

Александр Евгеньевич Калашников

Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела МСХ РФ, старший научный сотрудник лаборатории иммуногенетики, кандидат биологических наук, п. Лесные Поляны, Пушкинский район, Московская область, Россия, e-mail: aekalashnikov@yandex.ru

Анатолий Иванович Голубков

Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела МСХ РФ, главный научный сотрудник Красноярской лаборатории разведения крупного рогатого скота, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, п. Солонцы, Емельяновский район, Красноярский край, Россия, e-mail: rnr.29@mail.ru

Виктор Григорьевич Труфанов

Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела МСХ РФ, главный научный сотрудник отдела селекции, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, п. Лесные Поляны, Пушкинский район, Московская область, Россия, e-mail: rnr.29@mail.ru

Екатерина Ряшитовна Гостева

Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, заведующая отделом животноводства, доктор сельскохозяйственных наук, Саратов, Россия, e-mail: ekagosteva@yandex.ru

Владимир Леонтьевич Ялуга

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова УрО РАН, старший научный сотрудник лаборатории животноводства; Архангельский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, отдел животноводства, кандидат ветеринарных наук, п. Луговой, Приморский р-н, Архангельская обл., Россия, e-mail: yaluga29@yandex.ru

Валентин Петрович Прожерин

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова УрО РАН, главный научный сотрудник лаборатории животноводства; Архангельский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, отдел животноводства, доктор сельскохозяйственных наук, п. Луговой, Приморский р-н, Архангельская обл., Россия, e-mail: rvp.29@mail.ru

ГЕНОМНАЯ СЕЛЕКЦИЯ КАК ОСНОВА ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ (ОБЗОР)

Приведенные в настоящем обзоре принципы геномного прогноза племенной ценности основаны на применении линейных моделей по мировым стандартам и общепринятым алгоритмам. Перечислены основные программные средства для проведения генетических расчетов. Рассмотрены принципы селекционных программ относительно мировой практики и приведена функциональная схема геномной селекции, основанной на анализе фенотипов предыдущих поколений животных. Метод BLUP приведен как способ упорядочивания и гармонизации данных, а также как способ разделения факторов производственной среды и генотипической составляющей. Рассмотрена значимость отбора животных и оценки их наследуемости по REML. Для прогнозирования племенной ценности животных метод генетического прогноза должен быть приближен по своим результатам к оценке племенной ценности животных по данным их собственной продуктивности, продуктивности потомства. Алгоритм геномной оценки настроен на BLUP и ставит своей целью расчет величин племенной (генетической) ценности с учетом передачи генетических признаков по наследству. Метод геномной оценки невозможен без оценки фенотипа. Формирование математической среды для геномной оценки учитывает применение данных генотипирования племенных животных по SNP (генетические чипы Illumina и Affimetrix, США) и использование данных маркерной и геномной селекции для молодых животных и производителей, а также генетической идентификации животных по SNP. Геномная селекция напря-

мую основана на BLUP, и использование генетических чипов требуется лишь для оценки молодых племенных животных сразу после их рождения или теоретически народившихся животных при математическом моделировании. Для зрелых производителей оценка генетической племенной ценности и индексной оценки осуществляется по классическим канонам по данным их собственной продуктивности или продуктивности потомства, которые ежегодно переоцениваются при помощи регрессного анализа BLUP.

Ключевые слова: геномная селекция, BLUP, матрица родства, племенная ценность, количественные признаки, матричные уравнения, линейные уравнения.

Alexander E. Kalashnikov

All-Russian Research Institute of Pedigree Farming of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, senior researcher at the Laboratory of Immunogenetics, candidate of biological sciences, Lesnye Polyany, Pushkin District, Moscow Region, Russia, e-mail: aekalashnikov@yandex.ru

Anatoly I. Golubkov

All-Russian Research Institute of Pedigree Farming of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, chief researcher, Krasnoyarsk Cattle Breeding Laboratory, doctor of agricultural sciences, professor, Solontsy, Emelyanovsky District, Krasnoyarsk Territory, Russia, e-mail: pnp.29@mail.ru

Victor G. Trufanov

All-Russian Research Institute of Pedigree Farming of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, chief researcher, Department of Breeding, doctor of agricultural sciences, professor, Lesnye Polyany, Pushkin District, Moscow Region, Russia, e-mail: pnp.29@mail.ru

Ekaterina R. Gosteva

Federal Center of Agriculture Research of the South - East Region, head of the Livestock Department, doctor of agricultural sciences, Saratov, Russia, e-mail: ekagosteva@yandex.ru

Vladimir L. Yaluga

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, senior researcher at the Animal Husbandry Laboratory; Arkhangelsk Research Institute of Agriculture, Livestock Department, candidate of veterinary sciences, Lugovoi, Primorsky District, Arkhangelsk Region, Russia, e-mail: yaluga29@yandex.ru

Valentin P. Prozherin

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch of the RAS, chief researcher, Animal Husbandry Laboratory; Arkhangelsk Research Institute of Agriculture, Livestock Department, doctor of agricultural sciences, Lugovoi, Primorsky District, Arkhangelsk Region, Russia, e-mail: pvp.29@mail.ru

GENOMIC SELECTION AS A BASIS OF BREEDING (REVIEW)

The principles of genomic breeding value prediction are based on the employ of linear models according to world standards and commonly accepted algorithms were presented in this review. The basic software tools for carrying out genetic calculations are displayed. The principles of breeding programs in relation to world practice are considered and the functional scheme of genomic selection based on the analysis of the phenotypes of previous generations of animals were presented. The BLUP algorithm is presented as a way to organize and harmonize data, as well as a way to separate the effects of the working environment and the genotypic component of breeding value. The significance of animal selection and assessment of their heritability by REML was considered. To predict the breeding value of animals, the method of genetic estimating should be close in its results to assessing the EBV of animals according to their own productivity and the progeny productivity. The genomic evaluation algorithm is built on BLUP algorithm and aims to calculate the values of the breeding (genetic) value, taking into account the transmission of genetic traits by inheritance. The genomic evaluation method is impossible without phenotype estimate. The generation of a mathematical environment for genomic estimation takes into account the utilization of genotyping data for breeding animals by SNP (genetic chips of Illumina and Affimetrix, USA)

and the enjoy of data from genetic markers for young animals. The genomic selection is directly based on BLUP and the use of genetic chips is required only for evaluating young animals immediately after their birth or theoretical born animals in mathematical modeling. For mature sires, the evaluation of the genetic breeding value and index calculations is carried out according to the classical canons according to their own productivity or the progeny productivity, which are reevaluated annually using BLUP regression analysis.

Keywords: *genomic selection, BLUP, relationship matrix, breeding value, quantitative traits, matrix equations, linear equations*

Введение. Основными задачами селекции являются повышение генетического потенциала разводимых животных и обеспечение генетического прогресса стада, что в реальной экономической ситуации в России должно приводить к выведению экономически выгодных пород животных. Для достижения поставленных задач в селекционно-племенной работе необходимо знать факторы, определяющие генетический прогресс, и использовать эффективные методы генетической оценки животных, в том числе геномный прогноз, основанный на методе вычисления племенной генетической ценности (ПЦ) и алгоритмах BLUP. Изначально геномный прогноз и геномная селекция созданы для ускорения и удешевления оценки молодых племенных животных, сокращения затрат на их содержание и селекционные мероприятия, а также уменьшение генерационного интервала [8].

Следует отличать «оценку» и «прогноз». Если оценка проводится по фактическим данным собственной продуктивности или продуктивности потомков, то в прогнозе производится вероятностная оценка будущей продуктивности потомков, родившихся молодых животных, которые могли бы быть выбраны в будущем в качестве производителей в пары для спаривания (или осеменения).

Если оценка проводится уже по взрослым животным или производителям, от которых получено потомство, то прогноз (в т. ч. геномный) рентабелен только для молодых животных. В начале после рождения животных оценка не может быть точной, и ее достоверность низка. В дальнейшем при появлении потомков и оценки их продуктивности надежность оценки возрастает.

Постараемся рассмотреть основные принципы и методы геномной селекции, которые можно использовать для совершенствования продуктивных качеств отечественного скота молочного направления продуктивности (таких пород,

как айширская, ярославская, джерсейская, холмогорская, красная горбатовская, красно-пестрая, англеская, черно-пестрая, тагильская, красная степная) и молочно-мясного (пород симментальская, сычевская, бурая швидская, истобинская, костромская бестужевская и монбельярская).

При геномной оценке племенной ценности животных важно иметь теоретическую подготовку по основным вопросам [3]:

1. Каким образом потомкам передаются наследственно селекционные признаки и как это вычисляется?

2. Каким образом можно рассчитать прогноз племенной ценности для молодых, только что родившихся животных, у которых еще нет потомства и собственной продуктивности?

3. Каким образом рассчитать прогноз племенной ценности животных, используя программы, и с какими требованиями?

Сегодня метод генетической оценки племенной ценности животных применяется для выведения новых пород и типов племенных животных, а также всех сортов растений (GEBV, оценка с использованием генетических маркеров) [8, 9].

Цель исследования: разъяснение основных положений и методов геномной селекции и правильного ее применения в племенной и селекционной работе в животноводстве и растениеводстве России.

Результаты исследования

1. Программная среда проведения геномной селекции

Изначально в выборке животных из популяции (породы) присутствуют различные животные как с высоким, так и низким значением прогноза EBV относительно средней по популяции, поэтому в референтной группе необходимо создать такую выборку животных, чтобы генетическое разнообразие было достаточно большим для проведения последующей оценки [3, 8]. Ка-

ким образом осуществляется этот процесс программно и с какими требованиями?

При реализации метода генетической оценки применяется программирование на языке R и SAS, для статистической обработки и графической интерпретации, генетических исследований и количественной генетики в среде программирования, реализованной на платформе ОС Linux/Ubuntu.

Отбор данных по продуктивности животных, определение родственных связей, а также генотипирование проводят в среде R версии 3.4.4 (2018-03-15), и SAS University Edition – в ОС класса Ubuntu 18.04.2 LTS или выше. Также могут использоваться готовые скрипты для вычисления генетических и фенотипических дисперсий REML [7] и программное обеспечение blupf90 и gblupf90 [10]. Главной задачей геномной селекции является уточнение родства животных генотипированием по SNP на генетических чипах с последующей надстройкой этих данных с фенотипами родственных животных, оцененных в предыдущих поколениях по потомству, с уточнением их при помощи геномных матриц родства [6, 8, 10].

Для расчетов геномного прогноза животных берутся данные из родословной [8], в которой указана продуктивность и схема разведения, имеются записи о фенотипах, а некоторые из животных, не имеющие данных по продуктивности, связаны между собой посредством родства.

Расчет геномных матриц родства возможен при помощи итерационных алгоритмов APY на высокоэффективных вычислительных серверах класса Amazon AWS или Yandex Tesla (Nvidia) со средней стоимостью расчетов от 170 тыс. руб. в месяц для одного потока данных.

2. Экономическая направленность селекционных программ

В настоящее время в мировой практике отдается предпочтение применению программам селекции исключительно на основе прогноза генетической племенной ценности (EBV, estimated breeding value) по BLUP [1, 4]. Такой прогноз позволяет выбрать животных, которые в среднем лучше по продуктивности, чем остальные по популяции. Они являются носителями лучшего генотипа и передадут это свой-

ство своим потомкам. При их использовании в товарных хозяйствах владелец получит больше прибыли и сможет вложить вырученные средства в покупку животных вновь и вновь генетически лучшего качества, чем его предыдущие.

Генетический материал для продажи (живые животные, сперма и эмбрионы) производят сельхозпроизводители, для которых основным видом деятельности является селекция и чистопородное разведение для большинства сельскохозяйственных животных, за исключением некоторых гибридов в свиноводстве, и работа с мясным скотом, а торгуют генетическим материалом коммерческие компании, целью которых является извлечение прибыли.

Для увеличения рентабельности производства и снижения затрат на покупку генетического материала за рубежом в большинстве капиталистических стран фермеры объединяются в ассоциации и генетические компании. В России объединение в бизнес-кластеры и кооперативы может обеспечить формирование финансовых ресурсов для производства генетического материала внутри страны, с учетом национальных интересов рынка. При создании ассоциаций и компаний в капиталистических странах основной целью является максимизация прибыли. Для достижения стратегических целей доминирования на рынке компании входят в сговоры для захвата рынка и создания псевдосоюзов, организуя бренды продажи и прикрывая возникновение естественных монополий [1], даже в некоторых случаях создавая иллюзию конкуренции, тем самым диктуя свои условия продажи племенного материала, особенно это ярко выражается в СНГ. Макроэкономический анализ и разработка стратегии противодействия импорту заключается в ориентировании рынка племенного материала не только на обеспечение внутренних потребностей, но и на экспорт в капиталистические страны, что является единственной стратегией успешного развития агропромышленного производства в скотоводстве.

Чтобы создавать оптимальные программы геномной селекции высокого уровня, следует понимать, что это неразрывный во времени многоплановый и динамический процесс, включающий этапы, представленные на рисунке [1, 2].



Необходимые этапы геномной селекции

В представленной селекционной программе поэтапной геномной селекции основополагающей целью является повышение не только продуктивности стада, но и дохода его владельца.

Сокращение поголовья, увеличение его продуктивности, снижение затрат на содержание сложных современных пород животных, экспансия импортных продуктов животноводства и стремление к свободному предпринимательству, в т. ч. с образованием крупных агрохолдингов, указывают на необходимость постановки цели селекции таким образом, чтобы разведение животных было экономически выгодным [2].

Существующий в России рынок генетического материала не будет конкурентоспособным без современной национальной оценки племенной ценности и прогнозирования генобиометрических моделей при помощи BLUP (best linear unbiased prediction (англ.) – наилучший линейный (матричный) несмещенный, беспристрастный, объективный, неангажированный прогноз) для крупного рогатого скота, овец, коз, свиней, растений и других видов.

BLUP является основным инструментом для прогнозирования генетической ценности племенного материала в животноводстве и растениеводстве. Применение BLUP и генетического анализа является коммерческим инструментом для продвижения генетического материала спермы и семян. Без прогнозирования с применением методологии BLUP живые животные, сперма, эмбрионы и семена растений даже самого высокого качества не могут быть проданы.

3. Модель BLUP как система работы

Определение генетической ценности материала проводится по единой логике и стратегии как для племенных животных, так и растений [4]. Модель BLUP изначально начала применяться во всем мире после создания современных вычислительных центров, которые позволили технически осуществлять массовые вычисления [2, 5]. Применение этой модели не только позволяет оценивать животных по генетической ценности и разделять влияние среды и генотипа на измеряемую величину продуктивности, но и оценивать наследуемость селекционных признаков, упорядочивать и гармонизировать исходные данные по родству и фенотипу.

Прогноз (простой и геномный) учитывает родственные связи (генетические линейные расстояния по Райту-Нею) и передачу признаков потомкам, их наследуемость (итерационно вычисленную по REML), что позволяет повысить надежность прогноза и ускорить его проведение. В дальнейшем это приводит к снижению затрат и ускоряет генетический прогресс, уменьшает генерационный интервал и еще более, чем при простой оценке, позволяет снизить затраты на содержание животных при их выбраковке и селекционном отборе.

В системе селекции основное направление деятельности – это проверка, оценка и отбор для использования различных категорий племенных животных. Здесь подразделяются направления по молочной, мясной или комбинированной продуктивности, определяются методы проверки и оценки племенных животных в хозяйствах, одновременно выбирается стратегия использования молодых, проверенных быков-производителей, категорий матерей-производителей, создание банков спермы с последующей выбраковкой быков, использование производителей других пород и скрещивания, селекции матерей-производителей, использование биотехнологии и МОЕТ [2].

В селекционном процессе оценка потенциала животного происходит по генетической составляющей, которая передается потомству. Необходимо знать, что чрезвычайно важен качественный первичный учет, генетическая идентификация скота и уменьшение количества ошибок по идентификации. Получение достоверных и точных данных по продуктивности животных, качеству молока, мяса (по индексной оценке туши), организация использования поголовья в соответствии с его специализацией по питьевому молоку, молоку на переработку, на получение вторичной молочной продукции и сырной промышленности приведут к снижению затрат в хозяйстве и увеличению рентабельности. Крайне необходимо применение современных схем селекции с применением современных математических методов (биометрия и BLUP) оценки продуктивности и проявления селекционных признаков, их наследуемости [10].

Каким образом и кому передается селекционный признак, как это вычисляется? Селекционный признак в количественном его выраже-

нии передается согласно менделевскому наследованию по правилам классической генетики. Вычисление количественного выражения наследования для потомка осуществляется на основе дисперсии первичных (достоверных) данных по продуктивности родителей по методу REML.

4. Принципы генетической оценки

Универсальной линейной (матричной) модели не существует, уравнение составляется каждый раз для вычисления величин EBV в зависимости от условий содержания животных. Использование BLUP дает возможность избавиться от влияния эффектов окружающей среды, выявив генетическую значимость признака, которая составляет обычно не более 20–30 % от общего вклада. Также невозможно предугадать, для какой из созданных линейных моделей будет наименьшей величина остаточной ошибки, которую нельзя заранее оценить и распределить по наблюдаемым эффектам.

Для оценки продуктивности по BLUP необходимы:

- 1) точная и достоверная система генетической идентификации животных, получение качественных и достоверных исходных данных о продуктивности животных по статистически значимому и достаточному количеству признаков;
- 2) статистическая оценка надежности и достоверности этих данных, выбор надлежащего способа статистической оценки информации и метода вычисления EBV для каждого животного по заданным признакам;
- 3) длительное централизованное хранение достоверных величин EBV;
- 4) правильное составление структуры матричных уравнений BLUP и выбор эффектов в зависимости от условий производства, распределение их по классам в уравнении (фиксированные и рандомизированные);
- 5) правильный алгоритм решения матричных уравнений, выбора математического метода решения уравнений, проверки достоверности и точности полученных статистических величин.

5. Принципы геномной оценки

При проведении геномной оценки (genomic (англ.), в геномной EBV, GEBV) в сравнении с методом BLUP матрицы и векторы разделяются с учетом принятого в расчетах количества эф-

фектов и одновременно оцениваемых свойств (многомерные величины) [6], с учетом реализованной геномной матрицы родства между генотипированными индивидуумами [6, 10].

Геномная (генетическая) оценка в первую очередь ценна предоставлением информации о генетических аномалиях развития и воспроизводства, желаемых генотипах, используемых для повышения продуктивности и качества продукции, что также снижает затраты на содержание животных, их ветеринарное обслуживание и уменьшает риск экономических потерь в производстве.

Каким образом можно уточнить прогноз для молодых, только что родившихся животных, у которых еще нет потомства и собственной продуктивности их дочерей? В случае GEBV учитываются корреляции с QTL (quantitative trait loci (англ.)), локусами количественных (селекционных признаков) в популяции, с помощью оценки их генетических взаимосвязей с генотипами животных, а также генетическая изменчивость полигенного эффекта по изменчивости однонуклеотидных полиморфизмов SNP (single nucleotide polymorphism) [3, 9].

Дисперсия генетической селекции рассчитывается отдельно, и также качество линейных моделей оценивается по остаточной генетической изменчивости признаков, возникающей при нарушении связей переданных аллелей в потомстве при спаривании, которую невозможно было учесть в старых способах оценки [9, 10].

В геномных линейных моделях, аналогично BLUP, определяются статистические параметры воспроизводимости, надежности и величины ошибки определения величин EBV [10]. Расчет регрессионных коэффициентов для отдельных SNP проводится на референтной популяции животных, для индивидуумов которой ранее были достоверно определены EBV (URL: <https://goo.gl/Vdor22>).

Преимущества метода программного вычисления GEBV:

1) простота внедрения метода расчета при наличии и использования существующей системы оценки BLUP и ПО (URL: <https://goo.gl/fTxL91>);

2) учет смещения оценки в той степени, которая возникает из-за избирательного генотипирования особей популяции (породы);

3) возможность применения геномной информации на всей популяции;

4) возможность применения комбинированного подхода при генотипировании подмножеств популяции;

5) данные генотипирования животных должны быть получены универсальным и единым способом, чтобы их можно было объединить между собой.

Недостатки GEBV:

1. Трудность получения инверсии матрицы взаимосвязей матрицы M в случае работы с большой популяцией генотипированных индивидуумов. Стоимость расчета инверсии на серверах увеличивается в кубической зависимости за каждую новую голову, если расчет ведется для более чем 150 тыс. животных. Если же для расчета BLUP необходимо применять многоядерные расчетные сервера или облачные расчетные ресурсы, то это еще более актуально.

2. Для решения проблемы с инвертированием больших матриц применяется метод APY (URL: <https://goo.gl/fTxL91>). Таким образом, по этому алгоритму на основе определения случайного подмножества животных геномная матрица родства между генотипированными индивидуумами в матрице G (GRM, genomic relations matrix) может быть инвертирована в матрицу H^{-1} . Если в обычном случае стоимость расчета на программном сервере инверсии возрастает кубически, то в таком случае стоимость возрастает в линейной зависимости. Теория APY предполагает, что оптимальный размер подмножества (при условии максимизации точности GEBV) зависит от эффективного размера популяции N_e [6].

Основное отличие геномной оценки от обычной заключается именно в применении данных о генетическом родстве животных и механизмов передачи селекционного признака в матричных уравнениях BLUP [10]. Также главным преимуществом геномной оценки является ускорение процесса оценки молодых животных, а также уточнение оценки взрослых и уменьшение интервала смены поколений (как следствие ее реализации) [8–10].

Выводы. Описаны сложности и преимущества геномного прогнозирования, заключающиеся в достаточном охвате геномным прогнозом молодых животных и классической оценкой фе-

нотипа проявляемых селекционных признаков.

Анализ наследуемости передаваемых потомству признаков и реализация современного подхода при помощи современных и общепринятых методов оценки наследуемости и фенотипов животных посредством биометрии в сочетании с генотипированием маркеров ДНК, применение геномного прогнозирования ускоряет генетический прогресс.

Литература

1. Басовский Н.З., Кузнецов В.М. Методические рекомендации по разработке и оптимизации программ селекции в молочном животноводстве. Л.: ВНИИРГЖ, 1977. 87 с.
2. Кузнецов В.М. Методы племенной оценки животных с введением в теорию BLUP. Киров. Зональный НИИСХ Северо-Востока. 2003. 358 с.
3. Guo G., Lund M.S., Zhang Y., Su G. Comparison between genomic predictions using daughter yield deviation and conventional estimated breeding value as response variables // J. Anim Breed Genetics. 2010. V.127(6). P. 423–432.
4. Henderson C.R. Best Linear Unbiased Estimation and Prediction under a Selection Model // Biometrics. 1975. V. 31 (2). P. 423–447.
5. Kaas E.R., Raftery A.E. Bayes factors // Journal American State Association. 1995. V. 90. P. 773–795.
6. Pocrnic I., Lourenco D.A., Masuda Y., Legarra A., Misztal I. The Dimensionality of Genomic Information and Its Effect on Genomic Prediction // Genetics. 2016. V. 203 (1). P. 573–581.
7. Robinson G.K. That BLUP is a Good Thing: The Estimation of Random Effects // Statistical Science. 1991. V. 6 (1). P. 15–32.
8. Schaeffer L.R., Reents R., Jambrozik J. Factors Influencing International Comparison of Dairy Sires // J. Dairy Science. 1996. V. 79. P. 1108–1116.
9. Sorensen D., Waagepetersen R. Model selection for prediction of breeding values // Proceedings of the 7th World Congress of Genet-

- ics Applied to Livestock Production. 2002, 19–23 August. V. 32. P. 513–520.
10. VanRaden P.M. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions // J. Dairy Science. 2008. V. 91. P. 4414–4423.

References

1. Basovskii N.Z., Kuznetsov V.M. Metodicheskie rekomendatsii po razrabotke i optimizatsii program selektsii v molochnom zhivotnovodstve. L.: VNIIRGZH, 1977. 87 s.
2. Kuznetsov V.M. Metody plemennoi otsenki zhivotnykh s vvedeniem v teoriyu BLUP. Kirov. Zonal'nyi NIISKH Severo-Vostoka. 2003. 358 s.
3. Guo G., Lund M.S., Zhang Y., Su G. Comparison between genomic predictions using daughter yield deviation and conventional estimated breeding value as response variables // J. Anim Breed Genetics. 2010. V.127(6). P. 423–432.
4. Henderson C.R. Best Linear Unbiased Estimation and Prediction under a Selection Model // Biometrics. 1975. V. 31 (2). P. 423–447.
5. Kaas E.R., Raftery A.E. Bayes factors // Journal American State Association. 1995. V. 90. P. 773–795.
6. Pocrnic I., Lourenco D.A., Masuda Y., Legarra A., Misztal I. The Dimensionality of Genomic Information and Its Effect on Genomic Prediction // Genetics. 2016. V. 203 (1). P. 573–581.
7. Robinson G.K. That BLUP is a Good Thing: The Estimation of Random Effects // Statistical Science. 1991. V. 6 (1). P. 15–32.
8. Schaeffer L.R., Reents R., Jambrozik J. Factors Influencing International Comparison of Dairy Sires // J. Dairy Science. 1996. V. 79. P. 1108–1116.
9. Sorensen D., Waagepetersen R. Model selection for prediction of breeding values // Proceedings of the 7th World Congress of Genet-
10. VanRaden P.M. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions // J. Dairy Science. 2008. V. 91. P. 4414–4423.