эффектов SNP с различным распределением эффектов. Предполагалось, что некоторые SNP могут объяснять различные доли генетической дисперсии, некоторые могут иметь нулевые эффекты, а некоторые нормальное или t -распределение. Концепция байесовских методов для оценки маркерных эффектов находит широкое применение в геномном прогнозе племенной ценности. С их помощью оцениваются эффекты SNP, а также прямые генетические ценности (DGV) на основании ассоциации фенотипов и генотипов. Байесовские методы постоянно совершенствуются и представляют совокупность таких методов как BayesA, BayesB, BayesC и т.д. (т.н. Байесовский алфавит [57,95,111,137,158,190]).

В 2008 году Van Raden представил метод расчета матрицы родства, основанный на данных полногеномного генотипирования, что позволяло оценить фактические коэффициенты родства, вместо математических ожиданий, используемых в методе BLUP Animal Model. Прогноз племенной ценности с использованием геномной матрицы родства G получил название GBLUP (Genomic best linear unbiased prediction), Общая формула уравнения смешанной модели для метода GBLUP имеет вид:

$$\begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + G^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix}, \quad (4)$$

где y – вектор значений признака;

X и Z – соответствующие структурные матрицы;

G – геномная матрица отношений;

α – отношение остаточной дисперсии к генетической дисперсии

b – вектор фиксированных эффектов;

u – вектор геномных значений племенной ценности;

Вычисление матрицы G производится различными способами, но наиболее распространённый выглядит как:

$$G = \frac{MM'}{2\sum p_i(1 - p_i)}, \quad (5)$$

где M – матрица генотипов, скорректированная с учетом частоты аллелей;

p_i – частота аллелей для маркера « i » [199].

Надежность геномного прогноза племенной ценности для молодых животных увеличилась до 60%, в сравнении с прогнозом племенной ценности по родословной [199]. Также, преимуществом GBLUP являлась более простая интеграция в существующее программное обеспечение [145].

В отличие от MAS, в концепции геномной селекции не предполагается оценка статистической значимости влияния отдельного маркера на признак. Ввиду детерминации признака множеством QTL и высокой плотностью SNP-маркеров, предполагается, что каждый маркер объясняет определенную долю генетической вариации, поэтому первостепенное значение имеет аддитивное влияние всех маркеров на полигенный признак, а не статистически значимое влияние отдельных маркеров [21].

Статистические методы для геномного прогноза племенной ценности постоянно совершенствуются и дополняются как с целью нивелирования ограничений моделей, так и с целью повышения точности для различных наборов данных [105,191].

Van Raden показал, что методы суммирования маркерных эффектов для расчета племенной ценности и метод с использованием геномной матрицы родства дают сопоставимые прогнозы. В то же время геномный прогноз племенной ценности проводится в несколько этапов:

1. формирование референсной популяции из генотипированных животных, имеющих фенотипические записи (псевдофенотипы или дерегрессированные оценки племенной ценности, если проявление признака ограничено полом);
2. построение модели и оценка эффектов SNP;

3. получение геномной племенной ценности для основной популяции животных с использованием только генотипов на основании разработанной модели;
4. валидация геномных прогнозов и актуализация выборки [41,205].

Общая схема геномной селекции представлена на рисунке.



Рисунок – Общая схема геномной селекции [73]

Итальянский ученый Antonia Bianca Samorè (2016) в своем обзоре по геномной селекции свиней подчеркивает, что внедрение геномной селекции может повлиять на существующую пирамидальную структуру племенного дела в свиноводстве, в которой регистрация фенотипов и селекционная работа ведется в подавляющем масштабе на уровне нуклеусов, в то время как товарные и кроссбредные фенотипы не участвуют в селекционной схеме. Включение геномных и фенотипических данных кроссбредных животных позволит значительно увеличить эффект селекции при отборе чистопородных животных для производства кроссов, однако требует включение в модель неаддитивных эффектов генов. Преимущество геномного прогноза перед BLUP процедурой, автор видит, во-первых, в возможности получения точного прогноза для животных без фенотипических записей, или по признакам, учет которых ограничен полом или сложностью регистрации (воспроизводственные признаки, признаки устойчивости к заболеваниям, послеубойные характеристики), а также повышения точности прогноза по признакам с низкой наследуемостью. Во-вторых, в отличие от BLUP, в

котором большой вес придается индивидуальным фенотипам и записям о родственниках животных (что приводит к схожим генетическим прогнозам внутри семейства), геномный прогноз учитывает генетическую вариативность и позволяет дифференцировать прогнозы племенной ценности для родственников животных с более высокой точностью [180]. Поскольку конечной продукцией свиноводства являются помесные товарные животные, а отбор ведется только среди чистопородных животных, ряд исследователей также видят положительную сторону использования геномных данных в возможности повышения эффективности отбора чистопородных животных для производства кроссов [99,124,125,200].

Несмотря на признанную эффективность, многоступенчатые методы геномного прогноза имеют недостатки. Matias Bermann (2022) указывает на необъективность и неточность некоторых геномных прогнозов для генотипированных животных и несовместимость прогнозов для генотипированных и негенотипированных животных [66]. Andres Legarra и соавторы (2014) сообщают о таких недостатках GBLUP, как: игнорирование информации о родственниках негенотипированных животных или неточности при расчете псевдофенотипов, что может приводить к смещению оценки [145].

С целью преодоления ограничений в многоэтапном методе геномного прогноза племенной ценности был разработан одношаговый метод геномного прогноза, который объединяет в одной модели генотипированных и негенотипированных животных. Данный метод получил название одношагового геномного прогноза – ssGBLUP. Misztal с соавторами (2009) предложили способ формирования матрицы отношений H , расчет которой включал геномные отношения и данные родословных [166]. Позже ряд других авторов предложили более оптимальную концепцию вычисления комбинированной матрицы H :

$$H = \begin{bmatrix} A_{11} + A_{12}A_{22}^{-1}(G - A_{22})A_{22}^{-1}A_{21}A_{12}A_{22}^{-1}G \\ GA_{22}^{-1}A_{21} \\ G \end{bmatrix}, \quad (6)$$

а также усовершенствованный метод вычисления инверсии данной матрицы:

$$H^{-1} = \begin{bmatrix} A_{11} & A_{12} \\ A_{21} & A_{22} + G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix} = A^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix}, \quad (7)$$

где H – комбинированная матрица отношений;

G – матрица геномных отношений;

A – матрица отношений на основании родословной, подстрочные индексы 1 и 2 обозначают блоки, относящиеся к негенотипированным и генотипированным животным, соответственно [66,82,145].

Misztal и соавторы (2013) разработали алгоритм аппроксимации расчета достоверности геномного прогноза методом ssGBLUP. В виду того, что достоверность прогноза рассчитывается с помощью инверсии комбинированной матрицы отношений H , данный способ может быть трудозатратным. Расчет достоверности с помощью двух алгоритмов аппроксимации показали корреляцию с рассчитанной надежностью геномных прогнозов стандартным методом +0.99 и +0.82. Таким образом, данные алгоритмы являются эффективными для упрощения расчета достоверности методом ssGBLUP [165].

В дальнейшем метод ssGBLUP был дополнен возможностью расчета «веса» для каждого SNP в зависимости от их вклада в генетическую изменчивость признака. Изначально метод ssGBLUP предполагал «равнозначность» влияния на признак всех SNP, учитываемых в модели. Расчет вклада каждого маркера позволяет учесть неравномерное распределение эффектов QTL, что увеличивает точность геномных прогнозов племенной ценности. Данная модификация получила название wssGBLUP, (Weighted Single-Step Genomic Best Linear Unbiased Prediction) [132,193].

Многочисленные результаты исследований, в которых сравнивалась точность прогноза племенной ценности различными методами, демонстрируют более высокую надежность одношагового метода геномного прогноза ssGBLUP по сравнению с методами BLUP и GBLUP, и, в некоторых случаях, с Байесовскими методами [81,104,188].

На сегодняшний день метод ssGBLUP активно применяется в свиноводстве, является самым полным методом геномного прогноза животных и используется в

большинстве стран, апробировавших геномную селекцию. Данный метод также применяется для геномного прогноза у большинства видов сельскохозяйственных животных. Крупнейшие европейские племенные свиноводческие компании такие как, DenBred, PIC, ToPigs, используют ssGBLUP в рутинной оценке племенной ценности [54,145].

С 2009 года модель ssGBLUP включена в стандартный пакет программного обеспечения BLUPF90 [153].

Геномная селекция обладает рядом преимуществ по сравнению со статистическими методами прогноза племенной ценности, основанных на родословной. К ним относятся:

- повышение точности оценки племенных качеств молодых животных, вследствие чего возможно сокращение генерационного интервала между поколениями;
- повышение точности оценки признаков с низкой наследуемостью;
- снижение затрат на сбор фенотипических данных;
- в случае наличия фенотипов животных выступает дополнительным инструментом в увеличении точности оценки их племенной ценности.

Кроме вышеперечисленного, преимуществом от использования геномной селекции в свиноводстве является еще и возможность производить отбор молодых животных из одного помета, не имеющих данных о фенотипах. Однако точность оценок будет зависеть от размера референсной популяции, ее генетической структуры, стратегии генотипирования и регистрации фенотипических данных [180]. Выдающийся голландский ученый Kor Oldenbroek (2014) также делает заключение, что «Недостатком геномной селекции является то, что референтная популяция должна быть достаточного размера, чтобы можно было точно оценить ассоциации между генотипом и фенотипом. Кроме того, ее необходимо регулярно обновлять (добавлять новых животных), поскольку оцененные ассоциации между SNP и генами, определяющими фенотип, могут быть утрачены в результате рекомбинации и/или мутаций» [188, с.163].

С другой стороны, применение геномных методов прогноза племенной ценности несет дополнительные расходы на генотипирование, поэтому стратегия племенной работы должна быть сформирована с учетом дополнительных затрат. Эффект от включения геномных данных должен быть спрогнозирован и оценен, а стратегические решения о внедрении геномной селекции должны быть обоснованными с точки зрения релевантности. Использование методов геномной селекции накладывает дополнительные расходы и требует организации работы по идентификации и учету животных, сбору и транспортировке биоматериала, и хранению и обработке данных.

Экономическую эффективность внедрения геномной селекции в свиноводство исследовали многие ученые. Th. Tribout с соавторами (2013) продемонстрировали результаты стохастического моделирования различных сценариев селекционного процесса по двум показателям продуктивности, включающих различное количество генотипированных животных, а также негенотипированных животных, имеющих только фенотипические записи. Авторы установили, что повышение точности геномной оценки происходит с увеличением размера референсной популяции и, при возможности вложения больших инвестиций, рекомендуют увеличивать число генотипированных животных, а в случае ограниченного финансирования – увеличивать количество регистрируемых фенотипических данных [194]. Ученые Норвежского института M. Lillehammer и соавторы (2011) при стохастическом моделировании геномного отбора свиней на основе оценки материнских признаков, указывают на нелинейность увеличения точности оценки при увеличении числа генотипированных животных, что свидетельствует о необходимости детальной экономической проработки стратегии внедрения геномной селекции и оптимизации референсной популяции с учетом баланса затрат и ожидаемых результатов [147].

По мнению профессора И.Ю. Свиарева: «Мировые успешные компании, занимающиеся племенным животноводством, пришли к использованию геномной селекции постепенно, путём развития всех необходимых технологий-

предшественников, поэтому, использование геномной селекции является следствием, а не причиной конкурентоспособности» [23].

Резюмируя вышесказанное можно отметить, что для повышения темпов генетического прогресса по селекционируемым признакам, по-прежнему необходимы строгий учет и контроль фенотипической информации и родословной животных для осуществления прогноза племенной ценности с помощью решения уравнений смешанного типа. В основе современных методов геномного прогноза племенной ценности также лежит принцип построения уравнений смешанного типа, включение данных полногеномного генотипирования позволит повысить надежность прогноза племенной ценности только в том случае, когда селекционная программа основана на эффективном уравнении BLUP.

1.3 Комплексная оценка племенной ценности и селекционные цели в свиноводстве

Основной задачей селекционной работы является совершенствование массивов животных для увеличения количества и качества производимой продукции с целью максимизации прибыли, а также удовлетворения запросов общества на сельскохозяйственную продукцию. Отбор наиболее ценных животных для получения следующего поколения производится на основании оценки их племенной ценности. Однако племенная ценность животного, как правило, включает в себя комплекс характеристик животного. Задачу усложняет тот факт, что селекционируемые признаки могут быть сопряжены между собой. Поэтому оптимальная стратегия отбора по комплексу признаков должна учитывать множество различных факторов.

В практике разведения животных существуют три основные стратегии отбора животных для улучшения их по комплексу признаков:

- метод тандемной (последовательной) селекции;
- селекция по независимым уровням;
- метод селекционных индексов (селекция по зависимым признакам).

Тандемный отбор — это метод, при котором селекционируемый признак используется в качестве критерия отбора в одном или нескольких поколениях. При достижении заданного уровня признак чередуется между всеми признаками, включенными с селекционную программу, в последующих поколениях. Недостатком данной стратегии является то, что животные, в большей степени отвечающие общей цели разведения (с большим общим числом желательных генов) могут не попасть в селекционную группу, поскольку приоритет будет у тех животных, чей признак на данном этапе используется в качестве критерия отбора. В случае наличия отрицательных корреляций между признаками, улучшения, достигнутые отбором по одному признаку в предыдущих поколениях, могут быть сведены на нет корреляционными потерями в последующих поколениях. Данный метод эффективен при коротких селекционных циклах.

При отборе животных по независимым уровням устанавливаются минимальные стандарты производительности животных по каждому признаку. Любое животное, не удовлетворяющее минимальным требованиям по всем признакам, исключается из воспроизводства. Недостатком стратегии являются ситуации, когда правила выбраковки применяются жестко. В этом случае превосходная величина по одному признаку может не компенсировать незначительный недостаток по другому признаку. Животное, имеющее превосходные показатели по одному признаку, но лишь средние показатели по другому, может быть выбраковано. При использовании описанной стратегии необходимо следить за тем, чтобы в качестве критериев выбраковки использовались только те признаки, которые влияют на экономический статус стада (породы).

Селекционный индекс представляет собой метод, при котором взвешенные с учетом селекционной и экономической значимости величины признаков объединяются в единое значение индекса. Селекционная значимость устанавливается на основе вычисления наследуемости, изменчивости и сопряженности входящих в индекс признаков. Значение индекса рассчитывается для каждой особи с последующим ранжированием всех животных в соответствии

с величиной индекса. Величина индекса обычно выражается в денежном выражении генетического потенциала каждого животного по всем признакам, входящим в цель разведения.

Разработчик теории селекционного индекса Л.Хейзел (L.Hazel, 1942) представил практическое подтверждение превосходства методологии отбора по комплексной племенной ценности по сравнению с тандемным отбором и отбором по независимым уровням [116].

Для того, чтобы селекционный индекс выступал прогнозом истинной племенной ценности оцениваемой особи, он должен удовлетворять следующим основным свойствам:

1. минимизировать ошибку прогноза;
2. максимизировать корреляцию между истинной племенной ценностью животного и его суммарной оценкой по комплексу признаков;
3. максимизировать вероятность того, что из двух особей с неодинаковыми количественными значениями признаков будет отобрано то животное, которое имеет более высокую племенную ценность;
4. максимизировать среднюю истинную ценность отобранной группы животных.

Обеспечение перечисленных условий достигается при условии надежности измерения фенотипов и правильном вычислении весовых коэффициентов признаков.

Для нахождения весовых коэффициентов селекционного индекса требуется решить систему уравнений, основанных на значениях генетических и фенотипических вариантов и коварианс признаков, генетических и фенотипических корреляций, и экономической значимости каждого признака [23,169,194].

Компоненты вариантов и коварианс являются важными статистическими параметрами в линейных моделях, используемых в селекционной работе, и рассчитываются различными способами: метод дисперсионного анализа (ANOVA), квадратичная несмещенная оценка с минимальной нормой (MINQUE), метод максимального правдоподобия (ML), метод ограниченного максимального

правдоподобия (REML), и метод ограниченного максимального правдоподобия с усредненной информацией (AIREML) [126].

Понятие наследуемости признака введено J.Lush (1949) и представляет собой отношение генетической изменчивости признака к общей наблюдаемой изменчивости, что обозначается как коэффициент наследуемости h^2 [155]. Понятие коэффициента наследуемости употребляется в узком и широком смысле. В узком смысле – это отношение аддитивной генетической дисперсии к общей фенотипической дисперсии:

$$h^2 = \frac{\sigma_{G_A}^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}, \quad (8)$$

В широком смысле коэффициент наследуемости представляет собой отношение общей генетической дисперсии (включающую аддитивные и неаддитивные эффекты) к общей (фенотипической) дисперсии признака.

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}, \quad (9)$$

где h^2 – коэффициент наследуемости;

σ_G^2 – генетическая дисперсия;

$\sigma_{G_A}^2$ – аддитивная генетическая дисперсия;

σ_E^2 – средовая дисперсия.

Так как наследуются только аддитивные генетические эффекты, в чистопородном разведении принято представлять коэффициент наследуемости именно в узком смысле [51].

Коэффициент генетической корреляции представляет собой значение, характеризующее взаимосвязь признаков определяемой генетическими факторами:

$$r_{G_{1,2}} = \frac{\sigma_{G_{1,2}}}{\sqrt{\sigma_{G_1}^2 \sigma_{G_2}^2}}, \quad (10)$$

где $r_{G_{1,2}}$ – генетическая корреляция между признаками 1 и 2;

σ_G – генетическая ковариация;

σ_G^2 – генетическая дисперсия.

Экономическая значимость признака представляет собой регрессию изменения прибыли при изменении на единицу продукции (признака). Экономические коэффициенты селекционного индекса являются очень важными величинами в племенной работе и во многом определяют цели и приоритет селекции. Расчет экономических весов представляет собой математические модели, включающие кормовые и не кормовые затраты, доход от реализации продукции, а также стоимость продукции в зависимости от качественных показателей и в целом от производственной системы.

Одним из основных способов расчета экономических весов является построение биоэкономической модели, представленной как система уравнений, определяющей функцию прибыли с учетом всех селекционируемых показателей, а также переменных, характеризующих технологический процесс и определяющих доходы и производственные затраты [89]. Если биоэкономическая модель включает в себя только одно уравнение, то экономические веса могут быть рассчитаны как частные производные функции прибыли для каждого показателя относительно средних значений по популяции [174].

Ввиду сложности биоэкономической модели и большого количества требуемых исходных данных для ее построения, P.R. Amer, C.I. Ludemann, and S. Hermesch разработали принцип расчета экономической ценности на основе независимых моделей для каждого признака [58,123]. В.Е. Melton (1979) описал расчет экономических весов через максимизацию функции прибыли путем приравнивания частных производных функции к нулю и решения системы уравнений первого порядка [159]. R. Hovenier (1993) представил модель расчета экономической значимости признака с тем условием, что оптимальное значение признака находится в определенном диапазоне, выход за рамки которого влечет снижение стоимости продукции. Данная модель расчета экономических весов подходит для качественных характеристик мяса [128]. D. González-Peña и др. (2015), разработали модель интеграции показателей фертильности хряков в стратегию селекции и предложили модель расчета экономических весов признаков фертильности хряков и качества семенного материала [106]. D.F. Andrus и L.D.

McGilliard предложили способ расчета экономических коэффициентов как регрессию прибыли на показатели продуктивности [60]. Данный способ является простым в реализации, однако значения экономических коэффициентов зависят от количества и состава признаков, включенных как независимые переменные [148].

Современные программы разведения сельскохозяйственных животных, в том числе и свиней, для генетического улучшения требуют включения не только производственных и репродуктивных признаков, но и социально важных признаков (благополучие и здоровье свиней, экологические последствия производства свинины, ее полезность и вкусовые качества), зачастую, не имеющих экономического выражения. В связи с этим, Е. Kanis с соавторами (2005) представили модель для расчета весовых коэффициентов социально значимых признаков при разведении материнских линий свиней [133].

По сообщению Е.Е. Мельниковой: «Для корректировки экономических весовых коэффициентов каждого признака и самой структуры селекционного индекса необходимо обладать подробной и объективной информацией об особенностях технологического процесса в хозяйстве, основных затратах и источниках прибыли, проанализировать пути повышения рентабельности производства, учитывать условия реализации как товарной, так и племенной продукции.» [100, с.50].

Общее уравнение селекционного индекса имеет вид:

$$I = \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n, \quad (11)$$

где I – селекционный индекс;

$\beta_{1..n}$ – весовой коэффициент n -ого признака;

X_n – племенная ценность по n -ому признаку.

Система уравнений для нахождения весовых коэффициентов частного субиндекса, максимизированного по каждому признаку, имеет следующий вид:

$$\begin{cases} b_1 \sigma_{x_1}^2 + b_2 \sigma_{x_1 x_2} + b_3 \sigma_{x_1 x_3} + \dots + b_4 \sigma_{x_1 x_n} = \sigma_{G1}^2 \\ b_1 \sigma_{x_1 x_2} + b_2 \sigma_{x_2}^2 + b_3 \sigma_{x_2 x_3} + \dots + b_4 \sigma_{x_2 x_n} = \sigma_{G1G2} \\ b_1 \sigma_{x_1 x_3} + b_2 \sigma_{x_2 x_3} + b_3 \sigma_{x_3}^2 + \dots + b_4 \sigma_{x_3 x_n} = \sigma_{G1G3} \\ b_1 \sigma_{x_1 x_n} + b_2 \sigma_{x_2 x_n} + b_3 \sigma_{x_3 x_n} + \dots + b_4 \sigma_{x_4 x_n} = \sigma_{G1Gn} \end{cases}, \quad (12)$$

где $\sigma_{x_i}^2$ – фенотипическая вариация *i*-того признака;
 $\sigma_{x_i x_j}$ – фенотипическая ковариация между *i*-м и *j*-м признаками;
 $\sigma_{x_i}^2$ – генетическая вариация *i*-того признака;
 b_i – весовой коэффициент *i*-того признака.

Уравнения субиндексов рассчитываются для каждого показателя продуктивности, включенных в состав селекционного индекса:

$$\begin{aligned} I_1 &= \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \beta_n X_n \\ I_2 &= \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \beta_n X_n, \\ I_3 &= \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \beta_n X_n \\ I_n &= \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \beta_n X_n \end{aligned} \quad (13)$$

где I_n – значение субиндекса для *n*-го признака;
 β_n – весовой коэффициент *n*-ого признака;
 X_n – племенная ценность по *n*-ому признаку.

Объединение уравнений индекса племенной ценности для каждого показателя продуктивности производится с помощью коэффициентов регрессии прибыли I_i на себестоимость производства единицы I_i :

$$I_{total} = \beta_1 I_1 + \beta_2 I_2 + \beta_3 I_3 + \beta_4 I_4, \quad (14)$$

Где I_{total} – итоговое значение селекционного индекса;

I_n – уравнение субиндекса для *n*-го признака.

β_n – экономический коэффициент *n*-ого признака;

С.У. Lin (1968) описывает различные модификации уравнения селекционного индекса для разных селекционных целей и исходных наборов данных, такие как: индекс ограниченного отбора (рестрикционный индекс, направленный на изменение ряда показателей, при поддержании других показателей на определенном заданном уровне), нелинейный селекционный индекс (для включения составных показателей в линейную модель индекса путем логарифмирования их значений), индекс по коррелирующим признакам (косвенный отбор по одному показателю, с целью улучшения другого показателя за счет

генетической корреляции), а также ретроспективный индекс (определение весовых коэффициентов на основании результатов отбора) [148].

J. C. M. Dekkers и др. (1995) представили модель индекса для нелинейных функций прибыли и оптимизации весовых коэффициентов более чем на одно поколение селекционируемых животных, что позволяет определять селекционные цели в долгосрочной перспективе планирования [90].

Большим преимуществом комплексной оценки свиней посредством построения уравнения селекционного индекса является возможность включения в уравнение любых измеряемых показателей, имеющих экономическую значимость и влияющих на прибыль, получаемую от реализации продукции. Таким образом, расчет селекционного индекса позволяет контролировать генетический прогресс по всем интересующим признакам продуктивности, включенным в уравнение, и не допускать ухудшение одних показателей при улучшении других. Включение большого числа признаков в цель разведения снижает скорость улучшения отдельных признаков, но может повысить общую производительность. Программы улучшения по комплексу признакам учитывают различия в экономической ценности между признаками, различия в наследуемости, изменчивости и корреляции между признаками.

В то же время существуют некоторые ограничения, выраженные в эффективности применения индексной оценки относительно определенных экономических условий и селекционно-генетических параметров. Индекс может быть определен только в контексте заданных условий, когда вне данного контекста индексные показатели не могут быть актуализированы. Отсюда также следует невозможность сопоставления индексных значений, определенных для различных условий [68].

В начале XX века основными целевыми селекционными показателями в разведении свиней были тип, крепость, конституция, многоплодие и эффективность роста. Многие признаки оценивались субъективно и представляли собой визуальную оценку конституционных особенностей животных. В последствии, с развитием индексной селекции все признаки были

стандартизированы и адаптированы для включения в уравнение селекционного индекса. Процесс поиска продуктивных показателей животных, имеющих экономическое значение, а также совершенствование методик по их расчету продолжается до сих пор. Гибкость индексной селекции позволяет разрабатывать уравнения индексов с учетом изменяющихся селекционных целей [115]

На современном этапе развития свиноводства селекционные цели включают генетическое совершенствование большого числа признаков у животных.

Одним из важнейших признаков свиней является многоплодие. Он рассчитывается как общее количество рожденных поросят в помете или как количество живых поросят в помете. Внедрение технологии BLUP позволило увеличить темпы генетического прогресса материнских линий по данному показателю в два раза [160]. Lundeheim N. и др. (2013) поднимает вопрос о том, какие именно поросята должны быть включены в показатель количества рожденных живых поросят, в зависимости от уровня их индивидуального развития и срока жизни после опороса. Автор подчеркивает, что для регистрации данного признака необходимы четкие экономические и технологические критерии, от которых зависит эффективность селекционной работы [189]. По сообщению Repeto R.O. (2020), многоплодие является «составным», низконаследуемым признаком, зависящим от многих морфологических показателей, таких как скорость овуляции, вместимость матки и выживаемость эмбрионов. Сложное взаимодействие этих факторов затрудняет эффективный отбор по данному показателю. Кроме этого, улучшение данного признака отрицательно коррелирует с однородностью поросят по живой массе при рождении, что приводит к увеличению смертности поросят [177].

Рудь А.И. с соавт. (2010) указывают на показатель многоплодия, как наиболее экономически значимого признака продуктивности, обеспечивающего окупаемость содержания свиноматки. Авторы установили, что затраты на содержание свиноматки при многоплодии в 12 поросят окупятся после 2-го опороса, в то время как при многоплодии в 10 и 8 поросят, после 3-го и 7-го опороса, соответственно. Однако, оценка экономической эффективности свиноматки только на основании

многоплодия не является содержательной и должна включать оценку продуктивного долголетия, а повышенная выбраковка высокопродуктивных свиноматок может нивелировать экономический эффект по данному показателю [36].

Ряд авторов также указывают на наличие отрицательной генетической корреляции между размером помета и другими важными признаками, такими как крупноплодность, скорость роста и сохранность поросят [25,74,209]. По сообщению EM Baxter и др. (2013), увеличение количества поросят в помете может негативно сказаться на уровне благополучия животных, а также повлечь дополнительные технологические расходы на организацию содержания подсосных поросят ввиду нехватки количества функциональных сосков свиноматки [62]. Это подтверждает А.И. Рудь, указывая на необходимость селекции с целью увеличения количества функциональных сосков [13]. По мнению Earnhardt-San A.L. и соавторов (2023), селекция на увеличение количества приплода не будет экономически эффективной без селекции на увеличение количества сосков свиноматки. Поскольку существует положительная корреляция между общим количеством сосков и количеством нефункциональных сосков, это в свою очередь, создает необходимость рассматривать в качестве критерия селекции именно увеличение количества функциональных сосков свиноматки [97]. Данный факт подтверждается в исследованиях A.L. Earnhardt (2013) и N. Lundeheim (2019). Однако по результатам исследования Helena Chalkias не выявлено значительной генетической корреляции между общим количеством сосков и многоплодием [79]. В результате исследования генов-кандидатов было обнаружено статистически значимое влияние генов рецептора эстрогена ESR1 и рецептора пролактина PRLR на многоплодие свиней [189].

Показатель многоплодия включен в селекционные программы большинства стран и представляет собой важный экономический показатель. Однако селекция на увеличение размера помета должна проводиться с учетом других коррелирующих показателей.

В основном, в цели разведения включены признаки, повышающие доход от производства продукции. Однако также существуют признаки, генетическое улучшение которых минимизирует затраты. Главным из таких признаков является эффективность кормления. Зачастую, эффективность кормления определяется с помощью показателей, рассчитанных как общее потребление корма, прирост живой массы на единицу энергии корма (конверсия корма) или как разница между фактическим и прогнозируемым потреблением корма (остаточное потребление корма). Индивидуальное измерение конверсии корма было достаточно трудозатратным процессом, однако разработка и внедрение автоматических кормовых станций (фидлотов) позволило значительно упростить регистрацию данного признака и проводить тестирование на большом поголовье [4]. Полногеномный анализ ассоциаций позволил выявить 410 локусов количественных признаков, детерминирующих показатель конверсии корма, а также 2 гена-кандидата (MC4R и HMGGA1) [88].

J. W. M. Merks отмечает, что в условиях постоянно меняющегося рынка и запросов потребителей, селекционные цели должны расширяться добавлением новых признаков, отвечающих современному уровню развития свиноводства и запросам общества. Развитие статистических методов обработки данных, геномных технологий, а также систем управления производством позволяет регистрировать и обрабатывать значительный объем данных, способствующий сбалансированному генетическому прогрессу [161].

Важными экономическими показателями при разведении свиней являются выравненность поросят по живой массе и средний вес поросенка в помете. Данные показатели влияют на скорость роста и сохранность поросят. Однородность гнезда выражается как среднеквадратическое отклонение или коэффициент вариации массы поросят в помете. Расчет данного показателя требует индивидуального взвешивания поросят при рождении, но в то же время при большой вариативности живой массы поросят применяются технологические процедуры выравнивания помета (cross-fostering), которые требуют дополнительных трудозатрат и являются дополнительным источником стресса для молодых животных [76,77,198]. По

данным исследования L.H. Damgaard (2003), генетическая корреляция однородности гнезда при рождении с долей мертвых поросят во время подсосного периода и со средней массой поросят в помете составила +0,25 и -0,31, соответственно [87]. По сообщению J.G.M. Wientjes (2012) показатели однородности гнезда и крупноплодности связаны со смертностью поросят до отъема [204].

Начиная с конца 70-х годов прошлого века в западных странах в селекционные программы активно внедряются показатели качества мяса, изучаются их корреляции и наследуемость, исследуются гены-кандидаты, детерминирующие качественные показатели мяса для включения их в селекционные программы [157]. Была выявлена неблагоприятная корреляция между качественными показателями мяса и валовым количеством производимого мяса [187]. Качественные показатели мяса такие как цвет, pH, влагоудерживающая способность, мраморность, нежность, а также различные дефекты: PSE (бледное, мягкое, расслаивающееся мясо) и DFD (темное, упругое, сухое мясо), FE - красновато-розовое, твердое, экссудативное мясо), кислое мясо (AM) являются важными экономическими показателями, напрямую влияющие на реализацию продукции [175].

Birgitta Malmfors и др. (1980) в своем исследовании выявили негативную связь между качественным показателем цвета мяса и показателями скорости роста, конверсии корма и толщины шпика. В то же время авторами было установлено, что включение признака цвета мяса в селекционный индекс позволяет контролировать данный признак на приемлемом уровне без потери генетического прогресса по другим показателям [157].

Интенсификация производственных процессов оказывает влияние на показатели стресса у животных. Существенное снижение возраста отъема поросят до 28 дней, следствием которого является резкое изменение рациона и социальных факторов, значительно увеличили факторы стресса у молодых животных, что привело к нарушениям роста и развития, а также физиологическим изменениям желудочно-кишечного тракта [172]. Было установлено, что качественные показатели мяса тесно связаны со стрессоустойчивостью, которая зависит от

чувствительности к галатону. Выявлен аллель, детерминирующий чувствительность к галатону HAL, а также аллель RN, влияющий на качество мяса вследствие изменения уровня гликогена в мышцах и определяющий уровень рН мяса [19,183]. Также обнаружено влияния гена RYR1 на стрессоустойчивость, мутация в этом гене ведет к появлению злокачественного гипертермического синдрома. Обязательное генотипирование по RYR1 гену включено в селекционные программы разведения свиней многих стран [45,47].

На сегодняшний день в Российской Федерации биохимические показатели качества мяса редко включают в селекционные программы. Основными качественными показателями мяса остаются толщина подкожного жира и площадь «мышечного глазка» (диаметр длиннейшей мышцы спины). Толщина подкожного жира измеряется в миллиметрах в трех различных точках (P1 - на уровне 6-7 спинных позвонков, P2 – на уровне 10-11 ребер, P3 – на уровне последнего ребра). Содержание подкожного жира долгое время оставалось послеубойным признаком, пока повсеместное распространение не получила технология ультразвукового измерения состава тела, получившая широкое применение в свиноводстве и позволяющая измерять показатели толщины подкожного жира и длиннейшей мышца спины без убоя животного [207].

Длительная племенная работа на уменьшение подкожного жира оказала негативное влияние на показатель внутримышечного содержания жира. Данный показатель имеет высокую наследуемость ($h^2 = 0,4-0,7$) и определяет нежность, вкус и мраморность мяса, а также имеет большое значение для технологической обработки мясных продуктов [171].

Селекция, направленная исключительно на повышение признаков продуктивности, имела негативные последствия для состояния здоровья животных и появлению физиологических, поведенческих и иммунологических патологий [176,196]. Ухудшение здоровья и физиологического состояния животных имеет прямое влияние и на количество и качество произведенной продукции, что в конечном счете сказывается на рентабельности производства и получаемой прибыли. В последнее время уделяется внимание показателям здоровья и

благополучия животных, а также резистентности и толерантности к патогенам, исследуется возможность включения этих признаков в селекционные программы [110,138].

Количество признаков формирующие селекционные цели в мировой практике постоянно расширяется. В последние десятилетия селекционеры ведут работу над расширением племенной работы по признакам пожизненной продуктивности [84], терморегулирующей способности [107], темперамента и отсутствия повреждающего поведения [78], фертильности хряков [101,209], здоровья и благополучия животных [144,162].

Научные знания, обеспечивающие прогресс в селекции свиней, постоянно дополняются. Расширяющиеся селекционные цели разведения затрагивает все большее количество аспектов и признаков продуктивности. Комплексная оценка племенной ценности, основанная на современных методиках, включающая последние достижения статистики и генетики позволяет проводить оптимальную племенную работу с учетом постоянно меняющихся условий рынка, запросов потребителей, экономической составляющей производства, а также благополучия животных. Поэтому в современной селекционной работе необходимо использовать передовые разработки и опыт мировых ученых и селекционеров для комплексного и всестороннего развития отрасли, обеспечения населения качественной продукцией свиноводства, конкурентоспособности отечественных производителей свинины, а также продовольственной безопасности страны.

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Формирование исходного массива информации

Материалом для исследования послужили записи о продуктивности свиней породы йоркшир и ландрас, принадлежащих ООО «Уфимский селекционно-гибридный центр» (г. Уфа, Республика Башкортостан). Была сформирована база данных, включающая следующую информацию о животных: инвентарный номер, пол, дата рождения, отец, мать, дата бонитировки, масса при бонитировке, масса при рождении, дата выбытия, ферма, на которой родилось животное, ферма, где содержалось животное. Для свиноматок также была представлена информация о дате опороса, количестве рожденных живых поросят, массе гнезда, ферме, на которой зарегистрирован опорос.

Анализ проводился по четырем показателям продуктивности: количеству рожденных живых поросят, гол. (NBA - the number of piglets born alive), средней массе поросенка в помете, г. (ABW - average piglet weight in the litter), скорости роста живой массы от рождения до достижения 100 кг, г/сут (ADWG - average daily weight gain until reaching 100 kg) и толщине шпика между 10 и 11 ребром, мм (BF - backfat thickness over 10–11 ribs). Средняя масса поросенка в помете рассчитывалась как:

$$ABW = \frac{WT}{n}, \quad (2.1)$$

где WT – общая масса живых поросят в помете;

n – количество живых поросят в помете.

Среднесуточный прирост рассчитывался по формуле:

$$ADWG = \frac{100}{Age}, \quad (2.2)$$

где $ADWG$ – среднесуточный прирост;

Age – возраст достижения массы 100 кг.

Толщина шпика измерялась с помощью УЗИ сканера Sono V9.

2.2 Логический контроль и фильтрация данных

Логический контроль исходных данных направлен на элиминацию неправильных и ошибочных значений, с целью исключения смещения модели и получения недостоверных результатов. Аномально высокие или низкие значения (т.н. «выбросы») оказывают влияние на результаты расчета статистических показателей и компонентов дисперсий, поэтому предварительная фильтрация исходных данных необходима для получения корректных результатов [28].

В нашем исследовании фильтрация данных проводилась на основании правила «трех сигм» - исключались животные, имеющие значения, выходящие за рамки интервала больше или меньше трех среднеквадратических отклонений по каждому анализируемому признаку продуктивности. Фильтрация проводилась по следующим показателям: живая масса при бонитировке, масса при рождении, количество рожденных живых поросят, крупноплодность, среднесуточный прирост и толщина шпика.

Логический контроль показателей «возраст бонитировки» и «возраст первого опороса» осуществлялся с помощью исключения записей, выходящих за рамки установленного диапазона. Для возраста бонитировки: 140–190 дней, для возраста первого опороса – 200–450 дней.

Для анализа репродуктивных признаков свиноматок были составлены последовательности событий, характеризующие производственный цикл свиноматки: осеменение – подтверждение супоросности - опорос – отъем. Исключались данные с отсутствующими записями об опоросе, либо имеющие более одного опороса в рамках одного производственного цикла.

Родословная была составлена на основании записей об отце и матери каждого животного. Логический контроль родословной на наличие циклов и аномалий проводился с помощью пакета *kinship2* языка программирования *R*.

2.3 Генотипирование и обработка геномных данных свиней

Для полногеномного генотипирования использовался чип GGP Porcine HD Array на 50915 однонуклеотидных полиморфизмов (SNP). Были генотипированы 5689 свиноматок и 183 хряка породы йоркшир, 1539 свиноматок и 194 хряка породы ландрас. Контроль качества генотипирования осуществлялся по показателям GenCall score (GC score, метрика, характеризующая качество генотипирования) и Call Rate (доля успешно определенных SNP). Определение породности осуществлялось методом анализа главных компонент (PCA). Для проведения PCA использовались SNP, которые встречаются у всех животных с наличием генотипа.

После фильтрации данных для подтверждения породности методом PCA было определено 608 SNP. Для более точной классификации породности генотипов был разработан дополнительный алгоритм, который рассчитывает процент вероятности принадлежности генотипа к каждой из пород. Этот алгоритм основан на оценке позиции генотипа в пространстве PCA относительно границ кластеров для каждой породы. Подтверждение происхождения генотипированных животных при наличии генотипированных предков осуществлялось на основании SNP, частота минорного аллеля которых была не менее 45%. При этом частота встречаемости SNP анализировалась внутри каждой породы отдельно, что позволяло учитывать генетические особенности каждой породы и повысить информативность выбранных маркеров. Перечень SNP определялся индивидуально для каждой породы, что обеспечивало более точное соответствие генетических маркеров специфическим характеристикам пород. В итоге, для подтверждения происхождения было выбрано 997 SNP для породы йоркшир и 1040 SNP для породы ландрас. Таким образом, для всех генотипированных животных была подтверждена принадлежность к указанной породе и подтверждено происхождение.

2.4 Формирование модели прогноза племенной ценности свиней

При формировании модели прогноза племенной ценности свиней был применен математический аппарат построения и анализа уравнений смешанного

типа, разработанный Ч.Р. Хендерсоном (1984,1986). Уравнения модели содержали в своем составе различные комбинации классификационных и регрессионных факторов. Для признаков многоплодия и крупноплодности:

- ферма-год-сезон рождения;
- ферма-год-месяц рождения;
- ферма-год-неделя рождения;
- ферма-год-сезон опороса;
- ферма-год-месяц опороса;
- номер опороса;
- номер опороса матери, в котором родилось животное;
- количество сибсов в помете, в котором родилось животное;
- возраст опороса;
- возраст первого опороса.

Для показателей скорости роста и толщины шпика:

- ферма-год-сезон рождения;
- ферма-год-месяц рождения;
- ферма-год-неделя рождения;
- пол;
- номер опороса матери, в котором родилось животное;
- количество поросят в опоросе, в который родилось животное.

Определение достоверности влияния факторов на разнообразие селекционных признаков осуществлялось с помощью многофакторного дисперсионного анализа (ANOVA - *Analysis Of Variance*). Данный метод основан на построении линейной модели вида:

$$Y_{ij} = \mu + A_i + B_j + e_{ij}, \quad (2.3)$$

где Y_{ij} – зависимая переменная;

μ – общее среднее значение;

A_i – эффект i -го уровня фактора А;

B_j – эффект j -го уровня фактора В;

e_{ij} – остаточный эффект модели.

Метод позволяет определить долю изменчивости зависимой переменной, объясненной факторами, с помощью разложения общей суммы квадратов на суммы квадратов для каждого фактора и остаточные (ошибочные) суммы квадратов. Модель для двух условных факторов (фактор А и фактор В) имеет следующий вид:

$$SST = SSM_A + SSM_B + SSE, \quad (2.4)$$

где SST – общая сумма квадратов;

SSM_A – сумма квадратов фактора А;

SSM_B – сумма квадратов фактора В;

SSE – остаточные (ошибочные) суммы квадратов.

Отношение суммы квадратов, объясняемое каждым фактором к остаточной сумме квадратов, определялось с помощью F - критерия:

$$F = \frac{SSM_i}{MSE}, \quad (2.5)$$

где F – значение критерия Фишера;

SSM_i – средний квадрат i -ого фактора;

MSE – средний квадрат остатка.

Если вычисленные F -значения превышали критическое значение F -критерия, то нулевая гипотеза о равенстве средних между группами отвергалась, и принималась альтернативная гипотеза о статистической значимости фактора или взаимодействия между факторами. Факторы, у которых F -значение не превышало критического значения F -критерия ($p > 0,05$), исключались из уравнения.

Сила влияния факторов рассчитывалась как отношение суммы квадратов, объясняемой фактором, к общей сумме квадратов:

$$\eta^2 = \frac{SSM_i}{SST}, \quad (2.6)$$

где η^2 – метрика, характеризующая силу влияния фактора.

Показатель η^2 представляет собой долю дисперсии, детерминируемую влиянием фактора по отношению к общей наблюдаемой дисперсии.

Проверка факторов на мультиколлинеарность производилась с помощью V критерия Крамера для классификационных факторов и коэффициента корреляции Пирсона для регрессионных факторов.

2.5 Расчет селекционно-генетических параметров в популяции свиней

Определение величин селекционно-генетических параметров осуществлялось в соответствии с базовыми положениями генетики количественных признаков [126]. Оценивались следующие параметры:

– *среднее значение признака:*

$$\mu = \frac{\sum_1^n X_i}{n}, \quad (2.7)$$

где μ – среднее значение признака;

X_i – значение признака у i -го животного;

n – количество животных.

– *фенотипическая вариация:*

$$\delta_x^2 = \frac{\sum[(X_i - \mu)^2]}{df}, \quad (2.8)$$

где δ_x^2 – вариация признака;

df – число степеней свободы.

– *фенотипическая ковариация:*

$$\delta_{XY} = \frac{\sum(X_i - \mu_X)(Y_i - \mu_Y)}{df}, \quad (2.9)$$

где δ_{XY} – фенотипическая ковариация между признаками X и Y ;

Генетические вариации и ковариации, коэффициенты корреляции рассчитывались с помощью модуля AIREML программного пакета BLUPF90, на основании построенной модели смешанного типа.

– *коэффициент фенотипической и генетической корреляции:*

$$r_{XY} = \frac{\delta_{XY}}{\sqrt{\delta_X^2 \delta_Y^2}}, \quad (2.10)$$

где r_{XY} – коэффициент корреляции между признаками;

δ_X^2 – вариация признака X ;

δ_Y^2 – варианса признака Y .

– коэффициент наследуемости:

$$h^2 = \frac{\delta_{G_A}^2}{\delta_G^2 + \delta_E^2}, \quad (2.11)$$

где h^2 – коэффициент наследуемости признака;

$\delta_{G_A}^2$ – аддитивная генетическая варианса;

δ_G^2 – генетическая варианса;

δ_E^2 – остаточная варианса.

2.6 Прогноз племенной ценности животных методом BLUP AM

На основании построенных уравнений смешанной модели был осуществлен прогноз племенной ценности методом BLUP AM по показателям многоплодия, крупноплодности, скорости роста и толщине шпика. В общем виде уравнение BLUP AM имеет вид:

$$y = Xb + Za + e, \quad (2.12)$$

где y – вектор значений признака;

b – вектор фиксированных эффектов;

a – вектор генетических значений;

e – вектор остаточных значений (ошибок);

X и Z – соответствующие структурные матрицы.

В матричном виде уравнение смешанной модели представляет собой:

$$\begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad (2.13)$$

где A – матрица родства, основанная на родословной;

$\alpha = \frac{\delta_e^2}{\delta_{G_A}^2}$ – отношение остаточной вариансы к аддитивной генетической

вариансе;

Диагональные элементы матрицы A равны $(1+F_i)$ (где F_i — это коэффициент инбридинга i -го животного). Внедиагональные элементы равны числителю коэффициента родства Райта: $\sum(0,5^n(1+f_a))$ (где n - число путей, связывающих

родственных животных через общего предка; f_a - коэффициент инбридинга общего предка) [71].

Решения для b и u рассчитывались следующим образом:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad (2.14)$$

Варианса ошибки прогноза (PEV - Prediction Error Variance) вычислялась по формуле:

$$PEV = C_{22}\delta_e^2, \quad (2.15)$$

где C_{22} – соответствующий диагональный элемент матрицы $[Z'Z + A^{-1}\alpha]^{-1}$

Формула для расчета стандартной ошибки прогноза (SEP - Standard Error Prediction):

$$SEP = \sqrt{PEV}, \quad (2.16)$$

Расчета достоверности (надежности) прогноза (REL - Reliability) определяли как:

$$REL = 1 - \frac{PEV}{\delta_{G_A}^2}, \quad (2.17)$$

2.7 Прогноз племенной ценности животных методом ssGBLUP

Геномный прогноз племенной ценности методом ssGBLUP осуществляется за один шаг расчета одновременно для генотипированных и негенотипированных животных с использованием комбинированной матрицы родства H , основанной на данных о родословной и геномных данных.

В общем виде уравнение ssGBLUP представлено как:

$$y = Xb + Zu + e, \quad (2.18)$$

где y – вектор значений признака;

b – вектор фиксированных эффектов;

u – вектор геномных значений;

e – вектор остаточных значений (ошибок);

X и Z – соответствующие структурные матрицы.

В матричном виде уравнение смешанной модели имеет вид:

$$\begin{bmatrix} X'XX'Z \\ Z'XZ'Z + H^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}, \quad (2.19)$$

где H^{-1} – инверсия комбинированной матрицы родства, расчет которой был выполнен как:

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix}, \quad (2.20)$$

где G – матрица геномного родства;

A – матрица родства на основании родословной,

A_{22} – матрица родства генотипированных животных, основанная на данных о родословной [66,82,145].

Матрица G была определена в соответствии с формулой:

$$G = \frac{MM'}{2\sum p_i(1 - p_i)}, \quad (2.21)$$

где M – матрица генотипов, скорректированная с учетом частоты аллелей;

p_i – частота аллелей для i -го маркера [199].

Нахождение решений для векторов « b » и « u », вычисление стандартной ошибки и достоверности прогноза выполнялись аналогично методу BLUP AM.

2.8 Построение селекционного индекса племенной ценности животных

Комплексная оценка племенной ценности свиней осуществлялась путем разработки уравнений для построения селекционного индекса на основе рассчитанных селекционно-генетических параметров и экономических весов признаков.

В общем виде уравнение селекционного индекса представлено как:

$$I = \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n, \quad (2.22)$$

где I – селекционный индекс совокупной племенной ценности животного;

β_n – соответствующие весовые коэффициенты отдельных селекционных признаков;

X_n – оценка племенной ценности животного по отдельному признаку.

Для нахождения весовых коэффициентов необходимо решить систему уравнений, которая в общем виде представлена как:

$$b = P^{-1}Ga, \quad (2.23)$$

где b – вектор весовых коэффициентов;
 P – матрица фенотипических (ко)варианс;
 G – матрица генетических (ко)варианс;
 a – вектор экономических коэффициентов [85,197].

Экономические коэффициенты селекционного индекса представляют собой регрессию прибыли, получаемую от реализации продукции при изменении каждого признака на единицу. Экономические коэффициенты были рассчитаны на основании субмоделей, которые были определены для каждого признака продуктивности отдельно [58].

Экономический коэффициент для скорости рассчитывали по формуле:

$$ADWG_E = \frac{\mu_{AGE}}{\mu_{ADWG} * C_F}, \quad (2.24)$$

где $ADWG_E$ – экономический коэффициент показателя скорости роста;
 μ_{AGE} – средний убойный возраст;
 μ_{ADWG} – средняя скорость роста;
 C_F – затраты на прирост 1 кг живой массы.

Экономический коэффициент для толщины шпика был определен как:

$$BF_E = \frac{Coast_1 - Coast_3}{ABF_1 - ABF_3}, \quad (2.25)$$

где BF_E – экономический коэффициент показателя скорости роста;
 $Coast_1$ – цена туши 1-го сорта, руб.;
 $Coast_3$ – цена туши 3-го сорта, руб.;
 ABF_1 – средняя толщина шпика в тушах 1-го сорта;
 ABF_3 – средняя толщина шпика в тушах 3-го сорта.

Для многоплодия и крупноплодности экономические коэффициенты были вычислены с помощью уравнения линейной регрессии, в котором независимые переменные были представлены показателями многоплодия и крупноплодности. Зависимая переменная была представлена как стоимость всех животных из одного помета при бонитировке в живом весе.

Уравнение линейной регрессии имело следующий вид:

$$m * (p - c) = const + \beta_1 NBA + \beta_2 ABW, \quad (2.26)$$

где m – живая масса животных из одного помета при бонитировке;

p – реализационная стоимость животных за кг живой массы;

c – расходы на выращивание за кг живой массы;

β_n – соответствующий весовой коэффициент.

NBA – количество поросят в опоросе;

ABW – значение крупноплодности поросят из одного помета.

Обработка и анализ данных производились с помощью языка программирования Python. Прогноз племенной ценности методом BLUP AM и ssGBLUP осуществлялся с помощью программного пакета BLUPF90.

Исследование проводилось в соответствии с поставленными задачами по следующей схеме (рисунок 1):



Рисунок 1 – Общая схема исследований

3 РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Характеристика сформированной базы данных пород свиней

Сформированная база данных после логического контроля и проверки родословных была представлена записями о продуктивности и сведениями родословной свиней породы йоркшир и ландрас, рожденных с 2018 по 2024 год и составляющих 11 поколений животных. Общее количество особей в родословной в породе йоркшир составило 12704 хряка и 103296 свиноматок, в породе ландрас - 7603 хряка и 26192 свиноматки. Фенотипические записи по данным опросов для породы йоркшир составили 31051 по многоплодию и 7037 по крупноплодности. Для породы ландрас количество фенотипических показателей опороса составило 6073 для многоплодия и 1303 для крупноплодности. Показатели среднесуточного прироста были представлены 15611 записями для породы йоркшир и 2457 – для породы ландрас. Анализ толщины шпика проводился по 17609 записям для породы йоркшир и 2984 записям для породы ландрас.

Показатели многоплодия, крупноплодности, скорости роста и толщины шпика были выбраны для прогноза совокупной племенной ценности, как имеющие большое экономическое значение для производства продукции свиноводства.

Признаки многоплодия и крупноплодности напрямую связаны с количеством получаемых животных, а также валовым объемом производимой свинины. Животные с высокими характеристиками скорости роста более предпочтительны для хозяйств, поскольку раньше включаются в систему воспроизводства и производства животноводческой продукции (время достижения ими убойной массы оказывает прямое влияние на затраты, связанные с содержанием и откормом животных). Толщина шпика является важным экономическим показателем качества туши, от которого зависят показатели убойного выхода, морфологический состав окорока и физико-химические свойства мяса у свиней [8,35,42]. Селекция по выбранным показателям направлена на повышение рентабельности производства как чистопородных животных отцовских и материнских пород, так и производства гибридов первого поколения.

Характеристика фенотипических записей и популяционные параметры по признакам многоплодия, крупноплодности, скорости роста и толщине шпика в исследуемых породах представлена в таблицах 1-2.

Таблица 1 – Характеристика массива данных о продуктивности свиноматок породы йоркшир (за весь период исследования)

Признак	Количество животных	Число записей	Среднее значение ± ошибка	Стандартное отклонение
Многоплодие, гол	12991	31051	17,42±0,053	4,77
Крупноплодность, г	4908	7037	1242,31±4,876	208,76
Скорость роста, г	15611	15611	602,88±1,120	71,39
Толщина шпика, мм	17609	17609	7,48±0,020	1,40

Таблица 2 – Характеристика массива данных о продуктивности свиноматок породы ландрас (за весь период исследования)

Признак	Количество животных	Число записей	Среднее значение ± ошибка	Стандартное отклонение
Многоплодие, гол	2564	6073	16,42±0,115	4,59
Крупноплодность, г	925	1303	1250,98±11,160	205,55
Скорость роста, г	2457	2457	680,50±3,205	81,08
Толщина шпика, мм	2984	2984	7,31±0,057	1,59

Как видно из представленных таблиц, свиньи породы йоркшир характеризовались более высокими показателями многоплодия, чем свиньи породы ландрас. В то же время свиньи породы ландрас превосходили йоркширов по показателям толщины шпика и среднесуточному приросту. По признаку крупноплодности между породами не выявлено достоверных различий. Распределения признаков для каждой из пород представлены на рисунках 2-5.

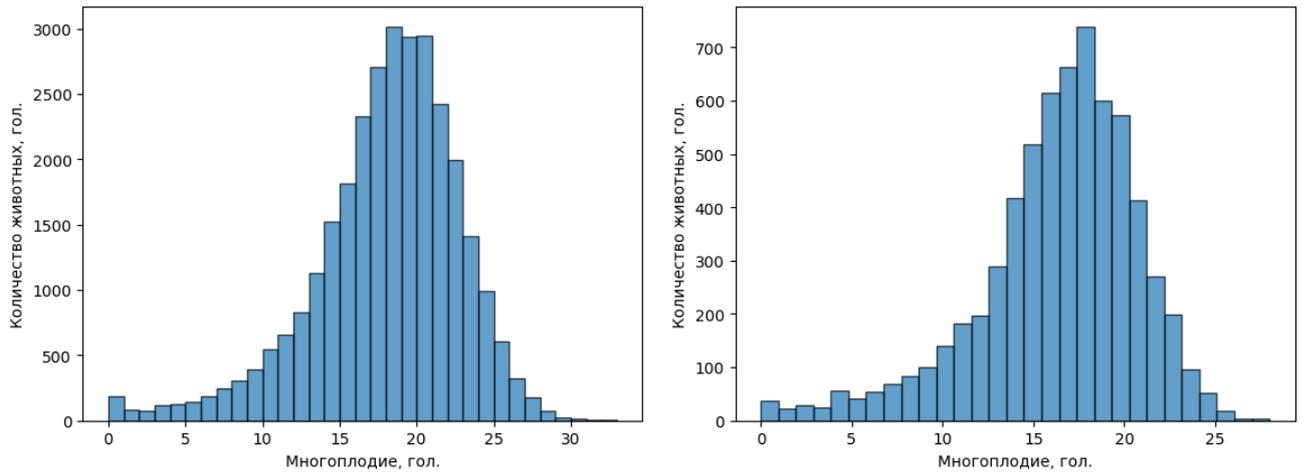


Рисунок 2 – Распределение свиней по признаку многоплодия
Примечание – Здесь и далее порода йоркшир – слева, ландрас – справа

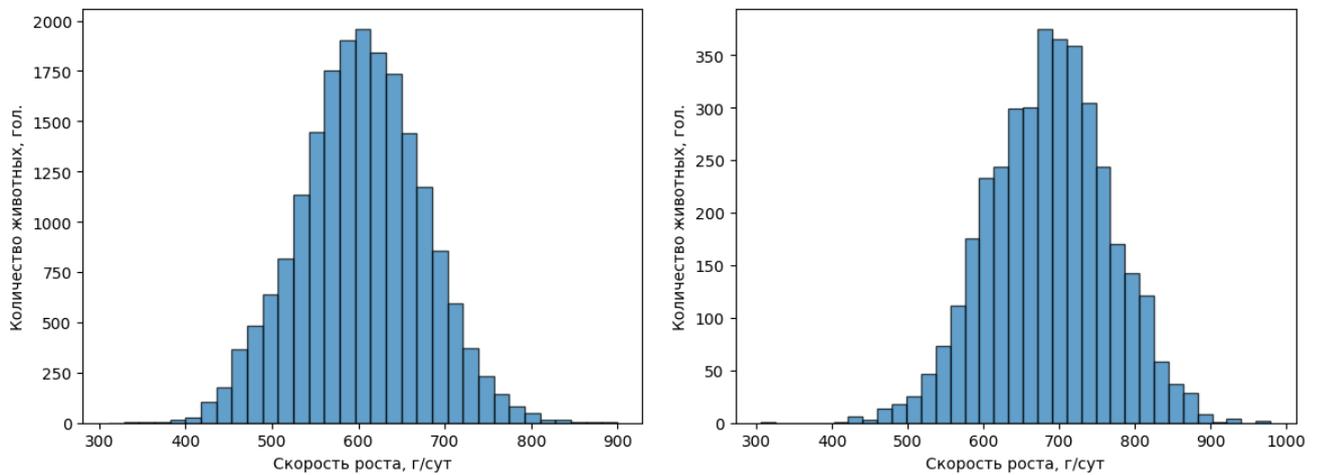


Рисунок 3 – Распределение свиней по признаку скорости роста

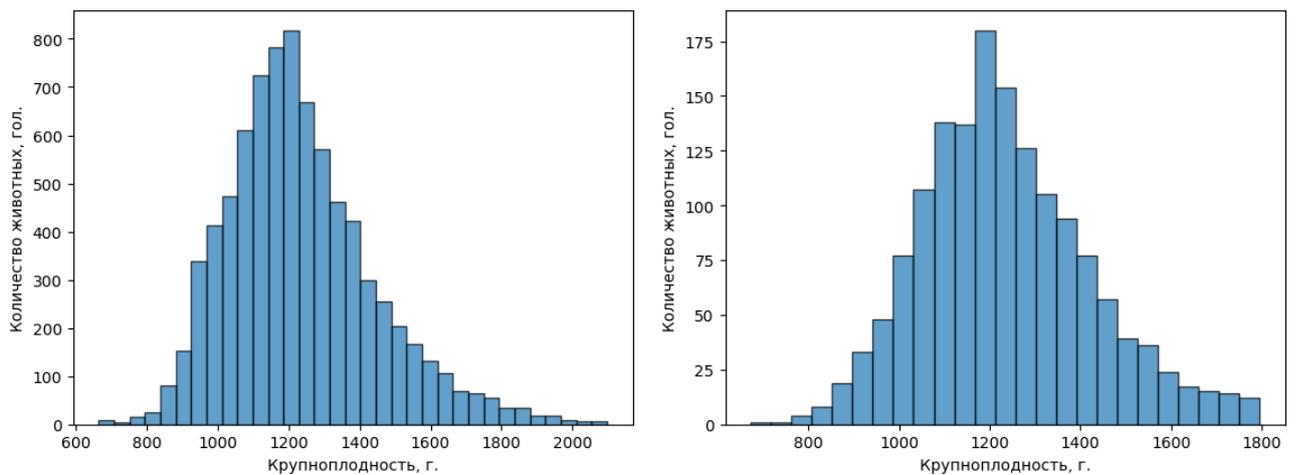


Рисунок 4 – Распределение свиней по признаку крупноплодности

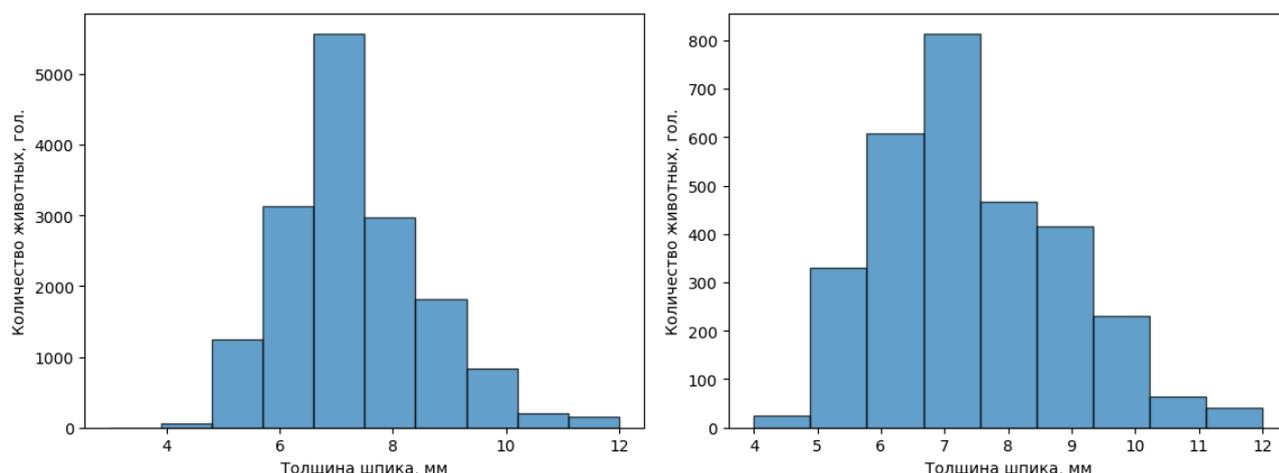


Рисунок 5 – Распределение свиней по признаку толщины шпика

Проверка нормальности распределения данных осуществлялась с помощью расчета коэффициента асимметрии и эксцесса. Коэффициенты асимметрии варьировались в диапазоне от 0,01 до 0,86 (по модулю) для всех признаков продуктивности в породе йоркшир и от 0,02 до 0,84 – в породе ландрас. Было выявлено незначительное смещение распределения для признаков многоплодия, крупноплодности и толщины шпика. Разброс коэффициентов эксцесса был в диапазоне от 0,08 до 1,27 для породы йоркшир и от 0,01 до 1,61 – в породе ландрас. Таким образом, установлено, что распределение по всем показателям продуктивности является близким к нормальному, так как коэффициенты эксцесса не превышали значение, равное двум [53].

Для осуществления геномного прогноза племенной ценности свиней были генотипированы 5689 свиноматок и 183 хряка породы йоркшир, а также 1539 свиноматок и 194 хряка породы ландрас. После анализа качества данных полногеномного генотипирования количество генотипов составило для породы йоркшир 4593 свиноматки и 113 хряков, для породы ландрас – 1262 свиноматки и 98 хряков. Распределение показателей качества генотипирования представлено на рисунке 6.

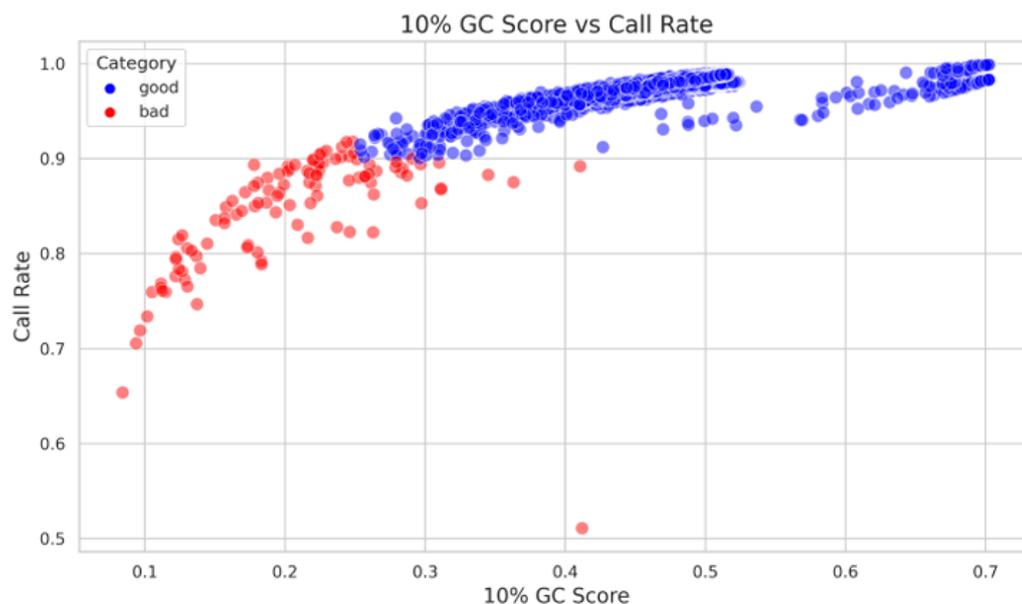


Рисунок 6 – Распределение показателей качества генотипирования животных

3.2 Формирование модели прогноза племенной ценности животных

Основной целью формирования статистической модели для прогноза племенной ценности животных является устранение влияния паратипических факторов, которые «маскируют» генетическое влияние на проявление признака. Фенотипическое проявление (P) признака описывается моделью взаимодействий генетических (G) и средовых (E) эффектов $P=G+E+(GE)$.

В свою очередь влияние генотипа обусловлено аддитивным (суммарным) эффектом всех генов, а также неаддитивным взаимодействием генов (доминирование и эпистаз). Так как прямое измерение генетической ценности животного не представляется возможным, необходимо разделить изменчивость признака на компоненты, обусловленные генетическими эффектами и эффектами внешней среды. Факторы внешней среды могут быть представлены как классификационные, формирующие группы или категории животных (например, животные, содержащиеся в одном хозяйстве) и регрессионные, то есть имеющие измеряемые значения в непрерывном диапазоне (например, возраст животного при бонитировке). Построение модели позволяет нивелировать различия между факторами внешней среды. Таким образом, для построения модели смешанного типа необходимо определить факторы, имеющие статистическую значимость

влияния на разнообразие оцениваемого признака продуктивности. В то же время, включение факторов, имеющих высокую корреляцию между собой, может привести к искажению результатов расчетов.

В нашем случае, факторами, имеющими высокую сопряженность, являлись:

1. «ферма-год-сезон опороса», «ферма-год-месяц опороса», «ферма-год-неделя опороса»;
2. «ферма-год-сезон рождения», «ферма-год-месяц рождения», «ферма-год-неделя рождения»;
3. «номер опороса» и «возраст опороса».

Среди высоко коррелируемых факторов, обусловленных совокупным влиянием фермы и даты рождения животного, а также фермы и даты опороса животного, наибольшей силой влияния характеризовались эффекты «ферма-год-месяц рождения» и «ферма-год-месяц опороса», которые были включены в итоговую модель для признаков многоплодие и крупноплодность. Фактор «номер опороса» представлен непрерывным значением, таким образом он может быть включен в модель как регрессионный фактор. В то же время этот фактор имеет ограниченное количество градаций ($n=8$) с достаточным количеством животных внутри каждой градации, что позволяет его включить как классификационный фактор. Фактор «возраст опороса» может быть включен как регрессионный, так как имеет количественное выражение в ограниченном диапазоне. Для анализа влияния высоко коррелирующих факторов «возраст опороса» и «номер опороса» на разнообразие признаков многоплодия и крупноплодности были построены линейные и полиномиальные регрессионные модели, на основании которых осуществлялся выбор оптимального фактора.

Результаты анализа представлены на рисунках 7-10.

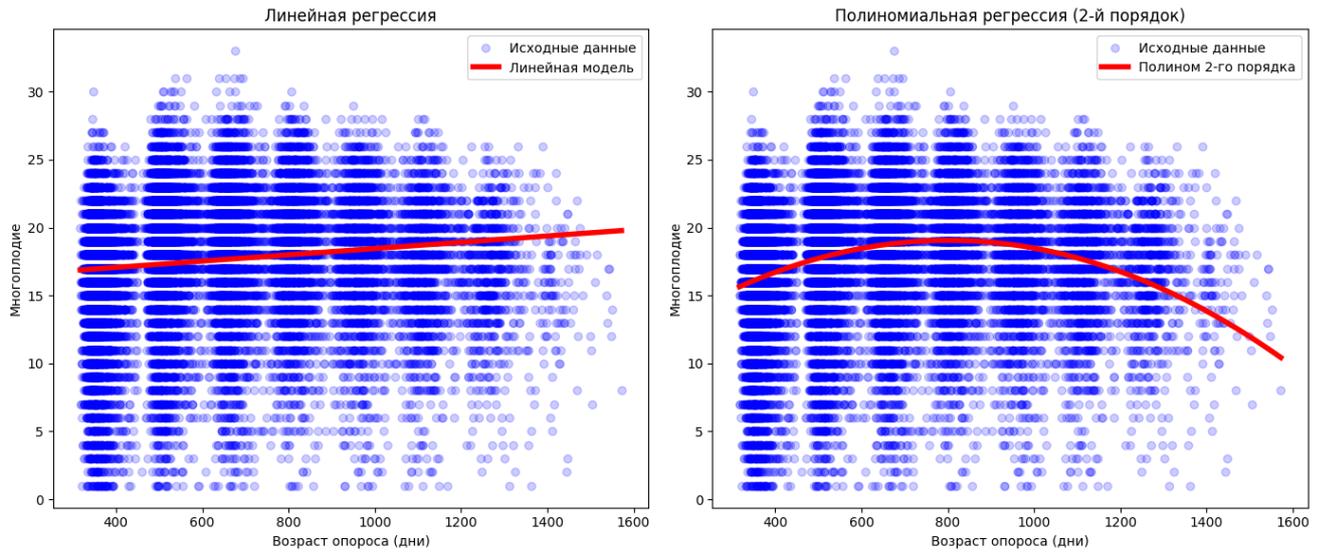


Рисунок 7 – График линейной и полиномиальной модели влияния фактора возраст опороса на изменчивость признака многоплодия в породе йоркшир

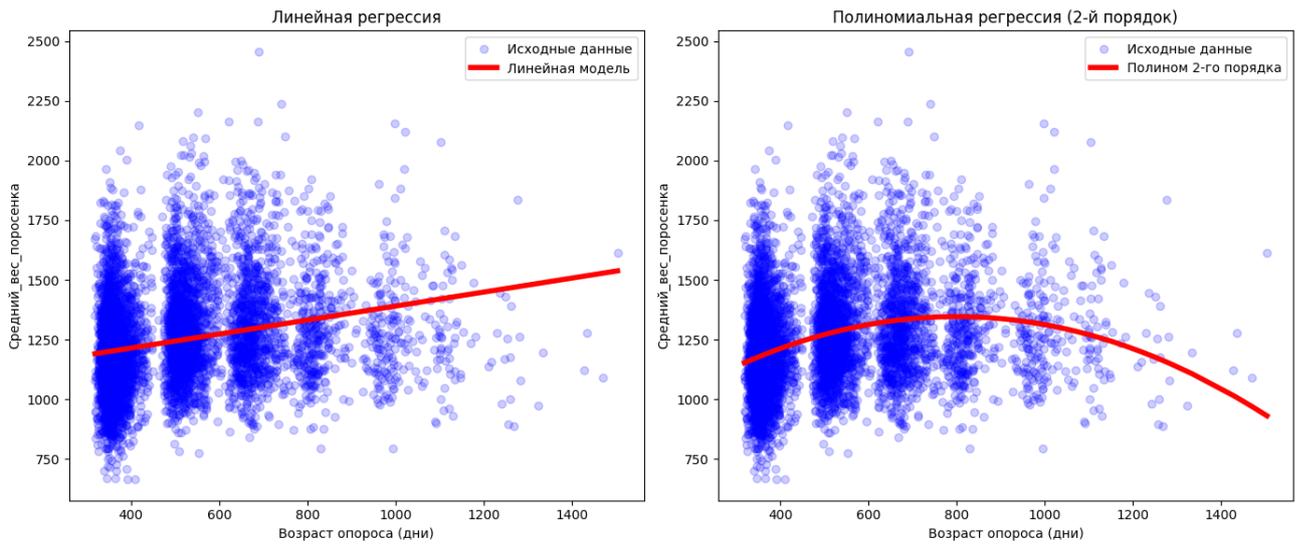


Рисунок 8 – График линейной и полиномиальной модели влияния фактора возраст опороса на изменчивость признака крупноплодности в породе йоркшир

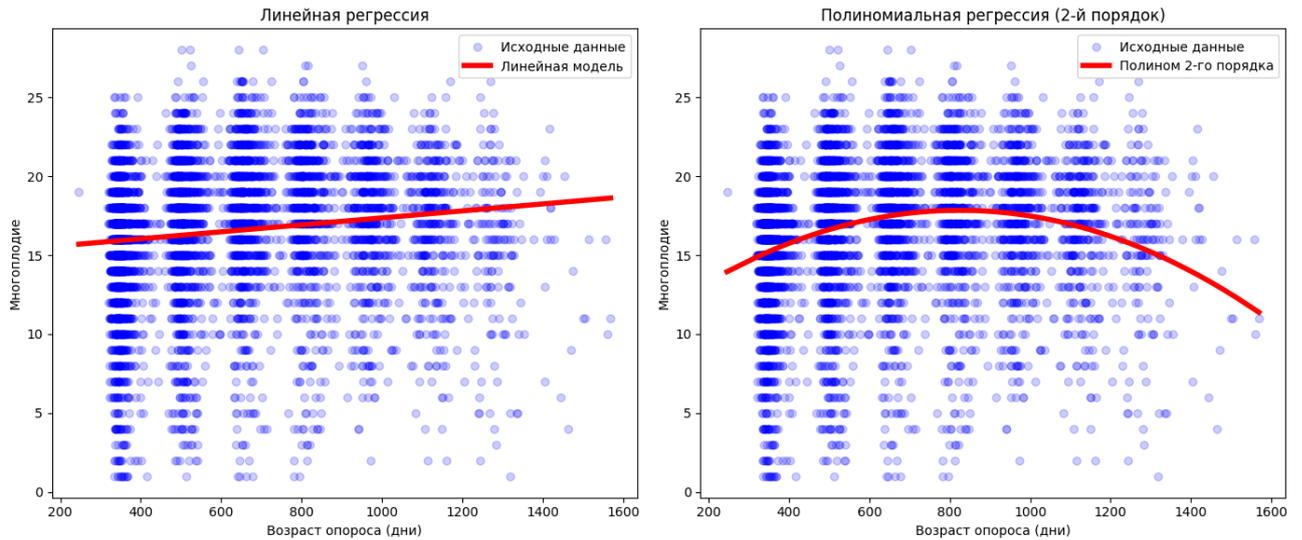


Рисунок 9 – График линейной и полиномиальной модели влияния фактора возраст опороса на изменчивость признака многоплодия в породе ландрас

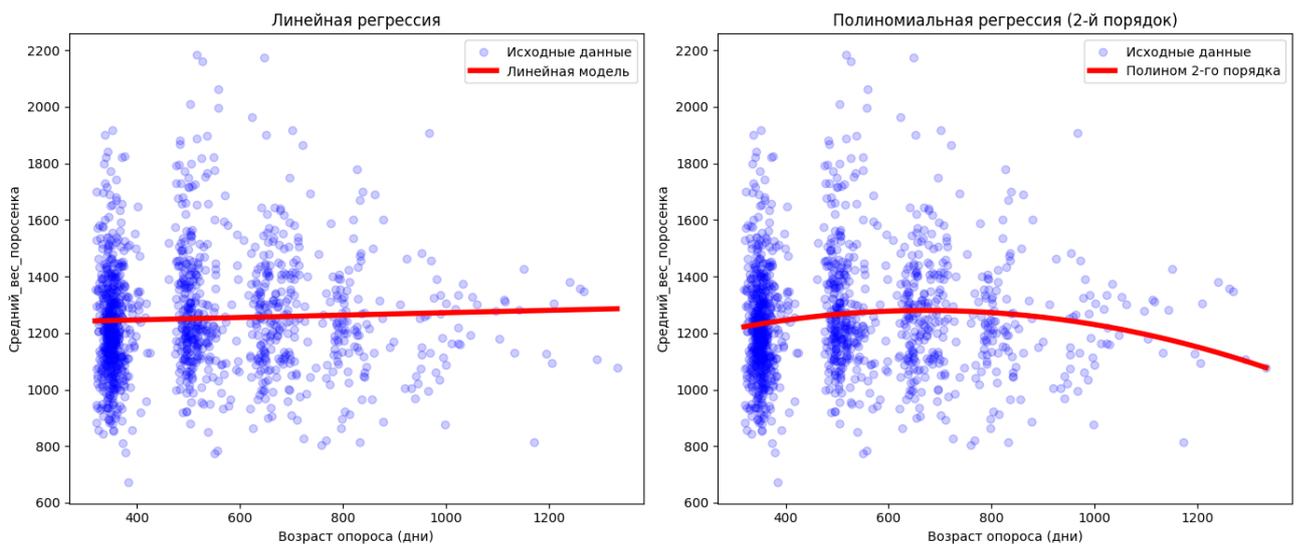


Рисунок 10 – График линейной и полиномиальной модели влияния фактора возраст опороса на показатель крупноплодности в породе ландрас

Для выявления модели, наилучшим образом описывающей изменение многоплодия и крупноплодности в зависимости от номера и возраста опороса были рассчитаны коэффициенты детерминации (R^2), которые составили: для линейной модели в породе йоркшир 0,02 и 0,06, для полиномиальной модели 0,07 и 0,09 по признакам многоплодия и крупноплодности, соответственно. Для породы ландрас коэффициенты детерминации линейной модели составили 0,02 и 0,001, для

полиномиальной модели 0,06 и 0,013 по признакам многоплодия и крупноплодности, соответственно. Средний квадрат остатка линейной модели (MSE) для породы йоркшир составил 20,71 и 41049 для признаков многоплодия и крупноплодности. Для породы ландрас средний квадрат остатка линейной модели составил 19,65 и 42230 для признаков многоплодия и крупноплодности. Для полиномиальной модели средний квадрат остатка аналогичных признаков и у анализируемых пород составил 19,29 и 39609; 18,53 и 41758, соответственно. Следовательно, коэффициент детерминации, характеризующий долю изменчивости описанной моделью, выше для уравнения квадратичной регрессии по всем исследуемым показателям для всех пород. Полученные данные свидетельствуют о нелинейном влиянии факторов «номер опороса» и «возраст опороса» на разнообразие признаков многоплодия и крупноплодности. На вышеприведённых графиках можно наблюдать, что линия квадратичной регрессии возрастает от 1-го к 3-му и/или 4-му опоросу, затем убывает к последнему опоросу, в то время как линейная модель описывает увеличение многоплодия и крупноплодности при увеличении номера и возраста опороса. Это согласуется с результатами сторонних исследований, демонстрирующих наибольшие показатели многоплодия и крупноплодности для 3–4 опороса [11].

Таким образом, было установлено, что оптимальным решением является включение в модель фактора «номер опороса» в качестве классификационного фактора, что позволяет произвести оценку каждой градации фактора независимо от предыдущей.

После фильтрации высоко коррелирующих факторов был проведен дисперсионный анализ по определению значимости влияния каждого из факторов на величины разнообразия исследуемых признаков (таблица 3-6).

Таблица 3 – Дисперсионный анализ по признаку «многоплодие» в породе йоркшир

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма-год-месяц рождения	132	12620	96	4,60***	<0,001
Ферма-год-месяц опороса	93	7054	76	3,65***	<0,001
Номер опороса	7	3680	526	25,30***	<0,001
Количество сибсов в помете	22	528	24	1,14	0,293
Номер опороса матери, в который родилось животное	6	174	29	1,40	0,211
Возраст первого опороса, дни	1	224	224	10,8***	<0,001
Остаток	17154	356467	21	-	-

Таблица 4 – Дисперсионный анализ по показателю по признаку «крупноплодность» в породе йоркшир

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма-год-месяц рождения	90	8278016	91978	2,32***	<0,001
Ферма-год-месяц опороса	63	3800550	60326	1,52**	<0,05
Номер опороса	6	911819	151970	3,84***	<0,001
Количество сибсов в помете	25	1322878	52915	1,34	<0,131
Номер опороса матери, в который родилось животное	5	461865	92373	2,33*	0,039
Возраст первого опороса, дни	1	257257	257257	6,5***	<0,001
Остаток	2213	87586406	39578	-	-

Таблица 5 – Дисперсионный анализ по признаку «многоплодие» в породе ландрас

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма-год-месяц рождения	129	4588	36	1,82***	<0,001
Ферма-год-месяц опороса	94	3003	32	1,64***	<0,001
Номер опороса	7	961	137	6,85***	<0,001
Количество сибсов в помете	22	633	29	1,47	0,072
Номер опороса матери, в который родилось животное	5	179	36	1,79	0,102
Возраст первого опороса дни	1	109	109	5,45*	0,04
Остаток	3233	63156	20	-	-

Таблица 6 – Дисперсионный анализ по признаку «крупноплодность» в породе ландрас

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма-год-месяц рождения	71	7800205	109862	2,59***	<0,001
Ферма-год-месяц опороса	59	9459417	160329	3,77***	<0,001
Номер опороса	5	512472	102494	2,41*	0,036
Количество сибсов в помете	18	693860	38548	0,91	0,566
Номер опороса матери, в который родилось животное	5	211971	42394	1,00	0,417
Возраст первого опороса дни	1	310235	310235	7,3**	<0,01
Остаток	307	13046851	42498	-	-

В результате анализа было установлено, что факторы «ферма-год-месяц рождения» и «ферма-год-месяц опороса» имели достоверное влияние на изменчивость исследуемых признаков у изучаемых пород. Фактор «номера опороса матери, в который родилось животное» имел статистически значимое влияние только на показатель крупноплодности в йоркширской породе. Фактор «возраст первого опороса» имел достоверное влияние на показатели крупноплодности для породы йоркшир и ландрас и на показатель многоплодия в породе йоркшир. Таким образом были выявлены паратипические факторы, имеющие статистически значимое влияние на разнообразие признаков многоплодия и крупноплодности исследуемых пород.

Результаты анализа факторов для признаков скорость роста и толщина шпика представлены в таблицах 7-10.

Таблица 7 – Дисперсионный анализ по признаку «скорость роста» для породы йоркшир

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма год месяц рождения	71	7556571	106431	25,00***	<0,001
Количество сибсов в помете	28	186571	6663	1,57*	0,029
Номер опороса матери	7	52847	7550	1,77	<0,088
Пол	1	4927	4927	1,16	<0,281
Масса при рождении	1	49807	49807	11,7***	<0,001
Остаток	14814	63067177	4257	-	-

Таблица 8 – Дисперсионный анализ по признаку «скорость роста» для породы ландрас

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма год месяц рождения	68	1583788	23291	5,19***	<0,001
Количество сибсов в помете	23	283825	12340	2,75***	<0,001
Номер опороса матери	5	27536	5507	1,23	0,292
Пол	1	43745	43745	9,75**	0,002
Масса при рождении	1	77 193	77 193	17,2***	<0,001
Остаток	1926	8644753	4488	-	-

Таблица 9 – Дисперсионный анализ по признаку толщины шпика для породы йоркшир

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма год месяц рождения	265	11192	42	31,8***	<0,001
Количество сибсов в помете	22	55	2,5	1,9***	<0,001
Номер опороса матери	6	76	12,7	9,6***	<0,001
Пол	1	6,2	6,2	4,7***	0,03
Масса при бонитировке	1	7639	7639	5744***	<0,001
Остаток	15914	21114	1,33	-	-

Таблица 10 Дисперсионный анализ по признаку толщины шпика для породы ландрас

Источник изменчивости	df	SS	MS	F-критерий	p-value
Ферма год месяц рождения	79	2522	32	18,7***	<0,001
Количество сибсов в помете	16	28	1,7	1,0	0,4
Номер опороса матери	5	24,5	4,9	2,9***	<0,001
Пол	1	44,6	44,6	26***	<0,001
Масса при бонитировке	1	1092	1092	640***	<0,001
Остаток	2925	4993	1,7	-	-

В результате анализа, было установлено, что факторы «ферма-год-рождения», «количество сибсов в помете» и «масса при рождении» имеют достоверное влияние на показатель среднесуточного прироста в обеих породах. Фактор «пол»

достоверно влиял на величину изменчивости показателя среднесуточного прироста в породе ландрас. Для толщины шпика все факторы показали достоверность влияния на признак толщины шпика в обеих породах, кроме фактора «количество сибсов в помете» в породе ландрас.

Все полученные и приведенные в таблицах 3-10 результаты послужили основанием для оптимизации уравнений модели прогноза племенных качеств свиней по изучаемым признакам. Структуры уравнений представлены в таблице 11.

Таблица 11 – Уравнения моделей племенной ценности свиней породы йоркшир и ландрас по селекционным признакам

Признак	Структура уравнений
-йоркшир многоплодие -ландрас	$Y_{ijklm} = \mu + FYMb_i + FYMw_j + N_k + \beta_1 A_l + Animal_m + e_{ijklm}$
	$Y_{ijkl} = \mu + FYMb_i + FYMw_j + N_k + Animal_l + e_{ijkl}$
-йоркшир крупноплодность -ландрас	$Y_{ijklmn} = \mu + FYMb_i + FYMw_j + N_k + M_l + \beta_1 A_m + Animal_n + e_{ijklmn}$
	$Y_{ijklm} = \mu + FYMb_i + FYMw_j + N_k + \beta_1 A_l + Animal_m + e_{ijklm}$
-йоркшир скорость роста -ландрас	$Y_{ijkl} = \mu + FYMb_i + F_j + \beta_2 W_k + Animal_l + e_{ijkl}$
	$Y_{ijklm} = \mu + FYMb_i + S_j + F_k + \beta_2 W_l + Animal_m + e_{ijklm}$
-йоркшир толщины шпика -ландрас	$Y_{ijklmn} = \mu + FYMb_i + F_j + M_k + S_l + \beta_3 U_m + Animal_n + e_{ijklmn}$
	$Y_{ijklm} = \mu + FYMb_i + M_j + S_k + \beta_3 U_l + Animal_m + e_{ijklm}$
Примечание – μ – популяционное среднее; $FYMb$ – ферма-год-месяц рождения; $FYMw$ – ферма-год-месяц опороса; N – номер опороса; S – пол животного; F – количество сибсов при рождении; M – номер опороса матери, в который родилось животное; A – возраст первого опороса, дней; W – живая масса при рождении, г; U – масса при бонитировке, кг; $Animal$ – случайный эффект животного; β_n – коэффициент регрессии; e – остаточный эффект модели.	

3.3 Оценка селекционно-генетических параметров в популяции свиней породы йоркшир и ландрас

Основными селекционно-генетическими параметрами в теории разведения животных являются средние значения признака в популяции, фенотипические и

генетические (ко)вариансы, коэффициент наследуемости, коэффициенты фенотипической и генетической корреляции.

Генетические (ко)вариансы представляют собой компоненты фенотипических (ко)варианс, объясняемые влиянием генетических факторов. Эти компоненты характеризуют уровни изменчивости и взаимосвязи между признаками, обусловленные влиянием генетических эффектов. Генетические компоненты (ко)варианс являются ключевыми величинами для расчета коэффициента наследуемости, коэффициента генетической корреляции, а также построения уравнения BLUP и селекционного индекса. Коэффициент наследуемости показывает какая доля фенотипической изменчивости признака обусловлена генетическим разнообразием особей по данному признаку в популяции, что позволяет спрогнозировать эффект отбора по каждому показателю продуктивности.

На основании разработанных моделей были вычислены селекционно-генетические параметры исследуемых признаков для учитываемых пород. Коэффициенты наследуемости, фенотипические и генетические варианты признаков, и стандартные ошибки вариантных компонентов представлены в таблице 12,13.

Таблица 12 – Коэффициенты наследуемости и вариантные компоненты в популяции свиней породы йоркшир

Параметр	Признаки			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
σ_R^2	18,148	28526,0	2974,6	0,811
$SE(\sigma_R^2)$	0,173	665,33	81,157	0,028
σ_G^2	2,927	7132,8	1956,3	1,45
$SE(\sigma_G^2)$	0,205	795,34	132,89	0,054
h^2	0,14	0,20	0,40	0,64
Примечание – δ^2_R – остаточная вариация, $SE(\sigma_R^2)$ – стандартная ошибка остаточной вариации, δ^2_G – генетическая вариация, $SE(\sigma_G^2)$ – стандартная ошибка генетической вариации.				

Таблица 13 – Коэффициенты наследуемости и вариансные компоненты в популяции свиней породы ландрас

Параметр	Признаки			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
σ_R^2	17,36	27302,0	3233,0	0,925
$SE(\sigma_R^2)$	0,368	2191,0	237,13	0,075
σ_G^2	2,49	6078,1	2471,2	1,202
$SE(\sigma_G^2)$	0,364	2366,1	369.,1	0,131
h^2	0,13	0,18	0,43	0,57

Приведенные в таблицах величины коэффициентов наследуемости для признаков многоплодия и крупноплодности в исследуемых породах характеризовались как низкие, в диапазоне от 0,13 до 0,20, соответственно. Это указывает на высокую паратипическую составляющую в общей фонетической изменчивости этих признаков в двух популяциях свиней. Полученные результаты согласуются с рядом других исследований, в которых наследуемость по признаку многоплодия для породы йоркшир варьировалась от 0,10 до 0,13, для породы ландрас – от 0,08 до 0,12. Коэффициенты наследуемости по признаку «крупноплодность» в схожих исследованиях для пород ландрас и йоркшир имели лимиты от 0,12 до 0,39 [211,212].

Более высокий уровень наследственной обусловленности был выявлен по толщине шпика и составил для породы йоркшир 0,64, для породы ландрас – 0,57. Аналогичные результаты получены зарубежными исследователями, где наследуемость по данному признаку для породы йоркшир установилась в диапазоне от 0,46 до 0,68, в породе ландрас – от 0,45 до 0,67 [71,75,94,127]. Показатели толщины шпика имеют относительно высокую наследуемость, что позволяет производить отбор животных на основе фенотипических данных с большей эффективностью.

Анализируя процесс совершенствования признака толщины шпика у разных пород свиней, Jan W.M. Merks (1958) и W. A. Craft (2000) указывают на

значительные изменения данного показателя с начала прошлого века, что свидетельствует о высокой доли генетической составляющей в общей изменчивости признака и относительно высокой эффективности отбора на основании фенотипических данных [86,160].

Наследуемость по показателю среднесуточного прироста составила 0,40 для породы йоркшир и 0,43 для пород ландрас. Схожие результаты представлены в работах других исследователей: наследуемость по данному признаку варьировала от 0,36 до 0,52 для породы йоркшир и от 0,34 до 0,54 для породы ландрас [138,196,207].

Таким образом, полученные результаты исследования указывают на низкую наследуемость по репродуктивным признакам и более высокую наследуемость по откормочным и мясным показателям. Данный факт необходимо учитывать при определении целей селекции и комплексной оценке племенной ценности.

Генетические и фенотипические ковариансы между признаками продуктивности свиней двух пород представлены в таблицах 14, 15.

Таблица 14 – Фенотипические и генетические ковариансы в породе йоркшир

Признак	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
Многоплодие	2,93	-34,69	-40,88	-0,72
	21,08			
Крупноплодность	-372,81	7132,8	+821,80	-19,32
		35658,8		
Скорость	-96,72	+3447,62	1956,3	+33,02
			4930,9	
Толщина шпика	-0,96	-22,71	+60,18	1,4501
				2,26127

Примечание – Здесь и далее, генетические ковариансы – выше диагонали, фенотипические ковариансы – ниже диагонали

Таблица 15 – Фенотипические и генетические ковариансы в породе ландрас

Признак	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
Многоплодие	2,49	-40,59	-36,86	-0,19
	19,85			
Крупноплодность	-374,43	6078,10	+1356,45	-14,51
		33380,10		
Скорость роста	-40,38	+4691,59	2471,2	+24,51
			5704,2	
Толщина шпика	+0,45	+23,99	+54,01	1,20
				2,13

Как таковая коварианса (ее значение) не дает селекционеру какой-либо ясной картины о том, насколько тесная взаимосвязь существует между изменчивостью двух признаков до тех пор, пока это значение не соотносится со значениями варiances этих признаков. В связи с этим, нами были рассчитаны коэффициенты фенотипических и генетических корреляций признаков (таблица 16,17).

Таблица 16 – Фенотипические и генетические корреляции в породе йоркшир

Признак	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
Многоплодие	1	-0,24	-0,54	-0,35
Крупноплодность	-0,43	1	+0,22	-0,19
Скорость роста	-0,30	+0,26	1	+0,62
Толщина шпика	-0,14	-0,08	+0,57	1

Примечание – Здесь и далее, генетические коэффициенты корреляции – выше диагонали, фенотипические коэффициенты корреляции – ниже диагонали

Таблица 17 – Фенотипические и генетические корреляции в породе ландрас

Признак	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
Многоплодие	1	-0,33	-0,47	-0,11
Крупноплодность	-0,46	1	+0,35	-0,17
Скорость роста	-0,12	+0,28	1	+0,45
Толщина шпика	+0,07	+0,09	+0,49	1

Как видно из представленных результатов таблиц, фенотипические и генетические корреляции в различных парах признаков имеют низкие или умеренные связи с отрицательными и положительными величинами. Так, признак «многоплодие» характеризовался отрицательными генетическими корреляциями со всеми признаками. Положительные связи (как фенотипические, так и генетические у обеих пород) были установлены между признаками «крупноплодность» и «скорость роста», «скорость роста» и «толщина шпика». Zhao et al. (2022) опубликовали схожие результаты для китайской популяции свиней породы йоркшир и ландрас: генетическая корреляция между показателями многоплодия и крупноплодности составила минус 0,35, для показателя общей массы поросят при рождении и крупноплодности составила +0,55 [212]. По данным M. T. Skorupski (1996) генетическая корреляция между скоростью роста и толщиной шпика составила +0,39 для породы крупная белая и +0,32 для породы ландрас [184]. По сообщению J. F. Schneider (2011), генетическая корреляция между показателем общей массы поросят и крупноплодности была на уровне +0,63, а в паре «количеством поросят в помете» – «общая масса поросят в помете» установилась на уровне +0,56 [181]. По данным Bryan Irvine M. Lopez (2018) сопряженность между скоростью роста и количеством рожденных живых поросят была -0,18 для породы ландрас и -0,07 для породы йоркшир. Взаимосвязь между количеством поросят и толщиной шпика оказалась слабой отрицательной (-0,05) для породы ландрас и слабой положительной (+0,03) для породы йоркшир [151]. Хуеуэй Ли (1994) выявил отрицательную связь между скороспелостью и толщиной шпика для породы йоркшир и ландрас (-0,16 и -0,06, соответственно) [146].

Все вышесказанное указывает на то, что лучшие животные по одним селекционным признакам, необязательно будут таковыми и по другим. Селекция, направленная на улучшение определенного производственного признака, может привести к ухудшению другого признака, имеющим отрицательную корреляцию с ним. Соответственно, в данной ситуации особое значение приобретает разработка

комплексной оценки свиней по экономически важным признакам на основе стратегии отбора по селекционному индексу.

3.4 Прогноз племенной ценности свиней методами BLUP AM и ssGBLUP

Учет и систематизация племенных данных в информационно-аналитической системе ООО «Уфимский селекционно-гибридный центр» с использованием компьютерной программы Пульс ЦСС позволили нам провести и проанализировать оценку племенных качеств свиней двух пород с использованием современных методов.

Как уже отмечалось ранее, официальным методом оценки племенных качеств свиней в России является бонитировка (комплексная оценка), которая подразумевает оценку фенотипа индивидуума и не учитывает наличие фенотипических и генетических связей между селекционируемыми признаками, что ставит под сомнение объективность комплексной оценки животных в свиноводстве и достоверность отбора особей с лучшими генетическими характеристиками в производящий состав.

На основании разработанных моделей смешанного типа и рассчитанных селекционно-генетических параметров нами был осуществлен прогноз племенной ценности свиней. Для выявления связи между генетическим прогнозом BLUP и собственными фенотипами животных, в пределах изучаемых пород были вычислены коэффициенты корреляции (таблица 18).

Таблица 18 – Коэффициенты корреляции между генетической племенной ценностью и фенотипическими значениями признаков свиней

Порода	Признаки			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
Йоркшир (n=4706)	+0,56	+0,60	+0,74	+0,78
Ландрас (n=1360)	+0,56	+0,53	+0,78	+0,70

Полученные результаты свидетельствуют, что оценка и отбор свиней на основании данных собственной продуктивности будут способствовать улучшению

массива животных из поколения в поколение, однако уровень такого улучшения будет ниже, чем при использовании методологии BLUP AM.

Современное свиноводство требует внедрения высокоточных методов генетической оценки для повышения эффективности селекции и ускорения генетического прогресса. Использование передовых подходов, таких как BLUP Animal Model и ssGBLUP, позволяет более точно прогнозировать племенную ценность животных, что способствует интенсификации отрасли за счет увеличения продуктивности и оптимизации селекционной работы.

Принципиальное различие между методами заключается в учете геномной информации: ssGBLUP интегрирует данные SNP-маркеров в традиционную модель BLUP, что повышает точность оценки для генотипированных животных. Для остальных животных, используемых в модели прогноза, различия между методами отсутствуют, поэтому сравнение достоверности прогнозов племенной ценности проводится исключительно в рамках группы генотипированных животных. В связи с этим, на следующем этапе исследований был проведен генетический и геномный прогноз племенной ценности по основным признакам продуктивности, сравнение прогнозов племенной ценности и их достоверности для разных методов в группе генотипированных животных.

Для выявления связи между племенной ценностью свиней, полученной разными методами, нами было проведено сравнение индексов племенной ценности среди одних и тех же особей в пределах изучаемых пород между разными методами (таблица 19).

Таблица 19 – Коэффициенты корреляции генетических и геномных оценок племенной ценности свиней

Порода	Признаки			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
Йоркшир	+0,73	+0,72	+0,72	+0,84
Ландрас	+0,84	+0,81	+0,78	+0,85

Результаты свидетельствует о том, что между показателями, полученными при использовании обоих методов оценки племенной ценности животных, существует высокая взаимозависимость. При этом наивысшие значения получены по толщине шпика в обеих породах (+0,84...+0,85). В то же время уровень корреляции демонстрирует и различия между величинами прогнозов племенной ценности. Это означает, что вероятность ошибки при выборе лучших особей достаточно существенна (15-28%). Поэтому, наряду с использованием точных методов оценки племенной ценности животных ключевую роль также играет достоверность прогноза племенной ценности.

Уровень генетического прогресса в селекционируемой популяции животных за определенный период времени зависит от интенсивности их отбора, интервала между поколениями и точности прогноза племенной ценности. Так как значительное увеличение интенсивности отбора может привести к снижению генетического разнообразия, основным направлением для повышения уровня производственных показателей является увеличение точности прогноза племенной ценности. Сокращение генерационного интервала между поколениями также возможно благодаря увеличению точности прогноза племенной ценности молодых животных. Точность прогноза зависит от количества и качества исходных данных и наследуемости признака [91]. Для формирования селекционных групп необходимы животные с высокой точностью прогноза, следовательно, имеющие большое количество фенотипических записей или большое количество записей о потомстве. Интеграция геномных данных в модель прогноза позволяет повысить его точность, в том числе для молодых животных, имеющих ограниченное количество записей о собственной продуктивности и не имеющих потомства [163].

Результаты сравнения достоверности прогнозов племенной ценности методами BLUP и ssGBLUP в группе генотипированных животных представлены в таблицах 20,21.

Таблица 20 – Достоверность генетических и геномных прогнозов племенной ценности свиней (порода йоркшир)

Метод оценки	Признак			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
	Все животные (n=4706)			
BLUP	0,43	0,26	0,38	0,49
ssGBLUP	0,64	0,45	0,59	0,71
	Свиноматки (n=4593)			
BLUP	0,43	0,25	0,37	0,49
ssGBLUP	0,64	0,45	0,60	0,71
	Хряки (n=113)			
BLUP	0,45	0,37	0,54	0,62
ssGBLUP	0,65	0,52	0,69	0,78

Таблица 21 – Достоверность генетических и геномных прогнозов племенной ценности свиней (порода ландрас)

Метод оценки	Признак			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
	Все животные (n=1360)			
BLUP	0,35	0,11	0,27	0,36
ssGBLUP	0,45	0,15	0,37	0,47
	Свиноматки (n=1262)			
BLUP	0,36	0,11	0,26	0,35
ssGBLUP	0,46	0,16	0,36	0,47
	Хряки (n=98)			
BLUP	0,25	0,15	0,43	0,49
ssGBLUP	0,37	0,18	0,49	0,57

Полученные данные демонстрируют более высокую достоверность прогноза племенной ценности, осуществленного методом ssGBLUP по сравнению с BLUP Animal Model по всем показателям продуктивности в разрезе исследуемых пород. Для каждого показателя продуктивности выявлены достоверные статистически значимые различия средней достоверности прогноза в группе генотипированных

животных ($p < 0.001$). Наибольшая разность средних показателей надежности прогноза племенной ценности наблюдалась по признаку «толщина шпика» в породе йоркшир. Надежность прогноза по данному показателю методом BLUP AM составила 0,49, методом ssGBLUP – 0,71. Для породы ландрас средняя достоверность прогноза по толщине шпика определилась на уровне 0,36 и 0,47 для методов BLUP AM и ssGBLUP, соответственно. Такие результаты можно объяснить наличием высоких значений коэффициента наследуемости в популяции свиней по данному признаку. Наименьшей достоверностью прогноза для обеих пород характеризовался признак «крупноплодность»: 0,25 и 0,45 для породы йоркшир и 0,11 и 0,15 для породы ландрас для модели животного и ssGBLUP, соответственно. Низкие значения у животных породы ландрас, вероятнее всего, связаны с небольшим числом фенотипических наблюдений ($n=1303$).

Для анализа достоверности прогнозов, рассчитанной разными методами, были построены графики распределения значений прогнозов племенной ценности в группе генотипированных животных (рисунок 11–14). Графики распределения значений достоверности прогноза племенной ценности для свиноматок и хряков приведены в приложении 1.

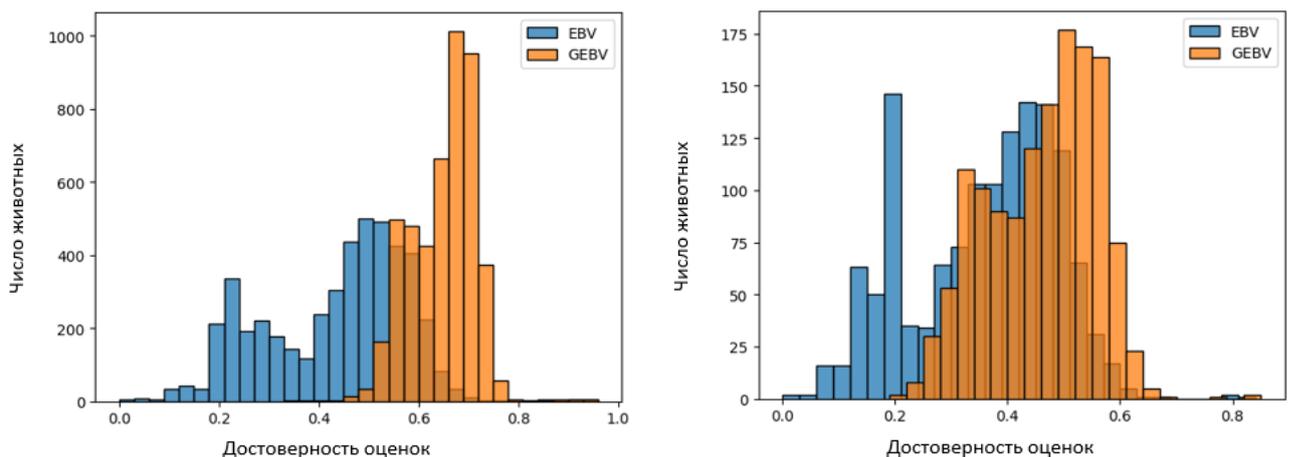


Рисунок 11 – Достоверность генетического (EBV) и геномного (GEBV) прогноза по признаку многоплодия

Примечание – Здесь и далее: слева – порода йоркшир, справа – порода ландрас

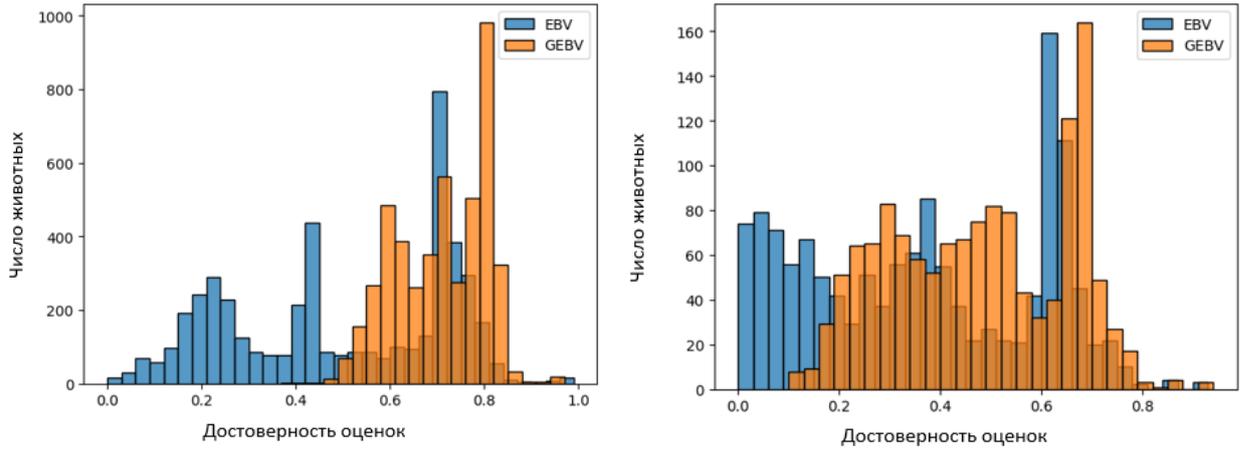


Рисунок 12 – Достоверность прогноза EBV и GEBV по признаку толщины шпика

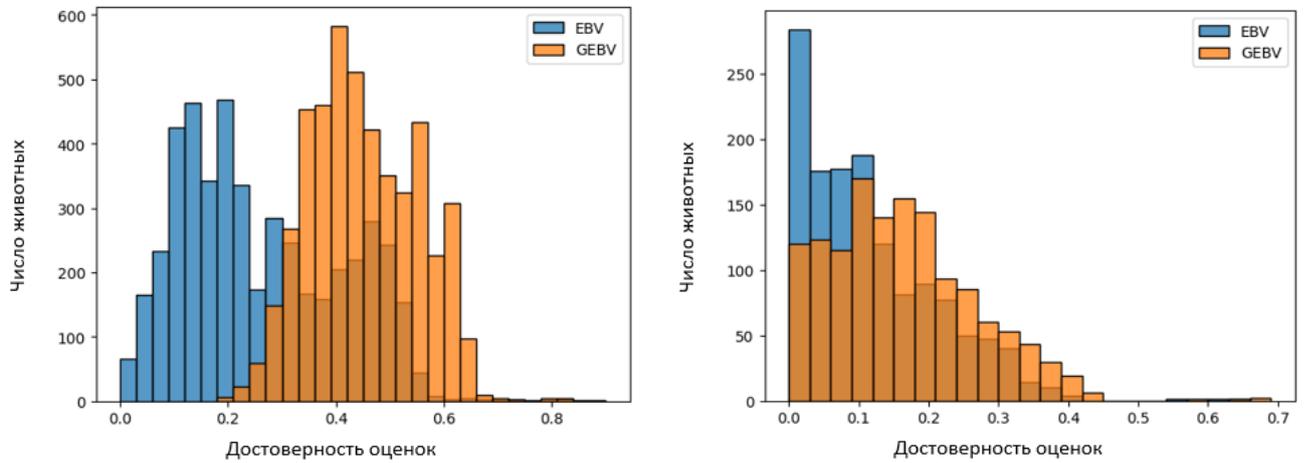


Рисунок 13 – Достоверность прогноза EBV и GEBV по признаку крупноплодности

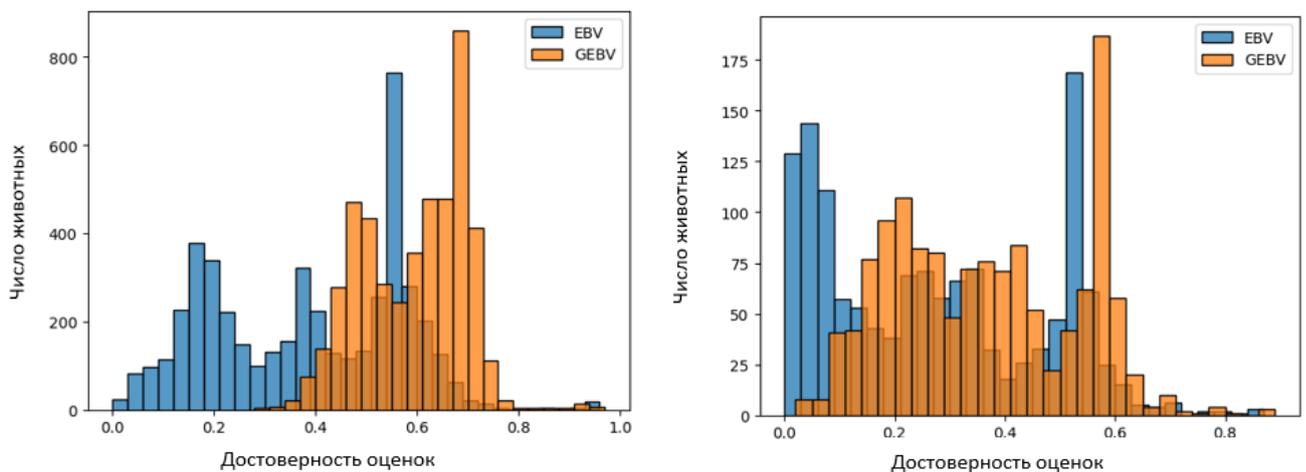


Рисунок 14 – Достоверность прогноза EBV и GEBV по признаку скорости роста

Как можно видеть на представленных графиках распределение значений достоверности прогнозов племенной ценности в группе генотипированных

животных имеет более выраженную вариативность, с минимальными значениями близкими к нулю, в то время как распределение достоверности геномного прогноза по большинству признаков смещено в сторону более высоких значений и характеризуется меньшим разбросом данных.

Для более детального анализа распределения достоверности прогноза племенной ценности, осуществленного разными методами, были построены графики вида бокс-плот, представленные на рисунках 15–18.

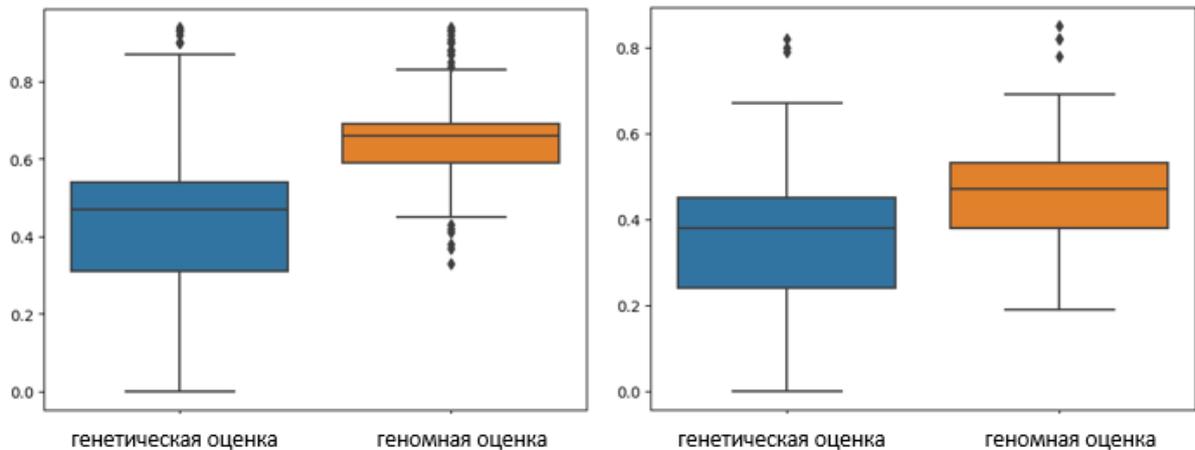


Рисунок 15 – Сравнение достоверности прогнозов племенной ценности по признаку многоплодия

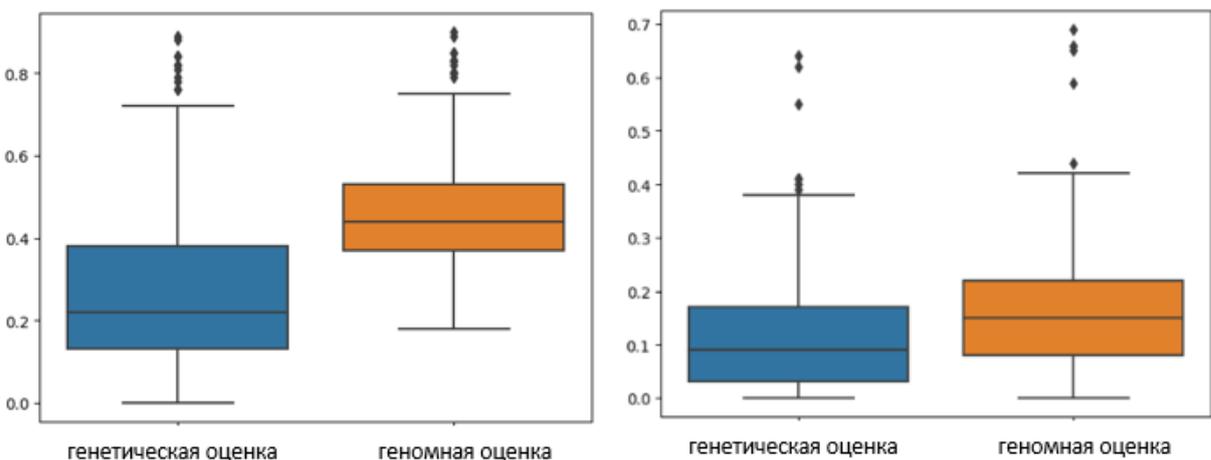


Рисунок 16 – Сравнение достоверности прогнозов племенной ценности по признаку крупноплодности

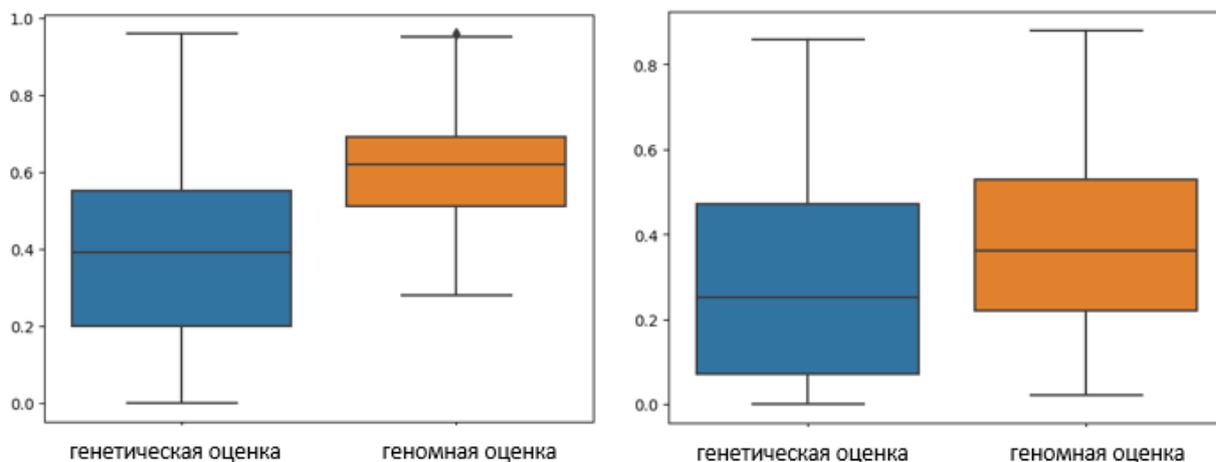


Рисунок 17 – Сравнение достоверности прогнозов племенной ценности по признаку скорости роста

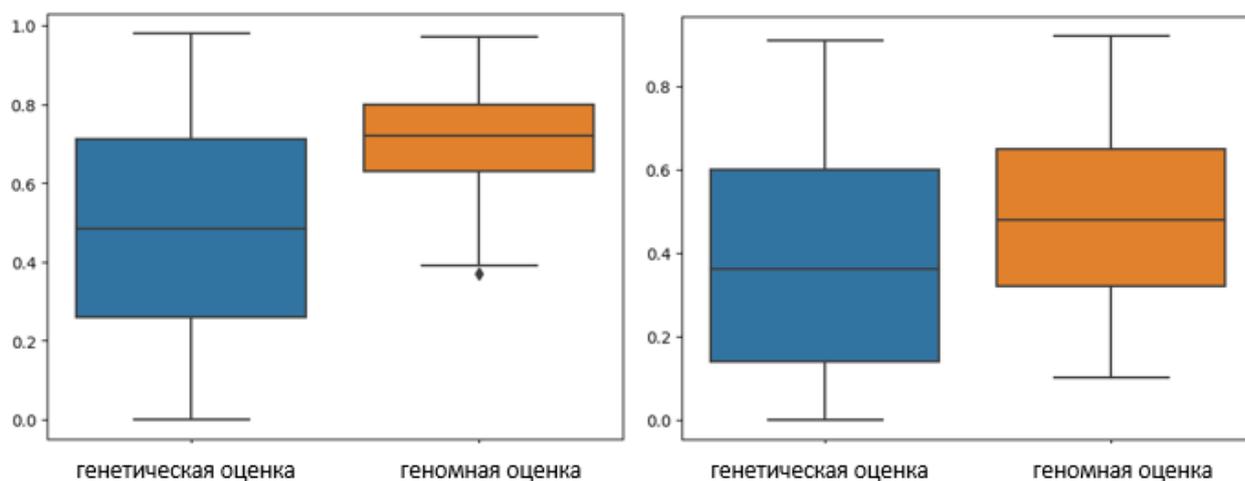


Рисунок 18 – Сравнение достоверности прогнозов племенной ценности по признаку толщины шпика

Представленные графики демонстрируют наименьшую межквартильную разность (расстояние между 1 и 3 квантилем, на графике нижняя и верхняя граница «ящика») значений достоверности геномного прогноза при использовании метода ssGBLUP по большинству признаков, что свидетельствует о более высокой стабильности и согласованности результатов по сравнению с BLUP AM.

Для йоркширской породы минимальные значения достоверности геномного прогноза существенно отличаются от таковых в BLUP AM, тогда как у породы ландрас минимальные значения достоверности отличаются от нуля только по признакам многоплодия и толщины шпика. По остальным показателям

минимальные значения достоверности в обоих методах близки к нулю. При этом различия в максимальных значениях достоверности между ssGBLUP и BLUP AM выражены слабо, что указывает на сопоставимую эффективность методов для животных с высоким уровнем достоверности. Коэффициенты корреляции между достоверностью прогнозов варьировались в пределах от +0,9 до +0,97. Из этого следует, что особи с высокой достоверностью оценки племенной ценности по BLUP AM также демонстрируют и высокую достоверность геномного прогноза. Таким образом, включение полногеномного генотипирования наиболее актуально:

- для молодых животных, не имеющих потомков и фенотипических данных, у которых традиционные методы дают низкую достоверность прогноза племенной ценности;
- для формирования и пополнения референсной популяции, поскольку генотипирование уже оценённых с высокой достоверностью животных повышает точность геномных прогнозов для всей популяции.

Ключевым критерием оценки эффективности модели является ее прогностическая способность. Для валидации геномного прогноза племенной ценности был сформирован набор данных, включающий поколения животных 2023-2024 года рождения с известными фенотипами. Генотипированные предки данных животных, имеющие достоверность прогноза племенной ценности выше среднего значения в референсной популяции, представляли собой валидируемую группу. Фенотипические записи были удалены как у валидируемой группы животных, так и у их потомков. Таким образом был сформирован набор данных, имитирующий молодых животных, не имеющих потомства и собственных фенотипических записей. Для данных животных был произведен геномный прогноз племенной ценности только на основании генотипа ($GEBV_{\text{valid}}$), а также прогноз племенной ценности методом BLUP Animal Model на основании данных о родословной (РА). Был произведен расчет корреляции между полученными прогнозами племенной ценности на основании редуцированного набора данных с

геномным прогнозом, рассчитанным на основании всех имеющихся данных (таблице 22).

Таблица 22 – Результаты валидации геномного прогноза племенной ценности

Признак	Порода	Валидируемые животные, гол		Коэффициент корреляции		Средняя достоверность геномной ценности	
		хряки	свиноматки	GEBV _{valid} и GEBV	РА и GEBV	валидируемой группы	генотипированных животных
Многоплодие	йоркшир	30	440	+0,77***	+0,61***	0,71	0,64
	ландрас	11	125	+0,74***	+0,55***	0,49	0,45
Крупноплодность	йоркшир	24	101	+0,95***	+0,71***	0,51	0,45
	ландрас	5	6	+0,88	+0,84	0,15	0,15
Скорость роста	йоркшир	37	433	+0,78***	+0,67***	0,64	0,59
	ландрас	19	117	+0,52***	+0,41***	0,39	0,37
Толщина шпика	йоркшир	37	433	+0,67***	+0,48***	0,73	0,71
	ландрас	19	117	+0,57***	+0,49***	0,52	0,47
Примечание – GPA – оценка по генотипу, РА – оценка по родословной, GEBV _{valid} – оценка по геному валидированная							

В результате было установлено, что корреляция прогнозов племенной ценности на основании редуцированного набора данных для исследуемых признаков продуктивности установилась в диапазоне от +0,67 до +0,95 для породы йоркшир и от +0,57 до +0,74 для породы ландрас, что демонстрирует высокий уровень согласованности между предварительными прогнозами племенной ценности и геномными прогнозами на полном наборе данных.

Корреляция между GEBV_{valid} и GEBV была выше, чем в паре РА и GEBV по всем исследуемым признакам продуктивности. Таким образом, установлено, что геномные прогнозы на редуцированном наборе данных (на основании только генотипа) лучше согласовываются с окончательными геномными прогнозами

племенной ценности, чем прогнозы, выполненные только на основании родословной.

3.5 Комплексная оценка племенной ценности свиней породы йоркшир и ландрас

Комплексная оценка племенной ценности по ряду признаков продуктивности осуществлялась на основании методологии построения уравнения селекционного индекса [113]. Селекционный индекс позволяет объединить значения прогнозов племенной ценности животного по различным признакам продуктивности в единое значение индекса с учетом селекционной и экономической значимости каждого показателя. Для построения селекционного индекса использовались значения прогнозов племенной ценности, полученных методом ssGBLUP.

Экономическая значимость показателей продуктивности представляет собой регрессию прибыли при изменении каждого показателя продуктивности на единицу, при условии, что другие показатели не изменяются.

В нашем исследовании для признаков «скорость роста» и «толщина шпика», характеризующие мясные и откормочные качества свиней, расчет экономических весов проводился на основании субмоделей, учитывающих экономическую рентабельность каждого показателя продуктивности [58,100].

Для расчета экономических весов по признакам многоплодия и крупноплодности была построена регрессионная модель, характеризующая зависимость реализационной стоимости всех животных одного опороса от показателей количества живорожденных поросят и средней массы поросенка в помете [148].

Вектор экономических коэффициентов по многоплодию, крупноплодности и толщине шпика составил 1620, 17, 195 рублей, соответственно; экономическая значимость для скорости роста определилась на уровне 32 руб. для породы йоркшир и 28 руб. – для породы ландрас.

Состав признаков, включенных в уравнение селекционного индекса, зависит от поставленных селекционных целей, экономической рентабельности

производства и практикуемой системы скрещивания свиней. Наиболее экономически значимым признаком для материнских пород является многоплодие [155]. Данный признак включен в большинство селекционных программ мировых племенных свиноводческих компаний. Выше было показано, что для оцененных популяций свиней многоплодие имеет отрицательную генетическую корреляцию с другими экономически значимыми показателями. Многоплодие - это сложный полигенный признак, включающий несколько взаимосвязанных биологических компонентов: частоту овуляции, сохранность эмбрионов, емкость маточного рога и другие. Многочисленные исследования подтверждают крайне низкую наследуемость этого показателя ($h^2 \approx 0,1-0,15$), что объясняет значительные трудности в его генетическом улучшении. Данный признак к тому же и отрицательно коррелирует с выравненностью поросят в гнезде и их сохранностью. Значительные различия в массе поросят при рождении внутри одного помёта способствуют появлению ослабленных особей. Такие поросята демонстрируют замедленные темпы роста и подвергаются повышенному риску гибели от задавливания свиноматкой. В связи с этим, рост показателей многоплодия не обеспечивает автоматического повышения сохранности молодняка до момента отъёма. [100,173].

Таким образом, формирование селекционного индекса, включающего показатель многоплодия, необходимо производить с учетом коррелирующих показателей, таких как крупноплодность, чтобы избежать увеличения количества слабых поросят.

На основе экономической значимости и рассчитанных в разделе 3.3 диссертации селекционно-генетических параметров по четырем хозяйственно-полезным признакам для каждой породы свиней нами были построены уравнения селекционного индекса для оценки и отбора их по комплексу признаков для последующего формирования в селекционные группы с целью производства генерации потомков чистопородных животных породы ландрас и йоркшир.

Итоговое уравнение селекционного индекса комплексной оценки племенных качеств свиней исследуемых пород приобрело следующий вид:

$$I_{\text{Йоркшир}} = 225X_1 + 4,0X_2 + 6,0X_3 - 91X_4,$$

$$I_{\text{Ландрас}} = 199X_1 + 3,8X_2 + 6,0X_3 - 65X_4,$$

где $I_{\text{Йоркшир}}$ – значение селекционного индекса для породы йоркшир;

$I_{\text{Ландрас}}$ – значение селекционного индекса для породы ландрас;

X_1 – оценка индексов племенной ценности по признаку многоплодия;

X_2 – оценка индексов племенной ценности по признаку крупноплодности;

X_3 – оценка индексов племенной ценности по признаку скорости роста;

X_4 – оценка индексов племенной ценности по признаку толщины шпика.

Разработанный селекционный индекс племенной ценности позволит производить отбор хряков и свиноматок в селекционные группы одновременно по совокупности признаков продуктивности, не допуская снижения одних экономически значимых показателей продуктивности при увеличении других. Уровень генетического прогресса при отборе особей на основании селекционного индекса зависит от количества признаков, включенных в уравнение индекса. Чем больше показателей продуктивности включено в уравнение, тем меньший прогресс ожидается по каждому из них. Таким образом в уравнение селекционного индекса должны быть включены наиболее экономически значимые показатели продуктивности.

Для анализа эффективности отбора на основе применения селекционного индекса с разной интенсивностью были построены графики зависимости среднего значения прогноза племенной ценности в отобранной группе животных на основании индекса от доли отобранных животных (рисунок 19,20).

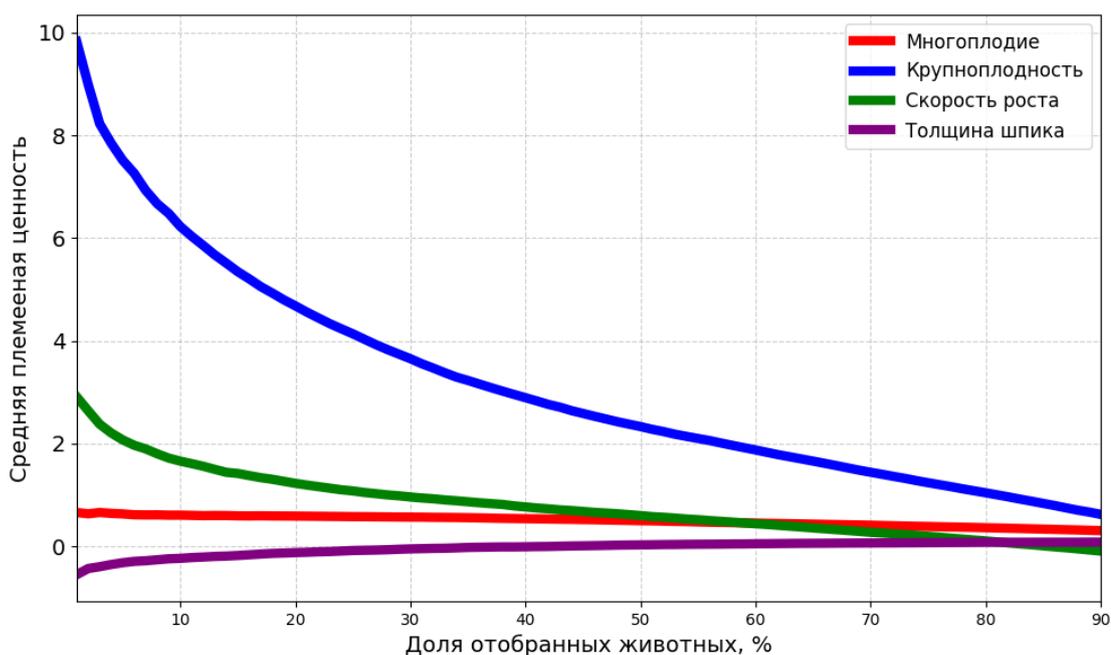


Рисунок 19 – Средние значения племенной ценности в отобранной группе в породе йоркшир (по Index 1)

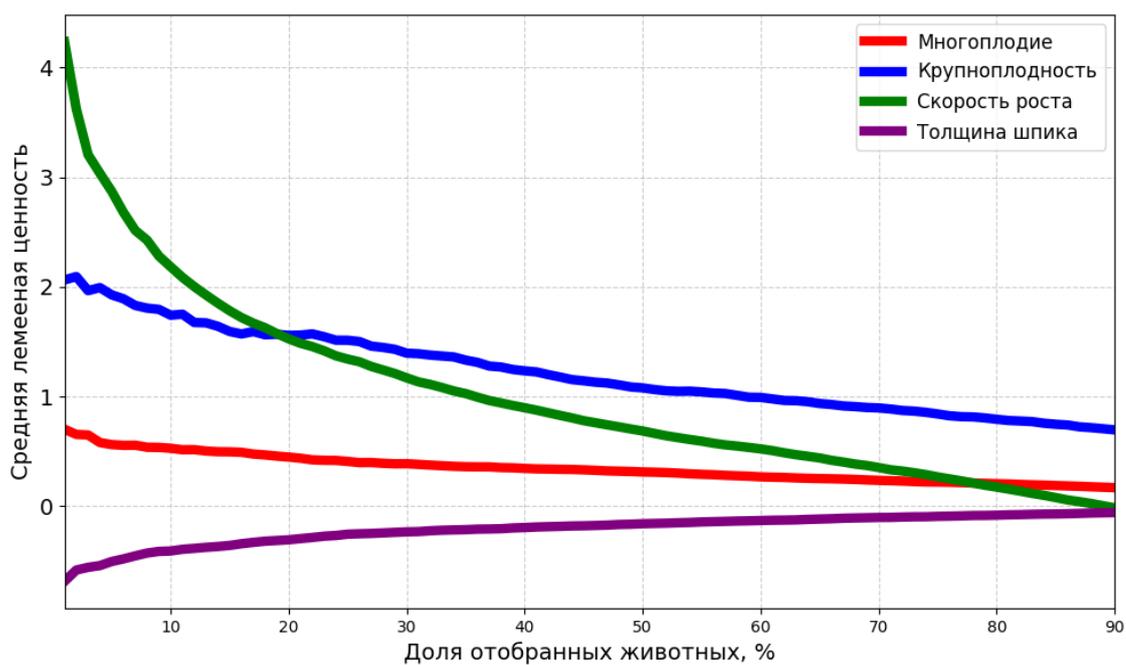


Рисунок 20 – Средние значения племенной ценности в отобранной группе в породе ландрас (по Index 1)

Данные графики отображают изменение средней племенной ценности по каждому признаку продуктивности в зависимости от количества отобранных животных. Отбор по селекционному индексу демонстрирует равномерное увеличение средних показателей племенной ценности в отобранной группе

животных для обеих пород. При этом для породы йоркшир наблюдается более выраженное увеличение крупноплодности, в то время как в породе ландрас более выраженным ростом племенной ценности характеризуется скорость роста, что связано с уровнем корреляций между признаками.

Отбор с помощью селекционного индекса производится с целью совершенствования комплекса показателей с учетом их экономической значимости, генетической изменчивости и взаимосвязи. При этом структура индекса включает фиксированные значения весовых коэффициентов, что не позволяет, при необходимости, сделать акцент на увеличение какого-либо признака или группы признаков. При исключении признаков из уравнения индекса с целью увеличения других уровень развития исключенных признаков может снижаться, что повлечет за собой снижение экономической эффективности. В связи с этим, оптимальной стратегией при необходимости максимизации генетического прогресса определенной группы признаков является схема двуступенчатого отбора.

Первый этап отбора особей производится по общему индексу, включающему все исследуемые признаки продуктивности. В результате выбраковываются животные, имеющие нежелательные генетические характеристики по экономически значимым признакам. На втором этапе осуществляется отбор животных по оптимизированному (редуцированному) селекционному индексу, включающему целевые показатели продуктивности, на которых необходимо сделать акцент. В итоге, в селекционную группу попадают кандидаты, имеющие наиболее высокие характеристики по целевым показателям, при этом в популяции не ухудшающие другие признаки, имеющие экономическую значимость.

Как отмечает R. O. Reproto (2020), повышение уровня признака многоплодия сопряжено с увеличением смертности поросят до отъема. По этой причине за последние годы наблюдается изменение целевых признаков при разведении свиней: возрастает удельный вес сохранности поросят при отъеме, нежели количество рождённых живых поросят [177]. По данным R. Roehе и E. Kalm, наибольшее влияние на сохранность поросят к отъему имеют показатели индивидуальной массы при рождении [178]. Племенная работа, направленная на увеличение средней

массы поросенка при рождении, может быть экономически целесообразна в популяциях с низкими показателями сохранности до отъема, за счет корреляции данного показателя с индивидуальной массой при рождении.

На основании вышесказанного нами был разработан оптимизированный селекционный индекс (Index2) для породы йоркшир и ландрас, подразумевающий целевое увеличение показателей крупноплодности и скорости роста. Итоговое уравнение оптимизированного селекционного индекса имело следующий вид:

$$I_{2\text{йоркшир}} = 2,8X_2 + 13,6X_3,$$

$$I_{2\text{ландрас}} = 2,5X_2 + 14,4X_3,$$

где $I_{2\text{йоркшир}}$ – значение оптимизированного селекционного индекса для породы йоркшир;

$I_{2\text{ландрас}}$ – значение оптимизированного селекционного индекса для породы ландрас;

X_2 – значение индексов племенной ценности по признаку крупноплодности;

X_3 – значение индексов племенной ценности по признаку скорости роста.

Данный селекционный индекс может быть использован для получения потомственной генерации чистопородных животных и формирования селекционных групп с целью увеличения показателя крупноплодности и коррелирующих с ним показателей сохранности поросят и скорости роста. Целесообразность применения оптимизированного индекса для увеличения крупноплодности должна быть определена с учетом экономических особенностей производства, целей разведения и генетических особенностей популяции животных.

Как уже отмечалось ранее, многоплодие является наиболее важным признаком продуктивности для материнских пород свиней. Увеличение показателя многоплодия является наиболее экономически рентабельным, но с учетом его низкой наследуемости, весьма затруднительным в племенной работе.

Для отбора животных, направленного на целевое увеличение показателя многоплодия, было разработано оптимизированное уравнение селекционного индекса (Index 3):

$$I_{\text{Йоркшир}} = 281,5X_1 - 4,7X_2,$$

$$I_{\text{Ландрас}} = 240,0X_1 + 3,8X_2,$$

где $I_{\text{Йоркшир}}$ – значение оптимизированного селекционного индекса для породы йоркшир;

$I_{\text{Ландрас}}$ – значение оптимизированного селекционного индекса для ландрас;

X_1 – племенная ценность по признаку «многоплодие»;

X_2 – племенная ценность по признаку «крупноплодность».

В итоге, в зависимости от целей разведения и этапов селекционного процесса нами были разработаны три варианта уравнений селекционного индекса:

1) общий индекс для отбора животных в селекционные группы и ремонта основного стада по четырем признакам продуктивности;

2) оптимизированный индекс для целевого увеличения крупноплодности и скорости роста;

3) оптимизированный индекс для целевого увеличения многоплодия.

Как уже отмечалось, не существует оптимальной стратегии селекционной работы, единой для всех популяций. Поэтому цели селекции необходимо корректировать в зависимости от множества факторов, как экономических, так и селекционных. Таким образом, оптимизация уравнения селекционного индекса, в зависимости от меняющихся условий, может быть актуальна для максимизации генетического прогресса и повышения рентабельности производства.

Далее, на основании разработанных вариантов селекционных индексов, была рассчитана племенная ценность свиней двух пород и определена связь между значениями селекционных индексов разных структур и отдельных признаков продуктивности (таблица 23,24).

Таблица 23 – Коэффициенты корреляции между селекционными индексами и величинами отдельных признаков продуктивности свиней (порода йоркшир)

Признак	Index 1	Index 2	Index 3
Многоплодие	+0,47	-0,04	+0,64
Крупноплодность	+0,70	+0,57	+0,70
Скорость роста	+0,56	+0,93	+0,18
Толщина шпика	-0,07	+0,21	+0,12

Таблица 24 – Коэффициенты корреляции между селекционными индексами и величинами отдельных признаков продуктивности свиней (порода ландрас)

Признак	Index 1	Index 2	Index 3
Многоплодие	+0,35	-0,25	+0,66
Крупноплодность	+0,24	+0,42	+0,45
Скорость роста	+0,73	+0,97	+0,02
Толщина шпика	-0,33	-0,04	-0,14

Из представленных таблиц видно, что коэффициенты корреляции между общим селекционным индексом (Index 1) и отдельными признаками продуктивности в разрезе пород варьируют в широком диапазоне: от -0,07 (толщина шпика, йоркшир) до +0,70 (крупноплодность, йоркшир). Такие результаты можно объяснить разным уровнем генетической корреляции между признаками, характерными для каждой модели. Оптимизированный Index 2, высоко сопряжен со скоростью роста (+0,93 и +0,97, для пород йоркшир и ландрас, соответственно) и имеет среднюю связь с крупноплодностью (+0,57 (йоркшир) и +0,42 (ландрас)), что согласуется с его предназначением. Использование Index 2 в селекции ландрасов повлечет к снижению многоплодия у свиней, при этом в породе йоркшир снижение многоплодия будет менее выраженным. Аналогичная ситуация наблюдается в отношении оптимизированного Index 3.

Таким образом, использование оптимизированных уравнений селекционного индекса для отбора животных в селекционные группы может быть эффективным только в совокупности с общим селекционным индексом в концепции

двуступенчатого отбора. Данная концепция применима при получении максимального генетического прироста по определенному признаку или ряду признаков, а также формирования специализированных отцовских и материнских линий. Схема двуступенчатого отбора позволяет на первом этапе исключить худших животных по всему комплексу селекционных признаков, а на втором этапе (уже в группе отобранных лучших родительских пар) применить отбор по ограниченному количеству целевых признаков, максимизируя предполагаемый генетический прогресс по ним, не допуская снижения уровня признаков, исключенных из оптимизированного уравнения, но также имеющих экономическую значимость.

3.6 Сравнительный анализ эффективности отбора животных в селекционные группы

Моделирование отбора среди маточного поголовья при формировании селекционных групп «матери хряков» и «матери свиноматок» с целью получения следующей генерации потомков чистопородных животных производилось на основании комплексной оценки племенной ценности свиноматок и разной степенью интенсивности селекции. Был смоделирован отбор на основании 10% лучших свиноматок и с использованием двухэтапной схемы: на первом этапе произведен отбор 20% лучших свиноматок по общему индексу, далее из отобранных на первом этапе особей выбраны 50% лучших по каждому из оптимизированных индексов. Средние значения племенной ценности по отдельным признакам в каждой группе свиноматок в зависимости от схемы отбор представлены в таблице 25.

Таблица 25 – Средние значения племенной ценности свиноматок в селекционной группе в зависимости от схемы отбора животных

Схема отбора	Признаки			
	Многоплодие	Крупноплодность	Скорость роста	Толщина шпика
1	2	3	4	5
Йоркшир (n=420)				
10% Index 1	+0,60	+62,54	+16,72	-0,24
20% Index 1 50% Index 2	+0,31	+67,73	+25,81	-0,04

Продолжение таблицы 25

1	2	3	4	5
20% Index 1 50% Index 3	+0,80	+63,24	+5,46	-0,02
Ландрас (n=110)				
10% Index 1	+0,57	+16,33	+21,55	-0,40
20% Index 1 50% Index 2	+0,07	+29,26	+30,05	-0,13
20% Index 1 50% Index 3	+0,89	+17,83	+6,40	-0,30

В результате анализа средних значений племенной ценности свиноматок пород йоркшир и ландрас установлено, что отбор животных по общему селекционному индексу приводит к сбалансированному увеличению всех показателей продуктивности. Двухэтапный отбор с использованием оптимизированного Index 2 приводит к большему увеличению крупноплодности и скорости роста, что может быть актуальным при низких показателях сохранности поросят до отъема. Использование для отбора оптимизированного Index 3 для породы йоркшир и ландрас прогнозирует максимальное увеличение многоплодия (среднее значение племенной ценности в селекционной группе +0,80 гол и +0,89 гол для породы йоркшир и ландрас, соответственно). Таким образом, двухэтапная схема отбора при формировании селекционных групп позволяет максимизировать отбор по ограниченному числу целевых показателей продуктивности, исключая ухудшение коррелирующих с ними экономически значимых признаков.

В исследованиях оценки эффективности отбора животных в селекционные группы было проведено сопоставление результатов селекции хряков, отобранных на основе двух методов: методологии BLUP AM и ssGBLUP. Для сравнительного анализа были отобраны пятнадцать лучших хряков, получивших наивысшие значения по селекционному индексу, построенному на основе геномных и генетических оценок четырех признаков продуктивности. Результаты приведены в таблице 26.

Таблица 26 - Сравнительный анализ эффективности отбора хряков в селекционные группы на основе различных методов

Селекционная группа хряков (n = 10)	Среднее значение селекционного индекса на основе оценок по:		Среднее значение геномной племенной ценности по:			
	BLUP	ssGBLUP	много-плодию	крупно-плодности	скорости роста	толщине шпика
Йоркшир						
Хряки (GEBV)	+368	+663	+0,46	+86,9	+27,2	-0,34
Хряки (EBV)	+447	+570	+0,40	+68,8	+25,3	-0,43
Ландрас						
Хряки (GEBV)	+522	+537	+0,24	+37,0	+57,2	-0,05
Хряки (EBV)	+573	+505	+0,31	+28,6	+54,0	-0,04

Полученные результаты свидетельствуют о том, что генетические характеристики десяти лучших хряков, предполагаемых к отбору в селекционные группы (отцы хряков, отцы свиноматок) по разным принципам формирования групп, имеют расхождения. Средние значения племенной ценности выше в группах, сформированных на основании геномных прогнозов. Среднее значение индекса комплексной племенной ценности, основанного на геномных прогнозах выше в группах геномных хряков, отобранных на основании прогнозов методом ssGBLUP (на 21,6-44,5% в породе йоркшир и на 2,8% в породе ландрас). Прирост племенной ценности по отдельным признакам продуктивности за счет использования геномных прогнозов для хряков породы йоркшир составил +0,06 гол по многоплодию, +18,1 г по крупноплодности, +1,9 г по скорости и +0,09 мм по толщине шпика; для хряков породы ландрас по аналогичным признакам составил минус 0,07 гол, +8,4 г, +3,2 г и минус 0,01 мм, соответственно.

Приведенные фактические результаты свидетельствуют, что использование в племенной работе индексной селекции, основанной на геномных оценках, позволяет сформировать селекционные группы хряков, отличающихся наивысшими генетическими качествами по всему комплексу селекционных признаков, что при правильном формировании групп и оптимальном использовании включённых в них

генотипов приводит к существенному повышению генетического прогресса всей популяции особей и увеличению эффективности производства продукции свиноводства на научно-обоснованной основе.

4.1 ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В соответствии с поставленными задачами исследования получены следующие результаты:

1. Сформирована исходная база данных животных породы йоркшир и ландрас, включающая фенотипические показатели, данные родословной и полногеномного генотипирования.
2. Определена достоверная степень влияния ряда факторов («ферма-год-месяц рождения», «ферма-год-месяц опороса», «номер опороса» и «возраст первого опороса») на разнообразие признаков многоплодие и крупноплодность в оцененных популяциях свиней. При оценке изменчивости признаков «скорость роста» и «толщина шпика» в обеих породах установлено значимое влияние факторов: «ферма-год-месяц рождения», «количество сибсов в помете», «живая масса при рождении».
3. При расчете коэффициентов наследуемости признаков в исследуемых породах свиней выявлены низкие и средние их значения (многоплодие (0,13-0,14), крупноплодность (0,18-0,20), скорость роста (0,40-0,43)), что указывает на достаточно высокую паратипическую составляющую в общей фенотипической изменчивости признаков в популяциях. По толщине шпика был определен высокий уровень наследуемости (0,64 и 0,57 для породы йоркшир и ландрас, соответственно).
4. Установлено, что генетические корреляции в различных парах признаков имеют низкие или умеренные связи с отрицательными и положительными величинами. Признак «многоплодие» характеризовался отрицательными генетическими связями со всеми исследуемыми признаками (от -0,11 до -0,54) в обеих породах. Положительные генетические связи были установлены между признаками «крупноплодность» и «скорость роста», «скорость роста» и «толщина шпика» (+0,22 и +0,62, соответственно).
5. Применение процедуры геномного прогноза (ssGBLUP) среди генотипированных свиней имело преимущество перед использованием

генетического прогноза (BLUP Animal Model): достоверность прогноза методом ssGBLUP в породе йоркшир в зависимости от селекционного признака была выше в 1,3-1,8 раз, в породе ландрас – в 1,1-1,3 раза.

6. На основе расчета генетических и фенотипических вариантов и коварианс, коэффициентов наследуемости, коэффициентов генетической и фенотипической корреляций, а также определения экономических коэффициентов селекционных признаков в условиях ООО «Башкирская мясная компания» для чистопородного разведения свиней породы йоркшир и ландрас были построены 4 варианта уравнений селекционного индекса с различной структурой производственных признаков:

$$I_{1(\text{йоркшир})} = 225X_1 + 4X_2 + 6X_3 - 91X_4,$$

$$I_{1(\text{ландрас})} = 199X_1 + 3,8X_2 + 6X_3 - 65X_4,$$

$$I_{2(\text{йоркшир})} = 2,8X_2 + 13,6X_3,$$

$$I_{2(\text{ландрас})} = 2,5X_2 + 14,4X_3,$$

$$I_{3(\text{йоркшир})} = 281,5X_1 + 4,7X_2,$$

$$I_{3(\text{ландрас})} = 240X_1 + 3,8X_2,$$

где X_1 - X_4 – индексы племенной ценности свиней по многоплодию, крупноплодности, скорости роста и толщине шпика.

7. При моделировании отбора хряков в селекционные группы на основе результатов их оценки по геномному и генетическому прогнозу наилучшие результаты были выявлены у хряков, отобранных по значениям селекционного индекса. Использование селекционного индекса, построенного на основе геномных оценок признаков продуктивности, имело преимущество в величинах средней племенной ценности по сравнению с индексом, основанном на расчете генетических оценок признаков на 21,6-44,5% в породе йоркшир на 2,8% породе ландрас.

4.2 ПРЕДЛОЖЕНИЕ ПРОИЗВОДСТВУ

На основе проведенных исследований, полученных результатов и сформулированных выводов предлагаем ООО «Уфимский селекционно-генетический центр» по разведении свиней пород йоркшир и ландрас:

- применять методологию ssGBLUP для прогноза племенной ценности хряков и свиноматок для максимизации генетического прогресса по экономически важным признакам и организации системы геномной оценки потомков на ранних стадиях их индивидуального развития;
- оптимизировать систему формирования селекционных групп хряков и свиноматок на основе результатов их комплексной оценки с использованием предлагаемых селекционных индексов;
- с целью повышения генетического эффекта по отдельным признакам продуктивности использовать двухступенчатую систему отбора свиней с использованием оптимизированных селекционных индексов.

4.3 ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Дальнейшие исследования по теме диссертации могут быть направлены на:

1. изучение экономической эффективности использования данных полногеномного генотипирования для модели прогноза племенной ценности в условиях селекционно-гибридных центров по разведению свиней (расчет соотношения затрат на генотипирование животных и срока их окупаемости в результате увеличения точности прогноза племенной ценности по селекционным признакам);
2. разработку биоэкономической модели для расчета экономических коэффициентов селекционного индекса с учетом максимально возможного количества переменных, влияющих на затраты, связанные с производством, а также доходы от реализации продукции свиноводства;
3. включение в уравнение селекционного индекса иных экономически важных признаков (конверсия корма, продуктивное долголетие свиноматок и др.).

4.4 СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ABW – средняя масса поросят в опоросе (крупноплодность);

ADWG – среднесуточный прирост живой массы;

df – число степеней свободы;

BF – толщина шпика;

BLUP – наилучший линейный несмещенный прогноз;

EBV – прогноз племенной ценности;

GEBV – геномный прогноз племенной ценности;

MAS – маркер-вспомогательная селекция;

MSE – средний квадрат ошибки;

NBA – количество рожденных живых поросят (многоплодие);

PCA – метод главных компонент;

REL – достоверность прогноза

SNP – однонуклеотидный полиморфизм;

ssGBLUP – одношаговый геномный наилучший линейный несмещенный прогноз;

SS – сумма квадратов;

SST – общая сумма квадратов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдулрахман, Х., Мазур А., Чердакли А. Разработка метода геномной оценки племенной ценности поголовья крупного рогатого скота молочного направления продуктивности по признакам фертильности и лёгкости отела // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии. – 2019. – С. 111-113.
2. Бажов, Г. М. Роль материнской наследственности в формировании эффекта гетерозиса в свиноводстве // Свиноводство. – 2009. – №. 1. – С. 4-7.
3. Барсукова, С.Ю. Реформы в России в 2000-е годы : от законодательства к практикам : коллективная монография / С. Ю. Барсукова, М. Дезер и др. ; отв. ред. С. Ю. Барсукова. — Москва : Издательский дом Высш. шк. экономики, 2016. — 286 с.
4. Белоус, А. А. Оценка признаков конверсии корма и кормового поведения хряков породы дюрок с использованием автоматических кормовых станций // Достижения науки и техники АПК. – 2019. – Т. 33. – №. 8. – С. 63-67.
5. Белоусов, Н. Станут ли селекционно-генетические центры локомотивом промышленного свиноводства? // Свиноводство. – 2013. – №. 3. – С. 4-7.
6. Березовик, Р. В. Влияние геномных данных на надежность оценок племенной ценности быков-производителей молочного направления продуктивности // Животноводство и ветеринарная медицина. – 2023. – №. 1. – С. 7-13.
7. Бирюкова Т. В. Проблемы и перспективы развития свиноводства в странах ЕС : монография / Т. В. Бирюкова; М-во сельского хоз-ва Российской Федерации, Российский гос. аграрный ун-т - МСХА им. К. А. Тимирязева. — Москва : Изд-во РГАУ-МСХА, 2015. — 179 с.
8. Вовченко, Е. В. Анализ мясной продуктивности свиней / Е. В. Вовченко, О. Л. Третьякова, Д. А. Пирожков, Н. С. Крючкова // Вестник Курганской ГСХА. – 2020. – № 1(33). – С. 30-33.
9. Гридюшко, И. Ф., Индексная оценка и определение генотипов отцовских и материнских линий материнских пород свиней / И. Ф. Гридюшко, О. Я.

- Василюк, А. А. Бальников // Зоотехническая наука Беларуси : сборник научных трудов / Республиканское унитарное предприятие "Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по животноводству". — 2022. — Т. 57, ч. 1. — С. 103–113
10. Долгих, О. С. Российское свиноводство: прошлое, настоящее, будущее / О. С. Долгих, О. А. Кривдина, А. А. Москалев // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. — 2012. — № 8. — С. 6063.
 11. Дорохина, Э. Э. Воспроизводительные качества первоопоронок и полновозрастных свиноматок / Э. Э. Дорохина, А. С. Железняков // Инновации в научно-техническом обеспечении агропромышленного комплекса России : материалы Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, Курск, 05–06 февраля 2020 года. Том Часть 2. — Курск: Курская государственная сельскохозяйственная академия им. профессора И.И. Иванова, 2020. — С. 163-170.
 12. Зиновьева, Н. А. Геномная селекция – новая стратегия генетического совершенствования свиней / Н. А. Зиновьева, А. А. Сермягин, О. В. Костюнина // Животноводство России. — 2018. — Тематический выпуск. — С. 53–55.
 13. Илькив, Н. Новая реальность отечественного свиноводства // Эффективное животноводство. 2021– №. 8. — С. 22-27.
 14. Кабанов, В. Д. Свиноводство : учебник / В.Д. Кабанов. - Москва : Колос, 2001. — 430 с.
 15. Казанцева, Н. П. Показатели продуктивности свиней при разных схемах скрещивания / Н. П. Казанцева, М. И. Васильева, И. Н. Сергеева // Пермский аграрный вестник. — 2019. — № 4(28). — С. 99-106.
 16. Контэ, А. Ф. Оценка племенной ценности хозяйственно-полезных признаков и разработка селекционного индекса для свиноматок породы ландрас / А.Ф. Контэ, А.А. Белоус, П.И. Отрадных [и др.] // Международный научно-исследовательский журнал. — 2023. — №. 7 (133). — С. 52.

17. Копылова, Е. Поможет эффект гетерозиса / Е. Копылова, С. Вербицкий, Е. Бодряшова // Животноводство России. – 2015. – № 4. – С. 21-26.
18. Кудинов, А. А. Модель геномной оценки племенной ценности молочного скота Ленинградской области: дис. ... канд. биол. наук: 06.02.07 / Кудинов Андрей Андреевич. – Лесные Поляны, 2019. – 124 с.
19. Кудряшов, Л. С. Влияние стресса животных на качество мяса / Л. С. Кудряшов, О. А. Кудряшова // Мясная индустрия. – 2014. – № 12. – С. 34-37.
20. Кузнецов, В. М. BLUP Animal Model для племенной оценки свиней: базовая модель / В. М. Кузнецов // Актуальные проблемы производства свинины в Российской Федерации: Материалы. – 2010. – С. 50-57.
21. Кузнецов, В. М. Племенная оценка животных: прошлое, настоящее, будущее / В. М. Кузнецов // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2012. – № 4. – С. 18-57.
22. Леонов, Д. В. Генетический полиморфизм. Значение. Методы исследования / Д. В. Леонов, Е. М. Устинов, В. О. Деревянная [и др.] // Амурский медицинский журнал. – 2017. – № 2(18). – С. 62-67.
23. Лысенко, Ю. Будущее свиноводства за геномной селекцией / Ю. Лысенко // Эффективное животноводство. – 2021. – № 5(171). – С. 32-38.
24. Мельникова, Е. Е. Выбор селекционных критериев для определения комплексной племенной ценности свиней крупной белой породы в условиях закрытой популяции / Е. Е. Мельникова, А. А. Сермягин, С. Н. Харитонов [и др.] // Свиноводство. – 2019. – № 1. – С. 13-17.
25. Мельникова, Е. Е. Оценка влияния генетических и средовых факторов на проявление многоплодия и сохранности поросят при рождении у свиней крупной белой породы // Современные проблемы в животноводстве: состояние, решения, перспективы. – 2019. – С. 161-169.
26. Минаков, И. А. Современное состояние и эффективность свиноводства / И. А. Минаков, А. Ю. Сытова // Роль экономической науки и подготовки кадров в инновационном развитии АПК. – 2021. – С. 93.

27. Никитченко, И.И. Гетерозис в свиноводстве / И. Н. Никитченко. - Ленинград : Агропромиздат : Ленингр. отд-ние, 1987. - 213
28. Орлов, А. И. Вероятностно-статистические модели корреляции и регрессии // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2020. – №. 160. – С. 130-162.
29. Павлова, С. В. Племенная база свиноводства России на начало 2021 года / С. В. Павлова, Н. А. Козлова, Т. Н. Щавликова // Эффективное животноводство. – 2021. – № 5(171). – С. 28-31.
30. Пархоменко, Е. Г. Селекция свиней на снижение возраста достижения живой массы 100 кг / Е. Г. Пархоменко, А. И. Рудь, А. Ю. Колосов, Ю. И. Шмаков // Главный зоотехник. – 2017. – № 5. – С. 53-61.
31. Пархоменко, Е. Г. Сравнение эффективности различных методов селекции свиней по толщине шпика / Е. Г. Пархоменко, П. В. Ларионова // Свиноводство. – 2014. – №. 6. – С. 13-15.
32. Пономарев, А. Ф. Свиноводство и технология производства свинины : Учебник для студентов сельскохозяйственных вузов / А. Ф. Пономарев, Г. С. Походня, Г. В. Ескин [и др.]. – 3-е издание, переработанное и дополненное. – Белгород : Крестьянское дело, 2001. – 492 с.
33. Походня, Г. С. Свиноводство / Г. С. Походня. Том 1. – Белгород : Общество с ограниченной ответственностью Издательско-полиграфический центр "ПОЛИТЕРРА", 2019. – 768 с.
34. Походня, Г. С. Свиноводство и технология производства свинины / Г. С. Походня. – Белгород : Белгородский государственный аграрный университет имени В.Я. Горина, 2004. – 516 с.
35. Рудишин, О. Ю. Морфологический состав туш и технологические свойства сала свиней / О. Ю. Рудишин, С. В. Бурцева // Мясная индустрия. – 2009. – №. 7. – С. 58-60.
36. Рудь, А. И. Обоснование селекции свиноматок на продуктивное долголетие / А. И. Рудь, П. В. Ларионова, И. А. Киселева, А. Н. Королева // Свиноводство. – 2010. – № 8. – С. 38-41.

37. Рудь, А. И. Эффективность отбора свиноматок по собственному многоплодию и индексу, рассчитанному по BLUP / А. И. Рудь, П. В. Ларионова, М. В. Субботина [и др.] // Свиноводство. – 2010. – № 4. – С. 12-18.
38. Сермягин, А. А. Сравнительная характеристика стад крупного рогатого скота на основе оценки племенной ценности коров методом BLUP ANIMAL MODEL / А. А. Сермягин, И. Н. Янчуков, Е. Е. Мельникова [и др.] // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. – 2018. – № 9. – С. 160-167.
39. Смирнова, В. В. Конкурентоспособность предприятий России на мировом рынке свинины / В. В. Смирнова // Никоновские чтения. – 2003. – № 8. – С. 152-153.
40. Соловых, А. Г. Перспективы оценки племенных качеств свиней методом BLUP в Российской Федерации / А. Г. Соловых // Стратегия развития зоотехнической науки : Тезисы докладов международной научно-практической конференции, посвящённой 60-летию зоотехнической науки Беларуси, Жодино, 15–16 октября 2009 года / Редколлегия: И.П. Шейко (гл. ред.) [и др.]. – Жодино: Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по животноводству, 2009. – С. 144-146.
41. Столповский, Ю. А. Геномная селекция. I. Последние тенденции и возможные пути развития / Ю. А. Столповский, А. К. Пискунов, Г. Р. Свищева // Генетика. – 2020. – Т. 56, № 9. – С. 1006-1017.
42. Стрельцов, В. А. Качество свинины в зависимости от толщины шпика / В. А. Стрельцов, А. Е. Рябичева, В. Ф. Пинчук, З. С. Стрельцова // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – 2013. – Т. 8, № 3(29). – С. 144-147.
43. Суслина, Е. Н. Методические аспекты повышения эффективности гибридизации в свиноводстве / Е. Н. Суслина, А. А. Новиков // Свиноводство. – 2011. – № 4. – С. 12-15.
44. Тимошенко, Т. Н. Методы оценки племенной ценности материнских и отцовских пород свиней на основе многофакторного анализа с

- использованием селекционных индексов / Т. Н. Тимошенко, М. В. Тимошенко, В. Н. Заяц [и др.] // Пути реализации Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства на 2017-2025 годы. – 2018. – С. 711-714.
45. Трухачев, В. И. Отбор по признакам стрессустойчивости и продуктивности хряков скороспелой мясной породы свиней / В. И. Трухачев, В. Ф. Филенко, Е. И. Растоваров [и др.] // Актуальные вопросы ветеринарной и зоотехнической науки и практики. – 2015. – С. 277-280.
46. Трухачев, В. И. Свиноводство: племенная работа / В. И. Трухачев. – Ставрополь : Ставропольская государственная сельскохозяйственная академия, 2000. – 119 с.
47. Тюлькин, С. В. Идентификация мутаций генов MSTN и RYR 1, связанных с мясной продуктивностью животных / С. В. Тюлькин, Ф. М. Нургалиев, Т. М. Ахметов, Р. Р. Вафин // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. – 2012. – Т. 212. – С. 390-395.
48. Тяпугин, С. Е. Организация разведения и селекционной работы в селекционно-генетических и селекционно-гибридных центрах при использовании метода гибридизации в свиноводстве / С. Е. Тяпугин, А. А. Новиков, Е. Н. Суслина [и др.] // Свиноводство. – 2021. – № 4. – С. 8-10.
49. Глазко, В.И. ДНК маркеры и "микросателлитный код" (обзор) / В. И. Глазко, Г. Ю. Косовский, Т. Т. Глазко, Л. М. Федорова // Сельскохозяйственная биология. – 2023. – Т. 58, № 2. – С. 223-248.
50. Фирсова, Э. В. Результаты оценки племенной ценности линий при помощи методов сравнения со сверстницами и BLUP на поголовье крупного рогатого скота мурманской области / Э. В. Фирсова, А. П. Карташова // Аграрный вестник Урала. – 2021. – №. 5 (208). – С. 63-70.
51. Харитонов, С. Н. Теоретические основы генетического совершенствования популяций животных : Руководство / С. Н. Харитонов, А. А. Сермягин, Е. Е. Мельникова [и др.]. – Дубровицы : Всероссийский научно-исследовательский институт животноводства имени академика Л.К. Эрнста, 2020. – 151 с.

52. Харитонов, С. Н. Эффективность отбора быков в селекционные группы на разных уровнях управления симментальской породой крупного рогатого скота / С. Н. Харитонов, Е. Е. Мельникова, А. А. Сермягин [и др.] // Повышение конкурентоспособности животноводства и задачи кадрового обеспечения. – 2020. – С. 142-148.
53. Храмченко, Н. М. Расчет селекционно-генетических параметров свиней на основе компонентов общей дисперсии / Н. М. Храмченко, А. В. Романенко, И. А. Ераховец // Зоотехническая наука Беларуси. – 2017. – Т. 52, № 1. – С. 132-146.
54. Чистяков, В. Т. Современное развитие селекции и генетики в отечественном свиноводстве / В. Т. Чистяков // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. – 2018. – № 4(59). – С. 71-78.
55. Шейко, И. П. Методы получения конкурентоспособной свинины на промышленных комплексах / И. П. Шейко, Н. В. Приступа // Зоотехническая наука Беларуси. – 2013. – Т. 48, № 1. – С. 187-194.
56. Шейко, И. П. Селекционно-генетические приемы и методы в разведении свиней / И. П. Шейко, Р. И. Шейко, И. Н. Казаровец. – Минск : БГАТУ, 2024. – 228 с.
57. Alam M. et al. Genetic Analysis of Major Production and Reproduction Traits of Korean Duroc, Landrace and Yorkshire Pigs // *Animals*. 2021. Vol. 11, № 5. P. 1321.
58. Amer P. R., Ludemann C. I., Hermes S. Economic weights for maternal traits of sows, including sow longevity // *Journal of Animal Science*. – 2014. – Т. 92. – №. 12. – P. 5345-5357.
59. Amills M. et al. Origin and Genetic Diversity of Pig Breeds // *Encyclopedia of Life Sciences*. 1st ed. Wiley, 2010.
60. Andrus D.F., McGilliard L.D. Selection of Dairy Cattle for Overall Excellence // *Journal of Dairy Science*. 1975. Vol. 58, № 12. P. 1876–1879.
61. Bampton P. R. Best linear unbiased prediction for pigs-the commercial experience. – 1992.

62. Baxter E. et al. The welfare implications of large litter size in the domestic pig II: management factors // *Anim. welf.* 2013. Vol. 22, № 2. P. 219–238.
63. Bekenev V.A. Ways to improve the gene pool of pigs of the Russian Federation // *Vestn. VOGiS.* 2019. Vol. 22, № 8. P. 912–921.
64. Bell W. et al. Genetic and environmental factors affecting reproductive traits in sows in an outdoor production system // *Livestock Science.* – 2015. – T. 182. – P. 101-107.
65. Belonsky G. M., Kennedy B. W. Selection on individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd // *Journal of Animal Science.* – 1988. – T. 66. – №. 5. – P. 1124-1131.
66. Bermann M. et al. Past, present, and future developments in single-step genomic models // *Italian Journal of Animal Science.* 2022. Vol. 21, № 1. P. 673–685.
67. Bichard M., David P. J. Producing more pigs per sow per year—genetic contributions // *Journal of animal science.* – 1986. – T. 63. – №. 4. – P. 1275-1279.
68. Bourdon R. M. Shortcomings of current genetic evaluation systems // *Journal of Animal Science.* – 1998. – T. 76. – №. 9. – P. 2308-2323.
69. Bruce A., Lowe J. Pigs and Chips: The making of a biotechnology innovation ecosystem // *Science & Technology Studies.* – 2023. – T. 36. – №. 3. – P. 24-42.
70. Bruner W. H. Swine in Denmark, Sweden, Netherlands, France, and England. – 1958.
71. Bryner S. M. et al. Estimation of direct and maternal heritability and genetic correlation for backfat and growth rate in swine using data from centrally tested Yorkshire boars // *Journal of Animal Science.* – 1992. – T. 70. – №. 6. – P. 1755-1759.
72. Buchanan D. S., Luce W. G., Clutter A. C. Swine crossbreeding systems. – 2004.
73. Budhlakoti N. et al. Genomic Selection: A Tool for Accelerating the Efficiency of Molecular Breeding for Development of Climate-Resilient Crops // *Front. Genet.* 2022. Vol. 13. P. 832153.
74. Bunter K. L. Managing consequences of increasing litter size: a genetic perspective // *Manipulating Pig Production XII, Proceedings of the Twelfth Biennial Conference*

- of the Australasian Pig Science Association, Australian Pig Science Association, Brisbane, Australia. – 2009. – P. 149-156.
75. Cai W., Casey D. S., Dekkers J. C. M. Selection response and genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine // *Journal of animal science*. – 2008. – T. 86. – №. 2. – P. 287-298.
76. Calderón Díaz J.A. et al. Cross-Fostering Implications for Pig Mortality, Welfare and Performance // *Front. Vet. Sci.* 2018. Vol. 5. P. 123.
77. Camargo E.G. et al. Genetic study of litter size and litter uniformity in Landrace pigs // *Revista Brasileira de Zootecnia*. 2020. Vol. 49. P. e20180295.
78. Canario L. et al. Prospects for the analysis and reduction of damaging behaviour in group-housed livestock, with application to pig breeding // *Frontiers in Genetics*. – 2020. – T. 11. – P. 611073.
79. Chalkias H. Genetic and clinical studies of teat traits in the pig. – 2013. – №. 2013: 79.
80. Chen K. et al. Genetic resources, genome mapping and evolutionary genomics of the pig (*Sus scrofa*) // *International Journal of Biological Sciences*. – 2007. – T. 3. – №. 3. – P. 153.
81. Christensen O. F. et al. Single-step methods for genomic evaluation in pigs // *animal*. – 2012. – T. 6. – №. 10. – P. 1565-1571.
82. Christensen O.F., Lund M.S. Genomic prediction when some animals are not genotyped // *Genet Sel Evol.* 2010. Vol. 42, № 1. P. 2.
83. Clutter A. C., Buchanan D. S., Luce W. G. Evaluating breeds of swine for crossbreeding programs. – 2004.
84. Clutter A. Genetic selection for lifetime reproductive performance // *Control of pig reproduction VIII*. – 2009. – T. 66. – P. 293-302.
85. Cole J. B., VanRaden P. M. Symposium review: Possibilities in an age of genomics: The future of selection indices // *Journal of dairy science*. – 2018. – T. 101. – №. 4. – P. 3686-3701.
86. Craft W. A. Fifty years of progress in swine breeding // *Journal of Animal Science*. – 1958. – T. 17. – №. 4. – P. 960-980.

87. Damgaard L.H. et al. Genetic parameters for within-litter variation in piglet birth weight and change in within-litter variation during suckling1 // *Journal of Animal Science*. 2003. Vol. 81, № 3. P. 604–610.
88. Davoudi P. et al. Application of genetic, genomic and biological pathways in improvement of swine feed efficiency // *Frontiers in Genetics*. – 2022. – T. 13. – P. 903733.
89. De Vries A. G. A model to estimate economic values of traits in pig breeding // *Livestock Production Science*. – 1989. – T. 21. – №. 1. – P. 49-66.
90. Dekkers J. C. M., Birke P. V., Gibson J. P. Optimum linear selection indexes for multiple generation objectives with non-linear profit functions // *Animal Science*. – 1995. – T. 61. – №. 1. – P. 165-175.
91. Dekkers J.C.M., Mathur P.K., Knol E.F. Genetic improvement of the pig. // *The genetics of the pig*. 2nd ed. / ed. Rothschild M.F., Ruvinsky A. UK: CABI, 2011. P. 390–425.
92. Dickerson G. Experimental approaches in utilising breed resources. – 1964.
93. Dickerson G.E. Inbreeding and heterosis in animals // *Journal of Animal Science*. 1973. Vol. 1973, № Symposium. P. 54–77.
94. Do D. N. et al. Genetic parameters for different measures of feed efficiency and related traits in boars of three pig breeds // *Journal of animal science*. – 2013. – T. 91. – №. 9. – P. 4069-4079.
95. Do D.N. et al. Genetic parameters for different measures of feed efficiency and related traits in boars of three pig breeds1 // *Journal of Animal Science*. 2013. Vol. 91, № 9. P. 4069–4079.
96. Earnhardt A. L. The genetics of functional teats in swine. – North Carolina State University, 2019.
97. Earnhardt-San A. L., Gray K. A., Knauer M. T. Genetic parameter estimates for teat and mammary traits in commercial sows // *Animals*. – 2023. – T. 13. – №. 15. – P. 2400.
98. Ernst C. W., Steibel J. P. Molecular advances in QTL discovery and application in pig breeding // *Trends in Genetics*. – 2013. – T. 29. – №. 4. – P. 215-224.

99. Esfandyari H. et al. Genetic parameters and purebred–crossbred genetic correlations for growth, meat quality, and carcass traits in pigs // *Journal of Animal Science*. 2020. Vol. 98, № 12. P. 379.
100. Federal Science Center for Animal Husbandry et al. Selection indices using in different breeding systems of maternal pig breeds // *RSHN*. 2020. № 4. P. 46–50.
101. Flowers W. L. Genetic and phenotypic variation in reproductive traits of AI boars // *Theriogenology*. – 2008. – T. 70. – №. 8. – P. 1297-1303.
102. Fredeen H. T. *Crossbreeding and swine production*. – 1957.
103. Fredeen H. T. Pig breeding: current programs vs. future production requirements // *Canadian Journal of Animal Science*. – 1980. – T. 60. – №. 2. – P. 241-251.
104. Gao H. et al. Comparison on genomic predictions using three GBLUP methods and two single-step blending methods in the Nordic Holstein population // *Genetics Selection Evolution*. – 2012. – T. 44. – P. 1-8.
105. Gianola D. et al. Additive Genetic Variability and the Bayesian Alphabet // *Genetics*. 2009. Vol. 183, № 1. P. 347–363.
106. González-Peña D. et al. Genetic gain and economic values of selection strategies including semen traits in three- and four-way crossbreeding systems for swine production // *Journal of animal science*. – 2015. – T. 93. – №. 3. – P. 879-891.
107. Gourdine J. L. et al. The genetics of thermoregulation in pigs: A review // *Frontiers in Veterinary Science*. – 2021. – T. 8. – P. 770480.
108. Groenen M.A.M. A decade of pig genome sequencing: a window on pig domestication and evolution // *Genet Sel Evol*. 2016. Vol. 48, № 1. P. 23.
109. Guimarães E. P. (ed.). *Marker-assisted selection: current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish*. – 2007.
110. Guy S. Z. Y., Thomson P. C., Hermes S. Selection of pigs for improved coping with health and environmental challenges: breeding for resistance or tolerance? // *Frontiers in genetics*. – 2012. – T. 3. – P. 281.
111. Habier D. et al. Extension of the Bayesian alphabet for genomic selection // *BMC bioinformatics*. – 2011. – T. 12. – P. 1-12.

112. Haley C. S. Considerations in the development of future pig breeding program- Review //Asian-Australasian Journal of Animal Sciences. – 1991. – T. 4. – №. 4. – P. 305-328.
113. Hazel L. N. The genetic basis for constructing selection indexes //Genetics. – 1943. – T. 28. – №. 6. – P. 476-490.
114. Hazel L. N., Baker M. L., Reinmiller C. F. Genetic and environmental correlations between the growth rates of pigs at different ages //Journal of Animal Science. – 1943. – T. 2. – №. 2. – P. 118-128.
115. Hazel L. N., Dickerson G. E., Freeman A. E. The selection index—then, now, and for the future //Journal of dairy science. – 1994. – T. 77. – №. 10. – P. 3236-3251.
116. Hazel L. N., Lush J. L. The efficiency of three methods of selection. – 1942.
117. Henderson C. R. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values //Biometrics. – 1976. – P. 69-83.
118. Henderson C. R. Estimation of variances in animal model and reduced animal model for single traits and single records //Journal of Dairy Science. – 1986. – T. 69. – №. 5. – P. 1394-1402.
119. Henderson C. R. et al. Applications of linear models in animal breeding. – Guelph : University of Guelph, 1984. – T. 462.
120. Henderson C. R. General flexibility of linear model techniques for sire evaluation //Journal of Dairy Science. – 1974. – T. 57. – №. 8. – P. 963-972.
121. Henderson C. R. Selection index and expected genetic advance //Statistical genetics and plant breeding. – 1963.
122. Henderson C. R., Quaas R. L. Multiple trait evaluation using relatives' records //Journal of animal science. – 1976. – T. 43. – №. 6. – P. 1188-1197.
123. Hermes S., Ludemann C. I., Amer P. R. Economic weights for performance and survival traits of growing pigs //Journal of Animal Science. – 2014. – T. 92. – №. 12. – P. 5358-5366.

124. Hidalgo A.M. et al. Accuracy of genomic prediction of purebreds for cross bred performance in pigs // *J Animal Breeding Genetics*. 2016. Vol. 133, № 6. P. 443–451.
125. Hidalgo A.M. et al. Accuracy of Predicted Genomic Breeding Values in Purebred and Crossbred Pigs // *G3 Genes|Genomes|Genetics*. 2015. Vol. 5, № 8. P. 1575–1583.
126. Hofer A. Variance component estimation in animal breeding: a review // *Journal of Animal Breeding and Genetics*. – 1998. – T. 115. – №. 1-6. – P. 247-265.
127. Homma C. et al. Estimation of genetic parameter for feed efficiency and resilience traits in three pig breeds // *Animal*. – 2021. – T. 15. – №. 11. – P. 100384.
128. Hovenier R. et al. Economic values of optimum traits: the example of meat quality in pigs // *Journal of Animal Science*. – 1993. – T. 71. – №. 6. – P. 1429-1433.
129. Hudson G. F. S., Kennedy B. W. Genetic evaluation of swine for growth rate and backfat thickness // *Journal of Animal Science*. – 1985. – T. 61. – №. 1. – P. 83-91.
130. Ibeagha-Awemu E. M., Kgwatalala P., Zhao X. A critical analysis of production-associated DNA polymorphisms in the genes of cattle, goat, sheep, and pig // *Mammalian Genome*. – 2008. – T. 19. – P. 591-617.
131. Johnson R.K. Crossbreeding in Swine: Experimental Results // *Journal of Animal Science*. 1981. Vol. 52, № 4. P. 906–923.
132. Kabanov A. et al. Weighted Single-Step Genomic Best Linear Unbiased Prediction Method Application for Assessing Pigs on Meat Productivity and Reproduction Traits // *Animals*. 2022. Vol. 12, № 13. P. 1693.
133. Kanis E. et al. Breeding for societally important traits in pigs // *Journal of animal science*. – 2005. – T. 83. – №. 4. – P. 948-957.
134. Kasprzyk A., Walenia A. Native Pig Breeds as a Source of Biodiversity—Breeding and Economic Aspects // *Agriculture*. 2023. Vol. 13, № 8. P. 1528.
135. Keele J. W. et al. Comparison of methods of predicting breeding values of swine // *Journal of animal science*. – 1988. – T. 66. – №. 12. – P. 3040-3048.
136. Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V., Shapturenko M.N. Theoretical aspects of heterosis // *Vestn. VOGiS*. 2016. Vol. 20, № 4. P. 482–492.

137. Kjetså M.V. et al. Accuracy of genomic prediction of maternal traits in pigs using Bayesian variable selection methods // *J Animal Breeding Genetics*. 2022. Vol. 139, № 6. P. 654–665.
138. Knap P. W., Doeschl-Wilson A. Why breed disease-resilient livestock, and how? // *Genetics Selection Evolution*. – 2020. – T. 52. – P. 1-18.
139. Knap P. W., Van der Steen H. A. M., Plastow G. S. Developments in pig breeding and the role of research // *Livestock Production Science*. – 2001. – T. 72. – №. 1-2. – P. 43-48.
140. Knol E.F., Nielsen B., Knap P.W. Genomic selection in commercial pig breeding // *Animal Frontiers*. 2016. Vol. 6, № 1. P. 15–22.
141. Konte A., Belous A., Otradnov P. Breeding value of feeding behavior of pigs // *Agrarian Bulletin of the*. 2022. Vol. 225, № 10. P. 44–53.
142. Koćwin-Podsiadła M., Krzęcio E., Przybylski W. Pork quality and methods of its evaluation—a review // *Pol. J. Food Nutr. Sci*. – 2006. – T. 15. – №. 56. – P. 3.
143. Lande R., Thompson R. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits // *Genetics*. – 1990. – T. 124. – №. 3. – P. 743-756.
144. Larzul C. How to improve meat quality and welfare in entire male pigs by genetics // *Animals*. – 2021. – T. 11. – №. 3. – P. 699.
145. Legarra A. et al. Single Step, a general approach for genomic selection // *Livestock Science*. 2014. Vol. 166. P. 54–65.
146. Li X., Kennedy B. W. Genetic parameters for growth rate and backfat in Canadian Yorkshire, Landrace, Duroc, and Hampshire pigs // *Journal of animal science*. – 1994. – T. 72. – №. 6. – P. 1450-1454.
147. Lillehammer M., Meuwissen T. H. E., Sonesson A. K. Genomic selection for maternal traits in pigs // *Journal of animal science*. – 2011. – T. 89. – №. 12. – P. 3908-3916.
148. Lin C. Y. Index selection for genetic improvement of quantitative characters // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1978. – T. 52. – P. 49-56.

149. Lo L. L., Fernando R. L., Grossman M. Genetic evaluation by BLUP in two-breed terminal crossbreeding systems under dominance //Journal of animal science. – 1997. – T. 75. – №. 11. – P. 2877-2884.
150. Long T., Brandt H., Hammond K. Application of Best Linear Unbiased Prediction to genetic evaluation in pigs. – 1991.
151. Lopez B. I. M., Song C., Seo K. Genetic parameters and trends for production traits and their relationship with litter traits in Landrace and Yorkshire pigs //Animal Science Journal. – 2018. – T. 89. – №. 10. – P. 1381-1388.
152. Lourenco D. et al. Single-Step Genomic Evaluations from Theory to Practice: Using SNP Chips and Sequence Data in BLUPF90 // Genes. 2020. Vol. 11, № 7. P. 790.
153. Lourenco D. et al. Single-step genomic evaluations from theory to practice: using SNP chips and sequence data in BLUPF90 //Genes. – 2020. – T. 11. – №. 7. – P. 790.
154. Lundeheim N., Chalkias H., Rydhmer L. Genetic analysis of teat number and litter traits in pigs // Acta Agriculturae Scandinavica, Section A - Animal Science. 2013. Vol. 63, № 3. P. 121–125.
155. Lush J. L. Heritability of quantitative characters in farm animals. – 1949.
156. Lutaaya E. et al. Genetic parameter estimates from joint evaluation of purebreds and crossbreds in swine using the crossbred model //Journal of Animal Science. – 2001. – T. 79. – №. 12. – P. 3002-3007.
157. Malmfors B., Eriksson J. Å., Lundström K. Effects of including meat quality in a selection index for pigs //Acta Agriculturae Scandinavica. – 1980. – T. 30. – №. 4. – P. 405-417.
158. Melnikova E. et al. Application of Genomic Data for Reliability Improvement of Pig Breeding Value Estimates // Animals. 2021. Vol. 11, № 6. P. 1557.
159. Melton B.E., Heady E.O., Willham R.L. Estimation of economic values for selection indices // Anim. Sci. 1979. Vol. 28, № 3. P. 279–286.
160. Merks J. W. M. One century of genetic changes in pigs and the future needs //BSAP Occasional Publication. – 2000. – T. 27. – P. 8-19.

161. Merks J. W. M., Mathur P. K., Knol E. F. New phenotypes for new breeding goals in pigs // *Animal*. – 2012. – T. 6. – №. 4. – P. 535-543.
162. Merks J.W.M., Mathur P.K., Knol E.F. New phenotypes for new breeding goals in pigs // *Animal*. 2012. Vol. 6, № 4. P. 535–543.
163. Meuwissen T. H. E., Hayes B. J., Goddard M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps // *genetics*. – 2001. – T. 157. – №. 4. – P. 1819-1829.
164. Misztal I. Challenges of application of marker assisted selection—a review // *Anim. Sci. Pap. Rep.* – 2006. – T. 24. – №. 1. – P. 5-10.
165. Misztal I. et al. Methods to approximate reliabilities in single-step genomic evaluation // *Journal of Dairy Science*. 2013. Vol. 96, № 1. P. 647–654.
166. Misztal I., Legarra A., Aguilar I. Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information // *Journal of Dairy Science*. 2009. Vol. 92, № 9. P. 4648–4655.
167. Mueller J. C. Linkage disequilibrium for different scales and applications // *Briefings in bioinformatics*. – 2004. – T. 5. – №. 4. – P. 355-364.
168. Ogawa S. et al. Estimation of genetic parameters for farrowing traits in purebred Landrace and Large White pigs // *Animal Science Journal*. – 2019. – T. 90. – №. 1. – P. 23-28.
169. Oldenbroek K., van der Waaij L. Textbook animal breeding: animal breeding and genetics for BSc students. – Groen Kennisnet, 2014. – Режим доступа : <https://wiki-groenkennisnet.atlassian.net/wiki/spaces/TAB/overview>
170. P. Chen, T. J. Baas, J. W. Mabry, K. J. Koehler, J. C. M. Dekkers, Genetic parameters and trends for litter traits in U.S. Yorkshire, Duroc, Hampshire, and Landrace pigs, *Journal of Animal Science*, Volume 81, Issue 1, January 2003. – P. 46–53.
171. Pena R. N. et al. Genetic marker discovery in complex traits: a field example on fat content and composition in pigs // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2016. – T. 17. – №. 12. – P. 2100.

172. Prunier A., Heinonen M., Quesnel H. High physiological demands in intensively raised pigs: Impact on health and welfare. *Animal* 4: 886–898. – Режим доступа : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S175173111000008X>
173. Quiniou N., Dagorn J., Gaudré D. Variation of piglets' birth weight and consequences on subsequent performance // *Livestock production science*. – 2002. – Т. 78. – №. 1. – P. 63-70.
174. Quinton V. M. et al. Economic weights for sow productivity traits in nucleus pig populations // *Livestock Science*. – 2006. – Т. 99. – №. 1. – P. 69-77.
175. Ramos A. M. et al. Design of a high density SNP genotyping assay in the pig using SNPs identified and characterized by next generation sequencing technology // *PloS one*. – 2009. – Т. 4. – №. 8. – P. e6524.
176. Rauw W. M. et al. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review // *Livestock production science*. – 1998. – Т. 56. – №. 1. – P. 15-33.
177. Reproto R. O. Genetic selection and advances in swine breeding: a review of its impact on sow's reproductive traits // *Int. J. Res.* – 2020. – Т. 7. – P. 41-52.
178. Roehe R., Kalm E. Estimation of genetic and environmental risk factors associated with pre-weaning mortality in piglets using generalized linear mixed models // *Animal science*. – 2000. – Т. 70. – №. 2. – P. 227-240.
179. Rothschild M. F., Hu Z., Jiang Z. Advances in QTL mapping in pigs // *International journal of biological sciences*. – 2007. – Т. 3. – №. 3. – P. 192.
180. Samorè A.B., Fontanesi L. Genomic selection in pigs: state of the art and perspectives // *Italian Journal of Animal Science*. 2016. Vol. 15, № 2. P. 211–232.
181. Schneider J. F. et al. Genetic parameter estimates among scale activity score and farrowing disposition with reproductive traits in swine // *Journal of animal science*. – 2011. – Т. 89. – №. 11. – P. 3514-3521.
182. Sellier P. The basis of crossbreeding in pigs; a review // *Livestock Production Science*. – 1976. – Т. 3. – №. 3. – P. 203-226.
183. Sellier P., Monin G. Genetics of pig meat quality: a review // *Journal of muscle foods*. – 1994. – Т. 5. – №. 2. – P. 187-219.

184. Skorupski M.T., Garrick D.J., Blair H.T. Estimates of genetic parameters for production and reproduction traits in three breeds of pigs // *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 1996. Vol. 39, № 3. P. 387–395.
185. Smith C. The use of specialised sire and dam lines in selection for meat production // *Anim. Sci.* 1964. Vol. 6, № 3. P. 337–344.
186. Smith H.F. A discriminant function for plant selection // *Annals of Eugenics*. 1936. Vol. 7, № 3. P. 240–250.
187. Sonesson A. K., De Greef K. H., Meuwissen T. H. E. Genetic parameters and trends of meat quality, carcass composition and performance traits in two selected lines of large white pigs // *Livestock Production Science*. – 1998. – T. 57. – №. 1. – P. 23-32.
188. Song H. et al. Genomic prediction for growth and reproduction traits in pig using an admixed reference population // *Journal of Animal Science*. – 2017. – T. 95. – №. 8. – P. 3415-3424.
189. Spötter A., Distl O. Genetic approaches to the improvement of fertility traits in the pig // *The Veterinary Journal*. – 2006. – T. 172. – №. 2. – P. 234-247.
190. Stephens M., Balding D.J. Bayesian statistical methods for genetic association studies // *Nat Rev Genet*. 2009. Vol. 10, № 10. P. 681–690.
191. Strandén I., Garrick D.J. Technical note: Derivation of equivalent computing algorithms for genomic predictions and reliabilities of animal merit // *Journal of Dairy Science*. 2009. Vol. 92, № 6. P. 2971–2975.
192. Svitáková A. et al. Recent developments in cattle, pig, sheep and horse breeding-a review // *Acta Veterinaria Brno*. – 2014. – T. 83. – №. 4. – P. 327-340.
193. Teissier M., Larroque H., Robert-Granié C. Weighted single-step genomic BLUP improves accuracy of genomic breeding values for protein content in French dairy goats: a quantitative trait influenced by a major gene // *Genet Sel Evol*. 2018. Vol. 50, № 1. P. 31.
194. Tribout T., Larzul C., Phocas F. Economic aspects of implementing genomic evaluations in a pig sire line breeding scheme // *Genet Sel Evol*. 2013. Vol. 45, № 1. – P. 40.

195. Van der Werf J. Principles of estimation of breeding values //Genetic evaluation and breeding program design. Armidale, Australia: University of New England. – 2015. – P. 1-17.
196. van Marle-Köster E., Visser C. Unintended consequences of selection for increased production on the health and welfare of livestock //Archives Animal Breeding. – 2021. – T. 64. – №. 1. – P. 177-185.
197. Van Vleck L. D. Selection index and introduction to mixed model methods for genetic improvement of animals: the green book. – 1993.
198. Vande Pol K.D. et al. Effect of within-litter birth weight variation after cross-fostering on piglet preweaning growth and mortality // Translational Animal Science. 2021. Vol. 5, № 3. P. txab039.
199. VanRaden P.M. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions // Journal of Dairy Science. 2008. Vol. 91, № 11. P. 4414–4423.
200. Vitezica Z.G. et al. Genomic BLUP including additive and dominant variation in purebreds and F1 crossbreds, with an application in pigs // Genet Sel Evol. 2016. Vol. 48, № 1. – P. 6.
201. Wakchaure R. et al. Importance of heterosis in animals: a review //International Journal of Advanced Engineering Technology and Innovative Science. – 2015. – T. 1. – №. 2. – P. 1-5.
202. Wakchaure R. et al. Marker assisted selection (MAS) in animal breeding: a review //J. Drug. Metab. Toxicol. – 2015. – T. 6. – №. 5. – P. e127.
203. Weigel K.A. et al. A 100-Year Review: Methods and impact of genetic selection in dairy cattle—From daughter–dam comparisons to deep learning algorithms // Journal of Dairy Science. 2017. Vol. 100, № 12. P. 10234–10250.
204. Wientjes J.G.M. et al. Piglet uniformity and mortality in large organic litters: Effects of parity and pre-mating diet composition // Livestock Science. 2012. Vol. 144, № 3. – P. 218–229.
205. Wiggans G.R., VanRaden P.M., Cooper T.A. The genomic evaluation system in the United States: Past, present, future // Journal of Dairy Science. 2011. Vol. 94, № 6. – P. 3202–3211.

206. Williams J. S. The evaluation of a selection index //Biometrics. – 1962. – Т. 18. – №. 3. – P. 375-393.
207. Wilson D. E. Application of ultrasound for genetic improvement //Journal of Animal Science. – 1992. – Т. 70. – №. 3. – P. 973-983.
208. Fredeen H. T. Crossbreeding' study of crossbreeding swine. – 1935.
209. Zak L.J. et al. Genetic control of complex traits, with a focus on reproduction in pigs // Molecular Reproduction Devel. 2017. Vol. 84, № 9. – P. 1004–1011.
210. Zhang T. et al. Heritabilities and genetic and phenotypic correlations of litter uniformity and litter size in Large White sows //Journal of Integrative Agriculture. – 2016. – Т. 15. – №. 4. – P. 848-854.
211. Zhang Z. et al. Genetic parameters and trends for production and reproduction traits of a Landrace herd in China. J Integr Agric 2016; 15: 1069-75. – Режим доступа : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2095311915611054>
212. Zhao Y. X. et al. Genome-wide association studies uncover genes associated with litter traits in the pig //Animal. – 2022. – Т. 16. – №. 12. – P. 100672.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

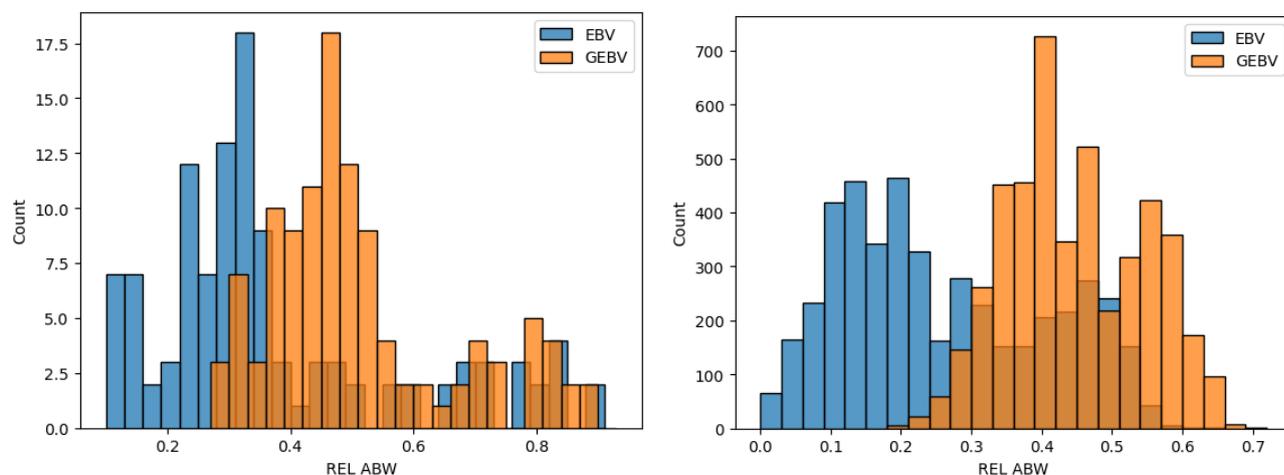


Рисунок 21 – Достоверность EBV и GEBV по признаку крупноплодности в породе йоркшир

Примечание – Здесь и далее свиноматки слева, хряки – справа породы йоркшир

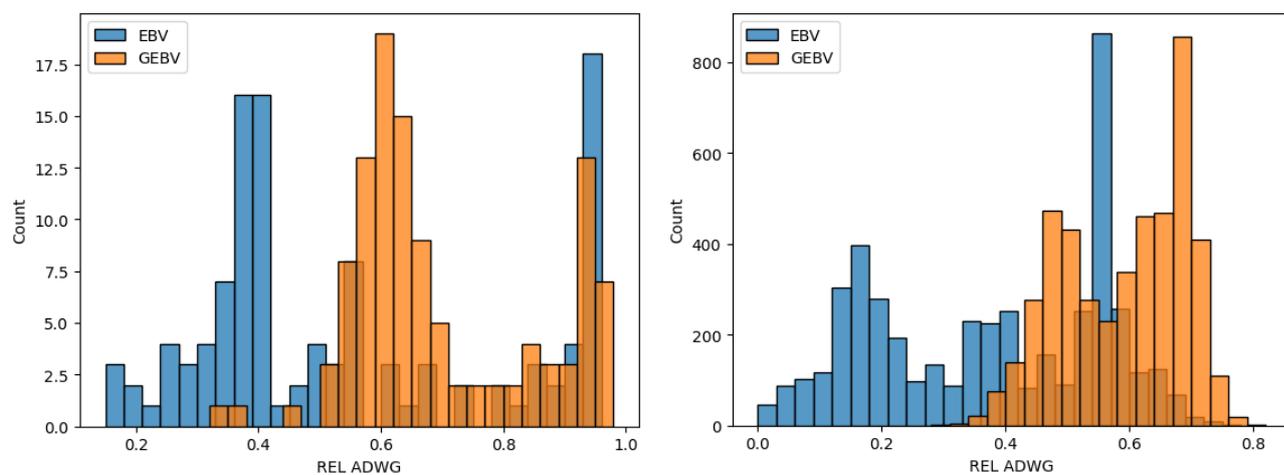


Рисунок 22 – Достоверность EBV и GEBV по признаку скорости роста

в породе йоркшир

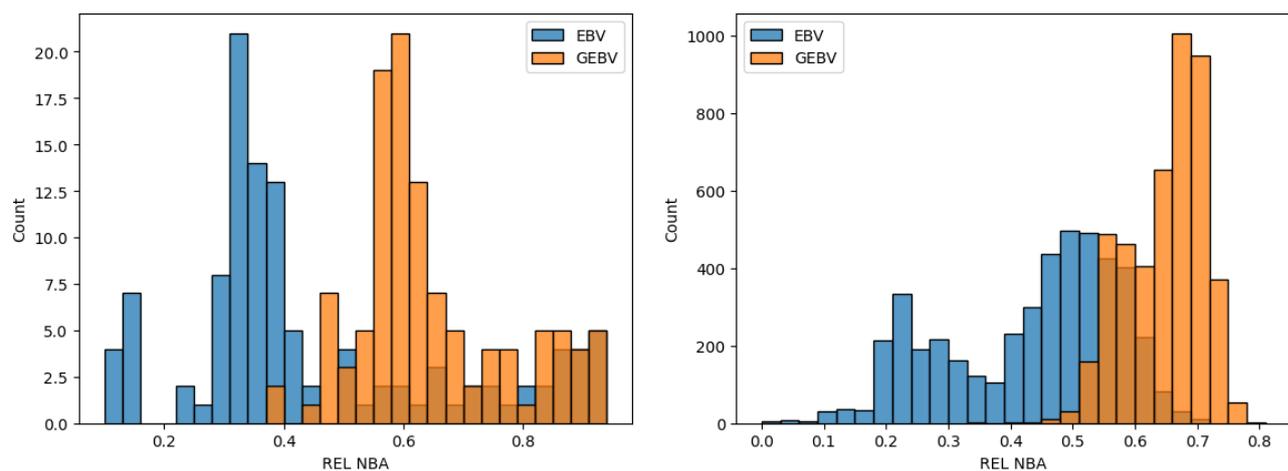


Рисунок 23 – Достоверность EBV и GEBV по признаку многоплодие свиноматок в породе йоркшир

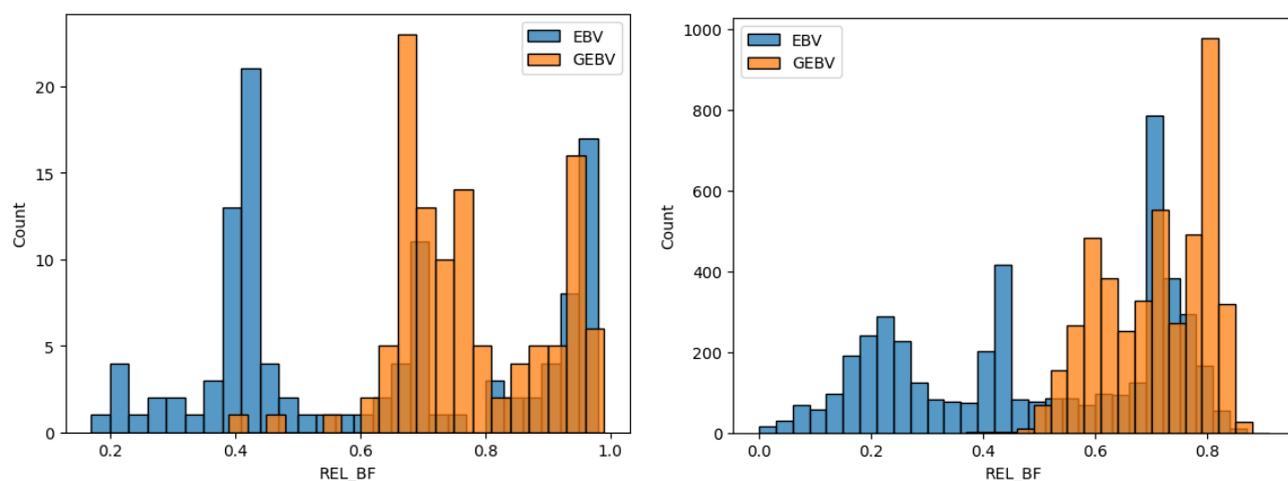


Рисунок 24 – Достоверность EBV и GEBV по признаку толщины шпика в породе йоркшир

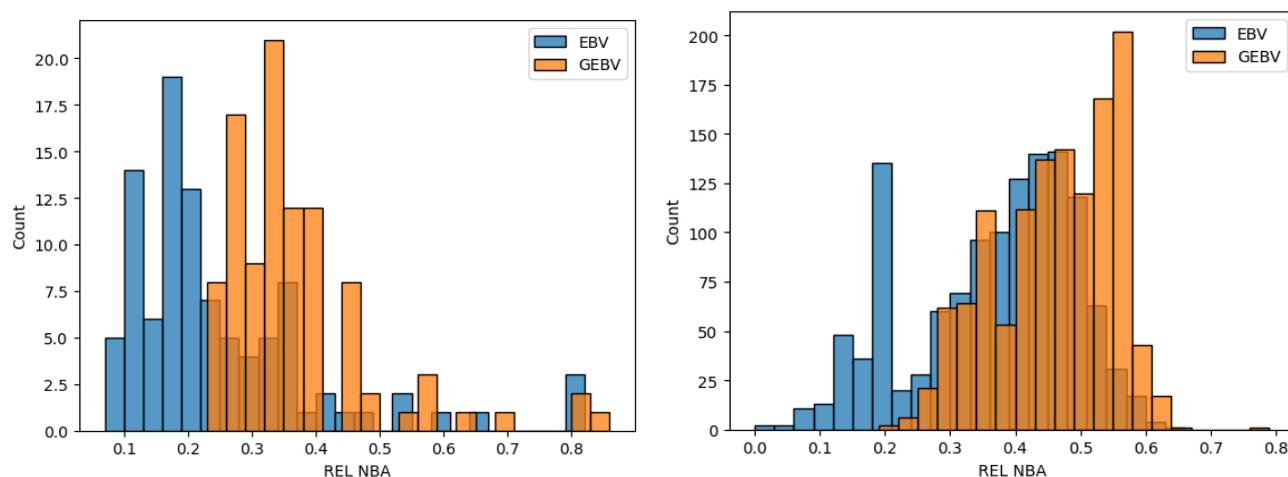


Рисунок 25 – Достоверность EBV и GEBV по признаку многоплодия свиноматок в породе ландрас

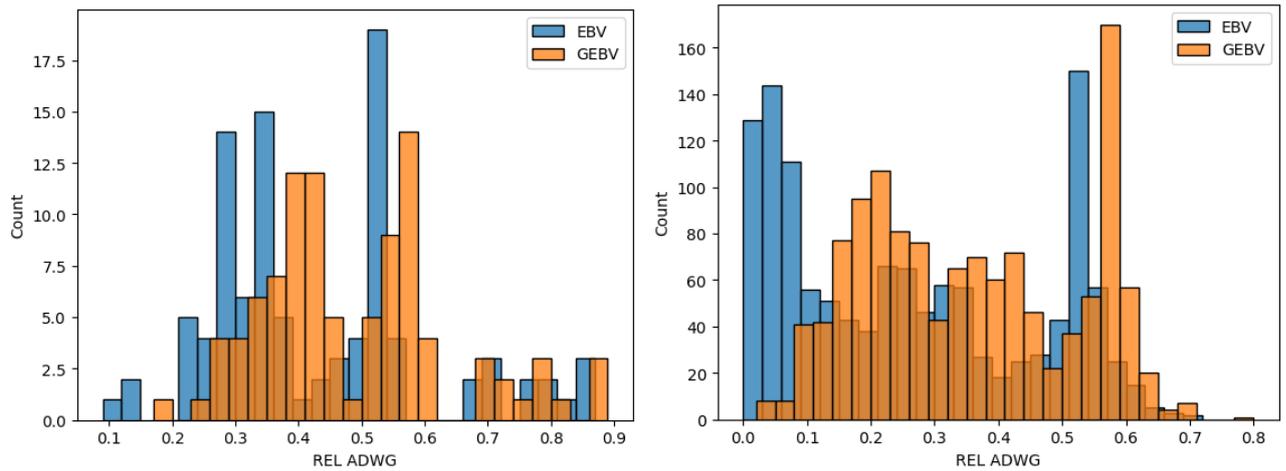


Рисунок 26 – Достоверность EBV и GEBV по признаку скорости роста в породе ландрас

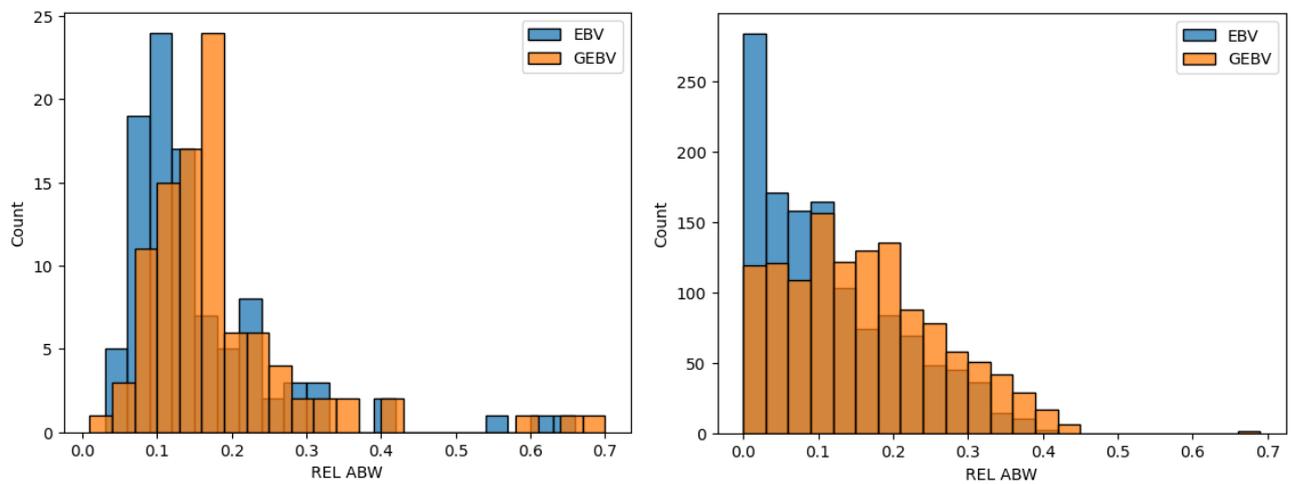


Рисунок 27 – Достоверность EBV и GEBV по признаку крупноплодности в породе ландрас

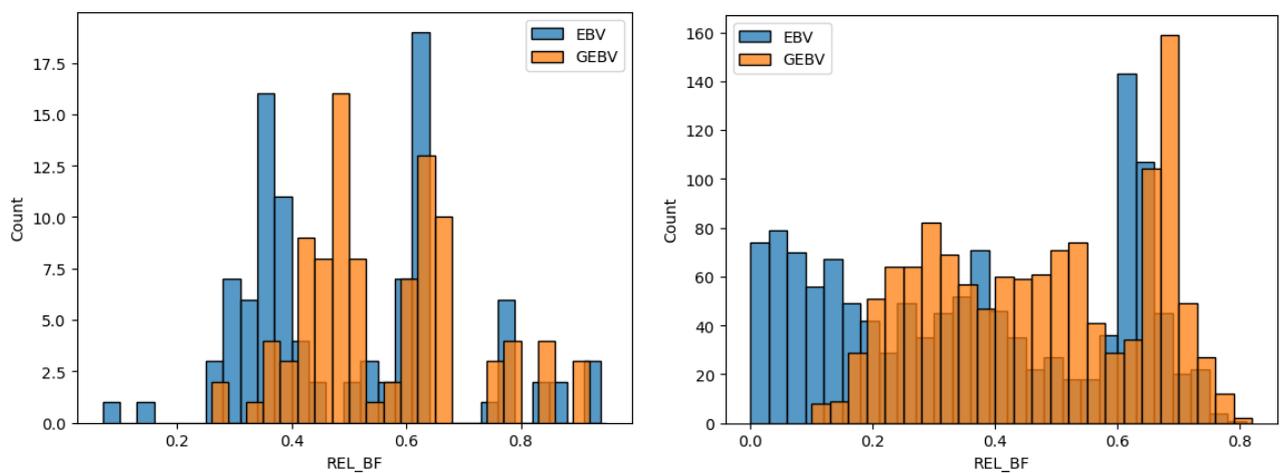


Рисунок 28 – Достоверность EBV и GEBV по признаку толщины шпика в породе ландрас


БМК
 БАШКИРСКАЯ
 МЯСНАЯ КОМПАНИЯ

ИНН 0214005782, КПП 021401001
 ОГРН: 1110250000508
 Юридический адрес:
 452740, Россия, Республика
 Башкортостан, Благоварский р-он,
 с. Языково, ул. Пушкина, д. 19
 Почтовый адрес:
 450001, Россия, Республика
 Башкортостан, г. Уфа, Проспект
 Октября, д. 1

Email: uk.ufa@tavros.ru
 www.TAVROS.ru
 Тел: +7 (347) 246-44-29

Исх. № _____
 От « ____ » _____ 20__ г.
 На № _____
 От « ____ » _____ 20__ г.

в Диссертационный совет
 35.2.030.10
 127434, Москва,
 ул. Прянишникова., д.19

Справка о внедрении

Настоящим подтверждаем, что результаты диссертационного исследования Савинова А.В. на тему: «Совершенствование методов оценки племенных качеств свиней по комплексу признаков» актуальны, имеют прикладное значение и были использованы при формировании модели прогноза племенной ценности свиней для расчета EBV и GEBV селекционных признаков, характеризующих воспроизводительные качества свиней йоркшир и ландрас в ООО «Башкирская мясная компания», филиал «Селекционно-генетический центр по свиноводству»

Руководитель научно-исследовательского
 отдела селекции животных
 ООО «Башкирская мясная компания»,
 доктор с.-х. наук



Рудь А.И.

