

Министерство науки и высшего образования РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
образования
«Сибирский государственный университет инженерии и биотехнологий»

На правах рукописи

ЖИГУЛИН ТИМОФЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ

**ПЛЕМЕННАЯ ЦЕННОСТЬ БЫКОВ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ И ЗАРУБЕЖНОЙ СЕЛЕКЦИИ
ПО МОЛОЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ИХ ДОЧЕРЕЙ В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ
СИБИРИ**

4.2.5 – Разведение, селекция, генетика и биотехнология животных

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, доцент,
Камалдинов Евгений Варисович

Новосибирск 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	14
1.1 Современные тенденции в развитии молочного животноводства России	14
1.2 Современные методы оценки племенной ценности и их ограничения	16
1.3 Паратипические факторы и их роль в модуляции эффектов взаимодействия «генотип-среда»	21
1.4 Количественные подходы к оценке и моделированию взаимодействия «генотип-среда»	22
1.5 Особенности ведения молочного скотоводства и природно-климатические условия Западной Сибири как среда реализации генотипа	24
1.6 Сравнительная характеристика продуктивных и адаптивных качеств скота отечественной и зарубежной селекции в различных эколого - географических зонах	27
1.7 Оценка генетической дифференциации на основе анализа микросателлитных локусов	30
1.8 Проблемы достоверности зоотехнического учета и методы валидации данных при работе с большими массивами информации.....	32
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	34
2.1 Объект исследований, общая характеристика исходной базы данных и схема исследований.....	34
2.2 Градация производственных категорий	35
2.3 Методы оценки племенной ценности и изменчивости признаков продуктивности.....	36
2.3.1 Расчет селекционных дифференциалов.....	36
2.3.2 Расчет смешанных линейных моделей «Производитель» с различными типами распределения зависимой переменной	37
2.3.3 Расчет моделей «Производитель» при различных типах распределения отклика	40

2.3.4 Расчет моделей норм реакций	42
2.3.5 Исследование эффективности применения метода дистанций Махаланобиса	45
2.4 Генетические методы исследований	47
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	51
3.1 Результаты предварительной обработки данных	51
3.1.1 Преобразование общей выборки за счет введенных поправок	53
3.1.2 Роль фиксированных факторов в изменении плотности распределения признаков молочной продуктивности дочерей быков-производителей в условиях предприятий Западной Сибири	55
3.2 Анализ племенной ценности быков отечественной и зарубежной селекции	59
3.2.1 Сравнительная характеристика дочерей быков-производителей в условиях Западной Сибири.....	59
3.2.2 Расчет и анализ модели «Производитель» для расчета EBV	61
3.2.3 Племенная ценность быков-производителей в разрезе категорий хозяйств	67
3.3 Расчет и анализ моделей «Производитель» с различными типами распределения отклика	71
3.4 Модели норм реакций	78
3.5 Применение метода обнаружения аномальных значений признаков молочной продуктивности с использованием дистанций Махаланобиса.....	83
3.6 Микросателлитный анализ	90
3.6.1 Внутрипопуляционное генетическое разнообразие по микросателлитам у потомков разных быков-производителей	91
3.6.2 Генетическая дифференциация потомства быков отечественной и зарубежной селекции	95
3.6.3 Взаимосвязь генетической структуры и фенотипической изменчивости дочернего поголовья быков.....	101
3.7 Обсуждение результатов.....	106
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	111

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	115
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	119
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	139
Приложение А: Сводная таблица результатов тестирования случайных эффектов в моделях «Производитель»	139
Приложение Б: Диагностика моделей быка-производителя по показателям жира и белка за 305 дней, кг	140
Приложение В: Сравнение теоретических распределений с эмпирическим по признакам жира и белка в кг за 305 дней лактации	141
Приложение Г: Значимость случайных факторов в моделях изменчивости признаков молочной продуктивности.....	142

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях обеспечение продовольственной безопасности Российской Федерации связано с повышением эффективности молочного скотоводства. Мировая практика показывает, что ускорение генетического прогресса в отрасли достигается прежде всего за счет широкого использования высокопродуктивных пород, среди которых лидирующее положение занимает голштинская порода [59]. В отечественном животноводстве эта тенденция проявилась в масштабном импорте племенного материала североамериканской и западноевропейской селекции [1, 103]. Такая стратегия позволила увеличить валовое производство молока [21]. Вместе с тем она обострила ряд проблем. Возросла зависимость хозяйств от зарубежных селекционных центров, при этом внутривидовое разнообразие снижается, что приводит к обеднению генофонда [130, 131].

Ключевая научная проблема состоит в точности оценки генетического потенциала, который может быть реализован не в полной мере в условиях предприятий с разным уровнем производственной культуры. Генотип определяет норму реакции, задающую характер изменчивости признака в разных условиях внешней среды (технологии содержания, кормления и общего производственного фона) [8]. По этой причине высокая племенная ценность производителей, установленная в странах их происхождения, не гарантирует аналогичной продуктивности потомства в иных экологических и технологических условиях. В Российской Федерации данная закономерность выражена отчетливо. Быки, имеющие высокие значения индексов в зарубежных системах, нередко могут давать в отечественных стадах потомство со средними или пониженными показателями удоя, жизнеспособности и воспроизводительной способности [118]. Фактическая продуктивность импортного скота часто составляет лишь 60-70 % от уровня, регистрируемого в странах-экспортёрах. Интенсификация производства молочной продукции сопровождается ростом заболеваемости и сокращением продолжительности хозяйственного использования коров [13].

Особую остроту проблема приобретает в природно-климатических условиях Западной Сибири. Резко континентальный климат, продолжительный стойловый период, колебания температурно-влажностного режима и нестабильное качество кормовой базы оказывают негативное влияние на степень проявления генетического потенциала у высокопродуктивных животных [5]. В такой среде преимущество получают генотипы, сочетающие высокий генетический потенциал молочной продуктивности с адаптационной пластичностью. Локальные популяции скота, длительно формировавшиеся под влиянием суровых экологических факторов, сохраняют выраженную конституциональную прочность и метаболическую пластичность [17]. В связи с этим сравнительная оценка племенной ценности быков отечественной и зарубежной селекции в хозяйствах Западной Сибири имеет принципиальное практическое и теоретическое значение.

Методологическая достоверность анализа взаимодействия типа «генотип-среда» напрямую связана с достоверностью исходных данных. Ошибки в данных первичного зоотехнического учёта, возникающие при ручном вводе, миграции данных между программами и несовершенстве цифровых систем, способны существенно исказить результаты селекционно-генетического моделирования [116]. Недостоверность сведений о происхождении животных приводит к ошибкам в построении родословных, что ведёт к смещению оценок племенной ценности. Для минимизации этих рисков обязательным этапом современных исследований является верификация происхождения генетическими методами на основе микросателлитных STR или однонуклеотидных SNP маркеров, что согласуется с требованиями ISAG и ICAR [9, 66].

Актуальность исследования

Актуальность исследования обусловлена необходимостью совершенствования методологии оценки племенной ценности быков-производителей в природно-климатических условиях Западной Сибири. Проблема качества первичных данных препятствует внедрению элементов крупномасштабной селекции с использованием методологии лучшего линейного несмещенного прогноза (BLUP). В условиях Западной Сибири на

животноводческих предприятиях также возрастает роль взаимодействия «генотип-среда» в изменчивости признаков молочной продуктивности. Данный фактор может существенно влиять на точность оценки генетического потенциала быков зарубежной селекции, генетический потенциал которых оценивался по зарубежной популяции.

Степень разработанности темы исследования

В настоящее время широкому кругу вопросов селекционно-племенной работы, включая фенотипическую оценку дочерей быков-производителей и влияние зарубежного генофонда на изменчивость хозяйственно-полезных признаков крупного рогатого скота, посвящено достаточно научных работ [6, 14, 34, 44, 46, 47, 48, 50, 60, 67, 70, 78]. Реализация генотипов производителей в разных условиях среды также представляется важной проблемой и зависит от аллелофонда отечественных популяций скота, разводимого в разных природно-климатических и хозяйственных условиях нашей страны [18, 19, 68, 109]. Применение методов BLUP и моделей тестового дня также распространено в современной зоотехнической практике и широко рассмотрено в отечественных исследованиях [36, 80, 92, 95, 111]. Следует отметить, что исследования взаимодействия «генотип–среда» с применением математических моделей норм реакций, преимущественно представлены в зарубежных публикациях [142, 143, 144].

К сожалению, оценка племенной ценности быков в условиях Западной Сибири не проводится комплексно, так как одной из причин является качество данных зоотехнического учета [23, 65]. До настоящего времени не разработан комплексный подход, предполагающий многомерную фильтрацию данных зоотехнического учета (в частности, с использованием расстояний Махаланобиса) и учитывающий категорию хозяйства по уровню продуктивности. Отсутствие прикладных решений для Западной Сибири может приводить к системным ошибкам при ранжировании производителей, что и определяет необходимость проведения настоящего исследования.

Цель исследования

Оценить племенную ценность быков отечественной и зарубежной селекции по признакам молочной продуктивности их дочерей в условиях Западной Сибири.

Задачи исследования

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Оценить влияние фактора «Категория хозяйства» на согласованность оценок племенной ценности быков-производителей, рассчитанных методами «дочери-сверстницы» и смешанной моделью «Производитель», в условиях Западной Сибири;

2. Оценить роль взаимодействия «генотип-среда» в изменчивости уровней удоя, жира и белка с использованием пороговой метрики Робертсона в хозяйствах разных категорий;

3. Построить биометрические модели племенной ценности быков-производителей отечественной и зарубежной селекции по признакам молочной продуктивности и провести сравнительный анализ полученных результатов с данными зарубежной оценки;

4. Оценить эффективность применения различных типов распределения отклика в моделях «Производитель» для обоснования оптимального метода оценки племенной ценности животных;

5. Оценить возможность применения многомерной фильтрации данных первичного зоотехнического учета на основе робастных расстояний Махаланобиса для повышения точности биометрических моделей племенной ценности животных по признакам молочной продуктивности;

6. Охарактеризовать генетическую структуру и степень сходства дочерей быков-производителей разного происхождения по микросателлитному профилю и определить степень сопряженности генетических и фенотипических дистанций.

Научная новизна исследования

Разработан методологический подход к категоризации племенных хозяйств с использованием медианного значения удоя базисной жирности в Западной Сибири.

Обоснован порог многомерной фильтрации записей на основе расстояний Махаланобиса, обеспечивающий баланс между количеством удаленных записей и качеством биометрических моделей.

Впервые в условиях Западной Сибири показана значимая роль взаимодействия «генотип-среда» в изменчивости уровней удоя и молочного белка. Установлено, что точность международных оценок племенной ценности быков зарубежной селекции различается в зависимости от категории хозяйства.

Установлено, что потомство быков отечественной селекции не формирует изолированной субпопуляции по микросателлитам и является частью популяции скота голштинской породы.

Теоретическая и практическая значимость работы

Теоретическая значимость исследования состоит в развитии представлений об источниках изменчивости признаков молочной продуктивности дочерей быков отечественной и зарубежной селекции в условиях резко континентального климата Западной Сибири и в создаваемых на предприятиях разных условиях среды для раскрытия генетического потенциала животных. Полученные результаты уточняют вклад паратипических факторов в племенную ценность и расширяют методологические подходы к оценке взаимодействия «генотип-среда».

Практическая значимость работы определяется возможностью использования результатов исследования при совершенствовании региональных селекционных программ. Выводы и модели, описанные в работе, могут быть использованы племенными предприятиями, центрами искусственного осеменения и организациями селекционного учета Западной Сибири. Методы могут применяться при выборе быков-производителей, корректировке схем подбора, верификации и очистке производственных баз данных перед расчетом племенной ценности. Практическую ценность имеет предложенный подход к фильтрации зоотехнических данных на основе многомерных расстояний Махаланобиса.

Методология и методы исследования

Методологической основой диссертационной работы послужил системный подход к оценке генетического потенциала крупного рогатого скота. Рассмотрение

фенотипа как результата нелинейного взаимодействия наследственности и условий среды потребовало перехода от классических методов к многоэтапному биометрическому моделированию.

Информационной базой послужили выгрузки из информационно-аналитической системы зоотехнического учета «Селэкс», а также данные международной базы данных CDCB. Исследования проводились совместно с РИСЦ АО «Новосибирскагроплем».

Для решения поставленных задач применялся комплекс зоотехнических, статистических и генетических методов.

Первичный контроль качества и очистка больших массивов информации осуществлялись методом Тьюки, а также исключением данных, выходящих за пределы пограничных значений.

Оценка племенной ценности и извлечение компонентов дисперсии выполнялись посредством построения смешанных линейных моделей быка-производителя и моделей норм реакций. Оптимизация моделей осуществлялась методом ограниченного максимального правдоподобия. Качество предсказательной способности алгоритмов проверялось с помощью пятикратной кросс-валидации. Все вычислительные процедуры и визуализация данных реализованы в среде статистического программирования R с использованием пакетов lme4, glmmTMB, MuMIn и др.

Генетический профиль животных рассматривался по микросателлитам, рекомендованным Международным обществом генетики животных ISAG. Внутрипопуляционное генетическое разнообразие оценивалось через показатели ожидаемой гетерозиготности и анализ редких аллельных вариантов (приватных аллелей). Генетическая дифференциация групп потомства определялась путем расчета дистанций Нея, Эдвардса и Рейнольдса. Последующая визуализация популяционной структуры выполнялась методом иерархической кластеризации и визуализацией в пространстве главных координат. Для выявления сопряженности между генетическими и фенотипическими дистанциями применялся тест Мантеля.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Фактор «Категория хозяйства» является определяющим фактором согласованности оценок племенной ценности быков-производителей, рассчитанных методами «дочери – сверстницы» и биометрическими моделями «Производитель». В хозяйствах с высокой молочной продуктивностью (Категория 2) обеспечивается высокая сопряженность результатов обоих методов по рассматриваемым признакам молочной продуктивности, тогда как в хозяйствах с продуктивностью ниже медианного уровня (Категория 1) достоверная связь сохраняется только по количеству жира;

2. Взаимодействие «генотип-среда» по удою и выходу молочного белка характеризуется снижением уровня метрики Робертсона ниже критического порога ($r_g < 0,80$) в условиях хозяйств разных категорий, что свидетельствует о значимой роли взаимодействия «генотип – среда»;

3. Рассчитанные оценки племенной ценности с помощью смешанных моделей «Производитель» обладают достоверно более высокой прогностической способностью для сибирской популяции молочного скота по сравнению с международными оценками;

4. Применение смешанных линейных моделей «Производитель» с нормальным типом распределения отклика при прогнозировании признаков молочной продуктивности является оптимальным. Использование моделей с лог-нормальным и гамма-распределением не обеспечивает преимуществ по предсказательной способности, незначительно уступая линейным моделям;

5. Метод многомерной фильтрации зоотехнических данных на основе робастных расстояний Махаланобиса устраняет завышение аддитивной генетической дисперсии и смещение в оценках коэффициента наследуемости h^2 , обеспечивая оптимальный порог нормализации распределения остатков моделей при сохранении 85 % записей;

6. Установлено, что сибирская популяция голштинского скота характеризуется оптимальным генетическим разнообразием, при этом выявлена низкая статистически достоверная степень сопряженности генетических и

фенотипических дистанций по молочной продуктивности, выраженная у потомков быков зарубежной селекции.

Таким образом, исследование направлено на решение важного для современной селекционной практики вопроса: в какой мере высокий генетический потенциал, заявленный для быков отечественной и зарубежной селекции, способен реализоваться в природно-производственных условиях Западной Сибири и какие методы позволяют объективно оценить этот процесс.

Степень достоверности результатов и апробация результатов исследования

Степень достоверности обеспечена объемом проанализированного эмпирического материала. Исходные данные включали 21787 записей.

Отобраны и применены биометрические методы, а также методы популяционной генетики. Анализ данных реализован в среде статистического программирования R с использованием дополнительных библиотек для построения смешанных моделей и робастного анализа. Анализ генетической структуры осуществлялся по микросателлитам, рекомендованным ISAG. Статистическая надежность биометрических моделей подкрепляется результатами пятикратной кросс-валидации.

Результаты исследований обсуждены на Всероссийской научно-практической конференции «Перспективы развития ветеринарной медицины, зоотехнии и биотехнологии» (Рязань, 2025), «Агротехнологии XXI века: стратегия развития, технологии, инновации» (Пермь, 2025) и IV Международной научно-практической конференции «Развитие науки и практики в глобально меняющемся мире в условиях рисков» (Москва, 2026).

Публикации результатов исследований

По теме диссертационного исследования опубликовано 5 научных работ. Все они вышли в ведущих рецензируемых изданиях, входящих в перечень ВАК при Минобрнауки Российской Федерации. Работы опубликованы в специализированных изданиях «Молочное и мясное скотоводство», «Зоотехния», а также «Вестник НГАУ».

В трех публикациях соискатель является первым автором. Две работы выполнены в соавторстве в рамках исследований по верификации первичного учета и научному обоснованию селекционно-племенной работы.

Структура и объем диссертации

Диссертация представлена на 142 страницах компьютерного текста. Текст иллюстрирован 25 таблицами, 20 рисунками и содержит 4 приложения. Список использованной литературы включает 170 источников, в том числе 52 на иностранном языке.

Работа состоит из введения, обзора литературы, главы с описанием материалов и методов, главы результатов собственных исследований, заключения, библиографического списка и приложений.

Личный вклад автора

Соискателем проведен обзор отечественной и зарубежной литературы по теме работы. Автором осуществлена обработка первичной зоотехнической информации в восьми племенных хозяйствах Западной Сибири, выполнена процедура построения, валидации и математической очистки массивов данных. Написание программного кода на языке R для вычисления селекционных дифференциалов, построение смешанных линейных моделей быка-производителя, оценка экологической пластичности генотипов, обработка записей микросателлитного профиля выполнялись соискателем также единолично.

В работах, опубликованных в соавторстве, диссертанту принадлежит ведущая роль в написании программного кода на языке R и математической обработке данных; постановка задач и обсуждение промежуточных результатов проводились коллегиально. Экстраполяция методов на генеральную совокупность, построение моделей и формирование итоговых выводов диссертации выполнены автором единолично.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Современные тенденции в развитии молочного животноводства России

Современное мировое молочное скотоводство развивается в направлении интенсификации производства и внедрения промышленных технологий содержания [120]. Параллельно с этим наблюдается закономерность: при сокращении общего поголовья коров валовое производство молока продолжает увеличиваться [107]. Подобная динамика объясняется ростом индивидуальной продуктивности животных, достигнутым благодаря прогрессу в генетике, селекции и системах кормления [168]. Индустриализация отрасли формирует спрос на животных, способных выдерживать высокие метаболические нагрузки в условиях роботизированного и поточного доения. В таких производственных системах менее продуктивные породы постепенно утрачивают конкурентоспособность, уступая место высокопродуктивным генотипам [22].

Российская Федерация, будучи вовлеченной в глобальные агропромышленные процессы, в полной мере отражает указанные тенденции. В последние 10-15 лет в стране реализуется курс на интенсификацию производства и импортозамещение молочной продукции. За этот период структура молочного животноводства заметно изменилась. На фоне сокращения дойного стада наблюдается выраженный рост удоя на одну корову; в передовых хозяйствах он уже превысил 8000-10000 кг молока за лактацию [90]. Такой результат стал возможен вследствие модернизации материально-технической базы и широкого использования племенного материала с высоким генетическим потенциалом [94].

Ключевую роль в этом процессе сыграла голштинская порода крупного рогатого скота, генофонд которой стал основой преобразования отечественного стада [107]. Масштабная голштинизация молочных пород, проводимая в России с конца XX века, привела к тому, что значительная часть животных представлена помесями с долей голштинской крови около 70 % и выше [53, 76]. Формирование новых внутрипородных типов базируется на голштинском генофонде, что

позволяет получать высокую продуктивность потомства [12]. Закономерным следствием этой стратегии стал устойчивый импорт генетического материала из стран с развитым молочным скотоводством [112]. Его поддерживают как объективный дефицит качественных внутренних ресурсов, так и активная маркетинговая политика международных генетических центров, предлагающих племенной материал с высокими показателями племенной ценности [42].

Станции искусственного осеменения комплектуются семенем импортных быков, либо быков отечественной селекции, генеалогически восходящих к зарубежным предкам [106]. В результате отечественный генотип все сильнее сближается с зарубежным. При этом точность племенной оценки между быками отечественной и зарубежной селекции может различаться. Российские селекционеры сталкиваются с трудностями конкуренции прежде всего из-за более позднего внедрения массовой геномной оценки и ограниченного объема качественных локальных баз данных [40].

Применение импортной генетики в производственных условиях России не всегда соответствует ожидаемому эффекту [98]. Высокий генетический потенциал зарубежных быков может сопровождаться сниженной адаптационной устойчивостью их потомства. Исследования, выполненные в ряде регионов Российской Федерации, показывают, что продолжительность хозяйственного использования дочерей зарубежных производителей часто уступает аналогичному показателю у животных отечественной селекции [24, 41, 99, 100]. Среди причин раннего выбытия выделяют заболевания конечностей и гинекологические патологии [88]. Развитие отечественного молочного скотоводства сопровождается не только ростом продуктивности, но и сокращением периода хозяйственного использования. Таким образом, генотип быка, высоко оцененный за рубежом, не гарантирует подобной реализации в условиях России.

1.2 Современные методы оценки племенной ценности и их ограничения

Традиционным методом оценки племенной ценности быков - производителей в отечественной зоотехнической практике долгое время служило сравнение методом «дочери – сверстницы». Этот подход, несмотря на практическую доступность, характеризуется существенной статистической погрешностью [32]. Развитие вычислительных методов привело к переходу к системе наилучшего линейного несмещенного прогноза (BLUP), которая стала мировым стандартом в популяционной генетике молочного скота [52]. Ее основное преимущество состоит в учете генеалогического родства и нивелировании влияния фиксированных паратипических факторов среды. Именно это позволяет в большей степени отделить генетическую ценность животного от случайных фенотипических колебаний [73]. Применение BLUP в региональных популяциях подтверждает его высокую эффективность и снижение вероятности ошибки при отборе производителей по сравнению с традиционными методами [43].

Внедрение данной оценки связано с развитием генетики и переходом к массовой геномной селекции. Выявление десятков тысяч однонуклеотидных полиморфизмов сделало возможным расчет геномной племенной ценности животных сразу после рождения, без ожидания результатов дочерней оценки [71]. В сочетании с современными репродуктивными технологиями это может обеспечить сокращение интервала поколений и ускорение генетического прогресса [74].

Глобализация рынка генетических ресурсов потребовала унификации международной оценки производителей. Для решения этой задачи сформированы международные подходы, реализованные через систему «Interbull» и методологию «Multiple Across Country Evaluation» (сокращенно «MACE») [82]. Ее сущность заключается в сопоставлении и конвертации племенных оценок, полученных в разных странах [111]. Одновременно широкое распространение получили комплексные селекционные индексы, объединяющие показатели продуктивности, экстерьера, воспроизводства и здоровья [50, 87, 162]. К числу таких индексов

относятся, например, канадский LPI и скандинавский NTM. Особенно востребованы американские индексы TPI и Net Merit, последний из которых ориентирован на прогноз пожизненной экономической эффективности производителя.

Однако использование зарубежных индексов имеет существенное ограничение. Их расчет выполняется для технологических и климатических условий стран-экспортеров. Между тем биологические процессы лактации и метаболизма тесно связаны с реакцией организма на стрессоры внешней среды [128, 163]. При переносе генетического материала в иные природно-климатические условия неизбежно проявляется эффект взаимодействия «генотип-среда». Поэтому племенная ценность одного и того же быка может заметно изменяться в зависимости от места реализации его генотипа [26, 27]. Производитель, являющийся улучшателем в исходной стране, в российских хозяйствах способен давать потомство, уступающее дочерям быков с более низкими международными рейтингами.

В этой связи особое значение приобретают гены, определяющие адаптивную устойчивость организма. Один из наиболее показательных примеров - полиморфный ген главного комплекса гистосовместимости BoLA-DRB3, связанный с устойчивостью к широкому спектру заболеваний и выраженностью иммунного ответа [125, 147]. Наличие определенных аллелей этого гена может определять, насколько успешно животное сохраняет здоровье и реализует высокий продуктивный потенциал в конкретной среде. Тем самым селекционная работа постепенно выходит за рамки отбора по удою и все больше ориентируется на сочетание продуктивности, здоровья и адаптивности.

Перечисленные обстоятельства подчеркивают необходимость развития национальных систем оценки племенной ценности и формирования собственных индексов, адаптированных к отечественным реалиям [4]. Объективную картину реализации генетического потенциала в конкретной географической зоне можно получить только при использовании современных статистических методов и достоверных зоотехнических данных.

Показатель удоя за 305 дней удобен для сводной отчетности, однако не позволяет оценить динамику лактации. В этой связи разрабатываются модели тестового дня и их модификации, позволяющие учитывать форму лактационной кривой, число дней доения и другие показатели лактации [57, 92]. Как показано в одном из исследований, при расширении массива данных о лактациях повышаются показатели наследуемости оцениваемых признаков и достоверность оценки производителей [57]. Одновременно возрастает требования к качеству первичных данных. Именно в этом аспекте проявляется одно из основных ограничений статистической оценки. Модели BLUP не позволяют в достаточной мере учитывать систематические ошибки, если в базе неправильно описаны стадо, год и сезон отела, продолжительность лактации, сервис-период, происхождение животного или выбытие. В ряде российских работ подчеркивается, что рост точности оценки племенной ценности сегодня в значительной мере определяется не столько усложнением математического аппарата, сколько достоверностью учета, полнотой лабораторного контроля и регулярной верификацией происхождения животных [55, 66].

Ограничения моделей выявляются при сопоставлении результатов селекционной работы между предприятиями. Исследования показывают, что один и тот же производитель способен демонстрировать неодинаковую племенную ценность в популяциях, отличающихся технологией, уровнем кормления и структурой стада [114]. Более поздние исследования с применением BLUP AM подтвердили, что фактор «стадо» оказывает влияние на реализацию генетического потенциала, а ранговое соответствие между фенотипической и генетической оценкой находится на низком уровне [117]. Из этого следует принципиальный вывод: даже современная статистическая модель не устраняет взаимодействие «генотип-среда», а лишь позволяет его описывать более точным образом. Поэтому локальная интерпретация полученных индексов для рассматриваемой производственной среды остается обязательной.

Модели тестового дня имеют высокую эффективность, однако они реализуются только при соблюдении ряда условий: достаточного числа записей,

корректного распределения животных по современным группам, сопоставимой технологии доения и кормления, а также приемлемой полноты родословной информации [57, 92]. При нарушении этих условий точность прогноза биометрической модели снижается. Именно поэтому в отечественной литературе обсуждается не только выбор алгоритма работы, но и регламент подготовки данных.

Отдельный круг вопросов связан с геномной селекцией. Ее методическое преимущество общеизвестно. Геномная племенная ценность может быть рассчитана задолго до появления дочерей. Однако по мере накопления данных дочерней оценки первоначальный геномный прогноз не всегда в точности соответствует действительности. При сравнении быков, оцененных по геному и по качеству потомства, установлено, что связь между ранней геномной и последующей фактической оценкой остается лишь умеренной и зависит как от происхождения производителей, так и от условий, в которых затем реализуется их генотип [83].

В расчетах применяются данные по животным с известными фенотипами, родословными и генетическими данными. Если записи содержат недостоверные данные, качество полученных оценок существенно снижается [75, 95, 96]. Для России эта проблема особенно актуальна, поскольку высокая доля импортной генетики сочетается с разнообразными технологиями содержания. Следовательно, национальные и региональные системы геномной оценки требуют формирования репрезентативной базы данных, содержащей информацию по стадам, в которых предполагается последующий отбор.

Современные системы оценки основаны на индексах, включающих в себя несколько показателей. В мировой практике это отражает переход от селекции по удою к отбору по совокупности признаков, включающих белковомолочность, воспроизводительную способность, долголетие, здоровье вымени, крепость конечностей и экономику выбраковки. Обзор зарубежного индекса RZ€ показывает, что экономическая интерпретация племенной ценности становится все более детализированной и чувствительной к ценам на корма, молоко, ремонт стада

и ветеринарные затраты [64]. Но именно здесь скрыто еще одно ограничение. Комплексные индексы учитывают экономические показатели той производственной системы, для которой он рассчитывался. Вне этой системы индекс может частично терять смысл.

Поэтому прямое использование зарубежных оценок в отечественной практике допустимо лишь как ориентир, но не как безусловное основание для подбора производителей. Экономически «лучший» бык в стране-экспортере может уступать при тех же генетических предпосылках в регионе, где иная продолжительность хозяйственного использования коров, другая стоимость концентратов, иной уровень ветеринарной нагрузки и иная структура выбытия. Отсюда вытекает необходимость создания собственных индексов, объединяющих продуктивность и приспособленность к средовым условиям. В противном случае оценка племенной ценности может не соответствовать российским условиям.

Не менее важным ограничением методов оценки является проблема идентичности животного и достоверности родословной. В смешанных моделях связи между родственниками формируют матрицу родословной, в которой ошибка в записи отцовства искажает не отдельную строку базы, а распределение генетических эффектов у нескольких групп потомков. Исследования с использованием STR-маркеров показывают, что генетический анализ происхождения имеет не вспомогательное, а системообразующее значение для племенной работы [66]. Сходным образом породная инвентаризация оказывается важной не только для формального учета, но и для корректной интерпретации результатов оценки, поскольку кровность по породе и структура генеалогии способны смещать итоговое ранжирование быков [72].

Таким образом, для получения достоверных результатов племенной ценности требуется репрезентативный массив генетических данных, проверенные родословные животных [55, 64, 95, 96, 117]. Для отечественного молочного скотоводства вопрос сегодня стоит не столько о выборе между традиционной и современной оценкой, сколько о построении национальной системы, способной учитывать неоднородность российских производственных сред.

1.3 Паратипические факторы и их роль в модуляции эффектов взаимодействия «генотип-среда»

Формирование фенотипа в значительной степени зависит от паратипических факторов, тогда как вклад генотипа в ряде случаев может составлять лишь около 30 % [16]. Следовательно, фактическая реализация генетического потенциала быков-производителей определяется тем, насколько среда соответствует физиологическим потребностям их потомства.

Среди множества паратипических факторов особую роль играет кормление. Животные с высокой продуктивностью нуждаются в полноценных, сбалансированных рационах [69]. При несбалансированном рационе продуктивность дочерей зарубежных быков может снижаться. Реализация генетического потенциала быков зарубежной селекции в таких условиях возможна только при качественном кормлении [3].

Особенно важным фактором реализации генетического потенциала является уровень производственной культуры. Способ содержания и система доения оказывают прямое влияние на продуктивное долголетие и стрессоустойчивость животных. Показано, что у коров-первотелок при роботизированной технологии доения коэффициент молочности выше, чем при автоматическом доении типа «Карусель», на 5,7-7,2 % в зависимости от условий содержания [11]. Различные паратипические и физиологические факторы влияют не только на удой, но и на физико-химические свойства молока, в частности на массовую долю жира и белка [25].

Среди факторов окружающей среды существенное влияние на продуктивность и физиологическое состояние оказывают климатические условия. Для его объективной оценки одной температуры воздуха недостаточно. В практике все применяются температурно-влажностные индексы (сокращенно ТВИ) [77]. Исследования показывают, что приемлемые условия для отечественных пород смещены в более холодный диапазон, тогда как высокопродуктивные коровы

иностранного происхождения проявляют большую чувствительность к тепловому стрессу. При превышении порога $TBI > 68$ запускается каскад физиологических реакций умеренного теплового стресса, а при $TBI > 84$ его выраженность становится тяжелой и сопровождается снижением потребления корма и падением удоя [15]. В периоды климатических колебаний дочери быков разного происхождения реагируют на среду неодинаково; в одних случаях продуктивность резко снижается, в других остается относительно стабильной, что указывает на выраженность эффекта «генотип-среда» [38, 51, 110]. Одновременно страдает и воспроизводительная функция. Увеличивается сервис-период, возрастает частота гипофункции яичников и эмбриональной смертности [45].

Следовательно, взаимодействие «генотип-среда» имеет принципиальное значение не только при межпородном скрещивании, но и внутри породы при смене эколого-географических зон и технологий содержания. В условиях глобальных климатических изменений проблема абиотического стресса становится одной из центральных для животноводства [102]. Это означает, что для корректной оценки племенной ценности необходимы инструменты, позволяющие отделить действие генетики от влияния среды.

1.4 Количественные подходы к оценке и моделированию взаимодействия «генотип-среда»

Взаимодействие организма с окружающей средой связано с понятием фенотипической пластичности, то есть способности одного и того же генотипа реализовывать различные фенотипические значения в зависимости от условий среды [136]. В современной генетике молочного скота количественная оценка данного взаимодействия стала одной из ключевых задач, поскольку без биометрического моделирования невозможно прогнозировать продуктивность животных в различных производственных условиях с высокой достоверностью [63, 150]. Именно поэтому мировая наука постепенно перешла от описательных характеристик к статистическим моделям [126].

Одним из базовых инструментов выявления взаимодействия «генотип-среда» в отечественной практике является дисперсионный анализ ANOVA. Этот метод позволяет как подтверждать факт влияния среды, так и давать оценку вклада каждого из факторов. Так, в отечественном исследовании показано, что доля голштинской крови существенно влияет на рост, живую массу и качественные компоненты молока [49]. Подобные результаты подтверждают необходимость статистической оценки при анализе селекционного материала. Сходным образом учет средовых факторов необходим и при исследовании воспроизводительных качеств. Работы А. С. Вильвера показали статистически значимое влияние возраста матери и сезона рождения на сервис-период, сухостойный период и индекс осеменения [7]. Следовательно, без учета среды реальная племенная ценность животных также может быть искажена.

На популяционном уровне классическим способом количественной оценки взаимодействия «генотип-среда» является анализ генетической корреляции признака в разных средах. Если корреляция дочерей одного быка в двух разных условиях снижается ниже порога 0,80, это рассматривают как доказательство существенного средового влияния и необходимости отдельной оценки производителя [145].

В последнее время для количественного измерения взаимодействия «генотип-среда» применяются модели норм реакции [127]. В отличие от классического дисперсионного анализа, модель норм реакции позволяет для каждого животного вычислить два значения: уровень признака в базовой среде и степень его изменения при переходе в другую среду [151].

В зарубежных исследованиях представлены работы, совмещающие структуру моделей ssGBLUP с моделями норм реакций. В моделях для животноводства применялись данные фенотипов, родословных и SNP-маркеров [139, 140, 164]. Данные подходы используются для оценки устойчивости животных в стрессовых, условиях среды [160].

Исследования показывают, что производители, лидирующие в среде с высоким уровнем производственной культуры, в условиях абиотического стресса или экстенсивного кормления могут уступать другим генотипам [141].

Таким образом, представленные в обзоре подходы демонстрируют совершенствование методов оценки взаимодействия «генотип–среда». В качестве инструментов может выступать как классический дисперсионный анализ, так и модели норм реакций с разными модификациями. Применение генетической корреляции как критерия (порог 0,80) остаётся надежным инструментом для принятия решения о необходимости отдельной оценки быков в разных условиях, тогда как модели норм реакций дают возможность прогнозировать изменение продуктивности конкретного генотипа при смене технологии содержания или кормления. Современные исследования подтверждают, что смена ранга производителей может изменяться в зависимости от уровня среды, что особенно актуально для оценки племенной ценности в различных производственных условиях Российской Федерации. Следовательно, применение рассмотренных методов формирует основу для робастной оценки племенной ценности.

1.5 Особенности ведения молочного скотоводства и природно-климатические условия Западной Сибири как среда реализации генотипа

Для Западной Сибири характерно сочетание продолжительного стойлового периода, резких сезонных колебаний температуры и неравномерного обеспечения качественными объемистыми кормами, что непосредственно сказывается на молочной продуктивности. Тем не менее Сибирский федеральный округ остается одним из ведущих регионов страны по производству молока, обеспечивая около 17,5 % общероссийского валового надоя [56]. Достигнутые результаты обусловлены не только технологическим развитием отрасли, но и длительной селекционно-племенной работой, направленной на повышение жизнеспособности и адаптационных свойств животных к стрессовым факторам. Для коров интенсивного молочного типа кормовой и температурный стресс являются

факторами, ограничивающими реализацию генетического потенциала [39]. В связи с этим при оценке производителей в западносибирской популяции необходимо учитывать не только абсолютную величину удоя, но особенности её образования. Популяция крупного рогатого скота Сибири сформирована под влиянием голштинизации, однако некоторые отечественные производители могут иметь адаптационные качества, без которых невозможно получить высокую продуктивность потомства в данных условиях.

История формирования сибирского стада во многом объясняет особенности местного поголовья. Происхождение коренного сибирского скота до сих пор остается дискуссионным. Согласно одной из гипотез, он восходит к дикому туру *Bos primigenius*, одомашненному в Северной Африке или на Ближнем Востоке и позднее попавшему в Сибирь вместе с миграциями древних племен [39]. Другая теория связывает этот скот с турано-монгольской группой, в геноме представителей которой обнаруживаются признаки происхождения, возможно с участием *Bos indicus* и яка *Bos mutus*. Подобная эволюционная история могла способствовать закреплению в местном генофонде выраженной морозоустойчивости и неприхотливости.

С XVIII-XIX веков местное поголовье скрещивалось с производителями голландской и остфризской пород. Итогом этой работы стало официальное признание в 1959 году сибирского отродья черно-пестрого скота. Существенный этап интенсификации селекционного процесса начался в 1970-1980-х годах с началом массовой голштинизации. Использование голштинской породы позволяло получать животных, сочетающие высокий удой и определенную адаптацию к сибирским условиям, прежде всего приобский, ирменский и красноярский [20, 39].

Одним из примеров адаптации может служить красноярский тип черно - пестрой породы. Многолетняя селекционная работа позволила получить животных, приближающихся к голштинам по телосложению и форме вымени, но сохраняющих достаточную выносливость. Их удой достигает 6000-7000 кг при жирномолочности около 4,0 %, что делает их пригодными для промышленных технологий [20]. В хозяйствах Новосибирской области, например в племзаводе

«Ирмень», средний удой по стаду может превышать 10 000 кг, а у отдельных коров достигать 13 000 кг за лактацию [33].

Однако эксплуатация высокопродуктивных животных в сибирских условиях сопровождается рядом ограничений. Отбор на повышение удоя часто сочетается со снижением показателей качества молока. В Тюменской области выявлена умеренная отрицательная связь между массовой долей жира и удоём за 305 дней лактации ($r = -0,308$) [113]. Подобные выводы указывают на то, что без продуманной селекционной стратегии наращивание валового объёма молока может сопровождаться ухудшением его качественного состава. В ответ на эту проблему разрабатываются модели раннего прогнозирования компонентов молока по линейной оценке экстерьера; показано, что совокупность ряда линейных признаков позволяет с высокой точностью прогнозировать содержание молочного жира у голштинизированных первотелок [79].

Исследования гематологических параметров также указывают на различия в адаптации. Животные сибирских внутрипородных типов, в частности ирменского и приобского, отличаются от чистопородных голштинов меньшей биологической вариабельностью эритроцитарных показателей. Более высокая концентрация гемоглобина у коров ирменского типа рассматривается как признак лучшей адаптации к кислородному обмену в резко континентальном климате [115].

Острой проблемой остается восприимчивость высокопродуктивного скота к болезням, что ограничивает сроки хозяйственного использования. Показано, что устойчивость к ряду инфекций и факторам, вызывающим пренатальную смертность телят имеет генетическую основу; в некоторых семействах продолжительность жизни коров достигает 7,6 – 9,5 лет, тогда как в других снижается до 5,8 лет вследствие преждевременной выбраковки [91]. В связи с этим в селекционной работе необходимо учитывать не только их продуктивный потенциал, но и генетическую устойчивость материнских предков к наиболее распространенным заболеваниям.

Наряду с этим критической остается проблема достоверности учета. Исследования в Тюменской области с использованием панелей микросателлитных

локусов показали, что около 7 % записей о происхождении животных содержат ошибки. Также зафиксирован высокий уровень генетического полиморфизма разводимого в регионе голштинского скота, что свидетельствует о сохранении генетического разнообразия популяции в условиях Западной Сибири [153]. Таким образом, Западная Сибирь выступает как особая среда реализации генотипа, где импортный генофонд требует изучения локальной адаптации, а селекционная работа должна проводиться с применением генетической верификации и современных методов прогноза.

1.6 Сравнительная характеристика продуктивных и адаптивных качеств скота отечественной и зарубежной селекции в различных эколого - географических зонах

Использование импортного племенного материала в отечественном молочном скотоводстве привело к росту продуктивного потенциала животных. В настоящее время в большинстве природно-климатических зон страны наблюдается преобладание голштинской генетики. При этом повышение кровности по улучшающей породе, как правило, сопровождается закономерным ростом молочной продуктивности помесного поголовья. Так, в Свердловской области помеси с долей голштинской крови свыше 87,5 % в среднем по региону превосходят по удою чистопородных черно-пестрых сверстниц (7921 кг против 5353 кг), а в условиях ведущих племенных заводов их продуктивность способна превышать 10400 кг молока за лактацию [12]. При этом на продуктивность и качество получаемой продукции влияет не только степень кровности, но и линейная принадлежность животных. В частности, коровы голштинской линии Рефлекшн Соверинга демонстрируют тенденцию к более высоким удоям, в то время как животные линии Вис Бэк Айдиала отличаются лучшими качественными показателями молока [105]. Сходная картина наблюдается и в южных регионах, где импортированные из США и Германии животные демонстрируют удой 8,2 – 8,4 тыс. кг уже по первой лактации [61].

Несмотря на высокую продуктивность голштинского скота, детальный анализ показывает риски снижения рентабельности его использования. Высокий удой часто сопровождается ухудшением качества молока, снижением жизнеспособности и воспроизводства животных [31, 97]. В частности, в Центральной России импортные коровы канадской селекции, превосходя отечественный скот по удою на 16 – 33 %, достоверно уступали ему по содержанию жира и белка, а также имели вдвое меньшую продолжительность хозяйственного использования из-за проблем со здоровьем [97]. Для нивелирования этих недостатков подчеркивается важность племенной работы по формированию у животных крепкой конституции и желательных свойств вымени [31]. При этом высокая кровность по голштинской породе может сопровождаться формированием нежного типа телосложения, что делает животных уязвимыми к стрессовым факторам [104].

Снижение конституциональной крепости связано с развитием метаболических и клинических патологий. У импортных животных чаще выявляют метаболические нарушения, в том числе признаки гипокальциемии, что сопряжено с повышенным риском заболеваний конечностей и желудочно-кишечного тракта [97]. Одновременно ухудшается воспроизводительная функция. Если у ярославского и черно-пестрого скота сервис-период обычно сохраняется в физиологически приемлемых пределах, то у импортных первотелок он может удлиняться до 150 – 190 дней [2, 97].

Наиболее выраженные межгрупповые различия отмечаются по показателям продуктивного долголетия, которое выступает важным показателем адаптационной способности животных к условиям внешней среды. Анализ результатов племенного учета в хозяйствах Смоленской области показал, что по мере возрастания доли кровности по голштинской породе срок продуктивного использования коров сокращается. Так, разница по количеству лактаций между помесями с низким (17,6 %) и высоким (87,1 %) уровнями кровности составила 4,36 лактации [101]. Важным направлением повышения экономической эффективности является увеличение продолжительности хозяйственного использования коров и

сокращение их преждевременной выбраковки, что позволяет увеличить суммарную продуктивность за лактационный период и обеспечить более полную окупаемость затрат [2].

Причины низкой продолжительности жизни могут быть связаны не только с технологией содержания, но и с особенностями направленности селекции импортных животных. Главным селекционным признаком при разведении является удой и его качественные показатели [62]. Исследования показывают, что у голштинской породы вне зависимости от страны происхождения практически отсутствует аллель Y7F, а также отмечается дефицит гомозигот VV локуса A80V. Установлено, что носительство аллелей V и F неблагоприятно влияет на срок продуктивного долголетия животных. В то же время у черно-пестрого скота аллель F встречается с частотой 16,5%, однако, гомозиготы по нему практически не выявляются, что может свидетельствовать о сниженной жизнеспособности особей с генотипом FF. При формировании молочных стад целесообразно отбор быков-производителей с генотипами, несущими аллели A и Y, ассоциированные с большей продолжительностью хозяйственного использования [37]. Оценка генетического разнообразия отечественного голштинизированного скота методом главных компонент позволяет выявить вариабельность между стадами, что создает основу для целенаправленного подбора животных с желательными аллелями при комплектовании и расширенном воспроизводстве стад [89]. Исследования, проведенные в племенных хозяйствах Орловской и Курской областей, показывают, что различные линии голштинского скота обладают выраженной специфичностью хозяйственно-полезных признаков. Наличие такой специализации линий создает предпосылки для их рационального сочетания в селекционно-племенной работе с целью гармонизации продуктивных и репродуктивных признаков в стаде [85, 86].

Использование генетического потенциала быков-улучшателей голштинской породы позволяет достичь высокой молочной продуктивности в племенных хозяйствах Ленинградской области (9 – 11 тыс. кг молока на корову) [84]. Однако при интенсивном использовании импортного генофонда, возрастает необходимость контроля генетического разнообразия и предупреждения скрытого

инбридинга для сохранения долгосрочной эффективности селекции. Наряду с генетическими факторами, стабильность воспроизводительной функции стада во многом определяется условиями среды. В частности, тепловой стресс негативно отражается не только на коровах, но и на быках-производителях, снижая качество семени и оплодотворяющую способность [10].

Таким образом, реализация генетического потенциала импортного и голштинизированного скота требует комплексного подхода, включающего отбор быков-производителей по маркерам, контроль генетического разнообразия для предупреждения скрытого инбридинга, а также обязательный учет климатических особенностей зоны хозяйствования. Указанные направления селекционно-племенной работы создают научную основу и определяют актуальность исследований в данной области.

1.7 Оценка генетической дифференциации на основе анализа микросателлитных локусов

В современной практике племенного животноводства верификация происхождения крупного рогатого скота преимущественно базируется на анализе микросателлитных локусов STR, включенных в панель Международного общества генетики животных ISAG. Высокий уровень полиморфизма данных маркеров обуславливают их широкое применение не только для контроля достоверности записей в племенном учете, но и для исследований генетической структуры популяций [93]. Следует отметить, что при популяционно-генетическом анализе классические индексы фиксации Райта не всегда адекватно отражают реальную межпопуляционную дифференциацию. Как отмечает В.М. Кузнецов [54], в популяциях с высоким уровнем внутригрупповой гетерозиготности данные показатели могут занижать генетические дистанции, в связи с чем для корректной интерпретации генетического разнообразия дополнительно используют статистику DEST. Исследования популяции голштинского скота Тюменской области по 15 микросателлитным локусам выявили высокий уровень полиморфизма;

гетерозиготность по отдельным локусам достигала 0,91 [153]. Также анализ выявил около 7 % ошибочных записей в родословных. Для племенной оценки такая доля ошибок критична. При некорректной записи отца дочь изменяет оценку чужого по родственным связям животного, а оценка биологического отца остается неизменной. В условиях с выраженным эффектом «генотип-среда» подобная ошибка искажает не только происхождение, но и интерпретацию племенной ценности. Следовательно, генетическая проверка родственных связей должна рассматриваться как обязательный этап селекционной программы.

Сравнительное исследование голштинского и джерсейского скота в Татарстане подтверждает высокую разрешающую способность метода, в котором он описывается как наиболее точный и быстрый инструмент в решении вопросов генетической идентификации животных. С его помощью выяснено, что породы сохраняют уникальные аллели, а число эффективных аллелей у голштинов достигает 3,7 на локус [93].

В качестве примера использования микросателлитного анализа для ретроспективных исследований можно привести работу [138], где проведено генотипирование исторических образцов крупного рогатого скота холмогорской, ярославской и ряда других пород, датированных концом XIX – первой половиной XX века по 9 микросателлитным локусам. Сравнение с современными животными не выявило статистически значимых различий по показателям генетического разнообразия. Анализ генетических дистанций и кластеризация показали, что в современных популяциях холмогорского и ярославского скота сохраняется часть исторических генетических компонентов, что свидетельствует об определённой преемственности генофонда локальных пород. Аналогично и для герефордской породы показано, что STR маркеры позволяют контролировать уровень полиморфизма и отслеживать инбридинг [35].

Таким образом, анализ микросателлитных локусов является неотъемлемым элементом современной системы племенного учета и популяционно-генетического мониторинга. Высокая разрешающая способность маркеров проводить анализ генетической структуры стад. При этом выявленная доля ошибок в родословных

(до 7 %) диктует необходимость обязательной ДНК-верификации, поскольку некорректные записи искажают оценку племенной ценности животных.

1.8 Проблемы достоверности зоотехнического учета и методы валидации данных при работе с большими массивами информации

В зарубежной практике молочного скотоводства широко внедрены системы точного животноводства, включающие автоматизированные доильные залы, датчики мониторинга активности и специализированное программное обеспечение для управления стадом. В отечественном животноводстве до недавнего времени зоотехнический учет велся без применения компьютерных технологий, что создавало барьеры для верификации данных и сдерживало темпы цифровой модернизации предприятий.

В настоящее время отечественное животноводство находится на стадии цифровой трансформации. На предприятиях используются как отечественные программы, по типу «Селэкс», так и зарубежные комплексы вроде «DairyComp 305» или «DataFlow» [116]. Одной из задач автоматизации является снижение количества ошибок. В то же время процесс её внедрения сопряжен с рядом сложностей. Необходимость адаптации импортного программного обеспечения к отечественному зоотехническому учету и дефицит квалифицированных специалистов становятся причинами возможных затруднений.

Проблема недостоверности первичного учета носит глобальный характер. В зарубежных исследованиях определено, что при объединении данных из разных источников, включая племенные книги, станции искусственного осеменения и фермерские базы, нередко возникают масштабные несоответствия [169]. Одному животному могут присваиваться разные идентификационные номера; наоборот, лактации разных коров иногда приписываются одному животному. Встречаются и физиологически невозможные записи, когда дата рождения теленка не согласуется со сроками осеменения, а обычная операторская ошибка превращает средний суточный удой в аномальный рекорд.

Незначительная доля подобных артефактов снижает достоверность последующей генетической оценки. В зарубежном исследовании [152] рассматривали влияние количества ошибок на результаты построения моделей. Записи учета фальсифицировали поочередно на 5, 10 и 20 %, после чего на полученных выборках рассчитывали модели ssGBLUP. Установлено, что любая ложная запись действует как генератор случайного шума. Происходит искажение распределения аддитивных генетических эффектов между родственными группами, искусственно повышая сходство животных друг с другом. В результате уменьшается стандартное отклонение оценок, падает корреляция между истинной и расчетной племенной ценностью, а прогностическая сила модели снижается.

Таким образом, анализ отечественных и зарубежных источников свидетельствует, что достоверность первичного зоотехнического учёта является фундаментальным условием эффективности селекционно-племенной работы. Цифровая трансформация отрасли, несмотря на внедрение программного обеспечения, не снимает полностью проблему некорректных записей. Как показывают результаты модельных исследований, даже незначительная доля таких артефактов искажает распределение аддитивных генетических эффектов и снижающего точность оценки племенной ценности. Это обуславливает необходимость разработки и применения специализированных методов валидации и предварительной очистки больших массивов зоотехнической информации перед их использованием в задачах генетической оценки.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объект исследований, общая характеристика исходной базы данных и схема исследований

Схема исследований представлена на рисунке 2.1. Информационной основой исследования послужили записи первичного зоотехнического учета, сформированные по материалам восьми племенных хозяйств Западной Сибири. Племенную ценность быков-производителей оценивали по комплексу хозяйственно полезных признаков их дочерей: удою, выходу молочного жира и выходу молочного белка, выраженных в килограммах.

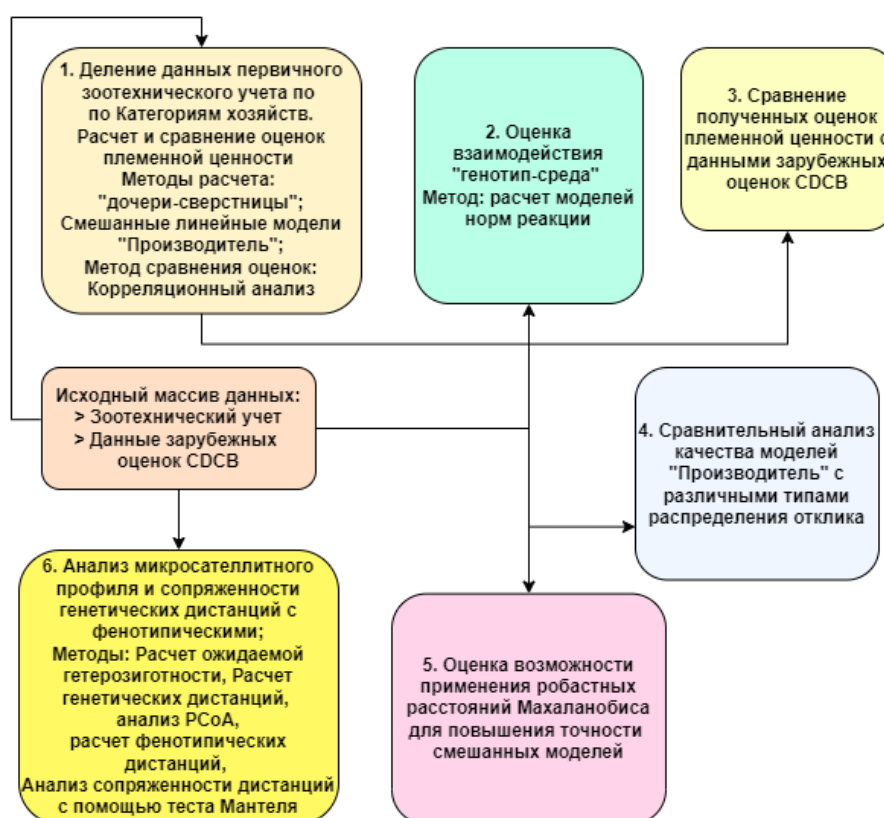


Рисунок 2.1 – Схема исследований

Исследуемая выборка включала записи зоотехнического учета хозяйств Западной Сибири за период с 2000 по 2023 год и составляла 21787 записей. Исходные данные переводили в табличный формат на основе выгрузок из

программы зоотехнического учета «Селэкс», применяемой на племенных предприятиях Западной Сибири.

Информацию по отцам дочерей дополняли сведениями из международных генеалогических реестров. В частности, использовали данные CDCB [119], что позволяло сопоставлять рассчитанные оценки с международными прогнозами по рассматриваемым признакам молочной продуктивности.

Для задач, связанных с анализом микросателлитного профиля дочерей, выполняли объединение таблиц, содержащих фенотипические и генетические данные. Число животных, по которым имелась информация о микросателлитном профиле и продуктивности, составило 3285 голов.

2.2 Градация производственных категорий

Изучение нормы реакции на условия внешней среды потребовало разделения общей выборки на группы, различавшиеся по уровню производства. В качестве характеристики технологического уровня использовали показатель удоя, стандартизированный путем пересчета на молоко базисной жирности 3,4 %. Для каждого стада определяли медианное значение этого признака, после чего хозяйства ранжировали и распределяли по двум производственным средам (категориям). Разделение выборки на 2 категории в настоящем исследовании производилось для проверки наличия и направленности эффекта взаимодействия «генотип-среда».

К первой категории относили стада с уровнем продуктивности ниже медианного значения, ко второй – все остальные.

Для удоя, выхода молочного жира и белка применяли фильтрацию на основе межквартильного размаха. Наблюдения, выходившие за пределы левого доверительного интервала $Q1 - 1,5 \times IQR$, рассматривали как выбросы и исключали из анализа. Отсечение по правой границе не проводили, поскольку это могло бы привести к потере информации о высокопродуктивных генотипах. Верхние

предельные значения задавали отдельно: для удоя - 17000 кг, для выхода жира - 650 кг, для выхода белка - 550 кг.

2.3 Методы оценки племенной ценности и изменчивости признаков продуктивности

2.3.1 Расчет селекционных дифференциалов

Уровень молочной продуктивности в значительной степени определяется паратипическими факторами. Чтобы данные о лактациях были сопоставимы, проводили их корректировку относительно базового сезона и года лактации. Методика корректировки изложена в публикации [26]. В качестве базового года и сезона принимали зиму 2021 года. Итоговое стандартизированное фенотипическое значение для каждой коровы рассчитывали как сумму признака продуктивности и соответствующих поправок на год и сезон отела.

Селекционные дифференциалы быков-производителей определяли методом сравнения продуктивности дочерей с их сверстницами. Для каждой оцениваемой дочери формировали индивидуальную группу сверстниц, отелившихся в интервале плюс-минус 15 дней от даты ее отела в пределах одного предприятия. Итоговую племенную ценность вычисляли как разность между средним значением признака у дочерей данного быка и средневзвешенным уровнем продуктивности их сверстниц. Расчеты выполняли как по общей популяции, так и отдельно по категориям хозяйств.

В анализ включали быков-производителей, имевших не менее 15 оцененных дочерей. Для последующего сравнения отбирали быков с наибольшим числом дочерей как в популяции в целом, так и внутри обеих производственных категорий.

Статистическую значимость различий между дочерьми и их сверстницами оценивали с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни. Такой выбор был обусловлен тем, что распределение количественных признаков в исследуемых выборках отличалось от нормального.

Дополнительно сопоставляли рассчитанные локальные селекционные дифференциалы с международными оценками племенной ценности, представленными в базе CDCB по состоянию на декабрь 2025 года [119].

Международные оценки в настоящем исследовании рассматривались не как эталон истинной племенной ценности, а как внешний сопоставительный ориентир, позволяющий оценить степень переносимости зарубежных прогнозов на условия племенных хозяйств Западной Сибири. Полученные значения сравнивали с зарубежным прогнозом по удою, жиру и белку в килограммах. Степень соответствия фактической продуктивности международным прогнозам оценивали посредством расчета коэффициента ранговой корреляции Спирмена.

2.3.2 Расчет смешанных линейных моделей «Производитель» с различными типами распределения зависимой переменной

Традиционный метод оценки племенной ценности, основанный на сопоставлении дочерей со сверстницами, может не обеспечивать высокой точности [32]. В дополнение к расчету данным методом проводили оценку генетического вклада производителей с помощью смешанной линейной модели «Производитель» [159]. Рассчитываемые модели не отождествлялись с национальной BLUP-оценкой, основанной на полной матрице генеалогического родства.

Моделирование проводили последовательно для трех количественных признаков продуктивности: удою за лактацию, массы молочного жира и белка. Процедура корректировки данных на сезон и год лактации не проводилась, так как эти факторы учитывались в моделях отдельно. Для повышения надежности статистических оценок и обеспечения робастности модели предварительно фильтровали исходную базу данных. В итоговую матрицу включали только тех производителей, от которых было получено не менее пяти дочерей с учтенной продуктивностью.

Статистический анализ и построение смешанных линейных моделей выполняли на языке R. Использовали пакеты lme4 [135] и lmerTest [156] для

подгонки моделей со смешанными эффектами, MuMIn [124] для расчета коэффициентов детерминации, car [137], а также caret [155] и Metrics [149] для построения моделей кросс-валидации и вычисления показателей их качества. Пакет nortest [148] применяли для анализа распределения остатков. Оптимизацию моделей осуществляли алгоритмом bobuqa, что было особенно важно при работе с объемными массивами данных.

Вектор фиксированных эффектов формировали с учетом непрерывных и категориальных предикторов, способных влиять на фенотипическое проявление признаков. Поскольку физиологические процессы, связанные с развитием животного, редко имеют нормальный тип распределения, ряд предикторов включали в модель в виде ортогональных полиномов второй степени. К ним относили возраст первого плодотворного осеменения, длительность сервис-периода и количество дойных дней.

Кроме того, в модель вводили фиксированный фактор происхождения производителя. Это позволяло оценивать племенную ценность конкретного быка относительно среднего уровня продуктивности в его группе, то есть в пределах отечественной либо зарубежной селекции. Фиксированный фактор категории снижал риск отнесения эффекта среды к генетике производителя. В модель вводился случайный фактор отца дочери, а также фактор среды, который сочетает в себе хозяйство, год и начало лактации (стадо-год-сезон лактации).

Таким образом, структура смешанной линейной модели описывается уравнением по формуле (1):

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

где y — вектор наблюдаемых фенотипических значений признака (удой, масса жира и белка);

β — вектор фиксированных эффектов;

u — вектор случайных эффектов;

X, Z — матрицы инцидентности, связывающие наблюдения с соответствующими фиксированными и случайными эффектами;

e — вектор неучтенных остаточных отклонений.

Поскольку эффект среды был задан в смешанной модели как случайный, компоненты дисперсии включали дисперсию быка σ_s^2 , среды σ_{HYS}^2 а также остаточную дисперсию σ_e^2 . Для корректной интерпретации результатов коэффициент наследуемости h^2 рассчитывали в двух вариантах [170]. Коэффициент наследуемости h_{marg}^2 вычисляли с включением средовой дисперсии σ_{HYS}^2 для каждого признака в исследуемой популяции по формуле (2):

$$h_{marg}^2 = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_{HYS}^2 + \sigma_e^2}, \quad (2)$$

где σ_s^2 – дисперсия эффекта быка,

σ_{HYS}^2 – дисперсия эффекта среды,

σ_e^2 – остаточная дисперсия.

В связи с тем, что во всех основных моделях фактор HYS учитывался как случайный эффект, в последующих разделах работы под стандартным обозначением h^2 будет подразумеваться h_{marg}^2 . Коэффициент h_{cond}^2 вычисляли по формуле (2) без учета дисперсии σ_{HYS}^2 . Для определения описываемой смешанными моделями долей дисперсии рассчитывали коэффициенты детерминации с помощью пакета MuMin [124]. Коэффициент R_{marg}^2 применялся для оценки доли дисперсии, объясненной фиксированными факторами. Второй коэффициент детерминации R_{cond}^2 , характеризовал долю дисперсии с учетом случайных факторов. Значимость фиксированных факторов проверяли с использованием дисперсионного анализа ANOVA с помощью пакета lmerTest [156]. Статистическую значимость случайных эффектов оценивали методом теста отношения правдоподобия LRT путем сопоставления полной модели и модели без учета случайных факторов с помощью пакета lmerTest.

Характер распределения оценивали по показателям асимметрии и эксцесса. Поскольку при больших объемах выборки классические тесты на тип распределения чувствительны к минимальным отклонениям, условие гомоскедастичности дополнительно проверяли непараметрическими методами. В

частности, рассчитывали ранговую корреляцию Спирмена между предсказанными значениями продуктивности и абсолютными значениями остатков.

Для проверки моделей на переобучение и оценки их прогностической способности применялась кросс-валидация по пяти блокам [129]. Выборка случайным образом разделялась на пять равных по объему частей. На каждой итерации четыре части использовались для обучения, а пятая выступала в качестве независимой тестовой выборки. Точность прогнозов оценивалась в килограммах на основании значений среднеквадратической ошибки RMSE и средней абсолютной ошибки MAE с помощью пакета «Metrics» [149]. Для оценки точности предсказания моделей кросс-валидации использовали коэффициент R_{pred}^2 .

2.3.3 Расчет моделей «Производитель» при различных типах распределения отклика

Согласно решению Коллегии ЕЭК № 149 от 24.11.2020, оценка племенной ценности крупного рогатого скота молочного направления проводится с помощью статистического метода BLUP [81]. Данный метод основывается на смешанных линейных моделях и предполагает гауссовское распределение селекционируемого признака. Однако данные молочной продуктивности могут не соответствовать теоретическому нормальному распределению, что может повлечь за собой смещение оценок [26].

В связи с этим выполнялся сравнительный анализ линейных смешанных моделей «Производитель» с моделями альтернативных типов распределений зависимой переменной (гамма и лог-нормального). Процедура корректировки признаков продуктивности на сезон и год лактации не проводилась, так как эти факторы учитывались в моделях отдельно. Обработку данных и оценку параметров моделей выполняли в среде разработки RStudio на языке R [133]. Для построения смешанных моделей применяли пакет glmmTMB [146].

Все непрерывные переменные, включая возраст первого плодотворного осеменения, продолжительность сервис-периода и количество дойных дней,

предварительно стандартизировали. Иными словами, их центрировали и масштабировали на единичную дисперсию.

Наилучший тип распределения для построения моделей определяли по минимальным значениям информационных критериев Акаике и Байеса. Процедуру реализовывали с помощью пакета `fitdistrplus` [132].

Для сравнения предсказательной способности моделей использовали пятикратную кросс-валидацию с расчетом среднеквадратической ошибки прогноза и коэффициента ранговой корреляции Спирмена между наблюдаемыми и предсказанными значениями.

Структуру моделей в матричной форме описывали уравнением (3):

$$Y = X\beta + Zu + e, \quad (3)$$

где y – вектор-столбец фенотипических значений оцениваемого признака (удой, жир или белок в кг, либо их логарифмированные значения в зависимости от результатов подгонки распределения);

β – вектор неизвестных параметров фиксированных эффектов;

X – матрица инцидентности, связывающая наблюдения с фиксированными эффектами;

u – вектор неизвестных параметров случайных эффектов;

Z – матрица инцидентности, связывающая наблюдения со случайными эффектами;

e – вектор случайных остаточных отклонений.

Вектор фиксированных эффектов включал фактор происхождения быка и категорию хозяйства. Введение категории было необходимо для уменьшения систематической ошибки, связанной с различиями в менеджменте, кормлении и технологии содержания. Также включали фиксированные факторы возраста при первом плодотворном осеменении, сервис-периода и количества дойных дней. К ним добавляли полиномиальные члены второй степени.

Вектор случайных эффектов включал фактор отца и фактор «стадо – год – сезон отела». Значимость фиксированных факторов оценивали по F -статистике с использованием пакета `car` [137]. Проверку значимости случайных

факторов отца и «стадо – год – сезон» осуществляли с помощью теста отношения правдоподобия.

В матрицу наблюдений включали только те классы случайного фактора «стадо - год - сезон», в которых одновременно присутствовали записи о дочерях быков отечественной и зарубежной селекции, не менее одного наблюдения для каждой группы происхождения. Такой прием уменьшал риск получения смещенных оценок, поскольку сравнение выполнялось внутри сопоставимых средовых условий.

Для каждой модели рассчитывали R_{cond}^2 и R_{marg}^2 , сравнивали полученные значения коэффициента наследуемости h^2 .

Качество моделей также оценивали по распределению остатков. Процедура включала расчет асимметрии и эксцесса, а также определение доли экстремальных выбросов, лежащих за пределами трех стандартных отклонений. Для оценки гомоскедастичности и отсутствия систематического смещения выполняли корреляционный анализ Спирмена между предсказанными значениями и остатками модели. Распределение остатков проверяли критерием Андерсона - Дарлинга, однако при интерпретации обязательно учитывали большой объем выборки и, как следствие, повышенную чувствительность теста к минимальным отклонениям от теоретического распределения.

Проводилась проверка прогностической способности моделей методом кросс-валидации. Анализировались показатели RMSE и коэффициент детерминации R_{pred}^2 .

2.3.4 Расчет моделей норм реакций

Для количественной оценки экологической пластичности генотипов строили модель случайного наклона. Данный тип моделей применялся для прогнозирования передающей способности EBV индивидуально для каждого быка – производителя как в условиях 1, так и 2 категории. Процедура корректировки признаков

продуктивности на сезон и год лактации не проводилась, так как эти факторы учитывались в моделях отдельно.

Построение моделей норм реакции выполняли в среде R с использованием пакета lme4 [135]. В вектор случайных факторов вводили взаимодействие между фактором быка-производителя и фактором категории хозяйства.

Матричное уравнение модели имело вид (4):

$$y = X\beta + Z_1 u_{HYS} + Z_2 u_{int} + Z_3 u_{slope} + e, \quad (4)$$

где y – вектор фенотипических наблюдений;

$X\beta$ – вектор фиксированных эффектов;

$Z_1 u_{HYS}$ – вектор случайных эффектов «стадо-год-сезон»;

$Z_2 u_{int}$ – случайный эффект быка в 1-й категории;

$Z_3 u_{slope}$ – матрица инцидентности, умноженная на фактор категории cat_{num} (0 – для 1-й категории, 1 – для 2-й категории), и вектор случайных эффектов экологической пластичности быка ($slope$);

e – вектор остаточных отклонений.

Для популяции быков-производителей оценивали генетическую ковариационную матрицу G согласно формуле (5), отражающую дисперсию базовой племенной ценности, дисперсию пластичности и ковариацию между ними.

$$G = \begin{pmatrix} \sigma_{int}^2 & \sigma_{int,slope} \\ \sigma_{int,slope} & \sigma_{slope}^2 \end{pmatrix}, \quad (5)$$

где σ_{int}^2 – генетическая дисперсия эффекта быков в базовых условиях (1-я категория);

σ_{slope}^2 – генетическая дисперсия нормы реакции (изменчивость реакции быков на перевод во 2-ю категорию);

$\sigma_{int,slope}$ – генетическая ковариация между племенной ценностью в базовых условиях и нормой реакции.

Анализ объясняющей способности моделей. Оценку доли дисперсии, объясняемой моделью, производилось на основе алгоритмов пакета MuMIn [124] с вычислением R_{marg}^2 – долей дисперсии, определяемой фиксированными факторами; R_{cond}^2 – долей дисперсии, определяемой всей моделью.

Оценка экологической пластичности. Переменная cat_{num} , которая принимает значение 0 для 1-й категории и 1 для 2-й категории, использовалась для расчета экологической пластичности ΔPTA для каждого быка напрямую из оценок модели (6):

$$\Delta PTA = u_{slope} \quad (6)$$

Оценка взаимодействия «генотип среда». Наличие и выраженность эффекта взаимодействия генотипа и среды оценивали через расчет коэффициента корреляции r_g между проявлением признака в двух категориях хозяйств по методу А. Робертсона [165], рассматривающему продуктивность в разных средах как два коррелирующих признака (7):

$$r_g = \frac{cov_{A(1,2)}}{\sqrt{(\sigma_{A1}^2 \times \sigma_{A2}^2)}}, \quad (7)$$

где $cov_{A(1,2)}$ – аддитивная генетическая ковариация признака между 1 - й и 2- й категорией хозяйств;

σ_{A1}^2 и σ_{A2}^2 – аддитивные генетические дисперсии признака в 1-й и 2-й категориях соответственно.

Поскольку в исследовании применялась модель норм реакции со случайным наклоном, компоненты для классической формулы Робертсона вычислялись на основе полученной матрицы G (формула 5) по следующим правилам:

- 1) Генетическая дисперсия в 1-й категории σ_{A1}^2 равна базовой племенной ценности $\sigma_{A1}^2 = \sigma_{int}^2$;

- 2) Генетическая дисперсия во 2-й категории σ_{A1}^2 , согласно правилу счета дисперсии двух зависимых случайных величин [58], определялась как $\sigma_{int}^2 + \sigma_{slope}^2 + 2\sigma_{int,slope}$;
- 3) Генетическая ковариация между средами $cov_{A(1,2)}$ находилась как сумма σ_{int}^2 и $2\sigma_{int,slope}$.

Интерпретация результатов базировалась на пороговом значении Робертсона. При значениях $r_g > 0,8$ эффект «генотип-среда» определяется биологически незначимым [165], тогда как при $r_g < 0,8$ взаимодействие подтверждается.

2.3.5 Исследование эффективности применения метода дистанций Махаланобиса

Целостность первичных данных является важным условием корректной оценки племенной ценности [23]. Скрытые аномалии и выбросы в данных зоотехнического учета могут приводить к смещению расчетов и снижению прогностической точности биометрических моделей. В связи с этим актуальной задачей выступает поиск таких инструментов, которые позволяют обнаруживать искажения данных с учетом сопряженной изменчивости признаков отбора. Цель данного этапа исследования состояла в оценке эффективности метода Махаланобиса применительно к зоотехническим данным и в определении обоснованных границ отсечения, при которых сохраняется максимально возможное число наблюдений при наилучших характеристиках построенных моделей.

Отличительной характеристикой метода служит квадрат дистанции Махаланобиса D^2 , который рассчитывается для каждой записи зоотехнического учета. Этот показатель определяется на основе ковариационной матрицы признаков и учитывает их взаимосвязь друг с другом. В результате формируется многомерный центр распределения, относительно которого измеряется удаленность каждой записи. Чем больше значение D^2 , тем выше вероятность того, что наблюдение является выбросом. Подробное описание метода представлено в публикации [122].

Поскольку классический подход предполагает соответствие данных нормальному распределению, из-за его отсутствия применяли робастный вариант расчета квадрата дистанций Махаланобиса с применением пакета *robustbase* [166].

Поиск оптимального порога отсеечения данных выполнялся итеративно, отсекая от 5% до 80 % всех записей. За одну итерацию удалялось 5%. На каждом этапе проводилось построение смешанной линейной модели с последующим анализом её внутреннего и внешнего качества. Исследовалось изменение R_{marg}^2 и R_{cond}^2 . Проводились оценки остатков модели: уровень их асимметрии, эксцесса, статистика Андерсона — Дарлинга. Анализировалась структура объясненной дисперсии в динамике отсеечения данных, изменение коэффициента наследуемости быка и число представленных в выборке быков. При каждой итерации удаления данных проверялось наличие не менее 5 дочерей для каждого быка. В связи с этим потомство быков с недостающим количеством также удалялось после отсеечения методом. Для каждой модели проводилась кросс-валидация, оценивались показатели RMSE и MAE, а также R_{pred}^2 .

Критерием выбора наилучшей степени отсеечения служило сочетание минимальной потери данных с наилучшими параметрами качества моделей среди всех протестированных вариантов. Особое внимание уделяли распределению остатков. Помимо статистического анализа строили графики, позволяющие визуально оценить изменение формы остаточного распределения.

Для оценки метода использовалась выборка для построения моделей «Производитель» по признаку удоя в кг. Процедура корректировки признаков удоя на сезон и год лактации не проводилась, так как эти факторы учитывались в моделях отдельно. Расчет робастной ковариационной матрицы метода выполнялся с параметром сглаживания $\alpha = 0,75$. Вектор признаков для расчета дистанций D^2 основан на показателях молочной продуктивности, представленных в таблице 2.1. Дополнительно перед расчетом матрицы ковариаций из выборки удалялись записи по границам отсеечения. Пограничные значения сервис-периода и возраста первого плодотворного осеменения установлены согласно рекомендациям из публикации [23].

Вычисления выполняли в программной среде R. Для построения смешанных моделей использовали пакет lme4 [135], для проведения пятикратной кросс-валидации - пакеты caret [155] и Metrics [149]. Коэффициент наследуемости рассчитывали по формуле (2).

Таблица 2.1 - Биологические и технологические лимиты, примененные для первичной фильтрации данных

Показатель	Минимальное значение	Максимальное значение
Возраст 1-го плодотворного осеменения, мес.	13	18
Сервис-период, дн.	30	120
Удой за 305 дней, кг	5999	30000
Массовая доля жира, %	2,8	5,0
Массовая доля белка, %	2,5	4,8

Линейная смешанная модель, использованная на данном этапе, имела структуру, аналогичную уравнению (3). Вектор фиксированных эффектов включал стандартизованные значения возраста первого плодотворного осеменения и количества дойных дней, а также категориальные факторы происхождения быка и категории хозяйства. Вектор случайных эффектов содержал генетический эффект быка-производителя и комплексный паратипический фактор HYS «стадо - год - сезон». Оценку дисперсионных компонентов выполняли методом ограниченного максимального правдоподобия REML.

2.4 Генетические методы исследований

Данные о микросателлитном профиле дочерей, их происхождении и показателях молочной продуктивности получены из баз предприятий информационно-аналитической системы зоотехнического учета «Селэкс». Первичная подготовка данных, контроль качества и последующая обработка

реализованы в среде статистического программирования языка R версии 4.5.3 RStudio [133].

Системные ошибки и некорректно записанные частоты аллелей, включая нулевые, удалялись. Далее проводилось сопоставление данных по STR-маркерам с референтными интервалами аллелей для популяции голштинизированного скота (таблица 2.2), систематизированными в работе [68].

Таблица 2.2 – Референтные интервалы STR-локусов, используемых международным обществом генетики животных ISAG

Лocus	Референтный интервал
BM1818	253 – 277
BM1824	176 – 188
BM2113	124 – 146
ETH3	100 – 128
ETH10	206 – 222
ETH225	139 – 157
INRA023	201 – 225
SPS115	247 – 261
TGLA53	151 – 187
TGLA122	136 – 182
TGLA126	111 – 127
TGLA227	76 – 104

Включение в анализ локусов с половиной отсутствующих записей приводит к искусственному дефициту гетерозигот и искажению генетического сходства дочерей. По этой причине локусы, по которым отсутствует информация у 50% дочерей и более, исключались из расчетов. Выбранная граница соответствует методике, описанной в работе [123]. Животные, не имевшие информации по рассматриваемым локусам после фильтрации, удалялись из выборки.

Оставшиеся записи группировались в субпопуляции согласно принадлежности к быкам-производителям. Рассматривалось 45 субпопуляций: 10 – по быкам отечественной и 35 – по быкам зарубежной селекции. Общее число дочерей в выборке составляет 3285 животных, из которых 521 – дочери быков отечественной, 2764 – зарубежной селекции.

Оценку внутрипопуляционного генетического разнообразия проводили на основе расчета ожидаемой гетерозиготности (H_e) с помощью пакета `poppr` [154]. С целью идентификации уникальных нуклеотидных комбинаций, осуществляли поиск и количественный учет редких аллельных вариантов (приватных аллелей). Сравнительный анализ распределения редких аллельных вариантов проводили в разрезе отечественной и зарубежной селекции.

Степень генетической дивергенции между субпопуляциями оценивали с помощью генетических дистанций. Применяли стандартную дистанцию Нея, а также дистанцию Рейнольдса и Эдвардса.

Фенотипические дистанции вычисляли на основе предварительно скорректированных и стандартизированных показателей удоя, выхода молочного жира и белка. В качестве меры различий использовали евклидово расстояние, рассчитанное по усредненным значениям признаков по каждой группе дочерей.

Построение дендрограмм по дистанциям выполняли методом Уорда с помощью пакета `are` [161]. Дополнительно дистанции визуализировались методом главных координат с использованием пакета `ade4` [134]. На графике главных координат обозначались 90% - е доверительные эллипсы по признаку происхождения быков.

Для определения сопряженности между генетической структурой и изменчивостью хозяйственно полезных признаков использовали процедуру теста Мантеля [157]. Синхронизированные матрицы генетических и фенотипических дистанций попарно сопоставляли с применением коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Тестирование нулевой гипотезы осуществляли с помощью пакета `vegan` [121] методом Монте-Карло [158] с использованием 9999 случайных перестановок.

С целью выявления влияния происхождения на реализацию генетического потенциала тест Мантеля проводили как на общей выборке, так и отдельно для дочерей быков отечественной и зарубежной селекции. Критический уровень статистической значимости принимали равным $p < 0,05$.

Превышение данного порога трактовалось как отсутствие достоверной взаимосвязи генотипа и фенотипа.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Представленные в данной главе результаты исследований направлены на изучение изменчивости количественных признаков молочной продуктивности в промышленных стадах Западной Сибири. Важнейшим этапом этой работы стала оценка качества первичных данных и их предварительная фильтрация для получения в дальнейшем несмещённых оценок. Последующий анализ племенной ценности животных в различных производственных условиях проводился с применением широкого спектра статистических моделей (включая многомерные) и генетических методов оценки структуры популяций. Подобный комплексный подход необходим для несмещённой оценки племенной ценности и разработке новых подходов крупномасштабной селекции.

3.1 Результаты предварительной обработки данных

Предварительный этап исследования сопровождался одномерной фильтрацией с применением 1,5 межквартильного размаха из массива (в одну сторону относительно медианы), в результате чего было исключено 1194 записи, или около 5,5 % наблюдений (таблица 3.1). При этом максимальный удой сохранился на уровне 16 053 кг, а минимальный уровень удоя повысился на 1400 кг. Анализ данных первичного зоотехнического учёта показал, что удалялись преимущественно физиологически некорректные значения, а не реальные экстремумы высокой продуктивности.

Таблица 3.1 – Описательная статистика удоя за 305 дней лактации в генеральной совокупности до и после многомерной фильтрации, кг

Выборка	<i>N</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{x}$	Me	SD	SE	Q1	Q3	IQR	AD.p*
До	21787	1940	16053	8744,7	8828	1884,8	12,77	7433	10122	2689	<0,001
После	20593	3413	16053	8842,93	8922	1833,76	12,78	7577	10172	2595	<0,001

*— Значение *p* критерия Андерсона Дарлинга

До предварительной подготовки исходных данных популяция характеризовалась несколько заниженными оценками продуктивности за счет присутствия показателей о животных с выраженными физиологическими отклонениями. Сокращение левого хвоста распределения сопровождалось увеличением как значения удоя за 305 дней лактации и медианы, так и снижением межквартильного размаха. Это косвенно указывало на снижение статистического шума и повышение степени пригодности данных для последующего анализа.

При больших объемах совокупности статистические критерии проверки распределения приобретают избыточную чувствительность, и накладывает свой отпечаток на их ограничения. В этой связи рассчитанные значения уровней значимости критерия Андерсона - Дарлинга ожидаемо оставалось крайне низким. Вместе с тем, отмеченное в таблице 3.1 некоторое сближение среднего арифметического и медианы (разность между ними сократилась с 83,3 кг до 79,07 кг), а также смещение минимальной границы выборки вправо с 1940 до 3413 кг, косвенно указывают на снижение асимметрии распределения. Это способствует получению структуры данных, приближающейся к генеральной совокупности.

Сходные закономерности были выявлены и для показателей выхода молочного жира и белка (таблица 3.2). После усечения левой хвостовой части распределения минимальные значения признаков также существенно возрастали, а сами вариационные ряды становились более однородными, что важно при моделировании генетических и средовых компонент изменчивости.

Таблица 3.2 – Описательная статистика по выходу молочного белка и жира до и после многомерной фильтрации, кг

Выборка	<i>n</i>	$\bar{x}$	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>Me</i>	SD	SE	Q1	Q3	IQR	AD.p
Белок											
До	21787	280,41	59,6	525,1	285,6	62,841	0,425	236,9	326,6	89,6	<0,001
После	20593	284,73	105,8	525,1	288,9	59,949	0,418	243,8	328,3	84,5	<0,001
Жир											
До	21787	338,89	72,6	613,9	341,3	73,978	0,501	287,9	391	103,1	<0,001
После	20593	343,34	135	613,9	345,1	71,925	0,501	293,7	393,4	99,7	<0,001

Таким образом, предварительная обработка позволила удалить грубые ошибки и явно аномальные записи. В результате был сформирован массив данных, пригодный для несмещённой оценки реализации генетического потенциала быков-производителей и для дальнейшего применения смешанных моделей.

3.1.1 Преобразование общей выборки за счет введенных поправок

Степень фенотипического проявления признаков молочной продуктивности, как и других хозяйственно-полезных признаков животного, тесно связано со взаимодействием генотипа и среды. В условиях промышленного молочного скотоводства значительная часть вариабельности признаков определяется учётным годом и сезоном года. С целью нивелирования этих факторов фиксированной природы осуществляли корректировку фенотипических значений по с приведением записей к единому базовому периоду. Это позволило сопоставлять животных по их продуктивности в неодинаковых временных и технологических условиях.

Визуализация плотности распределения показала смещение графиков вправо по всем исследуемым признакам (рисунок 3.1). Такое смещение логично объясняется поправкой на прошлые, менее удачные по технологиям кормления и содержания периоды. Одновременно изменялась и сама форма распределений, где скорректированные данные характеризовались более выраженным пиком и менее растянутым основанием, а левые хвосты становились более сжатыми. Таким образом, показано, что учётный год выступал значимым источником вариации, способным маскировать фенотипические различия между животными.

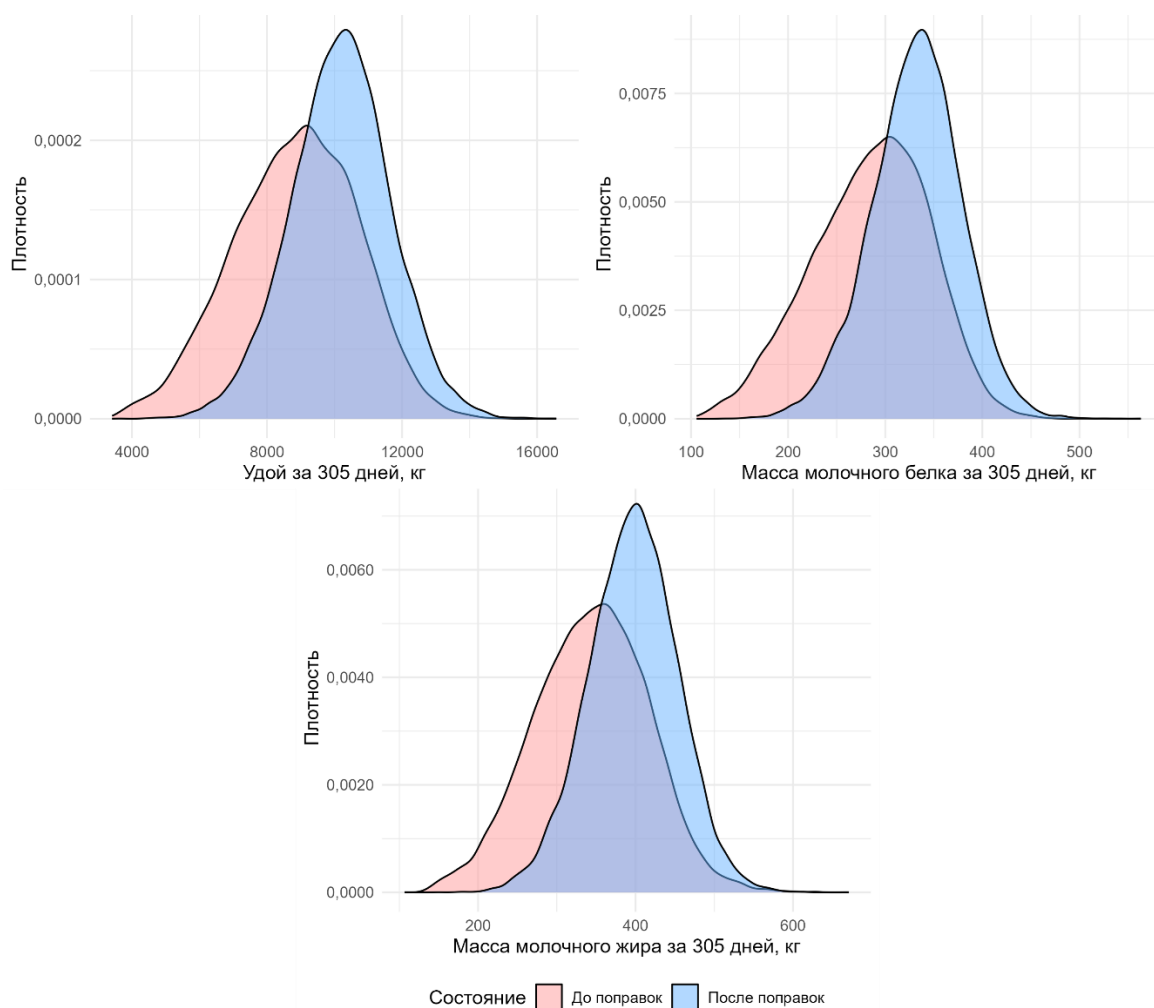


Рисунок 3.1 – Изменение плотности распределений по признакам удоя, жира и белка после поправок на сезон и год

Осуществлённая корректировка не меняет биологическую природу признака, но снижает количество искажающих факторов («фенотипический шум»), возникающих из-за различий в условиях кормления и содержания. После введения поправок большая часть остаточной дисперсии в пределах распределения может быть интерпретирована как результат различий между хозяйствами, физиологическим состоянием животных и генетическим потенциалом исследуемых групп по признакам отбора.

3.1.2 Роль фиксированных факторов в изменении плотности распределения признаков молочной продуктивности дочерей быков-производителей в условиях предприятий Западной Сибири

В рамках регионального исследования были отобраны быки-производители с наибольшим числом дочерей как среди зарубежной, так и отечественной селекции. Выборка, использованная для оценки племенной ценности, включала данные по дочерям 24 быков отечественной и зарубежной селекции. Анализ плотностей распределения показателей продуктивности показал, что закономерности, выявленные на уровне генеральной совокупности, воспроизводятся и при рассмотрении отдельных групп потомства (Рисунок 3.2). Исходные кривые по признаку удою имели большой размах и заметную полимодальность. Особенно наглядно это проявлялось у потомства быков Хит, Факт и AltaROBLE, где распределения распадались на несколько локальных пиков. Стоит отметить, что потомство быков отечественной селекции показало большую изменчивость по удою и более выраженную асимметрию распределений в сравнении с дочерями зарубежных производителей.

Многовершинность в распределениях не отражает генетическое расщепление как таковое. Ее причиной выступает объединение записей, полученных в разных хозяйствах и в разные периоды. Потомство одного и того же быка, выращиваемое в неодинаковых производственных условиях, неизбежно формирует отдельные подгруппы, различающиеся по уровню фенотипической реализации признака.

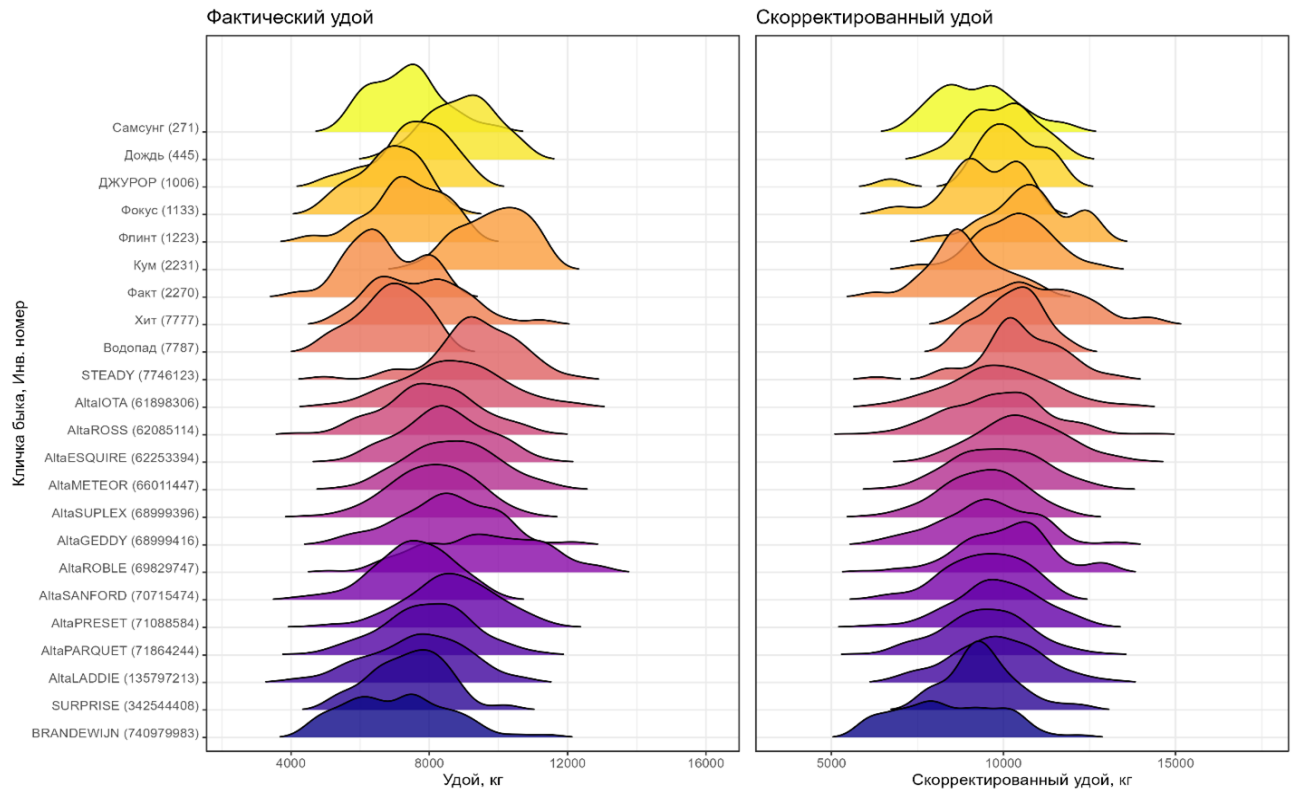


Рисунок 3.2 – Сравнительная характеристика плотности распределений удоя потомства быков отечественной и зарубежной селекции

Аналогичные сдвиги наблюдались и в распределениях массы молочного жира (Рисунок 3.3). После введения поправочных индексов графики становились более компактными, а различия между производителями визуально уменьшались, что свидетельствовало о сохранении ковариационной структуры признаков молочной продуктивности при одновременном ослаблении влияния учтённых фиксированных факторов.

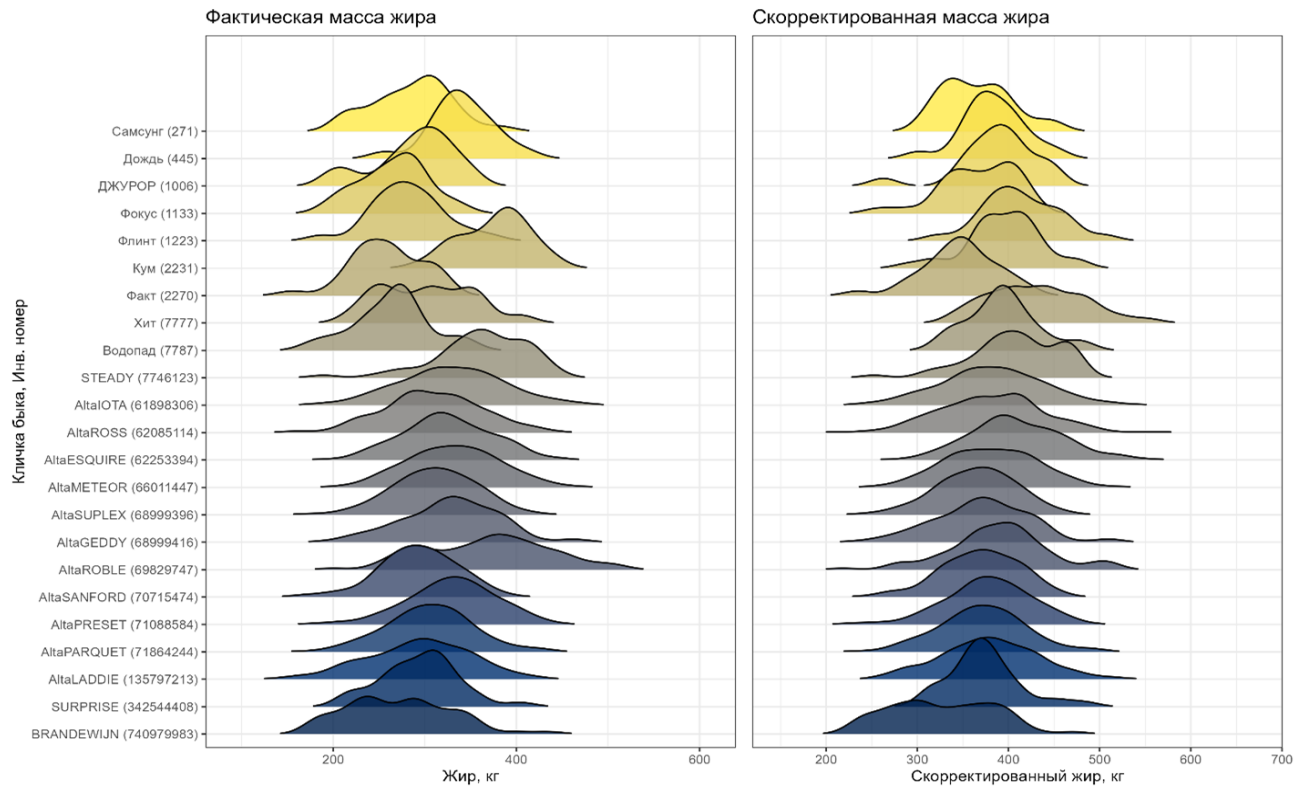


Рисунок 3.3 – Сравнительная характеристика плотности распределений массы молочного жира дочерей по быкам-производителям

Скорректированные распределения по выходу молочного белка демонстрировали показанный ранее общий тренд (рисунок 3.4). Пики плотности смещались в сторону большей продуктивности и одновременно указывали на большее сходство дочерей исследуемых быков, что повышало сопоставимость полученных результатов по представителям разных родственных группам.

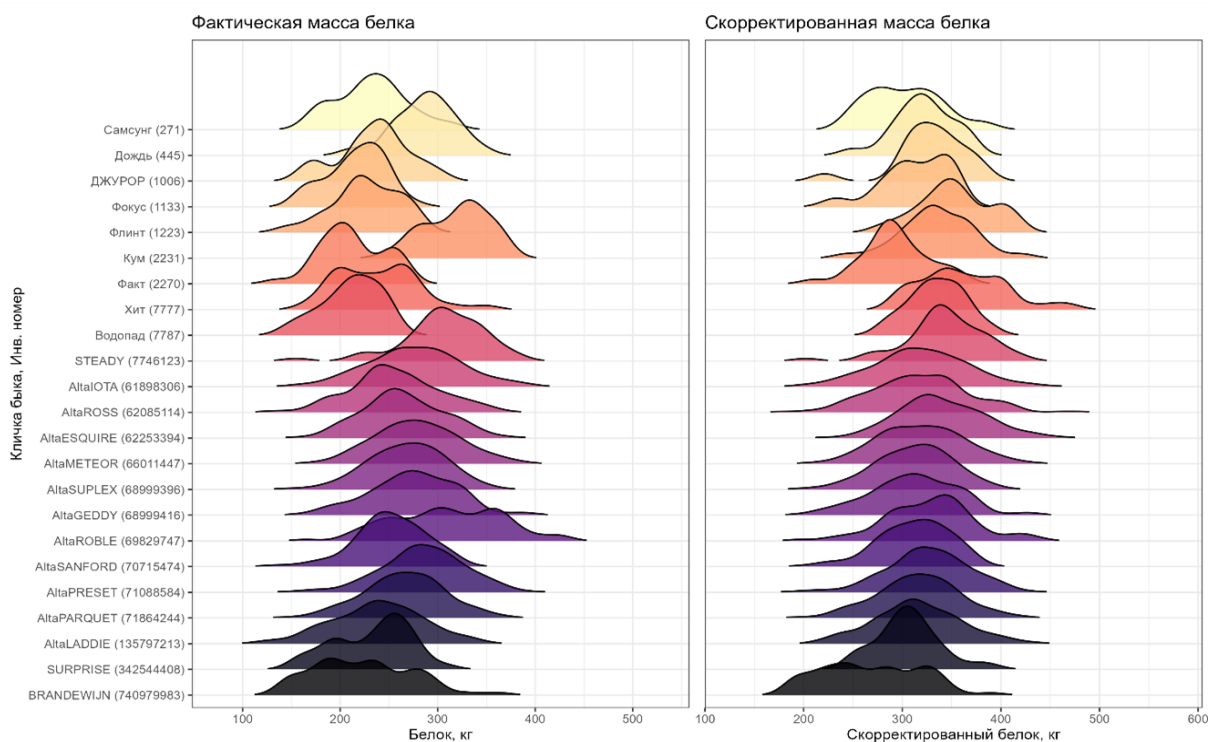


Рисунок 3.4 – Сравнительная характеристика плотности распределений содержания белка в молоке дочерей некоторых быков-производителей

На вышеописанных графиках распределения признаков отличались выраженным рассогласованием по форме и положению пиков. После внесения поправок на год и сезон лактации эти распределения заметно выровнялись, приблизившись к единому тренду. Выявленная динамика согласуется с ранее отмеченной тенденцией и может быть меньшей консолидированностью отечественных производителей в связи с отсутствием в нашей стране единой системы крупномасштабной селекции и их крайне недостаточным поголовьем. Данная ситуация также усугубляется тем, что подавляющее большинство таких быков можно отнести к отечественной селекции только в первом и втором поколениях.

Введение поправок сопровождалось не только сближением модальных значений признаков молочной продуктивности, но и приведению их к базовому периоду. Следует подчеркнуть, что сами поправки не устраняли бимодальность распределений полностью, поскольку одной из ее причин оставались различия между хозяйствами. Именно это обстоятельство стало важным аргументом в

пользу дальнейшей раздельной оценки животных по категориям хозяйств и перехода к более точным методам анализа, включая модель Sire Model (Далее по тексту модель «Производитель»). Процедура первичной обработки данных зоотехнического учета реализована диссертантом единолично.

3.2 Анализ племенной ценности быков отечественной и зарубежной селекции

3.2.1 Сравнительная характеристика дочерей быков-производителей в условиях Западной Сибири

Для исследования были отобраны производители, встречающиеся в разных предприятиях Новосибирской области и имеющие достаточное количество дочерей (таблица 3.3). Различия в численности дочерей у быков отечественной и зарубежной селекции отражают сложившуюся неконсолидированную на федеральном и региональном уровнях практику использования племенного материала и потому должны учитываться при интерпретации результатов. Предварительное удаление выбросов затронуло менее одной десятой части записей и, следовательно, не могло существенно ослабить статистическую мощность последующего сравнения.

Таблица 3.3 – Продуктивность дочерей быков и их сверстниц

Инв, номер предка	Кличка	n_o	$n_{св}$	Удой, кг	Жир, кг	Белок, кг	Статистика MW		
							Удой	Жир	Белок
740979983	BRANDEWIJN	58	1940	-301,74	-12,36	-10,16	664	629	640
342544408	SURPRISE	34	909	-290,07*	-9,20	-9,34*	172	187	172
135797213	AltaLADDIE	238	2322	-204,21*	-7,80*	-6,06*	11867	11803	11951
71864244	AltaPARQUET	279	2297	-58,42	-1,87	-1,75	18830	18884	18851
71088584	AltaPRESET	390	2011	217,02***	7,35***	6,90***	46650	46480	46624
70715474	AltaSANFORD	215	1646	-187,16	-7,13*	-5,47	9938	9678	10123
69829747	AltaROBLE	101	2390	-153,85	-9,02	-4,95	2312	2161	2314
68999416	AltaGEDDY	178	2638	-160,22	-6,00	-5,36	7112	7178	7092
68999396	AltaSUPLEX	975	3374	-120,21*	-4,13*	-3,97*	217038	218762	216168
66011447	AltaMETEOR	825	4441	205,40***	7,50***	6,62***	199355	198833	199199

Продолжение таблицы 3.3

Инв, номер предка	Кличка	n_o	$n_{св}$	Удой, кг	Жир, кг	Белок, кг	Статистика MW		
							Удой	Жир	Белок
62253394	AltaESQUIRE	344	2788	305,04***	10,98***	9,51***	37710	37329	37421
62085114	AltaROSS	193	3304	-114,93	-4,59	-3,02	8220	8211	8409
61898306	AltaIOTA	598	4965	155,91**	5,77*	4,95**	100723	100138	100767
7746123	STEADY	56	939	-75,28	5,32	-1,15	714	935	782
7787	Водопад	28	199	-534,42*	-20,68*	-17,64**	91	98	80
7777	Хит	37	219	462,88	20,03*	14,54	468	491	473
2270	Факт	32	271	-454,51*	-16,35*	-13,81*	138	133	132
2231	Кум	32	791	-109,27	-8,18	-4,32	242	210	242
1223	Флинт	25	187	-38,34	-6,16	-1,51	168	145	165
1133	Фокус	28	230	-232,84	-7,95	-5,96	167	174	185
1006	Джурор	19	573	-499,94	-24,89*	-14,73	51	41	55
445	Дождь	20	357	412,63	14,32	12,99	155	155	152
271	Самсунг	28	264	-474,37*	-14,96*	-13,96*	102	114	107

У быков, представленных большим числом дочерей, критерий Манна - Уитни фиксировал статистически значимые различия даже при сравнительно умеренных отклонениях от уровня сверстниц. Напротив, при анализе малочисленных групп разрешающая способность критерия закономерно снижалась. Именно поэтому отдельные быки с выраженным абсолютным приростом удоя могли не достигать формальной статистической значимости, хотя их биологический эффект оставался заметным.

Группа зарубежных производителей традиционно численно более представительная. Среди них выделялись как явные улучшатели, чьи дочери превосходили среднепопуляционные показатели молочной продуктивности, так и быки с отрицательным селекционным дифференциалом. Следовательно, сам факт зарубежного происхождения не гарантировал успешной реализации определённого генотипа в условиях Западной Сибири. Решающее значение в уровне фенотипического проявления имело сочетание наследственного потенциала с конкретным производственным фоном.

Вклад быков отечественной селекции в рассматриваемой выборке имел более локальный характер и чаще был ограничен небольшими группами потомков. В среднем дочери ряда российских производителей уступали своим сверстницам по уровню продуктивности. Однако отдельные генотипы показывали высокие

абсолютные прибавки (производитель Хит по показателю молочного жира), что косвенно указывало на лучшую приспособленность к конкретным производственным условиям и на возможность их более устойчивой реализации в среде с наименее интенсивным характером использования.

В целом сравнение уровней продуктивности свидетельствовало о неодинаковой степени реализации генотипов рассматриваемых производителей. Зарубежные быки чаще имели статистически подтвержденные оценки благодаря большему числу потомков, но это не означало, что по ним будет автоматически повышаться продуктивный потенциал. Отечественная генетика, хотя и использовалась менее широко, в ряде случаев демонстрировала признаки локальной адаптированности, что и послужило основанием для перехода к более точной оценке производителей с помощью моделей BLUP.

3.2.2 Расчет и анализ модели «Производитель» для расчета EBV

Применение модели «Производитель» позволило в значительной степени компенсировать полимодальность фенотипических распределений и выделить генетическую составляющую из существующего паратипического шума. Оценка компонент дисперсии показала, что влияние среды, включая комплекс «стадо - год - сезон» и остаточные факторы, формируют основную долю фенотипической изменчивости (таблица 3.4). Закономерным следствием давления паратипических факторов являются умеренные показатели h_{marg}^2 . Подобный уровень наследуемости является типичным для современных интенсивно эксплуатируемых популяций молочного скота [108]. Он свидетельствует о том, что предшествующий отбор в породе привел к сужению генетического разнообразия, а дальнейший рост продуктивности ограничивается производственными условиями хозяйств. Сравнительный анализ h_{cond}^2 и h_{marg}^2 коэффициентов наследуемости выявил их существенные различия. Коэффициенты h_{cond}^2 , не учитывающие влияние факторов внешней среды, находятся на высоком уровне (от 0,320 до 0,358), что

свидетельствует о значительном генетическом потенциале сибирской популяции голштинизированного скота при одинаковых условиях содержания.

Таблица 3.4 – Изменчивость и наследуемость признаков молочной продуктивности

Селекционный признак	σ_s^2	σ_{HYS}^2	σ_e^2	h_{marg}^2	h_{cond}^2	R_{marg}^2	R_{cond}^2
Удой, кг	139 299,3	1 298 696,4	1 415 640,6	0,195	0,358	0,272	0,639
Жир, кг	176,4	2 243,3	2 027,0	0,159	0,320	0,255	0,661
Белок, кг	121,6	1 590,7	1 370,7	0,158	0,326	0,298	0,688

В то же время, коэффициент наследуемости h_{marg}^2 снижается до уровня 0,158–0,195. Столь выраженный разрыв обусловлен высоким вкладом дисперсии фактора HYS (σ_{HYS}^2) в условиях Западной Сибири. Данное наблюдение объясняет разнородность кормовых и технологических условий хозяйств региона, скрывая реализацию генотипа быков-производителей, и подтверждает необходимость отдельной оценки быков по категориям хозяйств.

Выявлено преобладание влияния паратипических факторов над аддитивной генетической дисперсией. Влияние средового комплекса «стадо-год-сезон» и неучтенных остаточных факторов представляет из себя основной массив фенотипических отклонений. Подобный уровень можно рассматривать одновременно и как следствие длительного селекционного отбора, сузившего генетическое разнообразие, и как указание на высокую роль условий содержания в формировании фенотипа.

Включение в модель фиксированных хронологических и репродуктивных факторов позволило объяснить заметную долю общей изменчивости признаков (таблица 3.5). Статистическая значимость фиксированных факторов показала, что продолжительность лактации, сервис-период, физиологический возраст и категория хозяйства вносят существенный вклад в фенотипическую вариацию уровней исследуемых признаков. Случайные факторы по рассчитанным моделям также значимы (Приложение А). Без учета этих источников систематической

изменчивости региональная оценка племенной ценности была бы смещена и теряла бы практическую ценность для отбора производителей.

Таблица 3.5 - Роль фиксированных факторов моделей «Производитель»

Фактор влияния	F-критерий		
	Удой	Жир	Белок
Физиологический возраст	12,9***	11,4***	11,1***
Сервис-период	55,0***	58,6***	57,3***
Продолжительность лактации	262,4***	272,3***	270,2***
Происхождение (селекция)	31,1***	34,2***	31,6***
Категория хозяйства	178,6***	151,6***	192,0***

Распределения остатков моделей по предсказанным уровням удоя, жира и белка оставались близкими к симметричным, а основная масса наблюдений на графиках теоретических квантилей располагалась вдоль диагонали (рисунок 3.5). Подобные результаты распределения остатков отмечались также для моделей по показателям жира и белка (Приложение Б). Отклонения от ожидаемого уровня в правой части рисунка объяснялись сохранением данных по высокопродуктивным животным после фильтрации, а не структурной несостоятельностью модели. В свою очередь, отклонения в области отрицательных остатков объясняются присутствием в стаде животных с низким удоем.

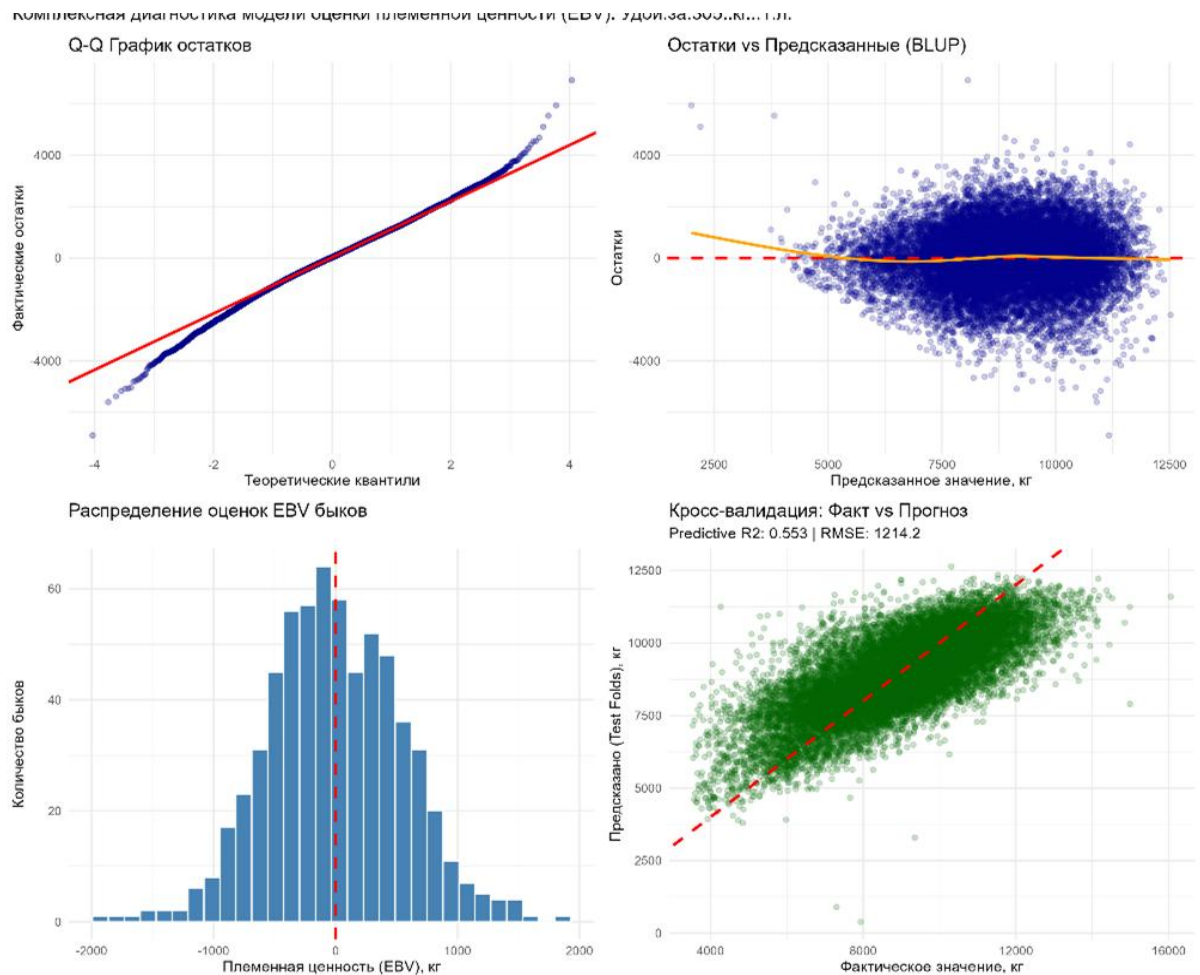


Рисунок 3.5 – Комплексная диагностика модели оценки племенной ценности EBV по массе удою за 305 дней лактации

По остаткам фиксировались лишь умеренные асимметрия и эксцесс, доля выбросов сверх трех стандартных отклонений оставалась низкой, а ранговая диагностика не выявила сопряженности между абсолютными значениями остатков и предсказанными значениями модели (таблица 3.6).

Таблица 3.6 - Параметры распределения остатков смешанных моделей «Производитель»

Селекционный признак	As	Ex	Доля выбросов ($\sigma > 3$), %	r_s
Удой за 305 дней	-0,192	0,689	0,60	0,033
Выход молочного жира	-0,162	0,864	0,67	0,052
Выход молочного белка	-0,220	0,816	0,67	0,024

Пятикратная кросс-валидация показала сохранение приемлемой прогностической способности на независимых данных (Таблица 3.7). Более устойчивыми оказались прогнозы по массе молочного жира и белка, что согласуется с более выраженной генетической обусловленностью этих признаков по сравнению с удоем.

Таблица 3.7 - Прогностическая способность моделей кросс-валидации

Селекционный признак	RMSE, кг	MAE, кг	R^2_{pred}
Удой за 305 дней	1214,16	944,02	0,553
Выход молочного жира	45,91	35,59	0,590
Выход молочного белка	37,76	29,28	0,591

Рассчитанные уровни (EBV) и соответствующая зарубежная оценка совпадали не всегда. Для ряда производителей высокие зарубежные оценки не подтверждались в условиях Западной Сибири, тогда как отдельные быки зарубежного происхождения с умеренной выраженностью показателей продуктивности демонстрировали некоторое генетическое превосходство в условиях Западной Сибири (таблица 3.8). Такая несогласованность отражает значимое влияние среды на ранжирование производителей и требует дополнительной верификации импортных оценок.

Таблица 3.8 - Сопоставление EBV быков отечественной и зарубежной селекции

Инв. номер быка	Кличка	Удой, кг		Выход жира, кг		Выход белка, кг	
		EBV	CDCB*	EBV	CDCB*	EBV	CDCB*
740979983	BRANDEWIJN	-435,66	-1329	-17,28	7	-13,83	-16
342544408	SURPRISE	-552,21	-360	-16,47	-9	-16,91	6
135797213	AltaLADDIE	-283,36	-609	-10,56	-19	-7,31	-27
71864244	AltaPARQUET	-34,47	728	-2,28	31	0,16	14
71088584	AltaPRESET	622,56	800	14,83	19	21,86	16
70715474	AltaSANFORD	-191,98	-511	-5,7	-34	-4,91	-11
69829747	AltaROBLE	-316,2	51	-18,48	-4	-10,2	5
68999416	AltaGEDDY	89,15	391	2,15	-12	3,16	-21
68999396	AltaSUPLEX	56,34	-270	-2,56	-92	3,39	-27
66011447	AltaMETEOR	758,15	492	27,08	-27	25,34	-2
62253394	AltaESQUIRE	506,63	-242	18,35	57	15,9	22
62085114	AltaROSS	-221,4	-1588	-9,45	-59	-5,15	-44
61898306	AltaIOTA	765,59	340	27,7	24	25,37	20
7746123	STEADY	-320,28	-1337	-1,16	5	-8,19	-41
7787	Водопад	-337,48	-	-13,45	-	-12,12	-
7777	Хит	743,19	-	32,89	-	22,1	-
2270	Факт	-185,08	-	-4,73	-	-4,14	-
2231	Кум	81,33	-	-6,46	-	-1,12	-
1223	Флинт	113,2	-	0,03	-	2,2	-
1133	Фокус	-26,33	-	1,38	-	1,01	-
1006	Джурор	-93,74	-	-9,81	-	-2,06	-
445	Дождь	1072,8 6	-	34,62	-	33,28	-
271	Самсунг	10,21	-	6,65	-	1,61	-

* – прогнозируемые значения племенной ценности из зарубежных баз данных

Таким образом, расчет региональных оценок EBV позволил пересмотреть генетический потенциал производителей и одновременно подтвердил статистически значимое влияние фактора «Категория хозяйства» на все исследуемые зависимые признаки. Следующий этап исследования направлен на выявление и описание эффекта взаимодействия типа «генотип-среда» с включением категорий предприятий по степени выраженности показателей молочной продуктивности.

3.2.3 Племенная ценность быков-производителей в разрезе категорий хозяйств

Категория хозяйства представляется важным фактором, определяющим реализацию генотипа производителя. При отдельной оценке по категориям можно выделить ряд быков, сохранявших положительный селекционный дифференциал в обеих средах (таблица 3.9). Одновременно было показано, что дочери некоторых производителей неодинаково реагировали на условия содержания в разных категориях хозяйств, как, например, в случае с быком AltaROSS. Вероятно, в передовых хозяйствах (Категория 2) с налаженной производственной культурой часть генетических преимуществ уже реализуется на уровне всего стада, из-за чего относительное превосходство данного производителя, наметившееся в менее продуктивной первой категории, нивелируется, при этом оценка сменяется на достоверно отрицательную.

Таблица 3.9 - Оценка продуктивности дочерей быков с их сверстницами в разрезе категорий хозяйств

№	Инвентарный номер	Кличка	n _д	n _{св}	Удой	Жир	Белок
Категория 1							
1	740979983	BRANDEWIJN	41	1171	-170,69	-7,44	-5,98
2	135797213	AltaLADDIE	65	715	-23,63	-1,58	-0,60
3	71864244	AltaPARQUET	239	2035	-50,88	-1,54	-1,51
4	71088584	AltaPRESET	208	1236	218,69**	7,15**	7,03**
5	69829747	AltaROBLE	21	202	188,84	4,60	5,91
6	68999416	AltaGEDDY	53	835	-373,00	-13,35	-12,75
7	68999396	AltaSUPLEX	631	2309	-97,53	-3,19	-3,32
8	66011447	AltaMETEOR	230	1881	359,44***	12,66***	11,51***
9	62253394	AltaESQUIRE	158	793	327,60**	10,59*	10,67**
10	62085114	AltaROSS	51	750	281,83	7,70	9,56
11	61898306	AltaIOTA	148	1452	420,90***	15,73**	13,46***
Категория 2							
1	740979983	BRANDEWIJN	17	769	-617,81	-24,21	-20,25
2	135797213	AltaLADDIE	173	1607	-272,06**	-10,14**	-8,12**
3	71864244	AltaPARQUET	40	262	-103,50	-3,81	-3,16
4	71088584	AltaPRESET	182	775	215,11*	7,58*	6,76*
5	69829747	AltaROBLE	80	2188	-243,80	-12,59	-7,79
6	68999416	AltaGEDDY	125	1803	-69,99	-2,88	-2,23
7	68999396	AltaSUPLEX	344	1065	-161,82*	-5,84*	-5,16*

Продолжение таблицы 3.9

№	Инвентарный номер	Кличка	n_d	$n_{св}$	Удой	Жир	Белок
8	66011447	AltaMETEOR	595	2560	145,86*	5,50*	4,72**
9	62253394	AltaESQUIRE	186	1995	285,87**	11,32***	8,53**
10	62085114	AltaROSS	142	2554	-257,42*	-9,00*	-7,53*
11	61898306	AltaIOTA	450	3513	68,76	2,49	2,15

* – Значимость статистики Манна-Уитни

Следует также подчеркнуть, что оценки, полученные по всей популяции, не всегда совпадали с результатами анализа по категориям. Быки, воспринимавшиеся как улучшатели или ухудшатели в общей выборке, в отдельных средах могли менять характер проявления. Следовательно, единая популяционная оценка без деления по фактору «Категория хозяйства» не отражает полной картины и способна маскировать взаимодействие «генотип - среда».

Степень сходимости расчетных региональных оценок племенной ценности с селекционными дифференциалами по дочерям отечественной селекции находится на достаточно высоком уровне (таблица 3.10). Так как сравнение осуществлялось между оценками EBV и скорректированными селекционными дифференциалами, совпадение по трем признакам можно охарактеризовать как устойчивую закономерность.

Таблица 3.10 - Сопоставимость региональной оценки с помощью смешанных моделей и селекционными дифференциалами, рассчитанными по быкам отечественной селекции

Признак	$r_s \pm s_r$	p
Удой, кг	$0,934 \pm 0,135^{***}$	$<0,001$
Жир, кг	$0,931 \pm 0,138^{***}$	$<0,001$
Белок, кг	$0,917 \pm 0,151^{***}$	$<0,001$

* – статистическая значимость критерия Спирмена

Проведённый анализ показал, что для быков отечественной селекции согласованность между региональными EBV-оценками и разностями между

продуктивностью дочерей и их сверстницами (Д-СВ) оставалась достаточно высокой (таблица 3.11). Для зарубежных быков корреляция между фактическими результатами и оценками CDCB оказалась существенно слабее и по ряду признаков теряла статистическую значимость. Это свидетельствует о снижении прогностической ценности международных индексов в региональных условиях.

Таблица 3.11 - Сопоставимость региональных и зарубежных оценок по признакам молочной продуктивности дочерей быков

Признак	Сравниваемые оценки	$r_s \pm s_{r_s}$	p
Удой	Д-СВ и EBV	$0,912 \pm 0,118^{***}$	$< 0,001$
	Д-СВ и CDCB	$0,500 \pm 0,250$	0,068
	EBV и CDCB	$0,641 \pm 0,222^*$	0,013
Жир	Д-СВ и EBV	$0,884 \pm 0,135^{***}$	$< 0,001$
	Д-СВ и CDCB	$0,429 \pm 0,261$	0,126
	EBV и CDCB	$0,322 \pm 0,273$	0,262
Белок	Д-СВ и EBV	$0,898 \pm 0,127^{***}$	$< 0,001$
	Д-СВ и CDCB	$0,501 \pm 0,250$	0,068
	EBV и CDCB	$0,499 \pm 0,250$	0,069

*— значимость критерия Спирмена

Между оценками EBV и селекционными дифференциалами в разрезе категорий возникает определенная разобщенность (рисунок 3.6). В предприятиях 2-й категории уровень корреляции достигает высоких значений с большой степенью достоверности. По удою, жиру и белку связь составляет 0,890, 0,875 и 0,884 соответственно.

Однако в хозяйствах Категории 1 связи между оценками ослабевают. Математическая достоверность сохраняется лишь по признаку содержания жира (0,637). Сопряженность оценок во 2-й категории можно связать с высоким уровнем производства и стабильными условиями. Они позволяют генетическому потенциалу животных реализовываться в полной мере. Напротив, в низкопродуктивных предприятиях качество классической оценки неизбежно искажается паратипическими факторами.

Наиболее выраженные различия выявляются при сопоставлении селекционных дифференциалов с иностранной оценкой CDCB. Во второй категории хозяйств сохраняется умеренная достоверная связь по удою и белку (0,677 и 0,603). В предприятиях 1 категории корреляция с зарубежными индексами нивелируется. При этом наблюдается обширный разброс стандартных ошибок, исключающий возможность точного прогнозирования.

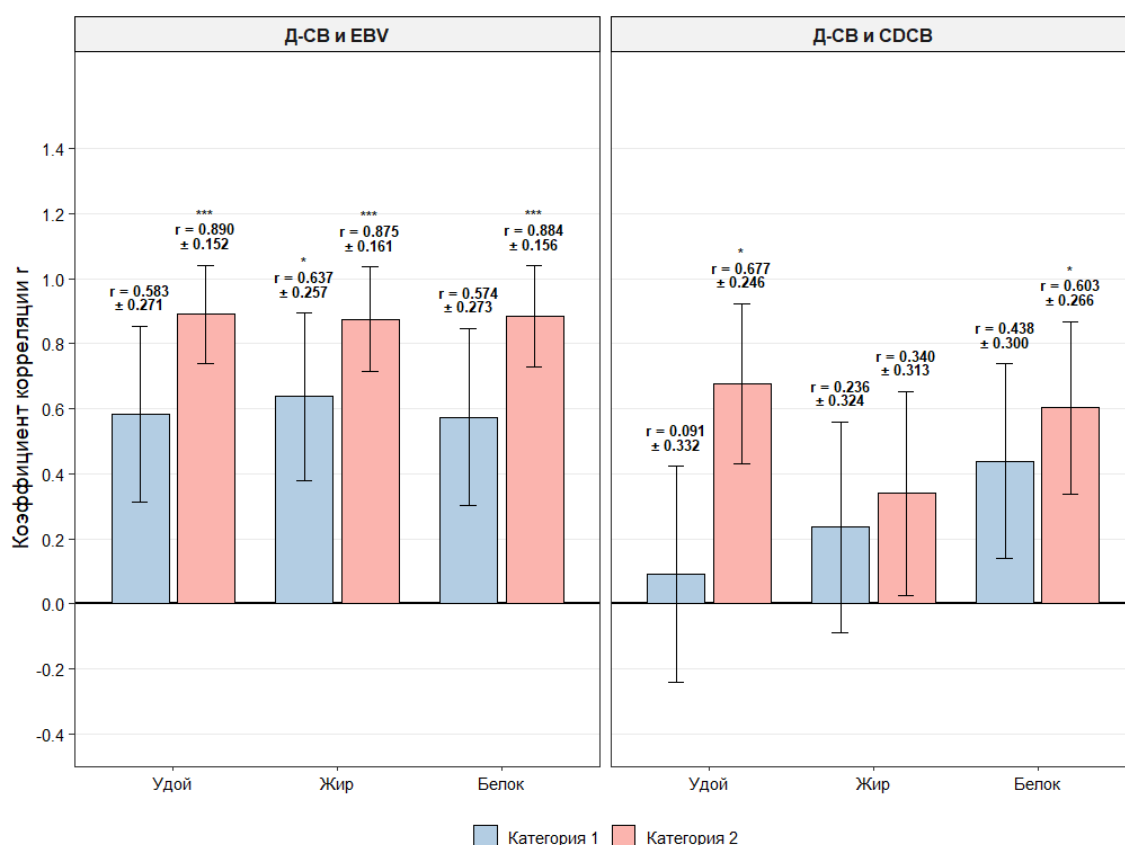


Рисунок 3.6 – Корреляции оценок племенной ценности в разрезе категорий хозяйств

Результаты данного исследования подтвердили наличие выраженного взаимодействия «генотип-среда». Показатели зарубежной оценки демонстрировали ограниченную прогностическую ценность, а условия производственной среды оказывали существенное влияние на реализацию племенной ценности. Племенная ценность производителя в таких условиях должна рассматриваться с позиций региональной оценки с учётом категории хозяйств.

Данные по оценке племенной ценности быков-производителей систематизированы и проанализированы диссертантом лично. Отдельные фрагменты исследования, касающиеся предварительной оценки реализации генетического потенциала импортного скота на ограниченных выборках, прошли апробацию и опубликованы в соавторстве [26, 27]. В данных публикациях автору принадлежит работа по статистической обработке материала, при этом выводы по локальным выборкам формулировались совместно с соавторами. Представленное в текущей главе биометрическое моделирование по всей исследуемой популяции и окончательная интерпретация результатов выполнены диссертантом самостоятельно. Также отдельные фрагменты исследований в рамках данного этапа, были апробированы диссертантом и представлены в виде единоличных тезисов докладов на профильных научно-практических конференциях [28, 29].

3.3 Расчет и анализ моделей «Производитель» с различными типами распределения отклика

При построении моделей по типу BLUP используют линейный тип моделей, которые по предполагают нормальное распределение признака. Однако в действительности показатели молочной продуктивности могут не соответствовать гауссовскому закону. Как было показано в таблицах 3.1 и 3.2, данные первичного зоотехнического учета не соответствовали нормальному распределению. В связи с этим возникает необходимость сопоставить метод построения линейных смешанных моделей с альтернативными вариантами – с лог–нормальным и гамма–распределением зависимой переменной.

Целью данного этапа исследований является методическая оценка и сравнение качества моделей с различными типами распределения отклика. Для исследования применялась смешанная модель «Производитель», запись которой представлена формулой 8:

$$Y_{ijkl} = \mu + Cat_j + \sum_{n=1}^2 \beta_{1n}(Age)^n + \sum_{n=1}^2 \beta_{2n}(SP)^n + \sum_{n=1}^2 \beta_{3n}(DIM)^n + HYS_k + Sire_l + e_{ijkl}, \quad (8)$$

где Y_{ijkl} – фенотипическое значение исследуемого признака (удой, количество молочного жира или белка);

μ – популяционная константа, соответствующая среднему значению признака по всей выборке;

$\beta_{1n}, \beta_{2n}, \beta_{3n}$ – коэффициенты линейной ($n=1$) и квадратичной ($n=2$) регрессии для количественных ковариат (возраст первого плодотворного (Age) осеменения, сервис-периода (SP) и количества дойных дней (DIM));

HYS_k – случайный комплексный фактор «хозяйство-год-сезон лактации»;

$Sire_l$ – случайный фактор быка-производителя;

e_{ijkl} – случайная остаточная дисперсия, включающая неучтенные паратипические факторы.

Предварительно до расчета смешанных моделей, проведено тестирование соответствия эмпирических данных трем теоретическим распределениям отклика: гауссовскому, лог-нормальному и гамма-распределению. Степень совпадения показателей продуктивности с математическими кривыми оценивали с помощью информационных критериев Акаике (AIC) и Байеса (BIC). В данном контексте эти показатели отражают меру расхождения между реальной выборкой и теоретическим законом. Чем меньше значения AIC и BIC, тем точнее выбранное распределение описывает исходные данные.

Анализ показал, что для признаков удою, массы жира нормальное распределение имеет наилучшие показатели (таблица 3.12). Оно характеризуется минимальными значениями информационных критериев по сравнению с альтернативными вариантами, что также подтверждается методами графической диагностики. Следовательно, несмотря на выявленное отклонение от закона Гаусса, нормальное распределение отклика имеет лучшие оценки по сравнению с другими вариантами.

Таблица 3.12 – Анализ соответствия теоретических распределений эмпирическим

Изучаемый признак	Оцениваемое распределение	AIC	BIC
Удой за 305 дней лактации	Нормальное	232 522,3	232 537,3
	Гамма-распределение	233 239,7	233 254,6
	Лог-нормальное	233 895,8	233 910,7
Количество молочного жира	Нормальное	148 833,5	148 848,5
	Гамма-распределение	149 286,2	149 301,2
	Лог-нормальное	149 830,2	149 845,1
Количество молочного белка	Нормальное	144 294,3	144 309,3
	Гамма-распределение	145 130,4	145 145,4
	Лог-нормальное	145 871,6	145 886,5

Проведена графическая диагностика степени соответствия эмпирического распределения уровня удоя за 305 дней лактации одному из представленных теоретических распределений. Наблюдается отклонение квантилей от прямой теоретического распределения (рисунок 3.7). Гамма и лог-нормальное распределение, по сравнению с гауссовским, в ещё большей степени отдалены от диагонали. На графике вероятностей P-P нормальное распределение также имеет более плотное прилегание к диагонали по сравнению с остальными графиками. Данные наблюдения также обнаружены при диагностике распределений по признакам белка и жира в кг (Приложение В).

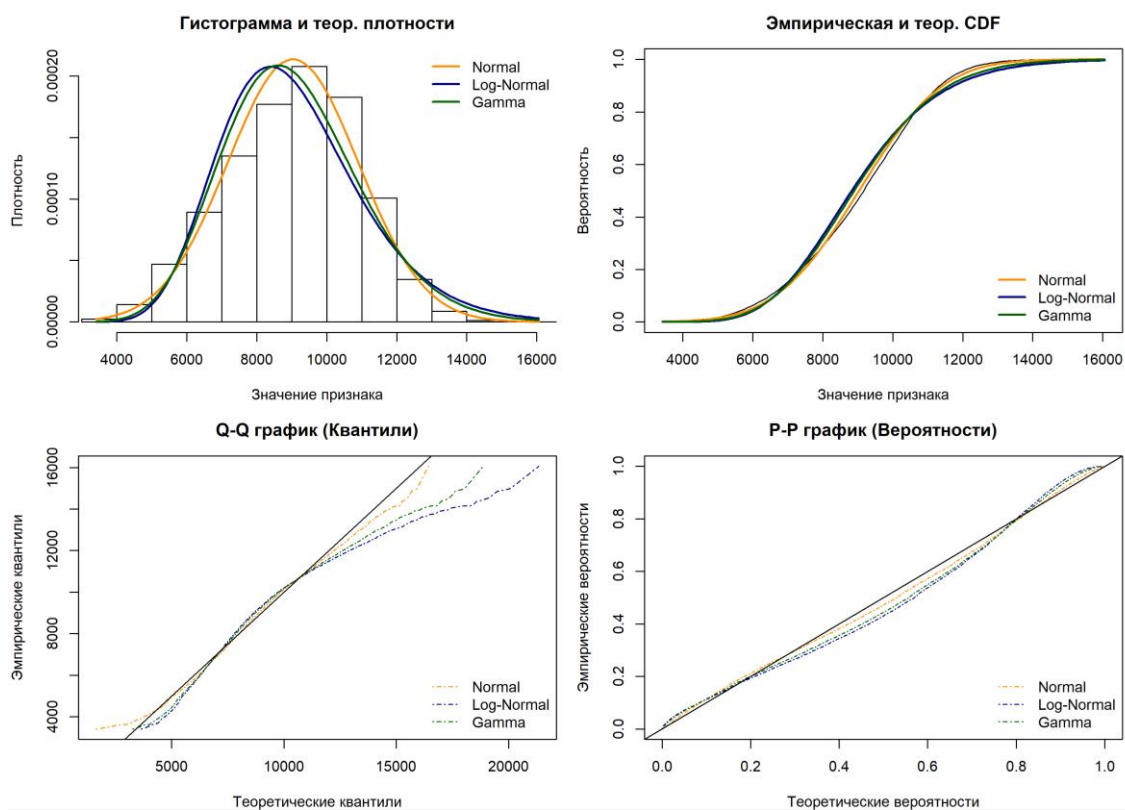


Рисунок 3.7 – Сравнение теоретических распределений с эмпирическим по массе удоя в кг за 305 дней лактации

На дальнейшем этапе исследования по формуле 8 построены модели рассматриваемых типов распределений. Выяснено, что доля фенотипической дисперсии, объясняемая фиксированными паратипическими факторами, изменялась в зависимости от признака, а включение случайных эффектов повышало общую объясняющую способность моделей до 60,4-68,3 %. При этом нелинейные модели демонстрировали несколько более высокие значения объясненной дисперсии, однако это не означало их безусловного преимущества.

В линейных и обобщенных смешанных моделях доля фенотипической дисперсии, определенная фиксированными паратипическими факторами R_{marg}^2 , варьирует от 0,221 до 0,306 в зависимости от изучаемого признака (таблица 3.13). Включение в уравнение случайных эффектов $Sire_l$ и HYS_k повышает общую объясняющую способность моделей до уровня 60,4–68,2%. Следует отметить, что модели с гамма и лог-нормальным распределением позволяют интерпретировать больший процент фенотипической изменчивости, немного превосходя модель на основе нормального распределения.

Таблица 3.13 – Сравнительная оценка предсказательной способности моделей изменчивости молочных признаков

Показатель	Тип распределения отклика	Удой за 305 дней лактации	Количество молочного жира	Количество молочного белка
R^2_{marg}	Нормальное	0,256	0,221	0,300
	Лог-нормальное	0,262	0,230	0,306
	Гамма	0,261	0,228	0,306
R^2_{cond}	Нормальное	0,604	0,611	0,655
	Лог-нормальное	0,632	0,641	0,683
	Гамма	0,632	0,641	0,683
h^2	Нормальное	0,250	0,206	0,213
	Лог-нормальное	0,276	0,231	0,245
	Гамма	0,265	0,223	0,237

Также линейная смешанная модель характеризовалась умеренными значениями коэффициента наследуемости. Лог-нормальная модель давала более высокие значения h^2 , что, по-видимому, было связано с математическим эффектом логарифмирования, искусственно уменьшающим разброс признака и перераспределяющим индивидуальную изменчивость в пользу генетической компоненты. Гамма-модель занимала промежуточное положение и не демонстрировала решающих преимуществ по совокупности критериев.

При сопоставлении различных подходов обнаруживается, что наибольший объем необъясненного остаточного шума генерирует линейная смешанная модель, варьируя в пределах от 34,5% до 39,6 % (рисунок 3.8). В альтернативных вариантах этот показатель ниже на 2-3%. Примечательно, что вклад отцовской компоненты в моделях с нелинейным распределением возрастает преимущественно под влиянием математических преобразований. Логарифмирование исходных данных сужает интервал изменчивости признаков, сглаживая экстремальные колебания, из-за чего индивидуальные особенности животных могут ошибочно идентифицироваться как их устойчивый генетический потенциал.

Фиксированные факторы объясняют до одной трети наблюдаемого фенотипического разнообразия, достигая пиковых значений при оценке выхода

молочного белка. В моделях с нелинейным распределением доля дисперсии, обусловленная этой группой факторов, также остается более высокой. Очевидно, что по критерию общей объясняющей способности линейная модель уступает нелинейным аналогам. Тем не менее, повышенная остаточная изменчивость не должна рассматриваться как критический и единственный критерий несостоятельности модели [167].

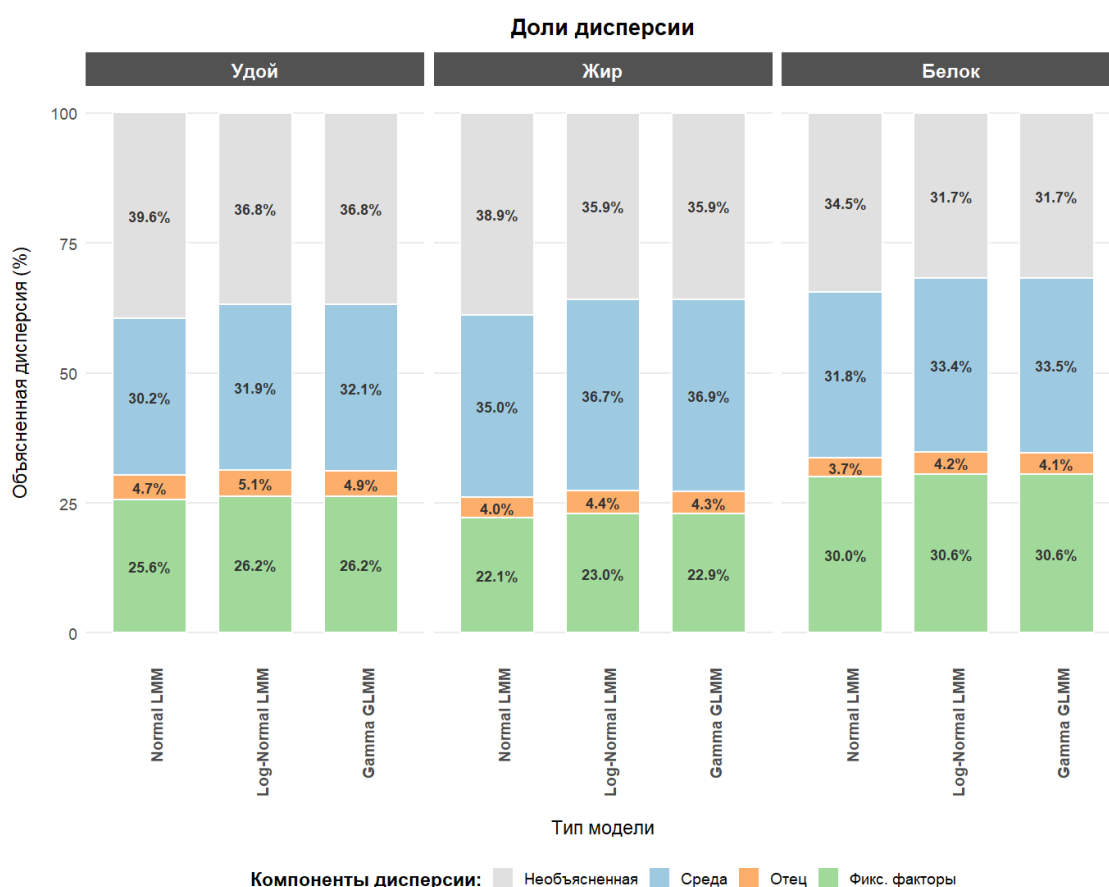


Рисунок 3.8 – Сравнение вклада факторов моделей в объясняемую дисперсию признаков удоя, жира и белка

Для подтверждения статистической надежности включения выбранных эффектов в структуру уравнений была проведена оценка их значимости с использованием критерия отношения правдоподобия (LRT). Полученные результаты критерия χ^2 согласно методу LRT свидетельствуют о достоверном

влиянии как случайного фактора среды, так и случайного фактора быка-производителя во всех трех типах сопоставляемых моделей (Приложение Г).

Модель с лог-нормальным типом распределения характеризуется более выраженным смещением распределения остатков и большей долей значений за пределами трех сигм (таблица 3.14). Модели с нормальным и гамма-распределением демонстрировали более приемлемое поведение остатков, а по совокупности критериев линейная смешанная модель оказалась наиболее устойчивой.

Таблица 3.14 – Оценка распределения остатков

Признак	Тип распределения отклика	As	Ex	Выбросы $ Z > 3 \%$	r_s	p
Белок	Нормальное	-0,187	0,684	0,64	0,021	0,0157*
	Лог-нормальное	-0,666	1,536	0,99	-0,165	< 0,001*
	Гамма	-0,199	0,696	0,66	0,026	0,0025*
Жир	Нормальное	-0,123	0,730	0,60	0,055	< 0,001*
	Лог-нормальное	-0,624	1,469	0,91	-0,123	< 0,001*
	Гамма	-0,134	0,725	0,62	0,058	< 0,001*
Удой	Нормальное	-0,191	0,632	0,62	0,011	0,2006
	Лог-нормальное	-0,681	1,523	0,97	-0,158	< 0,001*
	Гамма	-0,201	0,639	0,63	0,016	0,0715

В таблице 3.15 представлены результаты кросс-валидации прогноза линейных моделей, которые указывали на более высокие значения на более высоком уровне, чем лог нормальные и гамма-модели согласно показателям RMSE и R^2_{pred} . Разница в предсказательной точности между моделью с нормальным и гамма-распределением была минимальна. В моделях оценки изменчивости уровня молочного белка разница по показателю R^2_{pred} практически отсутствовала (0,0019).

Таблица 3.15 – Некоторые показатели прогностической способности сравниваемых биометрических моделей

Показатель	Тип распределения отклика	Удой, кг	Жир, кг	Белок, кг
$RMSE$	Нормальное	1219,81	47,43	38,16
	Лог-нормальное	1224,32	47,59	38,32
	Гамма	1222,34	47,52	38,26
R^2_{pred}	Нормальное	0,574	0,595	0,628
	Лог-нормальное	0,571	0,593	0,625
	Гамма	0,572	0,593	0,626

Таким образом, критические разрывы по предсказательной способности построенных моделей не установлены. Выбор классических и хорошо интерпретируемых моделей с относительно меньшими показателями $RMSE$ и большими R^2_{pred} представляется логичным выбором при моделировании признаков молочной продуктивности с непрерывным характером распределения.

Построение моделей «Производитель» с различными типа распределения отклика, представленное в данном разделе, реализовано диссертантом единолично. Интерпретация результатов выполнена диссертантом самостоятельно.

3.4 Модели норм реакций

Эффективность крупномасштабной селекции напрямую зависит от того, насколько корректно оценивается племенная ценность животных в различных условиях среды. Традиционно иностранные модели не предполагают резких колебаний уровня молочной продуктивности в хозяйствах в связи с достаточно широким распространением высокой производственной культуры предприятий и качества заготавливаемых кормов. Тем не менее Россия обладает самыми большими в мире территориями, где эти особенности нарушаются по многим объективным и субъективным причинам, включая экономические. Это объясняет неодинаковое влияние средовых факторов на изменчивость хозяйственно-

полезных признаков и возможное смещение в оценке генетического потенциала по признакам молочной продуктивности.

Созданы модели норм реакции, позволяющие судить об экологической пластичности генотипов быков-производителей (потомки одних и тех же быков могут быть улучшателями в одной категории хозяйства и ухудшателями в другой).

В ходе исследования были построены модели случайной регрессии. Запись уравнения модели представлена формулой 9:

$$Y_{ijkl} = \mu + Cat_i + \sum_{n=1}^2 \beta_{1n}(Age)^n + \sum_{n=1}^2 \beta_{2n}(SP)^n + \sum_{n=1}^2 \beta_{3n}(DIM)^n + HYS_j + Sire_{0k} + Sire_{1k} \cdot CatNum_i + e_{ijkl}, \quad (9)$$

где Y_{ijkl} – фенотипическое значение исследуемого признака (удой, количество молочного жира или белка);

μ – популяционная константа, соответствующая среднему значению признака по всей выборке;

Cat_i – фиксированный эффект технологической категории хозяйства;

$\beta_{1n}, \beta_{2n}, \beta_{3n}$ – коэффициенты линейной ($n = 1$) и квадратичной ($n = 2$) регрессии для количественных ковариат (возраст первого плодотворного осеменения (Age), сервис-периода (SP) и количества дойных дней (DIM);

HYS_j – случайный комплексный фактор «хозяйство-год-сезон лактации»;

$Sire_{0k}$ – случайный эффект k -го быка-производителя, отражающий его базовую племенную ценность в стандартных условиях (Intercept);

$Sire_{1k}$ – случайный эффект наклона нормы реакции (Random Slope) k -го быка, отражающий индивидуальную экологическую пластичность (величину изменения племенной ценности при смене категории);

$CatNum_i$ – числовой индикатор категории (0 – для первой категории, 1 – для второй категории), активирующий эффект наклона;

e_{ijkl} – случайная остаточная дисперсия, включающая неучтенные паратипические факторы.

Полученные результаты показали, что учитываемые моделью фиксированные факторы объясняют около четверти общей дисперсии, а включение случайной генетической компоненты повышает общую объясняющую способность моделей до 59,3-64,7% (таблица 3.16). Коэффициент h^2 имел более высокое значение для показателей белка и удоя по сравнению с жиром.

Таблица 3.16 – Параметры изменчивости и наследуемости при использовании моделей норм реакции

Признак продуктивности в модели	R_{marg}^2	R_{cond}^2	R_{marg}^2 / R_{cond}^2	h^2
Удой за 305 дней лактации, кг	0,253	0,593	0,427	0,266
Количество молочного жира, кг	0,218	0,602	0,362	0,210
Количество молочного белка, кг	0,296	0,647	0,457	0,242

Проверка распределения остатков показала отсутствие выраженных смещений (таблица 3.17). Доля выбросов была невелика, а ранговая корреляция между предсказанными значениями и ошибками не указывала на выраженную гетероскедастичность. Это позволяет считать модели пригодными для анализа взаимодействия генотипа и среды и использовать их для интерпретации различий между производственными категориями.

Таблица 3.17 – Анализ распределения остаточных отклонений и проверка гомогенности дисперсии

Селекционируемый признак	As	Ex	Выбросы $ Z > 3$ %	r_s	p
Удой за 305 дней лактации, кг	-0,195	0,674	0,61	0,011	0,243
Выход молочного белка, кг	-0,188	0,700	0,62	0,024	0,011
Выход молочного жира, кг	-0,117	0,766	0,61	0,062	<0,001

Установлено, что коэффициенты генетической корреляции одних и тех же признаков при их реализации в разных категориях хозяйств оказались ниже порогового значения 0,8 (таблица 3.18). Это подтверждает наличие выраженного взаимодействия «генотип – среда», при котором прогнозируемая передающая способность (РТА) одних и тех же производителей меняется в зависимости от технологического уровня хозяйства. При этом для такого признака, как выход молочного жира, корреляция генотипических оценок между средами оказалась наиболее высокой. Это свидетельствует о том, что в проведенном исследовании потомство быков обладает большей устойчивостью к изменению категории хозяйства по данному признаку.

Таблица 3.18 – Динамика генетической дисперсии и оценка эффекта взаимодействия генотипа и среды

Селекционируемый признак	σ_{A1}^2	σ_{A2}^2	r_g
Удой за 305 дней лактации, кг	172907,63	175805,48	0,716
Выход молочного белка, кг	169,29	164,87	0,742
Выход молочного жира, кг	222,72	255,97	0,862

Анализ оценок РТА показал, что отечественный генофонд чаще демонстрирует небольшой положительный отклик на смену среды по удою и белку, тогда как для ряда зарубежных производителей характерна тенденция к снижению реализуемой племенной ценности (рисунок 3.9). По уровню молочного жира реакция обеих групп была ближе к нулю, что согласуется с большей устойчивостью этого показателя. Можно предположить, что адаптивная устойчивость и продуктивный потенциал оказываются не тождественными характеристиками и должны оцениваться совместно.

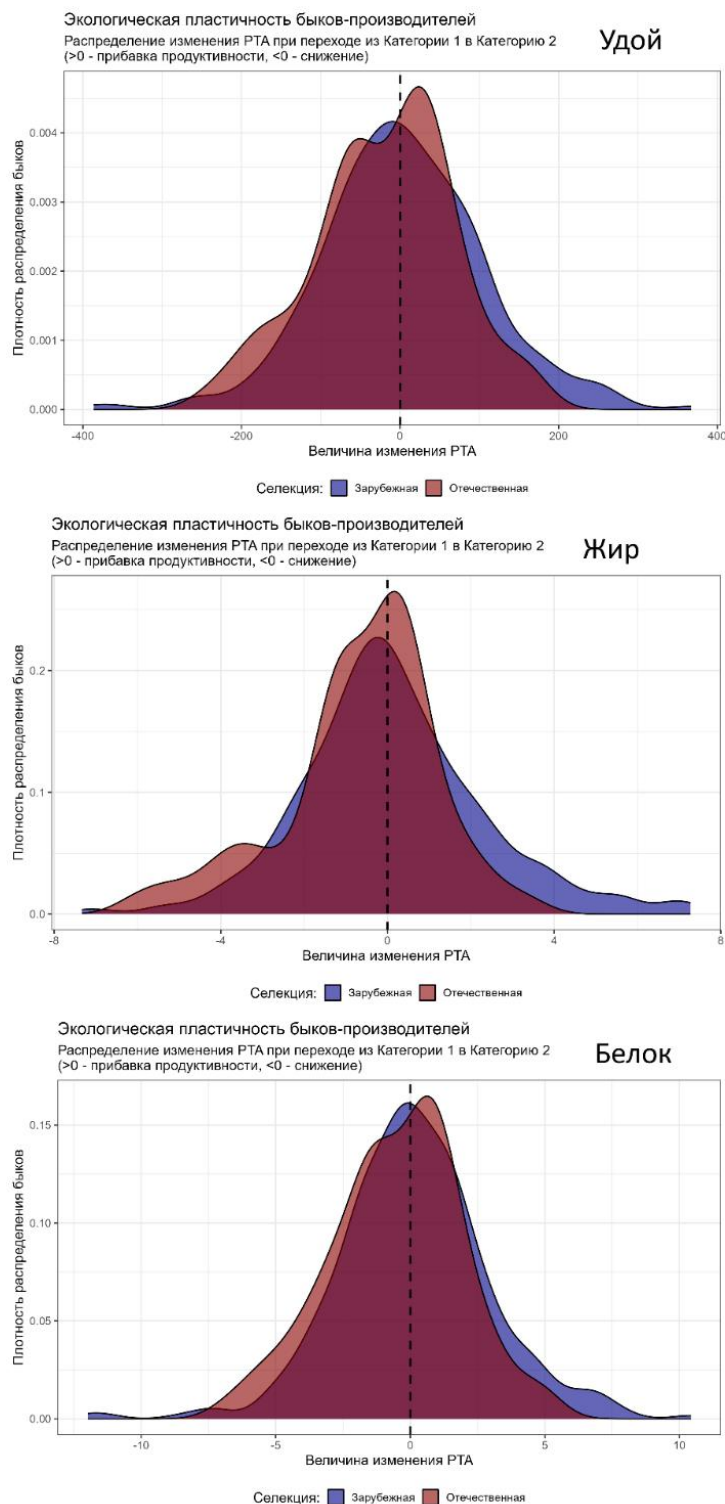


Рисунок 3.9 – Экологическая пластичность быков-производителей в зависимости от происхождения.

В ходе исследований выяснено, что генетические корреляции между популяциями по показателям удоя и молочного белка составляют 0,716 и 0,742 соответственно. Данные показатели ниже критического порога Робертсона

($r_g < 0,80$) и свидетельствует о смене ранговой позиции производителей при переходе к иной производственной среде.

Математическое моделирование индивидуальных норм реакции, представленное в данном разделе, реализовано диссертантом единолично. Интерпретация результатов выполнена диссертантом самостоятельно.

3.5 Применение метода обнаружения аномальных значений признаков молочной продуктивности с использованием дистанций Махаланобиса

Эффективность крупномасштабной селекции и достоверность генетико-статистического анализа напрямую зависят от репрезентативности и качества первичных зоотехнических данных. Использование современных вычислительных алгоритмов, в частности смешанных линейных моделей, предъявляет требования к качеству зоотехнических данных. Наличие скрытых выбросов, технологических ошибок учета или нетипичных физиологических отклонений в выборке способно искусственно завышать общую фенотипическую дисперсию, искажая оценку ковариационных компонентов. Это, в свою очередь, приводит к смещению показателей наследуемости h^2 и снижению прогностической точности моделей племенной ценности.

Традиционные методы одномерной фильтрации, основанные на отсечении данных по биологическим границам, позволяют исключить лишь явные аномалии. Однако они не способны идентифицировать скрытые многомерные выбросы, возникающие при нарушении естественных связей между признаками в пределах одного наблюдения.

Для решения данной проблемы проведено исследование по обнаружению и удалению аномальных записей по показателям молочной продуктивности, базирующийся на вычислении робастных квадратов дистанций Махаланобиса. Данный подход позволяет оценивать каждую лактационную запись комплексно, учитывая многомерный центр распределения и ковариационную матрицу селекционных признаков. Согласно методике, после каждого этапа отсечения

рассчитывалась смешанная линейная модель по формуле (10). Показатели её качества фиксировались для каждого шага.

$$y_{ijklm} = \mu + Origin_i + Cat_j + \beta_1 Age_{ijklm} + \beta_2 DIM_{ijklm} + s_k + HYS_l + e_{ijklm}, \quad (10)$$

где y_{ijklm} – значение признака (удой за 305 дней лактации, кг);

μ – среднее значение признака;

$Origin_i$ – фиксированный эффект происхождения быка-производителя (отечественный или зарубежный);

Cat_j – фиксированный эффект категории хозяйства;

β_1 – коэффициент линейной регрессии для стандартизованного возраста первого плодотворного осеменения;

Age_{ijklm} – стандартизованное значение возраста первого плодотворного осеменения (в месяцах);

β_2 – коэффициент линейной регрессии для стандартизованного количества дойных дней;

DIM_{ijklm} – стандартизованное количество дойных дней;

s_k – случайный аддитивный генетический эффект быка;

HYS_l – случайный эффект «хозяйство-год-сезон»;

e_{ijklm} – остаточная ошибка модели, не объясненная включенными факторами.

Одним из критериев качества построенных моделей является характер распределения остатков (рисунок 3.10). По мере удаления наиболее нетипичных наблюдений значение критерия Андерсона – Дарлинга снижалось и на определенном этапе переставало свидетельствовать о нарушении гауссовского закона. Одновременно уменьшался эксцесс, тогда как уменьшение выборки приводило к росту асимметрии и потере вариативности. Иначе говоря, сама очистка давала положительный эффект лишь до того момента, пока не начинала разрушать биологически значимую структуру массива.

Рисунок 1. Внутренняя оценка: Диагностика нормальности остатков

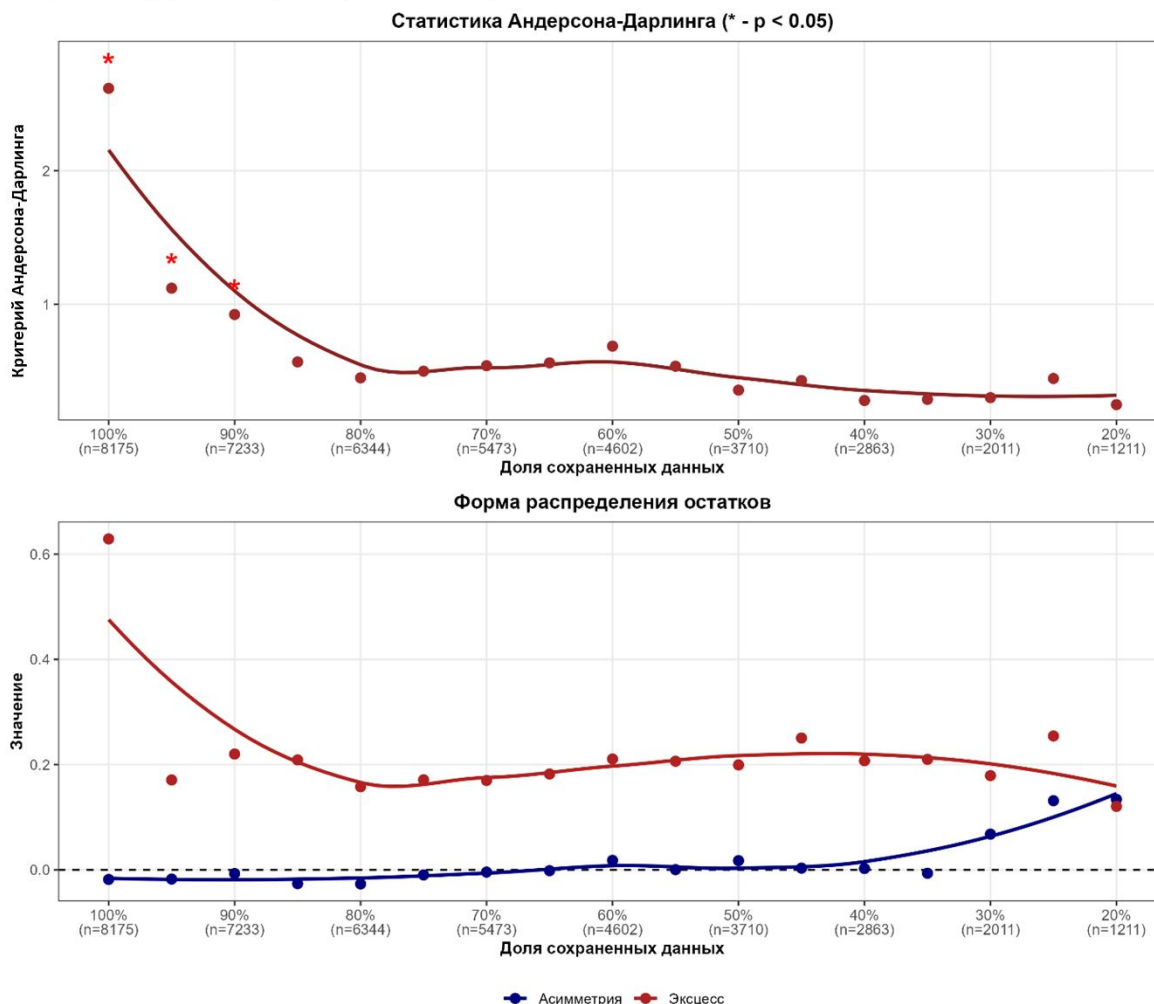


Рисунок 3.10 – Результаты анализа остатков смешанных линейных моделей в зависимости от доли оставшихся данных

В результате усечения выборки наблюдается близкое к линейному изменение доли объясненной дисперсии (рисунок 3.11). Часть изменчивости, которая объясняется влиянием фиксированных факторов, поддерживается на одном уровне вне зависимости от количества удаленных записей. Коэффициент детерминации моделей при этом снижается.

Показанная динамика, по всей видимости, обусловлена потерей той части изменчивости, которая объясняется случайными эффектами среды и генетическими факторами. Вместе с удалением нетипичных значений из массива постепенно может исчезать и биологически значимая информация. Подобный процесс подтверждается увеличением доли «остаточного шума», который

достигает отметки в 60%. Избыточное сокращение выборки признается неоправданным, в связи с чем при удалении большого массива данных может пропадать эффект учтённых или неучтённых факторов, играющих существенную роль в изменчивости исследуемых признаков. Это может привести к ограничению прогностической способности смешанных моделей.

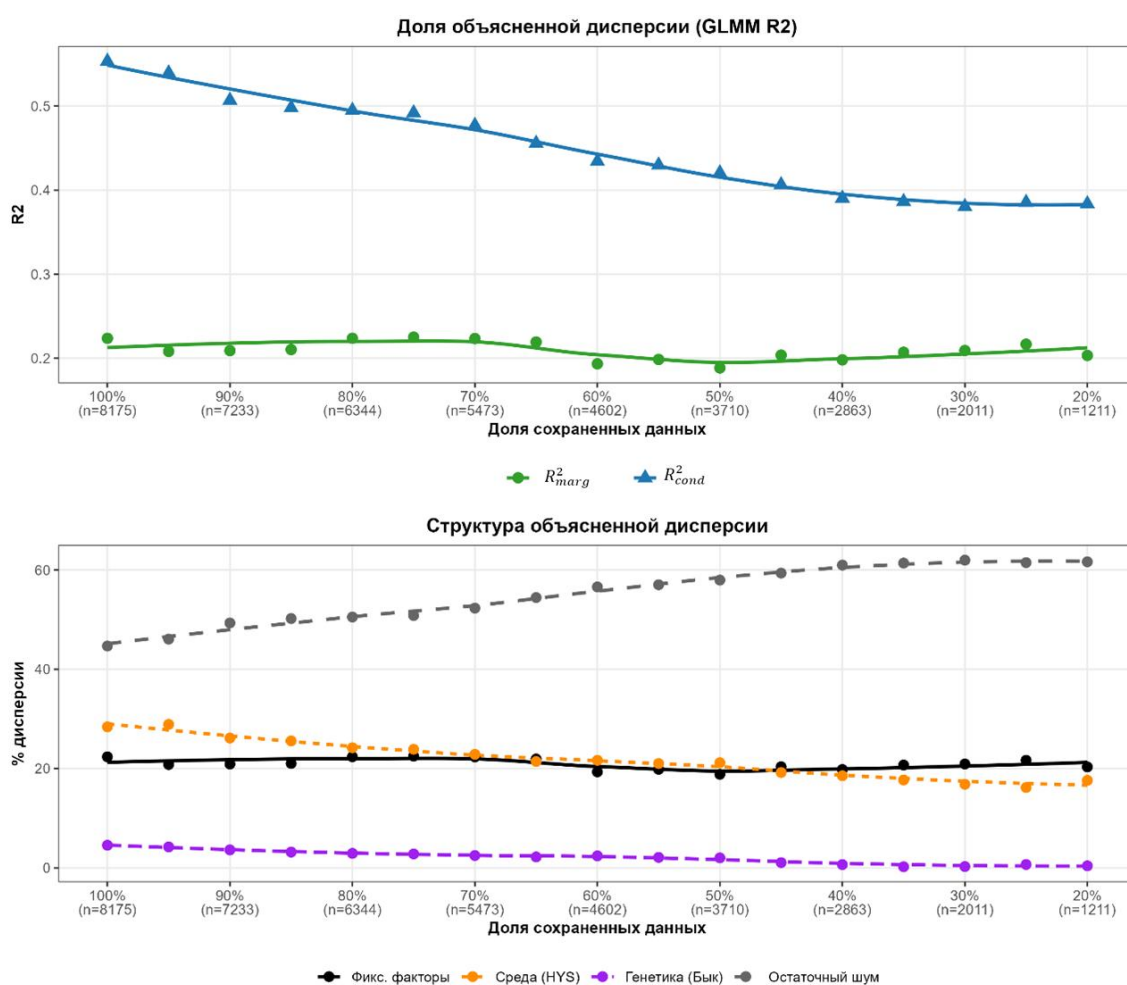


Рисунок 3.11 – Изменчивость доли объясненной дисперсии в зависимости от уровня усечения данных методом Махаланобиса

Усечение выборки оказывает влияние на предсказательную способность (рисунок 3.12). Также в исходной базе данных коэффициент наследуемости был равен 0,235. Наличие многомерных выбросов способно завышать фенотипическую дисперсию, часть которой ошибочно улавливается моделью как аддитивная генетическая. По мере очистки данных от аномалий наблюдается снижение h^2 . При

сохранении 85% данных коэффициент наследуемости находится на биологически приемлемой отметке 0,161. Тем не менее, остается актуальным вопрос по границам усечения данных по этому коэффициенту.

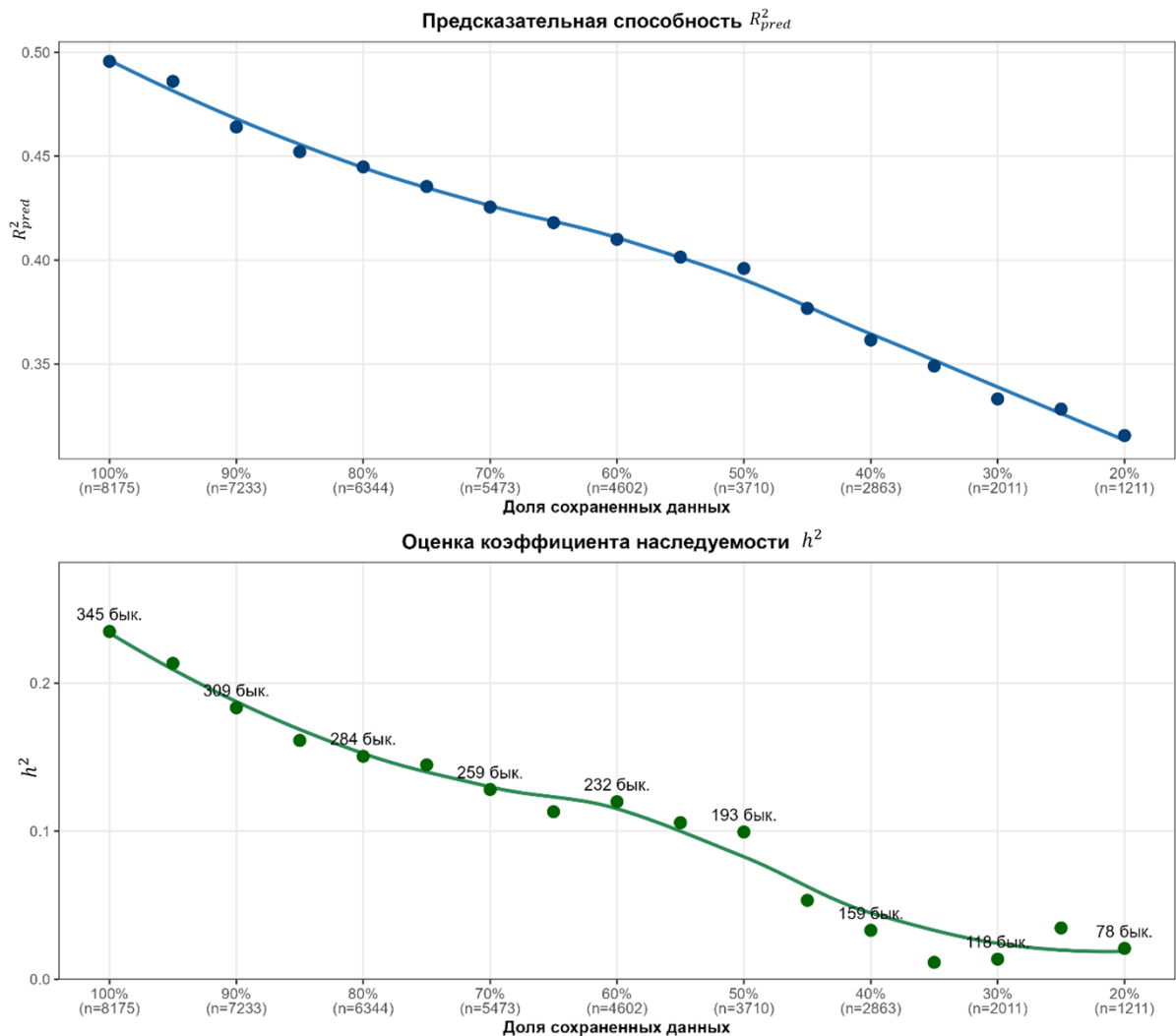


Рисунок 3.12 – Динамика коэффициентов наследуемости и предсказательной способности моделей кросс-валидации

Доля, обусловленная фиксированными факторами, оставалась относительно стабильной, тогда как общая объясняющая способность модели постепенно снижалась при чрезмерном уменьшении выборки. Это означает, что избыточная фильтрация уменьшает не только шум, но и ту часть полезной вариации, которую способны объяснять случайные эффекты.

Внешняя кросс-валидация выявила разнонаправленные тенденции: метрики RMSE и MAE уменьшались, в то время как

R^2_{pred} также понижался вследствие снижения общей вариативности зависимой переменной (таблица 3.19).

Таблица 3.19 – Показатели моделей кросс-валидации

% оставшихся наблюдений	n	h^2	R^2_{pred}	$RMSE$	MAE
100	345	0,235	0,496	1121,981	878,356
95	326	0,213	0,486	1073,960	848,326
90	309	0,183	0,464	1049,964	828,753
85	301	0,161	0,452	1014,418	804,167
80	284	0,151	0,445	985,818	784,148
75	269	0,145	0,435	953,967	759,385
70	259	0,128	0,426	927,068	740,235
65	245	0,113	0,418	896,602	715,849
60	232	0,120	0,410	872,568	697,355
55	214	0,106	0,401	844,475	672,995
50	193	0,099	0,396	815,479	649,090
45	172	0,053	0,377	798,729	633,791
40	159	0,033	0,362	773,030	613,674
35	138	0,011	0,349	748,282	591,639
30	118	0,014	0,333	714,809	566,252
25	101	0,035	0,328	688,502	544,861
20	78	0,021	0,316	668,534	531,439

Таким образом, определение оптимального порога фильтрации первичной информации представляет собой задачу компромисса между математическими допущениями статистического анализа и сохранением биологической целостности оцениваемых признаков.

Оцениваемый массив данных характеризовался выраженной асимметрией и эксцессом распределения остатков модели, о чем также свидетельствовала высокая величина критерия Андерсона-Дарлинга, указывающая на существенное отклонение от гауссовского распределения ($p < 0,05$).

С другой стороны, отсечение более 15% записей провоцирует чрезмерные искажения результатов. Это подтверждается снижением коэффициента наследуемости до необоснованного уровня ($h^2 < 0,10$) при сохранении менее 50%

данных из-за искусственного усечения фенотипических данных. Кроме того, удаление ведет к потере статистической мощности племенной оценки. Количество оцениваемых быков-производителей падает с исходных 345 до менее чем 280 голов, что также влияет на репрезентативность выборочной совокупности.

В этой связи 85-процентный порог сохранения данных (объем выборки $n=301$ бык-производитель) можно рассматривать в качестве оптимального компромисса. На этой отметке впервые достигается соответствие остатков модели закону нормального распределения. Обеспечивается снижение ошибок прогнозирования RMSE до 9,6%, а MAE — на 8,4% по сравнению с исходным массивом), при этом сохраняется высокая общая предсказательная способность при использовании кросс-валидации (стабилизируется оценка коэффициента наследуемости на отметке $h^2=0,161$, что соответствует реалистичному генетическому потенциалу стада по признакам молочной продуктивности [108].

Отклонение от данного порога в сторону меньшей очистки оставляет оценки племенной ценности смещенными, а переход в сторону более жесткой фильтрации ведет к потере ценной селекционной информации и разрушению биологически обусловленной структуры дисперсии.

Процедура многомерной фильтрации данных зоотехнического учета реализована диссертантом единолично. Отдельные методологические подходы к обнаружению аномалий с использованием метода расстояний Махаланобиса предварительно тестировались на пилотных выборках, результаты чего были опубликованы в соавторстве [116]. В указанной совместной работе автору принадлежит подготовка данных, тогда как вычисление, обсуждение промежуточных результатов и формирование выводов осуществлялись коллегиально. Представленные в настоящей главе итоговые расчеты, адаптация метода к выборке и финальные выводы выполнены автором самостоятельно. Отдельные результаты данного этапа были также представлены в соавторском докладе на научной конференции [30].

3.6 Микросателлитный анализ

Проведенный анализ STR-локусов был направлен на изучение характеристики генетической структуры и степени генетического сходства дочерей быков разного происхождения. Сопоставление матриц генетических и фенотипических дистанций дало возможность оценить, в какой мере генетическое сходство можно сопоставить с фенотипическим по признакам молочной продуктивности.

На начальном этапе проведен контроль качества исходного массива генетических данных, поскольку корректность построения матриц сходства напрямую зависит от качества входных данных.

На первом этапе проведено удаление нулевых аллелей. Далее, согласно порогу исключения локусов из популяционного анализа, некоторые из них были исключены из расчетов. Несмотря на данный вариант фильтрации, 10 локусов с достаточным количеством сохраненных значений были оставлены для дальнейших расчетов (таблица 3.20). Важно отметить, что наличие пропусков у некоторых особей по оставшимся локусам, таким как, ETH10 и TGLA122, носит технический характер и классифицируется как отсутствие данных, а не как проявление биологических нулевых аллелей.

Таблица 3.20 – Число пропущенных значений исследуемых локусов

№	Локус	Доля пропущенных значений, %
1	ETH10	47,4
2	TGLA122	15,1
3	BM1824	4,3
4	INRA023	2,0
5	TGLA126	0,4
6	ETH225	0,3
7	SPS115	0,3
8	BM2113	0,2
9	BM1818	0,1
10	TGLA227	0,1

Оставшиеся локусы различались по набору уникальных вариантов (рисунок 3.13) Наиболее полиморфным оказался локус TGLA122, тогда как по локусу BM1824 выявлен минимальный уровень полиморфизма.

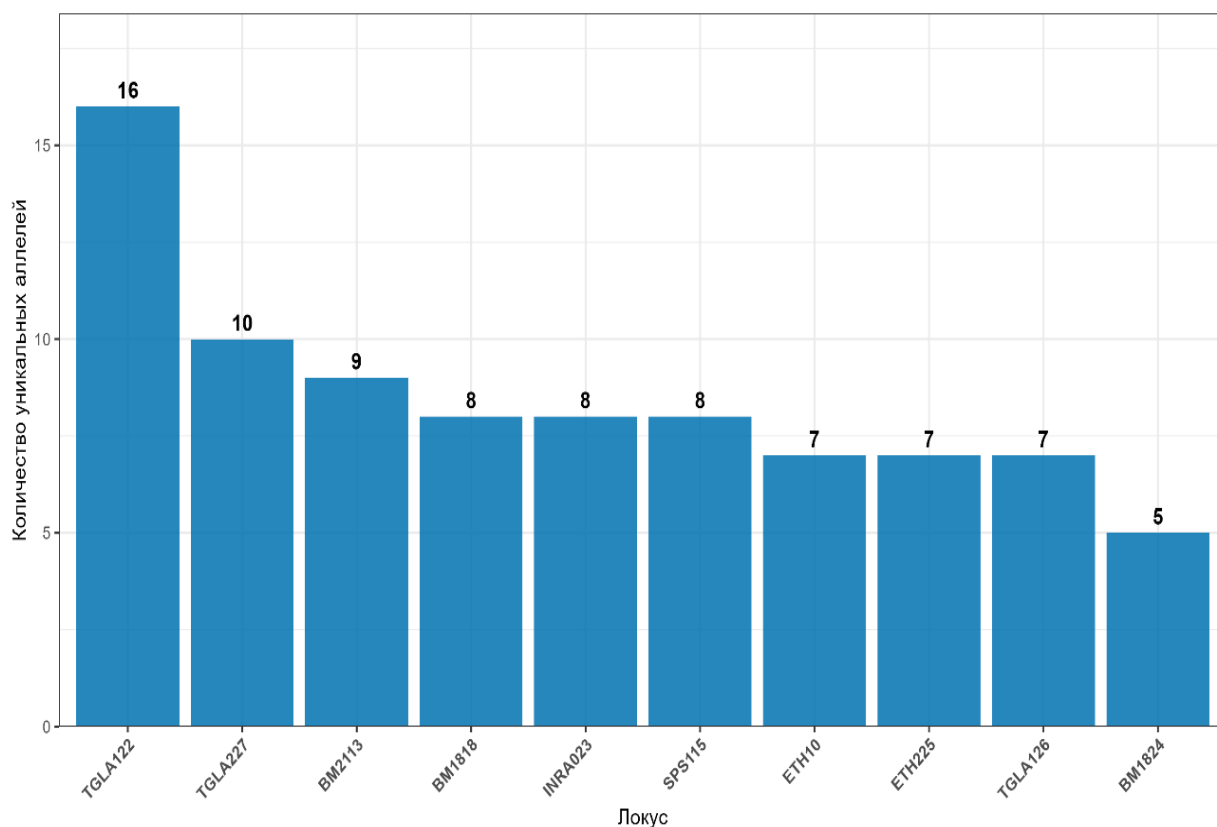


Рисунок 3.13 – Разнообразие аллелей по локусам, используемым в расчете дистанций

10 локусов прошли фильтрацию и соответствуют референтным значениям согласно принятой методике [68]. Полученные после проведения такой подготовительной работы данные были использованы для расчета генетических дистанций Нея, Эдвардса и Рейнольдса с последующим сопоставлением с фенотипическими.

3.6.1 Внутрипопуляционное генетическое разнообразие по микросателлитам у потомков разных быков-производителей

Оценка генетического потенциала на внутрипопуляционном уровне базируется на показателе ожидаемой гетерозиготности H_e (таблица 3.21). Согласно полученным результатам, внутри исследуемой выборки сформирован высокий и выровненный уровень генетического разнообразия. Значения ожидаемой гетерозиготности варьируют в пределах от 0,536 (Рапид, 3132352752) до 0,665 (Суперсайр, 69981349), что свидетельствует об отсутствии выраженного

генетического разнообразия внутри популяции производителей, указывая на относительно высокую степень инбридинга и генетической однородности большинства родственных групп, при этом отдельные быки (Суперсайр, АльтаОак) демонстрируют повышенные значения H_e , вероятно, благодаря более широкому использованию в разных регионах и менее внимательному отношению к уровню инбридинга при получении этих производителей.

Таблица 3.21 – Генетическое разнообразие популяции Западной Сибири в разрезе популяций производителей

№	Инвентарный номер	Кличка быка	n	H_e
1	1565	Факир	41	0,564
2	1606	Сумрак	43	0,626
3	2162	Метеор	45	0,587
4	2255	Ферзь	41	0,558
5	2283	Филин	44	0,620
6	2288	Скат	50	0,606
7	2384	Урал	56	0,625
8	2422	Порох	52	0,595
9	2532	Карбид	35	0,619
10	4677	Ринг	114	0,599
11	11491921	Кавьяр	53	0,604
12	12108705	Байтс	41	0,581
13	12192429	Юдженио	154	0,614
14	12302930	Форчун	492	0,616
15	12648423	Электрик	96	0,589
16	12719068	Проспероус	93	0,594
17	12719190	Мишшн	69	0,622
18	12719193	Паркавеню	92	0,638
19	12719303	Хайтэк	126	0,575
20	12789794	Грэйтлэйкс	61	0,558
21	62065919	Суперстишн	29	0,630
22	69169951	АльтаОак	59	0,658
23	69829747	АльтаРобл	78	0,614
24	69981349	Суперсайр	20	0,665
25	70358061	Салун	30	0,647
26	71302822	АльтаДрам	52	0,571
27	71592921	Ла-Брон	28	0,620
28	71592960	Грегариус	39	0,636
29	72090533	Артикэт	27	0,615
30	72615089	АльтаБанко	27	0,544
31	72851796	Конспайр	36	0,601

Продолжение таблицы 3.21

№	Инвентарный номер	Кличка быка	n	H_e
33	107567492	Юникс	240	0,621
34	107870104	Лайнмэн	104	0,597
35	108013897	Меркюр	65	0,613
36	660673796	Стелстар	51	0,569
37	949033666	АльтаСпринг	40	0,587
38	3006559787	АльтаЭверглэйд	24	0,578
39	3008328673	Морган	27	0,579
40	3129016082	Адажио	46	0,559
41	3129128854	АльтаТухот	47	0,556
42	3129449676	Штуттгарт	82	0,577
43	3132352752	Рапид	23	0,536
44	3135766689	Фьюэл	64	0,555
45	3141559525	Кварц	90	0,604

Сравнительный анализ показал отсутствие выраженной математической зависимости между размером дочерней группы и уровнем ожидаемой гетерозиготности. Широко используемые производители сохраняют высокий уровень передачи аллельного разнообразия. Одним из примеров служит генетический профиль быка Форчун (12302930), который имеет показатель гетерозиготности стабильно выше среднего уровня при сравнительно большом количестве дочерей.

Важным критерием уникальности генетического профиля выступает наличие редких аллельных вариантов (приватных аллелей). Распределение носителей уникальных аллелей наглядно представлено на рисунке 3.14. Наибольшим количеством приватных аллелей обладают популяции производителей Форчун (12302930) и Кикболл (106627797).

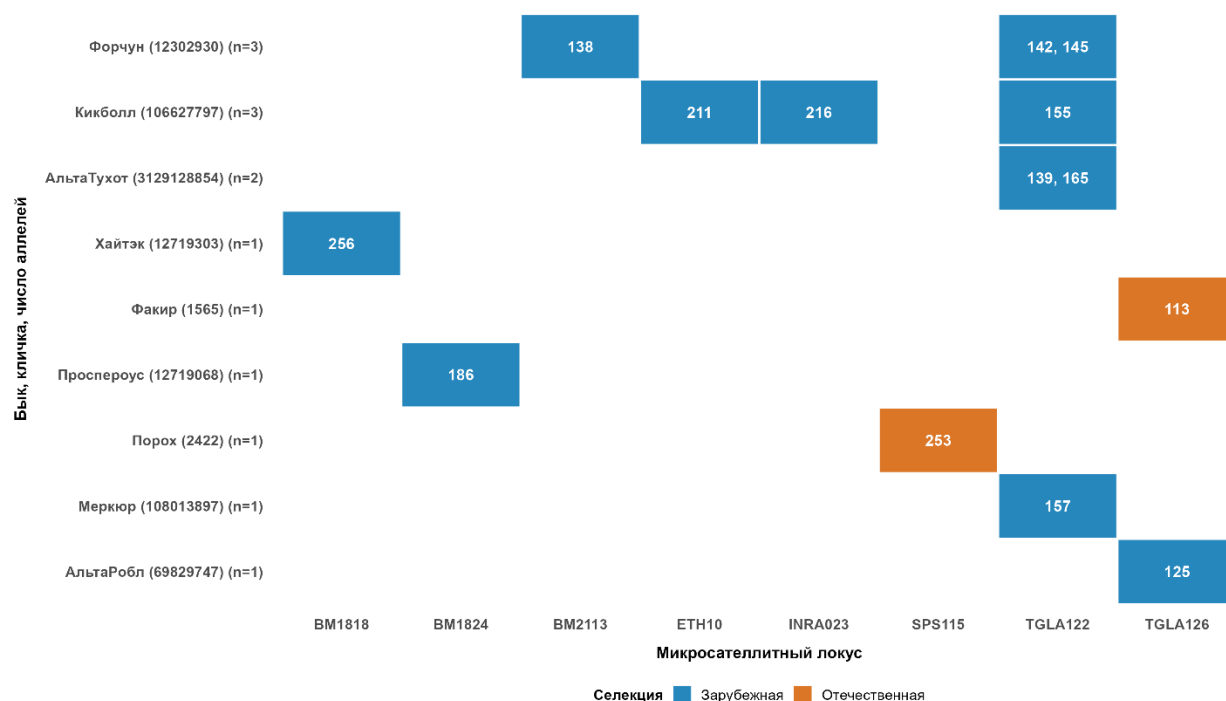


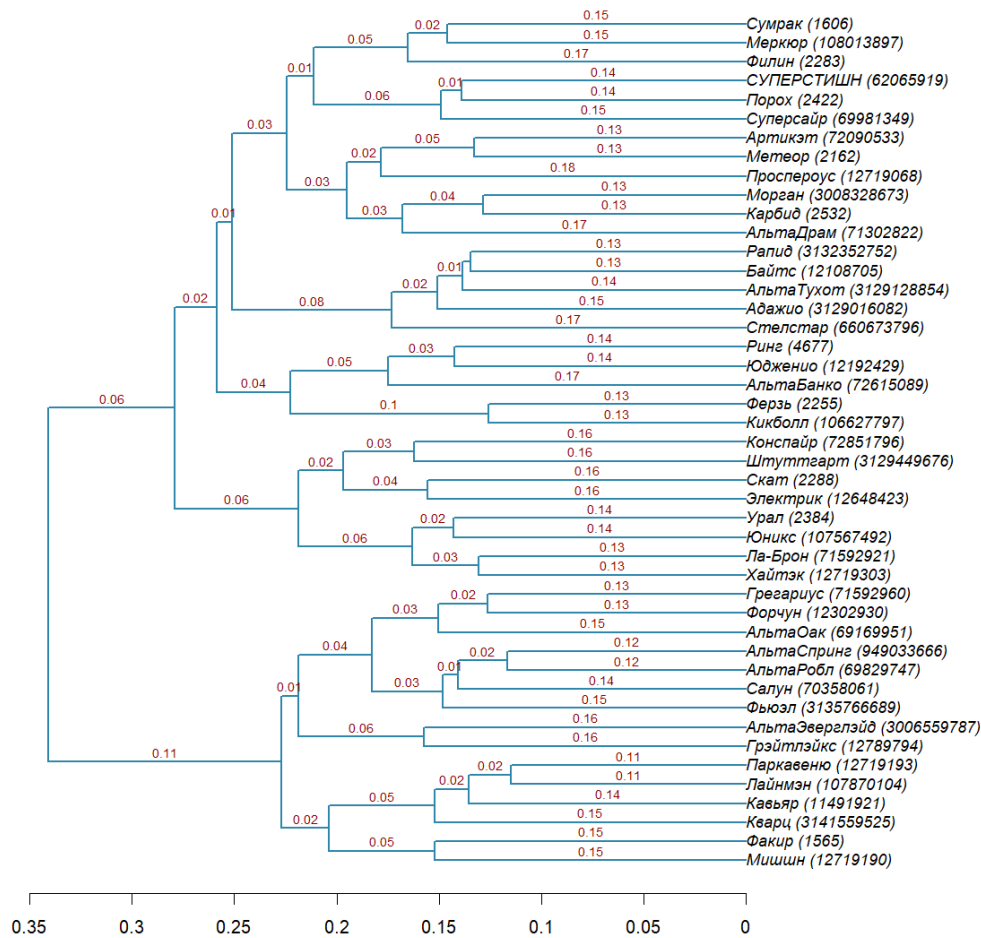
Рисунок 3.14 – Распределение редких аллельных вариантов (приватных аллелей) у потомков быков отечественной и зарубежной селекции

Дочерние группы всех исследованных быков-производителей обладают достаточным уровнем внутрипопуляционного генетического разнообразия. Значения ожидаемой гетерозиготности H_e варьируют в пределах от 0,536 до 0,665. В сумме по исследуемой популяции выявлено 14 редких аллельных вариантов. Интерпретация данных микросателлитного анализа проводилась с учетом ряда ограничений. При использовании оборудования капиллярного электрофореза важен учет погрешности. Поскольку для имеющихся данных отсутствовала информация об используемом оборудовании по каждому из хозяйств, выявленные редкие аллельные варианты рассматриваются как потенциальные маркеры, отражающие структуру доступной выборки. Для их определения как селекционных маркеров требуется валидация с применением секвенирования нового поколения.

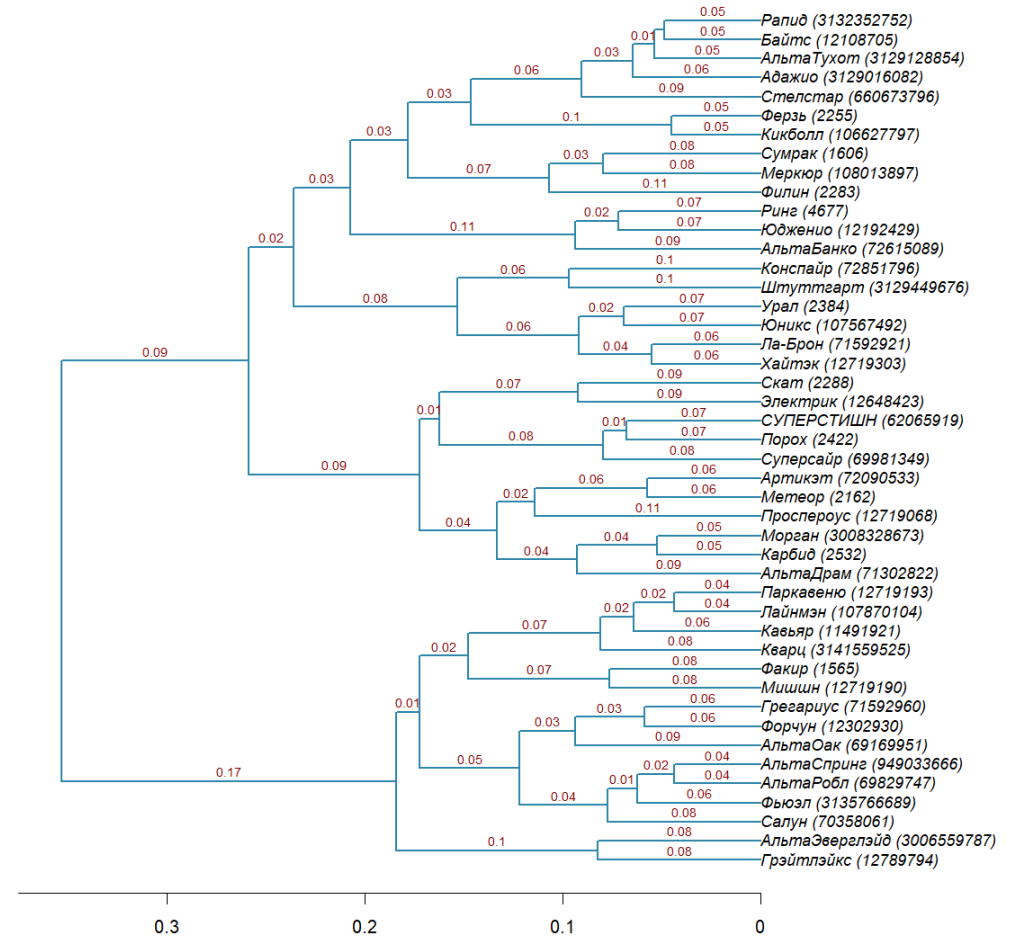
3.6.2 Генетическая дифференциация потомства быков отечественной и зарубежной селекции

В условиях Западной Сибири процесс голштинизации оказал существенное влияние на отечественное поголовье. Вследствие этого, исследуемая популяция сочетает в себе как генетический потенциал местного скота, так и высокопродуктивных зарубежных производителей. Для оценки степени их генетической интеграции и обособленности проведен расчет генетических дистанций. Для наглядной интерпретации матриц расстояний построены иерархические дендрограммы, группирующие исследуемые популяции по принципу генетического сходства.

Анализ выявил формирование стабильных микрокластеров, объединяющих отечественных и зарубежных производителей (рисунок 3.15). Так, потомство быка Порох (2422) неизменно группируется с дочерями Суперстишн (62065919) и Суперсайр (69981349). В устойчивый триплет объединяются Метеор (2162), Артикэт (72090533) и Проспероус (12719068). Производитель Карбид (2532) образует связь с Морган (3008328673) и АльтаДрам (71302822). Аналогичная ассоциация характерна для потомства Ринг (4677), которое располагается в непосредственной близости к Юдженио (12192429) и АльтаБанко (72615089).



а)



б)

Рисунок 3.15 – Дендрограммы микросателлитных дистанций: а- метод Рейнольдса, б- метод Нея

Также выделяются парные ветви. Дочери Ферзь (2255) тесно связаны с Кикболл (106627797). Скат (2288) формирует пару с Электрик (12648423). Урал (2384) объединяется с Юникс (107567492). Переход от модели Рейнольдса к метрике Нея сопровождается перестройкой структуры деревьев.

Однако, выявленные расхождения обусловлены алгоритмами вычислений, поскольку метод Рейнольдса ориентирован преимущественно на учет чистого дрейфа генов, а дистанция Нея предполагает равновесие между мутационным процессом и дрейфом. Между дендрограммами наблюдается смена групповой принадлежности отдельных макрокластеров. На дендрограмме Рейнольдса ветвь с потомством Сумрак (1606) и Филин (2283) входит в единый кластер с группами Порох (2422), Метеор (2162) и Карбид (2532).

При оценке по Нею происходит топологическая миграция. Данная группа перемещается в нижнюю часть, объединяясь с Ринг (4677), Ферзь (2255). В зависимости от метода также меняются расстояния между устойчивыми группами быков. Так, по методу Рейнольдса кластер потомства быка Факир (1565) и Мишшн (12719190) между собой имели дистанцию 0,15. В то же время по Нею дистанция составила 0,08.

На основе дендрограмм можно сделать вывод, что группы дочерей быков отечественной селекции не образуют единого изолированного кластера, а интегрированы в общую структуру генеалогических связей. Однако для достоверного вывода дополнительно были рассчитаны дистанции Эдвардса (рисунок 3.16). Согласно построенному графу, обнаружена топологическая миграция групп потомков, которая не фиксировались классическими методами Рейнольдса и Нея.

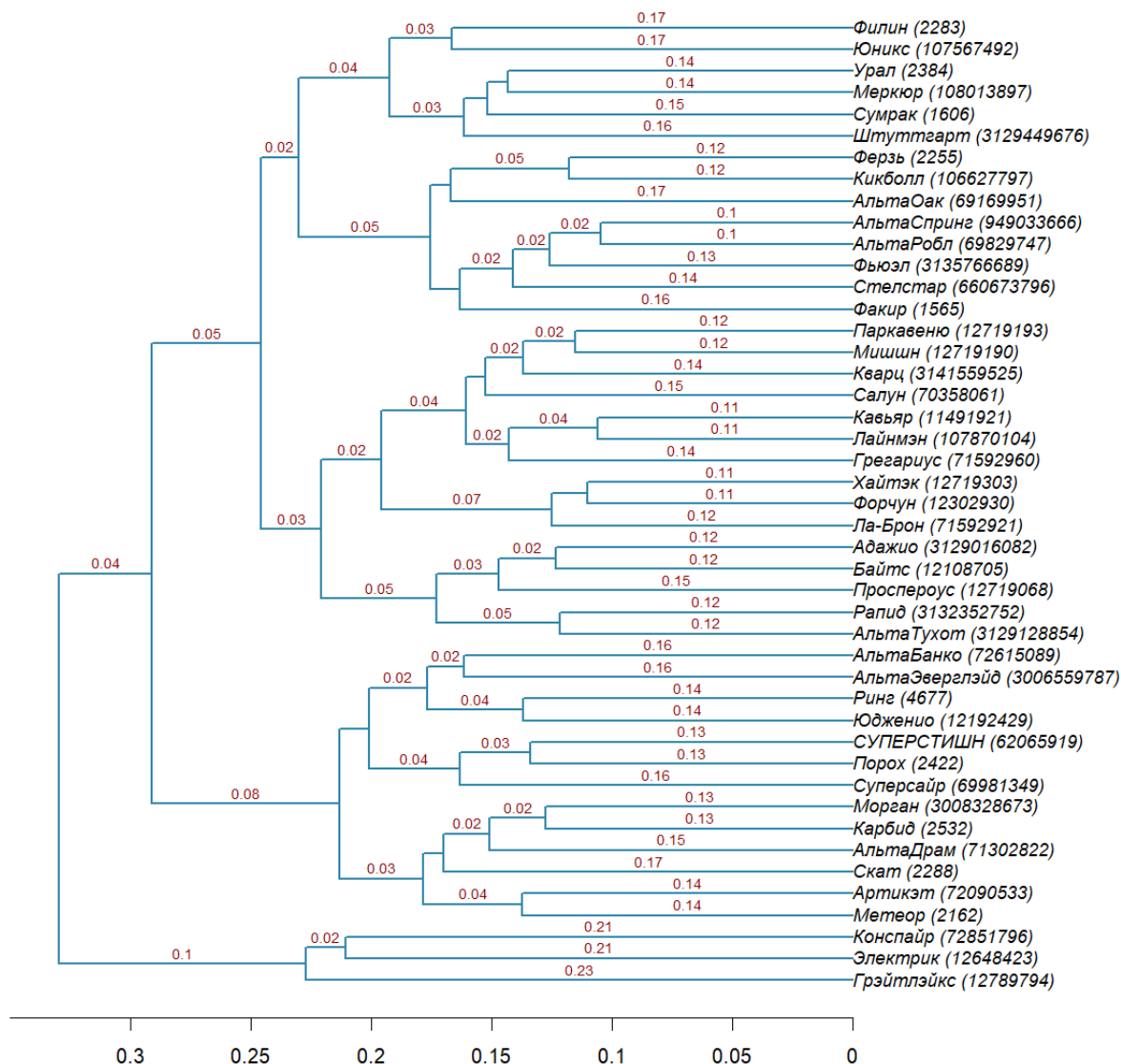


Рисунок 3.16 – Дендрограммы генетических дистанций по микросателлитам потомков быков-производителей (Метод Эдвардса)

Наблюдается перестройка взаимоотношений внутри других отечественных групп. Распадается пара потомков Филин (2283) и Сумрак (1606). По модели Эдвардса группа Филин (2283) формирует новую, более близкую связь на расстоянии 0,17 с зарубежным быком Юникс (107567492). Подобная динамика свидетельствует о том, что сходства потомков разных быков оказывается чувствительным к выбору метода оценки дистанций.

Принцип построения дендрограмм имеет ряд ограничений. Во-первых, он ориентирован на попарное объединение наиболее близких объектов. Если

родственная группа отечественного быка имеет большое сходство с группой иностранного производителя, алгоритм объединяет их в единую ветвь. В результате иерархическое дерево распределяет отечественное потомство по разным удаленным субкластерам, визуально дробя единую группу и скрывая степень ее внутренней однородности. Метод главных координат в ходе дальнейших исследований позволил устранить данное ограничение.

В отличие от иерархических дендрограмм, где дочерние группы российских быков были разнесены по разным макрокластерам, метод главных координат позволил обнаружить их близкое расположение (рисунок 3.17). Большинство отечественных производителей образуют компактный кластер, расположенный в верхней части графика. Данное положение указывает на наличие общих особенностей их микросателлитного профиля, которые возникли вследствие общности происхождения и направленности локального селекционного процесса. В свою очередь, потомство зарубежных быков характеризуется большей гетерогенностью и занимает практически все координатное пространство. Зарубежный производитель Электрик (12648423) локализован в крайней нижней правой зоне графика. Совместно с быками Конспайр (72851796) и Грэйтлэйкс (12789794) он образует изолированную группу на значительном удалении от основного массива, что также отражается на дендрограмме (рисунок 3.16). Отмечается зона перекрывания, в которой ряд импортных производителей пересекаются с эллипсом отечественной селекции.

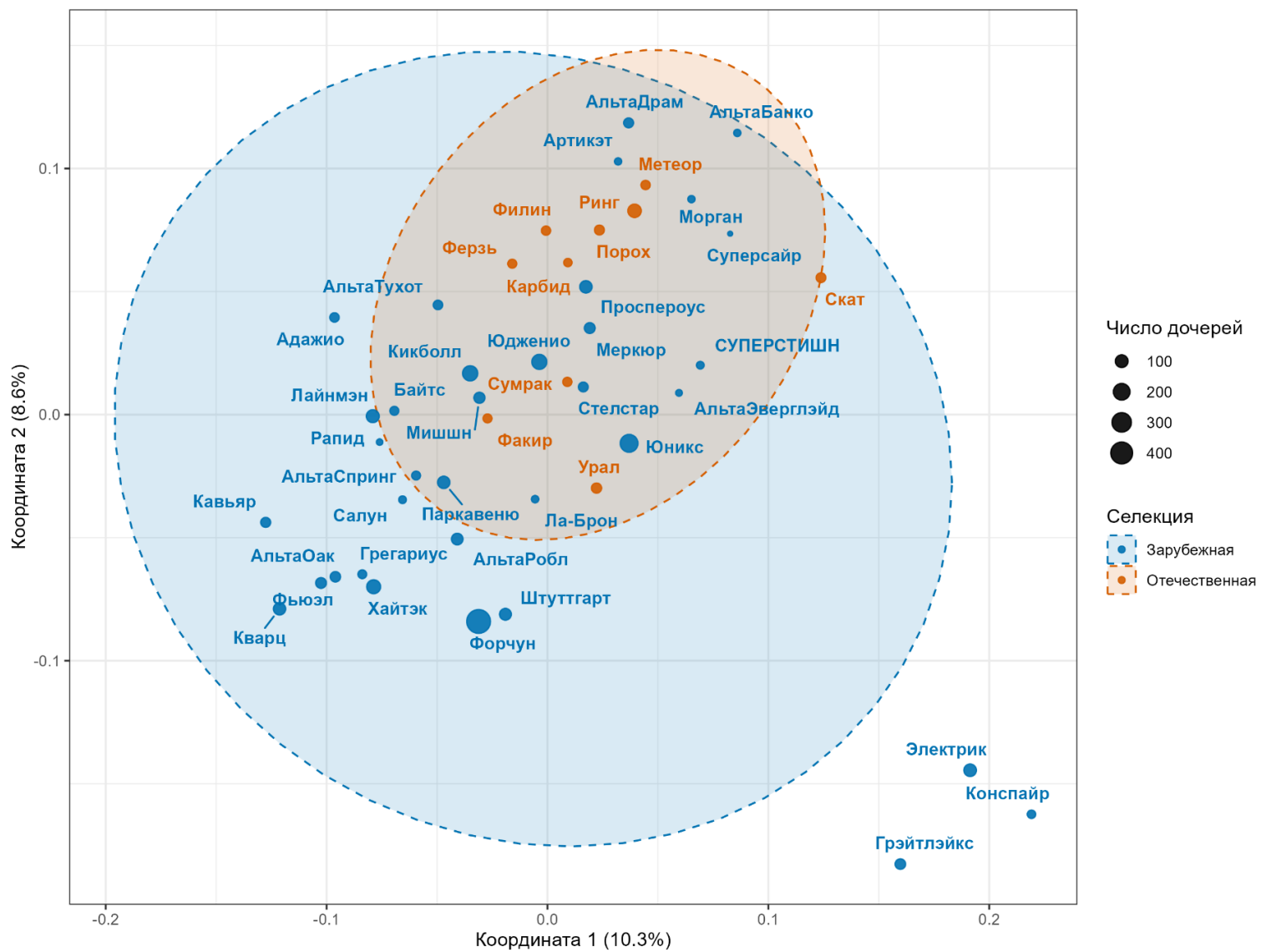


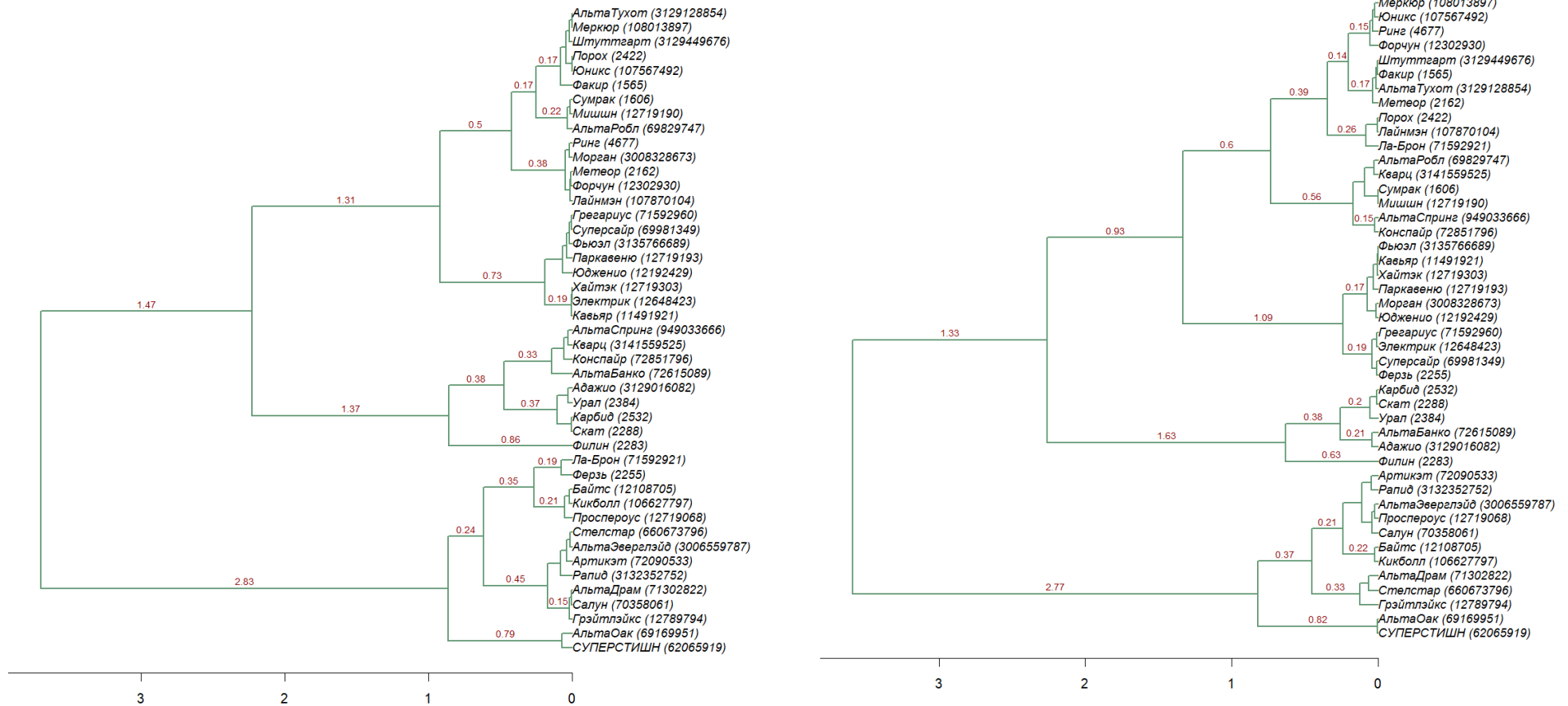
Рисунок 3.17 – Представление генетических дистанций Эдвардса методом главных координат

Таким образом, анализ методом главных координат позволяет сделать важное наблюдение. С одной стороны, потомство отечественных быков интегрировано в генеалогическую структуру импортного скота и не формирует обособленной, независимой филогенетической ветви. С другой стороны, на графике главных координат фиксируется их сосредоточение в пределах доверительного эллипса. При этом в этих границах обнаружено генетическое слияние потомства отечественных и части зарубежных производителей. Наблюдаемое положение объясняется масштабной голштинизацией отечественного скота. Полученные результаты служат основой для последующего анализа связи нейтрального генетического фона с фенотипическими признаками потомства.

3.6.3 Взаимосвязь генетической структуры и фенотипической изменчивости дочернего поголовья быков

Особое значение в зоотехнической практике приобретает сопоставление генотипических и фенотипических параметров. Использование микросателлитных локусов позволяет охарактеризовать генетическую дифференциацию, однако нейтральные ДНК-маркеры не определяют уровень молочной продуктивности. С целью выявления закономерностей совместного проявления генотипа и фенотипа были использованы методы многомерной статистики. Сопоставление матриц генетических и фенотипических дистанций является одним из инструментов такого анализа.

На построенных Дендрограммах фенотипических дистанций по признакам молочной продуктивности не обнаруживается разделения популяций по происхождению быка-производителя (рисунок 3.18). Значительная часть отечественных быков рассредоточена среди зарубежных, формируя смешанные кластерные ветви.



а)

б)

Рисунок 3.18 – Дендрограммы фенотипических дистанций потомства быков различного происхождения (а- по белку, кг; б- по жиру, кг)

В частности, потомство производителей Порох (2422), Факир (1565) и Сумрак (1606) демонстрирует высокую степень фенотипической интеграции с потомством импортных быков независимо от анализируемого признака. Вместе с тем на фоне общей визуальной разрозненности группы быков Карбид (2532), Скат (2288), Урал (2384) и Филин (2283) консолидируются в обособленный субкластер при оценке каждого из трех признаков молочной продуктивности, включая дендрограмму по удою (рисунок 3.19). Внутри данной группы наблюдается вариабельность связей. Остальные отечественные производители выступают в роли связующих звеньев, подтверждая высокую степень ассимиляции импортного генофонда.

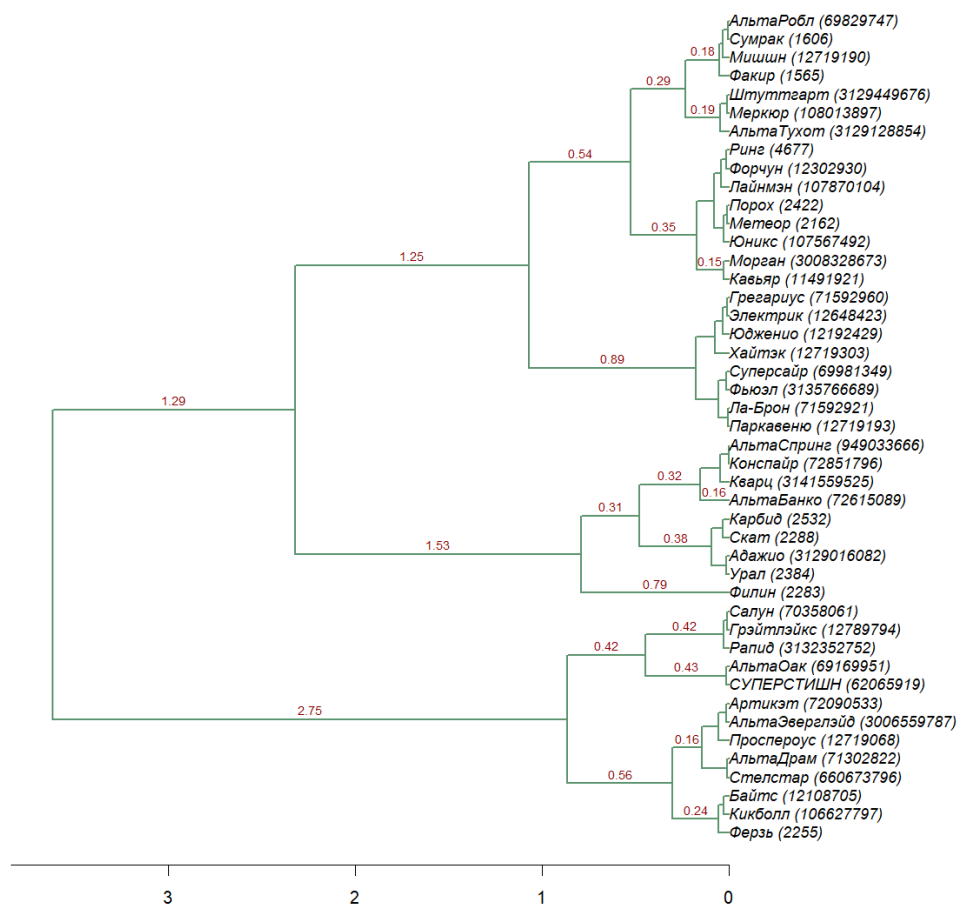


Рисунок 3.19 – Дендрограмма фенотипических дистанций по признаку удою, кг

Согласно дендрограммам фенотипических дистанций, значительная часть отечественных производителей демонстрирует реализацию продуктивных качеств на уровне, сопоставимом с зарубежными. Финальным этапом стала оценка сходимости генетической структуры с фенотипическими дистанциями. Применена

процедура теста Мантеля (таблица 3.22). Анализ общей выборки выявил положительную взаимосвязь. Её масштаб, несмотря на статистическую значимость, находится на низком уровне. Характер корреляции существенно зависел от выбранного алгоритма оценки генетических расстояний. Дистанции Эдвардса и Нея имеют достоверную сопряженность генетического сходства с удоем, выходом молочного жира и белка при уровне значимости $p < 0,05$. Дистанции Рейнольдса находятся в сопряженности только с показателем количества молочного жира.

Таблица 3.22 – Сходимость генетических и фенотипических дистанций по общей популяции

Показатель	Матрица генетических дистанций	r_M	p
Удой, кг	Ней	0,121*	0,0292
	Эдвардс	0,159*	0,0173
	Рейнольдс	0,087	0,0827
Жир, кг	Ней	0,151*	0,0102
	Эдвардс	0,182*	0,0101
	Рейнольдс	0,111*	0,0429
Белок, кг	Ней	0,138*	0,0159
	Эдвардс	0,168*	0,0138
	Рейнольдс	0,098	0,0595

Раздельный анализ популяций позволил установить существенные различия в структуре сопряженности изучаемых признаков (таблица 3.23). Так, в группе животных зарубежной селекции статистически значимая корреляция генетических и фенотипических дистанций сохранилась исключительно для показателей выхода молочного жира и белка ($r_M = 0,141$ и $r_M = 0,133$ соответственно), тогда как по удою достоверной взаимосвязи не выявлено. В выборках потомства отечественных

быков ни один из показателей продуктивности не имеет статистически значимой сопряженности с генетическими дистанциями.

Таблица 3.23 – Сходимость генетических и фенотипических дистанций потомства быков отечественной и зарубежной селекции.

Происхождение быка	Показатель	n	r_M	p
Зарубежная селекция	Удой, кг	35	0,111	0,0826
	Жир, кг	35	0,141*	0,0433
	Белок, кг	35	0,133*	0,0464
Отечественная селекция	Удой, кг	10	0,067	0,3485
	Жир, кг	10	0,076	0,3233
	Белок, кг	10	0,114	0,2591

* коэффициенты корреляции при уровне значимости $p < 0,05$.

На основе результатов анализа по микросателлитным локусам установлено, что исследуемое дочернее поголовье характеризуется достаточным уровнем внутривидового разнообразия, при этом значения ожидаемой гетерозиготности варьируют в пределах от 0,536 до 0,665, а общее число идентифицированных редких аллельных вариантов составляет 14 единиц.

Несмотря на выявление уникальных аллельных вариантов, в анализируемой популяции наблюдается высокая степень интеграции отечественного скота в структуру импортного генофонда, обусловленная процессами голштинизации.

При оценке взаимосвязи генотипа и фенотипа установлены выраженные различия в сопряженности дистанций в зависимости от происхождения производителей. В группе животных зарубежной селекции зафиксирована достоверная корреляция генотипических матриц с показателями выхода молочного жира и белка, при которых значения коэффициентов корреляции составили соответственно 0,141 и 0,133 при уровне значимости менее 0,05.

Напротив, в выборке потомков отечественной селекции достоверной сопряженности между генетическими дистанциями и фенотипическими не обнаружено, так как значения вероятности превысили пороговый уровень 0,05 по

всем изучаемым показателям. Данное обстоятельство указывает на существенный вклад паратипических факторов в продуктивность потомства. Объем представленных в настоящем разделе результатов получен, систематизирован и обработан автором лично.

3.7 Обсуждение результатов

Полученные в работе результаты показывают, что при оценке племенной ценности быков-производителей в условиях Западной Сибири ограничиваться зарубежной оценкой быка-производителя некорректно. Установлено, что преимущество потомства зарубежных быков по уровню молочной продуктивности прослеживается, однако выраженность этого преимущества зависит от категории хозяйства. Такой результат согласуется со сведениями научной литературы о том, что иностранный генетический потенциал в ряде случаев обеспечивает высокий удой, но одновременно характеризуется большей чувствительностью к нарушениям кормления, воспроизводства и микроклимата [2, 24, 41, 98, 99]. В условиях хозяйств 1 категории эффект от использования зарубежных производителей оказывается менее устойчивым, чем это можно было бы ожидать по их оценке.

Полученные результаты расширяют положения обзора литературы о действии взаимодействия «генотип-среда» и позволяют конкретизировать их применительно к популяции Западной Сибири. Как было показано в обзоре литературы, что выраженным проявлением эффекта «генотип – среда» служит снижение генетической корреляции ниже порога Робертсона [165]. В выполненном исследовании генетические корреляции между потомством быков в разных категориях оказались ниже уровня 0,8 по удою и количеству молочного белка. Это обстоятельство особенно важно для региональной племенной работы, поскольку племенная ценность, рассчитанная без учета категории, может не соответствовать действительности.

С практической точки зрения это означает, что оценки CDCB должны использоваться в качестве ориентира, но не главным критерием в селекционной работе. Иностранные селекционные индексы расширили возможности сравнения быков-производителей между собой, однако она не способна учитывать различия в условиях окружающей среды полной мере [82]. Полученные результаты подтверждают это положение в пределах рассматриваемой популяции. У части производителей высокие зарубежные оценки не нашли подтверждения в рассчитанных оценках EBV с помощью модели «Производитель».

Применение модели «Производитель» позволило выделить генетическую составляющую из паратипического фона и получить оценки EBV, сохраняющие удовлетворительную прогностическую способность. Умеренные значения коэффициента наследуемости, полученные в работе, также следует признать биологически правдоподобными, так как они соответствуют современным представлениям о наследуемости признаков молочной продуктивности в популяциях, длительно находившихся под интенсивным селекционным давлением.

Не менее показательным, что по совокупности диагностических критериев наилучшей оказалась смешанная линейная модель с нормальным распределением. Формально модели с лог-нормальным и гамма-распределением отклика в отдельных случаях демонстрировали высокую долю объясненной дисперсии, однако именно линейная модель обеспечивала оптимальное сочетание интерпретируемости, распределения остатков и прогностической точности. Этот результат также сочетается с данными литературного обзора, в котором подчеркивается, что выбор математической функции может исказить показатели наследуемости [151]. В исследовании модели с лог-нормальным распределением действительно имели тенденцию к повышенному расчетному h^2 и выраженному смещению распределения остатков. Следовательно, выбор модели влияет на то, как интерпретируется аддитивная генетическая компонента и как в дальнейшем ранжируются производители.

Отдельного обсуждения заслуживает блок результатов, посвященный очистке и валидации данных. В литературном обзоре отмечалось, что ошибки

происхождения, неточности идентификации животных и дефекты первичного учета способны существенно снижать достоверность генетической оценки [23, 152, 169]. Результаты настоящего исследования не только подтверждают этот тезис, но и позволяют конкретизировать его для исследуемой популяции. Было показано, что традиционная одномерная фильтрация недостаточна. Многомерная фильтрация позволила достичь повышения качества построенной модели. Принципиально важно, что чрезмерная фильтрация приводит к утрате части значимой информации и к снижению статистической мощности. Оптимальный порог сохранения 85 % наблюдений следует рассматривать не как универсальную величину, а как параметр, найденный для конкретной структуры массива, однако сам метод представляется воспроизводимым и обоснованным за счет достижения нормального распределения остатков модели при удалении 15% записей.

В условиях, когда оценка племенной ценности строится на больших массивах данных, их качество существенно влияет на получаемую оценку. Если аномальные и ошибочные записи не удаляются, модель может отнести часть случайной изменчивости к фактору быка-производителю. Если же фильтрация чрезмерна, часть доля объясняемой дисперсии снижается. Следовательно, проблема валидации данных должна рассматриваться как один из центральных элементов современной селекции наряду с выбором статистической модели и построением индексов племенной ценности.

Результаты моделирования норм реакции показали, что среда в исследуемой популяции не просто ослабляет или усиливает действие генотипа, а может привести к различному эффекту в зависимости от принятой в исследовании градации по категориям хозяйств. В практическом отношении такой вывод имеет большую роль, так как в хозяйствах разной категории иностранная оценка может не подтвердиться.

Микросателлитный анализ не выявил у потомства отечественных быков изолированной субпопуляции. Это согласуется с данными обзора литературы о глубокой голштинизации отечественного черно-пестрого скота и о высокой степени интеграции импортного генофонда в российские популяции [12, 42, 53, 112].

В работе показано, что по признакам молочной продуктивности дочерей отечественные и зарубежные производители не образуют строго разделенных групп. Значительная часть отечественных быков фенотипически интегрирована в зарубежные кластеры, демонстрируя продуктивность сопоставимого уровня. Такая структура подтверждает высокую роль среды в нивелировании различий между родственными группами и показывает ограниченность подхода, при котором происхождение производителя трактуется как единственный критерий его племенной ценности.

Результаты теста Мантеля, выявили различия в сопряженности генетических и фенотипических дистанций в зависимости от происхождения быков-производителей. В группе животных зарубежной селекции имеется низкая достоверная корреляция генетического сходства с показателями выхода молочного жира и белка. Подобной корреляции по потомству отечественного скота не обнаружено. Это может быть связано с тем, что количество рассматриваемых зарубежных производителей значительно выше по сравнению с российскими, что и определяет их большую консолидированность по уровню генетического потенциала.

В целом выполненное исследование показывает, что селекционная работа в Западной Сибири должна включать локальную оценку племенной ценности с помощью биометрических моделей, контроль качества исходных данных и учитывать адаптационную способность производителей. Зарубежные быки обладают выраженным потенциалом повышения молочной продуктивности, однако эффект от их использования не является универсальным и должен подтверждаться в региональных условиях. Отечественные производители, несмотря на более скромные средние показатели удоя, в ряде случаев характеризуются большей стабильностью реализации признаков и потому сохраняют высокую селекционную значимость.

Таким образом, результаты работы обосновывают необходимость перехода к регионально ориентированной модели племенной оценки, в которой международная оценка, модели «Производитель», модели норм реакции, методы

очистки данных и генетический анализ рассматриваются как взаимодополняющие элементы единой системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что селекционная работа в молочном скотоводстве Западной Сибири должна строиться на сочетании трех обязательных компонентов: генетического анализа, многоуровневой верификации исходных данных и учета категории хозяйства при расчете племенной ценности быков-производителей. Данный подход позволяет перейти от использования иностранных оценок к научно обоснованному выбору быков, способных обеспечить рост продуктивности в конкретных хозяйственных условиях. По результатам работы сформулированы следующие выводы:

1. Согласованность оценок племенной ценности быков-производителей, рассчитанных методами «дочери-сверстницы» и смешанными моделями «Производитель», определяется фактором «Категория хозяйства». На предприятиях с высоким уровнем молочной продуктивности (Категория 2) обеспечивается высокая согласованность рассчитанных оценок племенной ценности с данными по молочной продуктивности дочерей. По удою корреляция составила $r_s = 0,890 \pm 0,152^{***}$, по массе жира $r_s = 0,875 \pm 0,161^{***}$, по массе белка $r_s = 0,884 \pm 0,156^{***}$. В хозяйствах с продуктивностью ниже медианного значения (Категория 1) связь сохраняется только по молочному жиру ($r_s = 0,637 \pm 0,257^*$).
2. Выявлено наличие выраженного взаимодействия «генотип-среда» по ключевым признакам молочной продуктивности. Корреляции r_g между категориями хозяйств по удою и массе белка составили 0,716 и 0,742 соответственно, что ниже порога Робертсона ($r_g < 0,8$);
3. Применение биометрических моделей обеспечивает несмещённую интерпретацию племенной ценности производителей в условиях животноводческих предприятий Западной Сибири. Международные оценки (в частности, в базах данных CDCB) характеризуются ограниченной прогностической способностью для рассматриваемой популяции;

4. Сравнительный анализ критериев предсказательной способности смешанных моделей «Производитель» показал отсутствие существенных расхождений в их точности при разных типах распределения отклика. Для моделей с применением нормального, лог-нормального и гамма-распределения показатели кросс-валидации и внутренние параметры варьируются в незначительных пределах (разница в значениях R_{pred}^2 не превышала 0,003, а по h^2 не более 0,032);
5. Применение метода многомерной фильтрации зоотехнических данных на основе робастных расстояний Махаланобиса устраняет завышение аддитивной генетической дисперсии и смещение в оценках наследуемости h^2 . Оптимальным порогом фильтрации по признакам молочной продуктивности является сохранение 85 % наблюдений, при котором распределение остатков модели перестает значимо отличаться от гауссовского, обеспечивая более точную оценку племенной ценности быков-производителей в условиях Западной Сибири;
6. Установлен уровень ожидаемой гетерозиготности по микросателлитам ($H_e = 0,536 - 0,665$), указывающий на оптимальный уровень генетического разнообразия. Обнаружено 14 редких аллельных вариантов (приватных аллелей) у потомков отдельно взятых производителей;
7. Выявлена значимая степень сопряженности генетических и фенотипических дистанций в сибирской популяции голштинского скота, достигающая наибольшей величины по выходу молочного жира по методу Эдвардса ($r_M = 0,182^*$). При анализе таких дистанций по потомкам быков отечественного и зарубежного происхождения такая связь выявлена только у потомков, полученных от быков иностранной селекции по уровню жира ($r_M = 0,141^*$) и белка ($r_M = 0,133^*$). Отсутствие аналогичной связи у потомства отечественных быков связано с ограниченным количеством групп дочерей ($n = 10$), что усложняет возможность выявления статистически значимых корреляций;

8. Показана необходимость перехода от прямого использования зарубежных оценок к региональной системе прогнозирования племенной ценности на основе расчета локальных популяционных параметров и многомерной фильтрации уровней признаков молочной продуктивности.

Предложения

Значимость работы подтверждается возможностью прямого использования ее результатов для оптимизации крупномасштабной селекции молочного скота в Западной Сибири. Результаты могут быть использованы племенными заводами, репродукторам и региональным информационно-селекционными центрами. На основании выявленных генетико-статистических закономерностей предлагается внедрить в производственную практику следующий комплекс мер:

1. Осуществлять многомерную фильтрацию первичных зоотехнических баз данных перед расчетом племенной ценности животных. Традиционная одномерная очистка массивов является недостаточной. Рекомендуется внедрить в используемое программное обеспечение возможность поиска аномальных значений признаков отбора на основе дистанции Махаланобиса. Оптимальным порогом сохранения репрезентативности предлагается считать 85% записей. Данный подход позволит обнаруживать скрытые ошибки учета. Метод способен предотвратить искусственное завышение генетической дисперсии и обеспечить более высокую точность моделей.
2. Внедрить дифференцированный подход к закреплению быков-производителей на основе предварительной категоризации хозяйств по уровню молочной продуктивности с использованием медианного значения молока базисной жирности. Обоснованием этому служит выраженная роль взаимодействия «генотип-среда».

Перспективы дальнейшей разработки темы

Выполненное исследование закладывает методологическую основу для перехода к национальной системе оценки генетического потенциала крупного рогатого скота молочного направления продуктивности с учётом особенностей

среды на животноводческих предприятиях Западной Сибири. Дальнейшие научные и практические изыскания в данном направлении целесообразно развивать по следующим векторам:

1. Разработанный подход многомерной фильтрации данных зоотехнического учета на основе расстояний Махаланобиса имеет потенциал для интеграции в виде программных модулей в действующие информационно-аналитические системы. Это позволит осуществлять премодерацию и очистку данных в автоматическом режиме на уровне регионов.
2. В дальнейших исследованиях предполагается дополнить модели оценки племенной ценности информацией о величине продуктивного долголетия, а также устойчивости к заболеваниям.
3. Опираясь на рассчитанные оценки племенной ценности и роли взаимодействия типа «генотип - среда», перспективным видится создание селекционного индекса по аналогии с международными TPI, LPI, NM\$, RZ€ и др., которые учитывают региональные экономические показатели.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

Age	Возраст первого плодотворного осеменения
AIC	(от англ. Akaike Information Criterion) – информационный критерий Акаике; статистический показатель для сопоставления качества теоретических распределений или биометрических моделей
ANOVA	(от англ. Analysis of Variance) – дисперсионный анализ
As	Асимметрия
BIC	(от англ. Bayesian Information Criterion) – байесовский информационный критерий; статистический показатель для сравнения законов распределения или моделей.
BLUP	(от англ. Best Linear Unbiased Prediction) – метод наилучшего линейного несмещенного прогноза
BLUP AM	(от англ. Best Linear Unbiased Prediction Animal Model) – статистический метод, который используют в селекции животных, чтобы оценить племенную ценность особи
CDCB	(от англ. Council on Dairy Cattle Breeding) – Совет по селекции молочного скота (США)
DEST	Статистика (индекс) для оценки межпопуляционной дифференциации
DIM	(от англ. Days in Milk) – количество дойных дней
EBV	(от англ. Estimated Breeding Value) – прогнозируемая племенная ценность, рассчитанная с помощью модели «Производитель» в рамках выполненных исследований
Ex	Эксцесс
Gamma LMM	Смешанная модель с гамма распределением отклика
H_e	Индекс гетерозиготности
h^2	Коэффициент наследуемости

h_{cond}^2	Коэффициент наследуемости, не включающий средовую дисперсию
h_{marg}^2	Коэффициент наследуемости, включающий средовую дисперсию
ICAR	(от англ. International Committee for Animal Recording) – Международный комитет по учету животных
IQR	(от англ. Interquartile Range) – межквартильный размах
ISAG	(от англ. International Society for Animal Genetics) – международное сообщество генетики животных
Log-Normal	Смешанная модель с логарифмическим нормальным распределением отклика
LMM	
LRT	(от англ. Likelihood Ratio Test – тест отношения правдоподобия) – статистический метод, определяющий значимость случайного фактора в смешанной линейной модели
MACE	Международная система оценки племенной ценности молочных быков-производителей
MAE	Средняя абсолютная ошибка, равная среднему арифметическому абсолютных разностей между фактическими и предсказанными значениями
Me	Медиана
MW	U-критерий Манна-Уитни
Normal LMM	Смешанная модель с нормальным распределением отклика
n_d	Число дочерей оцениваемого быка
$n_{св}$	Число сверстниц
Random Slope Model	Модель случайного наклона. Позволяет для каждой особи рассчитывать индивидуальную реакцию на изменение факторов среды; используется для описания норм реакции и оценки экологической пластичности

PCoA	Метод анализа главных координат
PTA	(от англ. Predicted Transmitting Ability) – прогнозируемая передающая способность
Q1	Первый (нижний) квартиль
Q3	Третий (верхний) квартиль
REML	(от англ. Restricted Maximum Likelihood) – метод ограниченного максимального правдоподобия
R^2_{cond}	Доля дисперсии, объясненная всей моделью
R^2_{marg}	Доля дисперсии, объясненная фиксированными факторами
RMSE	(от англ. Root Mean Squared Error) – Среднеквадратическая ошибка.
R^2_{pred}	Доля дисперсии, объясненная моделью кросс-валидации, коэффициент детерминации
r_g	Генетический коэффициент корреляции
r_M	Коэффициент корреляции Мантеля
r_s	Коэффициент корреляции Спирмена
SD	(от англ. Standard Deviation) – стандартное отклонение
SE	(от англ. Standard Error) – стандартная ошибка
SNP	(от англ. Single Nucleotide Polymorphism) – однонуклеотидный полиморфизм
SP	(от англ. Service Period) – продолжительность сервис-периода
Sire Model	Модель оценки племенной ценности производителей на основе данных об их потомстве (Модель «Производитель»)
ssGBLUP	Метод геномной оценки племенной ценности, который объединяет родословную, геномную и фенотипическую информацию всех особей (как генотипированных, так и негенотипированных) в единой смешанной модели

STR	(от англ. Short Tandem Repeats – короткие tandemные повторы) участки ДНК, в которых короткие последовательности нуклеотидов повторяются друг за другом
Д-СВ	Оценка племенной ценности методом «дочери – сверстницы»
РИСЦ	Региональный информационно-селекционный центр
ТВИ	Температурно-влажностный индекс
σ_e^2	Дисперсия остаточная (шум)
σ_{HYS}^2	Дисперсия фактора «среда». Сокращение «HYS» означает совокупность факторов: хозяйство (herd), год (year) и сезон (season) отела
σ_{A1}^2	Аддитивная генетическая дисперсия в 1 Категории хозяйства
σ_{A2}^2	Аддитивная генетическая дисперсия во 2 Категории хозяйства
σ_s^2	Дисперсия фактора «Бык - производитель»
σ_{s1}^2	Дисперсия фактора «Бык- производитель» в 1 Категории хозяйств
σ_{s2}^2	Дисперсия фактора «Бык- производитель» во 2 Категории хозяйств

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абилов, А. И. Результаты использования импортированной из США спермы быков-производителей в Нижегородской области / А. И. Абилов, П. Л. Козменков, Б. С. Иолчиев // Генетика и разведение животных. – 2021. – № 3. – С. 34–39.
2. Абылкасымов, Д. Эффективность использования высокопродуктивных коров разной селекции в условиях интенсивной технологии производства молока: монография / Д. Абылкасымов, Н. П. Сударев, С. В. Чаргеишвили. – Тверь: Тверская ГСХА, 2020. – 124 с.
3. Азимова, Г. В. Влияние технологии кормления на молочную продуктивность коров черно-пестрой породы / Г. В. Азимова, Ю. В. Исупова // Аграрная Россия. – 2021. – № 11. – С. 25–29.
4. Айсанов, З. М. Новый метод определения категорий племенной ценности быков-производителей молочных и молочно-мясных пород / З. М. Айсанов, Т. Т. Тарчоков, М. Г. Тлейншева // Известия Кабардино-Балкарского государственного аграрного университета им. В. М. Кокова. – 2024. – № 3 (45). – С. 55–63.
5. Амерханов, Х. А. Адаптация высокопродуктивного племенного крупного рогатого скота, завезенного из регионов Российской Федерации, в условиях Якутии / Х. А. Амерханов // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2024. – № 6. – С. 108–117.
6. Ведение расширенного воспроизводства в условиях интеграции / Т. В. Елисеева (Огнева), А. К. Михальченко, А. М. Зубахин [и др.] // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2012. – № 1–2 (22). – С. 156–160.
7. Вильвер, А. С. Влияние паратипических факторов на воспроизводительные качества коров черно-пестрой породы разного возраста / А. С. Вильвер // Аграрный научный журнал. – 2022. – № 7. – С. 69–72.
8. Вильвер, А. С. Влияние паратипических факторов на показатели молочной продуктивности коров в условиях промышленной технологии производства молока / А. С. Вильвер // Вестник Курганской ГСХА. – 2022. – № 2. – С. 11–16.

9. Влияние геномных данных на надежность оценок племенной ценности быков-производителей молочного направления продуктивности / Р. В. Березовик, Н. М. Храмченко, И. Н. Коронец [и др.] // Животноводство и ветеринарная медицина. – 2023. – № 1 (48). – С. 7–13.
10. Влияние продолжительной высокой температурной аномалии на спермопродукцию быков-производителей / А. Абилов, Г. Ескин, Н. Комбарова [и др.] // Молочное и мясное скотоводство. – 2013. – № 6. – С. 15–18.
11. Влияние продуктивного потенциала женских предков, способов содержания и технологий доения на показатели молочной продуктивности коров-первотелок голштинской породы / О. А. Басонов, Р. З. Абдулхаликов, Т. Т. Тарчоков, А. С. Кулаткова // Известия Кабардино-Балкарского государственного аграрного университета им. В. М. Кокова. – 2023. – № 1 (39). – С. 92–100.
12. Влияние уровня голштинизации на молочную продуктивность коров чернопестрой породы / С. Л. Гридина, В. Ф. Гридин, Д. В. Сидорова, К. В. Новицкая // Достижения науки и техники АПК. – 2018. – Т. 32. – № 8. – С. 60–68.
13. Волюнкина, М. Г. Генетический потенциал импортного скота разного происхождения в Тюменской области / М. Г. Волюнкина, Л. П. Ярмоц // Главный зоотехник. – 2015. – № 1. – С. 33–39.
14. Воспроизводительная способность быков-производителей красных пород Алтайского края / В. В. Ильин, А. И. Желтиков, О. С. Короткевич [и др.] // Главный зоотехник. – 2012. – № 3. – С. 6–10.
15. Вторый, В. Ф. Информационная модель влияния теплового стресса на молочную продуктивность коров / В. Ф. Вторый, С. В. Вторый // Аграрный научный журнал. – 2022. – № 2. – С. 69–72.
16. Гавриленко, В. П. Генетические и паратипические факторы при создании племенного стада молочного скота / В. П. Гавриленко, А. В. Бушов, А. Н. Прокофьев // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2019. – № 2 (46). – С. 166–172.
17. Генетическая структура популяций голштинского скота отечественной и зарубежной селекции по гену GPX-1 / Э. Р. Гайнутдинова, Ш. К. Шакиров, Н. Ю.

Сафина, З. Ф. Фаттахова // Ученые записки Казанской академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2023. – Т. 253. – № 1. – С. 54–57.

18. Генетическая характеристика красной горбатовской и суксунской пород крупного рогатого скота по микросателлитным маркерам / В. В. Волкова, Т. Е. Денискова, О. С. Романенкова [и др.] // Молочное и мясное скотоводство. – 2017. – № 6. – С. 6–8.

19. Генетические ресурсы животных: развитие исследований аллелофонда российских пород крупного рогатого скота: мини-обзор / Н. А. Зиновьева, А. А. Сермягин, А. В. Доцев [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2019. – Т. 54. – Генетические ресурсы животных. – № 4. – С. 631–641.

20. Голубков, А. И. Состояние и перспективы разведения внутривидового типа «Красноярский» черно-пестрой породы / А. И. Голубков, А. Е. Луценко // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 1. – С. 134–140.

21. Горелик, О. В. Молочная продуктивность коров голштинских линий черно-пестрого скота / О. В. Горелик, Н. А. Федосеева, И. В. Кныш // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. – 2019. – № 5-6. – С. 32.

22. Донник, И. М. Роль генетических факторов в повышении продуктивности крупного рогатого скота / И. М. Донник, С. В. Мымрин // Главный зоотехник. – 2016. – № 8. – С. 20–32.

23. Достоверность данных первичного зоотехнического учёта в молочном скотоводстве / Е. В. Камалдинов, А. Ф. Петров, К. С. Шатохин [и др.] // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2022. – № 2 (63). – С. 76–83.

24. Ермишин, А. С. Эффективность хозяйственного использования голштинизированного чёрно-пёстрого скота датской селекции в сравнении с ярославским чистопородным / А. С. Ермишин // Приоритетные и инновационные технологии в животноводстве – основа модернизации агропромышленного комплекса России. – Ставрополь, 2016. – С. 351–355.

25. Ефимова, Л. В. Влияние паратипических факторов на молочную продуктивность и физико-химические свойства молока коров красно-пёстрой

породы / Л. В. Ефимова, Е. В. Гатилова // Пермский аграрный вестник. – 2020. – № 4 (32). – С. 70–79.

26. Жигулин, Т. А. Реализация генетического потенциала быков зарубежной селекции в племенных предприятиях Западной Сибири / Т. А. Жигулин, Е. В. Камалдинов, П. Н. Пальчиков // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2025. – № 4 (77). – С. 150–160.

27. Жигулин, Т. А. Эффективность применения быков зарубежной селекции по признакам жирномолочности в племенных предприятиях Западной Сибири / Т. А. Жигулин, Е. В. Камалдинов, П. Н. Пальчиков // Зоотехния. – 2026. – № 2. – С. 27–29.

28. Жигулин, Т. А. Сравнительная оценка племенной ценности быков зарубежной селекции по удою дочерей за 305 дней лактации / Т. А. Жигулин // Перспективы развития ветеринарной медицины, зоотехнии и биотехнологии: материалы Всероссийской научно-практической конференции, Рязань, 30 окт. 2025 г. – Рязань: Рязанский государственный агротехнологический университет имени П. А. Костычева, 2025. – С. 65–70.

29. Жигулин, Т. А. Сравнительный анализ прогнозируемой и фактической племенной ценности быков зарубежной селекции в условиях Западной Сибири / Т. А. Жигулин // Агротехнологии XXI века: стратегия развития, технологии, инновации: материалы Международной научной конференции, Пермь, 10–14 нояб. 2025 г. – Пермь: ИПЦ «Прокрость», 2025. – С. 182–186.

30. Жигулин, Т. А. Применение метода дистанций Махаланобиса для анализа данных зоотехнического учета / Т. А. Жигулин, М. А. Шишкин // Развитие науки и практики в глобально меняющемся мире в условиях рисков: материалы 4-й (IV) Международной научно-практической конференции, Москва, 27 февр. 2026 г. – Москва: АНО ДПО «Университет ИТБО», 2026. – С. 108–113.

31. Заднепрянский, И. П. Продуктивные и племенные качества молочного скота отечественной и зарубежной селекции / И. П. Заднепрянский, В. И. Гудыменко, В. В. Гудыменко // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2016. – № 4 (60). – С. 96–99.

32. Иванова, И. П. Эффективность определения племенной ценности быков-производителей в зависимости от метода оценки / И. П. Иванова // Вестник КрасГАУ. – 2024. – № 1 (202). – С. 119–124.
33. Изменчивость линейных признаков дочерей быков с разной племенной ценностью / С. Г. Куликова, В. В. Гарт, О. В. Ефремова [и др.] // Пермский аграрный вестник. – 2025. – № 2 (50). – С. 101–108.
34. Изучение влияния прилития крови голштинского скота на изменение генофонда крупного рогатого скота отечественных пород с использованием ДНК-микросателлитов / Л. К. Эрнст, Н. А. Зиновьева, Е. Н. Коновалова [и др.] // Зоотехния. – 2007. – № 12. – С. 2–4.
35. Изучение генетической структуры крупного рогатого скота герефордской породы с применением микросателлитных маркеров / Е. Насамбаев, И. Бейшова, Т. Ульянова, С. Черняева // Наука и образование. – 2023. – Т. 1. – № 2 (71). – С. 74–82.
36. Использование метода BLUP Animal Model в определении племенной ценности голштинизированного скота Ленинградской области / К. В. Племяшов, В. В. Лабинов, Е. И. Сакса [и др.] // Молочное и мясное скотоводство. – 2016. – № 1. – С. 2–5.
37. Использование полиморфизма локуса LEP в селекции черно-пестрого скота / Н. В. Ковальнюк, В. Ф. Сацук, Е. В. Мачульская [и др.] // Молочное и мясное скотоводство. – 2017. – № 3. – С. 14–16.
38. Исследование условий развития теплового стресса и генетической предрасположенности к нему у голштинизированного крупного рогатого скота Краснодарского края / А. А. Фролова, А. А. Борисова, Е. Д. Соловкова [и др.] // Вестник Военного инновационного технополиса «ЭРА». – 2024. – Т. 5. – № 2. – С. 153–158.
39. История формирования сибирского чёрно-пёстрого голштинизированного скота (обзор) / К. С. Шатохин, К. Н. Нарожных, А. Ф. Петров [и др.] // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2025. – Т. 26. – № 3. – С. 499–518.
40. Калашников, А. Е. Геномная селекция как инструмент поддержания чистоты породы и повышения жизнестойкости животных / А. Е. Калашников. – Оренбург:

Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий РАН, 2025. – С. 6–8.

41. Канев, П. Н. Продуктивное долголетие коров голштинской породы европейской селекции в условиях промышленных комплексов / П. Н. Канев, А. А. Шкляева // Молодежь и наука. – 2019. – № 4. – С. 28.

42. Капитонова, Е. А. Реализация молочной продуктивности коровами голштинской породы разной селекции при круглогодичном однотипном кормлении / Е. А. Капитонова, М. Х. Хаткова, З. А. Кубатиева // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2025. – № 1 (69). – С. 124–129.

43. Карымсаков, Т. Н. Эффективность оценки племенной ценности быков-производителей по качеству потомства методом BLUP / Т. Н. Карымсаков, Е. Г. Насамбаев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2021. – Т. 3 (89). – С. 278–280.

44. Карягин, А. Д. Влияние генотипа быков-производителей красной степной породы на устойчивость потомства к заболеваниям / А. Д. Карягин, А. И. Желтиков // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2007. – № 10 (178). – С. 55–59.

45. Ковалева, Г. П. Влияние теплового стресса на воспроизводительную способность молочных коров и способ ее коррекции / Г. П. Ковалева, М. Н. Лапина, Н. В. Сулыга // Сельскохозяйственный журнал. – 2022. – № 2 (15). – С. 58–65.

46. Костомахин, Н. М. Влияние возраста на репродуктивные качества быков-производителей / Н. М. Костомахин, Е. Б. Бадмажапова // Успехи современного естествознания. – 2004. – № 4. – С. 172.

47. Костомахин, Н. М. Оценка воспроизводительных способностей быков в зависимости от технологии получения спермопродукции / Н. М. Костомахин, Е. Б. Бадмажапова, Е. Н. Костомахина // Фундаментальные исследования. – 2005. – № 10. – С. 46–48.

48. Костомахин, Н. М. Практические советы по выращиванию ремонтного молодняка в скотоводстве / Н. М. Костомахин // Главный зоотехник. – 2012. – № 2. – С. 3–6.

49. Косяченко, Н. М. Характеристика продуктивно-хозяйственных показателей коров ярославской породы различных генотипов / Н. М. Косяченко, М. В. Абрамова, М. Ю. Лапина // Аграрный вестник Урала. – 2020. – № 1 (192). – С. 43–52.
50. Кощаев, А. Г. Прогноз племенной ценности потомства в популяции крупного рогатого скота по результатам геномной оценки родителей / А. Г. Кощаев, Е. А. Гырнец // Ученые записки Казанской академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2024. – Т. 259. – № 3. – С. 100–104.
51. Крупин, Е. О. Тепловой стресс у молочного скота в Приволжском федеральном округе Российской Федерации: миф или реальность (ретроспективный анализ с 1970 по 2024 г.) / Е. О. Крупин // Аграрная наука. – 2025. – № 12. – С. 59–67.
52. Кузнецов, В. М. Племенная оценка животных: прошлое, настоящее, будущее / В. М. Кузнецов // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2012. – Племенная оценка животных. – № 4. – С. 18–57.
53. Кузнецов, В. М. Разведение по линиям и голштинизация: методы оценки, состояние и перспективы / В. М. Кузнецов // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2013. – № 3. – С. 25–79.
54. Кузнецов, В. М. Сравнение методов оценки генетической дифференциации популяций по микросателлитным маркерам / В. М. Кузнецов // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2020. – Т. 21. – № 2. – С. 169–182.
55. Кузнецова, М. К. Достоверность учета данных как один из способов повышения точности при оценке племенной ценности / М. К. Кузнецова, Е. М. Кислякова, Ю. В. Исупова // Аграрная Россия. – 2022. – № 1. – С. 27–30.
56. Кулакова, Т. В. Современное состояние молочного скотоводства в России и в мире / Т. В. Кулакова, Л. В. Ефимова // Перспективы решения аграрных проблем в условиях Западной Сибири в работах молодых ученых. – 2016. – С. 50–53.
57. Мамонтова, А. И. Актуальные аспекты применения методики BLUP fixed regression test-day model для оценки племенной ценности животных на примере симментальской породы / А. И. Мамонтова, Е. Е. Мельникова, С. А. Никитин // Зоотехния. – 2021. – № 11. – С. 8–11.

58. Михно, Г. А. Элементы теории вероятностей: учебное пособие / Г. А. Михно, В. Н. Михно, Т. А. Лавриненко. – Тверь: Тверской государственный университет, 2019. – 107 с. – ISBN 978-5-7609-1473-6.
59. Молочная продуктивность коров голштинской породы разных селекций при использовании цифровых технологий / И. А. Морозов, Ф. А. Мусаев, И. Г. Шашкова [и др.] // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета имени П. А. Костычева. – 2024. – Т. 16. – № 3. – С. 44–51.
60. Мониторинг генетического груза в черно-пестрой, голштинской и айрширской породах крупного рогатого скота / Л. К. Эрнст, А. И. Жигачев, В. А. Кудрявцев [и др.] // Зоотехния. – 2007. – № 3. – С. 5–10.
61. Мохов, А. С. Молочная продуктивность коров голштинской породы разных эколого-генетических типов / А. С. Мохов // Научный журнал КубГАУ. – 2016. – С. 54.
62. Мурленков, Н. В. Сравнительная характеристика геномно оцененных быков-производителей голштинской породы отечественной и зарубежной селекции / Н. В. Мурленков, А. И. Шендаков // Биология в сельском хозяйстве. – 2025. – № 2 (47). – С. 7–12.
63. Научно-теоретическое обоснование системы совершенствования селекционно-племенной работы в молочном скотоводстве Новосибирской области / О. В. Богданова, Е. В. Камалдинов, С. Г. Куликова [и др.] // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2023. – № 2 (67). – С. 149–155.
64. Новый комплексный индекс племенной ценности крупного рогатого скота RZ€ и его применение в Германии (обзор) / А. М. Рахимов, А. Б. Тлеубаев, С. Ш. Сатыгул [и др.] // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2021. – № 3. – С. 32–41.
65. Оценка качества генеалогических данных в племенных предприятиях Западной Сибири / Е. В. Камалдинов, А. Ф. Петров, К. Н. Нарожных, П. Н. Пальчиков // Животноводство и кормопроизводство. – 2024. – Т. 107. – № 4. – С. 53–67.

66. Оценка племенной ценности быков-производителей голштинской породы по качеству потомства в связи с уровнем гомозиготности по STR-маркерам / И. С. Недашковский, О. В. Костюнина, В. В. Волкова [и др.] // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П. А. Костычева. – 2019. – № 3 (43). – С. 36–43.
67. Оценка племенных качеств быков-производителей с разными генотипами бета-лактоглобулина / Т. М. Ахметов, С. В. Тюлькин, Р. Р. Вафин [и др.] // Ученые записки Казанской академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2008. – Т. 191. – С. 3–8.
68. Петров, А. Ф. Генетическая структура скота сибирского отродья по микросателлитным локусам / А. Ф. Петров, Е. В. Камалдинов // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2024. – № 3 (72). – С. 230–239.
69. Петрова, М. Ю. Зависимость молочной продуктивности коров красной степной породы от сбалансированности рационов / М. Ю. Петрова, Г. Е. Акифьева, Н. А. Косарева // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2021. – № 4 (61). – С. 150–156.
70. Петухов, В. Л. Генофонд скороспелой мясной породы / В. Л. Петухов, В. Н. Тихонов, А. И. Желтиков // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – Т. 41. – Генофонд скороспелой мясной породы. Новосибирск. – № 4. – С. 81.
71. Полногеномный анализ ассоциаций с продуктивными и репродуктивными признаками у молочного скота в российской популяции голштинской породы / А. А. Сермягин, Е. А. Гладырь, С. Н. Харитонов [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2016. – Т. 51. – № 2. – С. 182–193.
72. Породная инвентаризация и ее влияние на результативность оценки племенной ценности быков-производителей холмогорской породы / В. П. Прожерин, В. Л. Ялуга, И. В. Кувакина [и др.] // Зоотехния. – 2021. – № 7. – С. 7–10.
73. Преимущества оценки племенной ценности признаков молочной продуктивности крупного рогатого скота методом BLUP / Р. В. Березовик, Н. М.

Храмченко, Е. Р. Макаро, И. В. Лощинин // Зоотехническая наука Беларуси. – 2022. – Т. 57. – № 1. – С. 4–14.

74. Применение репродуктивных технологий для повышения эффективности геномной селекции молочного крупного рогатого скота / Н. С. Юдин, К. И. Лукьянов, М. И. Воевода, Н. А. Колчанов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2015. – Т. 19. – № 3. – С. 277–285.

75. Принципы формирования референтной базы данных для оценки племенной ценности крупного рогатого скота / В. П. Прожерин, В. Л. Ялуга, И. В. Кувакина, Е. Д. Хуснутдинова // Молочное и мясное скотоводство. – 2021. – № 4. – С. 2–5.

76. Прищеп, Е. А. Влияние голштинизации на молочную продуктивность и воспроизводительные способности коров вазузского типа сычевской породы / Е. А. Прищеп, О. В. Татуева, А. С. Герасимова // Современное состояние животноводства: проблемы и пути их решения : материалы Междунар. науч.-практ. конф., Саратов, 21–23 марта 2018 г. – Саратов : НИИСХ Юго-Востока, 2018. – С. 73–74.

77. Проблема теплового стресса в молочном животноводстве / Е. В. Кузьминова, М. П. Семененко, А. А. Абрамов [и др.] // Ветеринария Кубани. – 2020. – № 3. – С. 10–11.

78. Прожерин, В. П. Племенная ценность быков племпредприятий России / В. П. Прожерин, В. Л. Ялуга, И. В. Кувакина // Зоотехния. – 2026. – № 2. – С. 11–14.

79. Раннее прогнозирование содержания молочного жира у голштинского скота на основе сопряжённой изменчивости с линейными признаками / В. В. Гарт, С. Г. Куликова, К. Н. Нарожных, Е. В. Камалдинов // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2024. – № 4 (73). – С. 168–176.

80. Региональная система геномной оценки как базовый элемент национальной программы генетического совершенствования крупного рогатого скота / А. А. Сермягин, А. Н. Ермилов, И. Н. Янчуков [и др.] // Молочное и мясное скотоводство. – 2017. – № 7. – С. 3–7.

81. Решение Коллегии Евразийской экономической комиссии от 24.11.2020 № 149 «Об утверждении методик оценки племенной ценности сельскохозяйственных

животных в государствах – членах Евразийского экономического союза» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://docs.eaeunion.org/documents/247/5478/> (дата обращения: 07.05.2026).

82. Рогозинникова, Ю. В. Оценка быков-производителей в России и в мире / Ю. В. Рогозинникова, А. А. Фатеева // АПК: инновационные технологии. – 2023. – № 4 (63). – С. 68–77.

83. Сакса, Е. И. Племенная ценность быков, оцененных по геному и по качеству потомства / Е. И. Сакса, К. В. Племяшов, Е. С. Масленникова // Молочное и мясное скотоводство. – 2019. – № 7. – С. 7–12.

84. Сакса, Е. И. Селекционно-генетическая характеристика высокопродуктивного голштинизированного черно-пестрого скота Ленинградской области / Е. И. Сакса, О. Е. Барсукова // Молочное и мясное скотоводство. – 2013. – № 6. – С. 11–15.

85. Самбуров, Н. В. Сравнительная характеристика голштинских коров разной линейной принадлежности / Н. В. Самбуров, Н. И. Астахова, Е. Я. Лебедько // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. – 2018. – № 4. – С. 111–114.

86. Самусенко, Л. Д. Сравнительная характеристика быков-производителей разного происхождения по качеству потомства / Л. Д. Самусенко // Биология в сельском хозяйстве. – 2020. – № 1 (26). – С. 25–29.

87. Селекционный индекс племенной ценности коров популяции черно-пестрого скота Московской области / Е. Е. Мельникова, И. Н. Янчуков, А. Н. Ермилов [и др.] // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2017. – № 1. – С. 85–97.

88. Сердюк, Г. Н. Проблема продуктивного долголетия при голштинизации отечественных пород крупного рогатого скота и пути ее решения / Г. Н. Сердюк // Молочное и мясное скотоводство. – 2015. – № 6. – С. 7–10.

89. Смарагдов, М. Г. Оценка межстадного генетического разнообразия голштинизированного черно-пестрого скота Ленинградской области методом

- главных компонент / М. Г. Смарагдов // Генетика и разведение животных. – 2018. – № 2. – С. 29–33.
90. Состояние и перспективы развития молочного скотоводства в Российской Федерации / И. М. Дунин, Р. К. Мещеров, С. Е. Тяпугин [и др.] // Зоотехния. – 2020. – № 2. – С. 2–5.
91. Способ комплексного отбора семейств крупного рогатого скота по устойчивости к болезням: патент № 2191506 С2: Российская Федерация / В. Л. Петухов, Л. К. Эрнст, А. И. Желтиков, Н. Н. Кочнев, Б. Л. Панов, И. В. Петухов, О. С. Короткевич, В. Г. Маренков, М. Л. Кочнева; заявитель и патентообладатель Науч.-исслед. ин-т ветеринарной генетики и селекции при Новосиб. гос. аграр. ун-те. – № 2000116684/13; заявл. 23.06.2000; опубл. 27.10.2002.
92. Сравнение эффективности применения TEST-DAY MODEL и других модификаций метода BLUP для оценки племенной ценности быков-производителей симментальской породы / А. И. Мамонтова, С. А. Никитин, Е. Е. Мельникова, А. А. Сермягин // Молочное и мясное скотоводство. – 2020. – № 3. – С. 8–11.
93. Сравнительная генетическая характеристика микросателлитного профиля коров джерсейской и голштинской пород, разводимых в условиях Республики Татарстан / Ф. Ф. Зиннатов, М. М. Хисматуллин, И. Ю. Гилемханов [и др.] // Ученые записки Казанской академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2025. – Т. 261. – № 1. – С. 121–129.
94. Ставцев, А. Н. Современное состояние и динамика развития технической оснащённости молочного скотоводства России / А. Н. Ставцев, Ю. Н. Брагинец // Экономика, труд, управление в сельском хозяйстве. – 2023. – № 1 (95). – С. 12–19.
95. Столповский, Ю. А. Геномная селекция. I. Последние тенденции и возможные пути развития / Ю. А. Столповский, А. К. Пискунов, Г. Р. Свищева (Исакова) // Генетика. – 2020. – Т. 56. – № 9. – С. 1006–1017.
96. Столповский, Ю. А. Геномная селекция. II. Перспективные направления / Ю. А. Столповский, Г. Р. Свищева (Исакова), А. К. Пискунов // Генетика. – 2020. – Т. 56. – № 10. – С. 1107–1114.

97. Тамарова, Р. В. Сравнительная оценка по биологическим и хозяйственно полезным качествам молочного скота зарубежной и отечественной селекции / Р. В. Тамарова, А. С. Ермишин // Молочное и мясное скотоводство. – 2016. – № 7. – С. 14–18.
98. Тамарова, Р. В. Проблемы адаптации импортного скота на молочных комплексах Ярославской области / Р. В. Тамарова // Инновационный путь развития предприятий АПК : сборник научных трудов по материалам XL Международной научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава, Ярославль, 15–16 февраля 2017 года. – Ярославль : Ярославская ГСХА, 2017. – С. 255–264.
99. Тамарова, Р. В. Продолжительность хозяйственного использования и пожизненная продуктивность голштинских коров селекции Канады в ОАО Племзавод «Михайловское» Ярославской области / Р. В. Тамарова // Вестник АПК Верхневолжья. – 2018. – № 3 (43). – С. 36–41.
100. Тамарова, Р. В. Эффективность использования голштинских коров канадской селекции на молочном комплексе ОАО Племзавод «Михайловское» / Р. В. Тамарова // Вестник АПК Верхневолжья. – 2015. – № 3. – С. 51–60.
101. Татуева, О. В. Влияние голштинизации на продуктивное долголетие коров черно-пестрой породы в условиях Смоленской области / О. В. Татуева, Д. Н. Кольцов // Российская сельскохозяйственная наука. – 2023. – № 4. – С. 56–61.
102. Темирдашева, К. А. Тепловой стресс как проблема отрасли животноводства / К. А. Темирдашева, В. М. Гукежев // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: агрономия и животноводство. – 2025. – Т. 20. – № 3. – С. 445–454.
103. Улимбашев, М. Б. Адаптационные способности голштинского скота при интродукции в новые условия обитания / М. Б. Улимбашев, Ж. Т. Алагирова // Сельскохозяйственная биология. – 2016. – Т. 51. – № 2. – С. 247–254.
104. Улимбашев, М. Б. Конституциональные типы коров разного генотипа / М. Б. Улимбашев, Т. Т. Тарчоков // Аграрная наука. – 2005. – № 6. – С. 24–25.

105. Файзуллин, П. В. Молочная продуктивность коров чёрно-пёстрой породы в зависимости от линейной принадлежности / П. В. Файзуллин, О. В. Горелик // Биология в сельском хозяйстве. – 2021. – № 4 (33). – С. 13–16.
106. Филиппов, Д. И. Оплодотворяющая способность семени импортного и отечественного производства, полученного от быков-производителей голштинской породы / Д. И. Филиппов, В. Г. Труфанов // Молочное и мясное скотоводство. – 2015. – № 8. – С. 6–9.
107. Фирсова, Э. В. Голштинская порода скота в Российской Федерации: современное состояние и перспективы развития / Э. В. Фирсова, А. П. Карташова // Генетика и разведение животных. – 2019. – № 1. – С. 62–69.
108. Характеристика популяционно-генетических и селекционных параметров признаков молочной продуктивности коров черно-пестрой и голштинской пород Республики Казахстан / А. Х. Харжау, А. С. Шамшидин, А. А. Сермягин, К. Ж. Жуманов // Генетика и разведение животных. – 2021. – № 4. – С. 48–58.
109. Часовщикова, М. А. Генетическая характеристика голштинской породы крупного рогатого скота с использованием микросателлитных ДНК-маркеров / М. А. Часовщикова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2019. – № 2 (76). – С. 191–193.
110. Чеченихина, О. С. Оценка быков-производителей по типу стрессоустойчивости дочерей / О. С. Чеченихина // Вестник Курганской ГСХА. – 2020. – № 4 (36). – С. 38–42.
111. Чиндалиев, А. Е. Сравнительный анализ результатов BLUP-оценки быков-производителей в разрезе стран их происхождения по экстерьеру дочерей / А. Е. Чиндалиев // Главный зоотехник. – 2022. – № 1 (222). – С. 30–39.
112. Шаркаева, Г. А. Использование импортного скота на территории Российской Федерации / Г. А. Шаркаева // Молочное и мясное скотоводство. – 2012. – № 1. – С. 12–14.
113. Шевелёва, О. М. Селекционно-генетические параметры продуктивных признаков и экстерьерные особенности крупного рогатого скота черно-пестрой

- породы в Западной Сибири / О. М. Шевелёва, М. А. Связенина // Молочнохозяйственный вестник. – 2021. – № 2 (42). – С. 95–106.
114. Шуклина, А. Ю. Оценка племенной ценности молочного скота в различных хозяйственных условиях / А. Ю. Шуклина, А. И. Токарь, М. Ю. Жукова // Аграрная Россия. – 2015. – № 1. – С. 26–29.
115. Эритроцитарные параметры коров черно-пестрой породы разного экогенеза в Западной Сибири / О. И. Себежко, О. С. Короткевич, С. Н. Гудков, Т. В. Коновалова (Петухова) // Вестник КрасГАУ. – 2025. – № 5 (218). – С. 135–148.
116. Эффективность методов Isolation Forest и расстояний Махаланобиса в обнаружении аномалий данных зоотехнического учета / Т. А. Жигулин, М. А. Шишкин, А. Ф. Петров, Е. В. Камалдинов // Молочное и мясное скотоводство. – 2025. – № 1. – С. 51–55.
117. Эффективность селекции молочного скота при использовании различных методов прогноза племенной ценности / И. М. Дунин, С. Е. Тяпугин, Н. В. Семенова [и др.] // Молочное и мясное скотоводство. – 2024. – № 2. – С. 3–5.
118. Юдин, Н. С. Происхождение, селекция и адаптация российских пород крупного рогатого скота по данным полногеномных исследований / Н. С. Юдин, Д. М. Ларкин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – Т. 23. – № 5. – С. 559–568.
119. Council on Dairy Cattle Breeding [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://webconnect.uscdcb.com/#!/queries> (дата обращения: 09.04.2026).
120. Rischkowsky B. The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture / B. Rischkowsky, D. Pilling. – Rome : Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2007. – 511 p.
121. Vegan: Community Ecology Package [Electronic resource] / J. Oksanen, G. L. Simpson, F. G. Blanchet [et al.]. – 2026. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (date of access: 16.05.2026).
122. A Review and Analysis of the Mahalanobis—Taguchi System / W. H. Woodall, R. Koudelik, K.-L. Tsui [et al.] // Technometrics. – 2003. – Vol. 45. – No. 1. – P. 1–15.

123. Analysis of microsatellite loci in tree of heaven (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) using SSR-GBS / C. Neophytou, E. Torutaeva, S. Winter [et al.] // *Tree Genetics & Genomes*. – 2018. – Vol. 14. – No. 6. – P. 82.
124. MuMIn: Multi-Model Inference [Electronic resource] / K. Bartoń. – 2010. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (date of access: 16.05.2026).
125. BoLA-DRB3 gene haplotypes show divergence in native Sudanese cattle from taurine and indicine breeds / B. Salim, S. Takeshima, R. Nakao [et al.] // *Scientific Reports*. – 2021. – Vol. 11. – No. 1. – P. 17202.
126. Calus M. P. L. Genotype $\times$ environment interaction for protein yield in Dutch dairy cattle as quantified by different models / M. P. L. Calus, A. F. Groen, G. De Jong // *Journal of Dairy Science*. – 2002. – Vol. 85. – No. 11. – P. 3115–3123.
127. Cardoso F. F. Linear reaction norm models for genetic merit prediction of Angus cattle under genotype by environment interaction / F. F. Cardoso, R. J. Tempelman // *Journal of Animal Science*. – 2012. – Vol. 90. – No. 7. – P. 2130–2141.
128. Climate-Resilient Dairy Cattle Production: Applications of Genomic Tools and Statistical Models / M. V. Silpa, S. König, V. Sejian [et al.] // *Frontiers in Veterinary Science*. – 2021. – Vol. 8. – P. 625189.
129. Comparative Study of Machine Learning Techniques for Early Detection of Heart Diseases / C. Kadri, M. I. Bachir, S. Z. Ibrahim [et al.] // *Journal of Computer and Communications*. – 2025. – Vol. 13. – No. 11. – P. 163–179.
130. Conservation genetics of cattle, sheep, and goats / P. Taberlet, E. Coissac, J. Pansu, F. Pompanon // *Comptes Rendus Biologies*. – 2011. – Vol. 334. – No. 3. – P. 247–254.
131. Conservation of Native Livestock Breeds in Russia: Current State and Promising Prospects / N. A. Zinovieva, T. E. Deniskova, V. R. Kharzinova [et al.] // *Animals*. – 2025. – Vol. 15. – No. 21. – P. 3103.
132. Delignette-Muller M. L. fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions / M. L. Delignette-Muller, C. Dutang // *Journal of Statistical Software*. – 2015. – Vol. 64. – No. 4. – URL: <http://www.jstatsoft.org/v64/i04/> (date of access: 16.05.2026).

133. Download RStudio Desktop | Open Source IDE for R & Python [Electronic resource]. – Available at: <https://posit.co/download/rstudio-desktop> (date of access: 14.05.2026).
134. Dray S. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists / S. Dray, A.-B. Dufour // *Journal of Statistical Software*. – 2007. – Vol. 22. – No. 4. – URL: <http://www.jstatsoft.org/v22/i04/> (date of access: 14.05.2026).
135. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 / D. Bates, M. Mächler, B. Bolker, S. Walker // *Journal of Statistical Software*. – 2015. – Vol. 67. – No. 1. – URL: <http://www.jstatsoft.org/v67/i01/> (date of access: 16.05.2026).
136. Fordyce J. A. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity / J. A. Fordyce // *Journal of Experimental Biology*. – 2006. – Vol. 209. – No. 12. – P. 2377–2383.
137. car: Companion to Applied Regression [Electronic resource] / J. Fox, S. Weisberg. – 2001. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=car> (date of access: 16.05.2026).
138. Genetic diversity of historical and modern populations of Russian cattle breeds revealed by microsatellite analysis / A. S. Abdelmanova, V. R. Kharzinova, V. V. Volkova [et al.] // *Genes*. – 2020. – Vol. 11. – No. 8. – P. 940.
139. Genomic prediction of growth traits for pigs in the presence of genotype by environment interactions using single-step genomic reaction norm model / H. Song, Q. Zhang, I. Misztal, X. Ding // *Journal of Animal Breeding and Genetics*. – 2020. – Vol. 137. – No. 6. – P. 523–534.
140. Genomic reaction norm models exploiting genotype $\times$ environment interaction on sexual precocity indicator traits in Nellore cattle / L. F. M. Mota, G. A. Fernandes, A. C. Herrera [et al.] // *Animal Genetics*. – 2020. – Vol. 51. – No. 2. – P. 210–223.
141. Genotype $\times$ environment interaction for age at first calving, scrotal circumference, and yearling weight in Nellore cattle using reaction norms in multitrait random regression models / H. L. J. Chiaia, M. V. A. De Lemos, G. C. Venturini [et al.] // *Journal of Animal Science*. – 2015. – Vol. 93. – No. 4. – P. 1503–1510.

142. Genotype-by-environment interaction for yearling weight of Nellore cattle in pasture and feedlot conditions using a “double” genomic reaction norm model / M. L. Santana, A. B. Bignardi, G. R. Rodrigues [et al.] // *Journal of Animal Science*. – 2025. – Vol. 103. – P. skaf169.
143. Genotype-by-environment interaction of fertility traits in Danish Holstein cattle using a single-step genomic reaction norm model / Z. Zhang, M. Kargo, A. Liu [et al.] // *Heredity*. – 2019. – Vol. 123. – No. 2. – P. 202–214.
144. Genotype-environment interaction for age at first calving in Limousine and Charolais cattle raised in Italy, employing reaction norm model / M. P. G. de Rezende, C. H. M. Malhado, S. Biffani [et al.] // *Livestock Science*. – 2020. – Vol. 232. – P. 103912.
145. Genotype-environment interaction in the genetic variability analysis of reproductive traits in Nellore cattle / T. D. L. Silva, P. L. S. Carneiro, D. P. Ambrosini [et al.] // *Livestock Science*. – 2019. – Vol. 230. – P. 103825.
146. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling / M. Brooks E., K. Kristensen, K. Benthem J. van [et al.] // *The R Journal*. – 2017. – Vol. 9. – No. 2. – P. 378.
147. Graduate student literature review: The DRB3 gene of the bovine major histocompatibility complex—Discovery, diversity, and distribution of alleles in commercial breeds of cattle and applications for development of vaccines / T. E. Galdino Andrade, M. Scavassini Peña, J. Fiorotti [et al.] // *Journal of Dairy Science*. – 2024. – Vol. 107. – No. 12. – P. 11324–11341.
148. nortest: Tests for Normality [Electronic resource] / J. Gross, U. Ligges. – 2006. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=nortest> (date of access: 16.05.2026).
149. Metrics: Evaluation Metrics for Machine Learning [Electronic resource] / B. Hamner, M. Frasco. – 2012. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=Metrics> (date of access: 16.05.2026).
150. Hayes B. J. Models for genome $\times$ environment interaction: examples in livestock / B. J. Hayes, H. D. Daetwyler, M. E. Goddard // *Crop Science*. – 2016. – Vol. 56. – No. 5. – P. 2251–2259.

151. Heteroscedastic reaction norm models improve the assessment of genotype by environment interaction for growth, reproductive, and visual score traits in Nellore cattle / I. Carvalho Filho, D. A. Silva, C. S. Teixeira [et al.] // *Animals*. – 2022. – Vol. 12. – No. 19. – P. 2613.
152. How pedigree errors affect genetic evaluations and validation statistics / E. C. G. Pimentel, C. Edel, R. Emmerling, K.-U. Götz // *Journal of Dairy Science*. – 2024. – Vol. 107. – No. 6. – P. 3716–3723.
153. Kabitskaya Ya. A. Genetic diversity of cattle bred in territory of the Tyumen region, Russia / Ya. A. Kabitskaya, E. G. Boyko // *Archives of Razi Institute*. – 2021. – Online First. – Available at: <https://doi.org/10.22092/ari.2021.355325.1673> (date of access: 03.03.2026).
154. Kamvar Z. N. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction / Z. N. Kamvar, J. F. Tabima, N. J. Grünwald // *PeerJ*. – 2014. – Vol. 2. – P. e281.
155. Kuhn M. Building predictive models in R using the caret package / M. Kuhn // *Journal of Statistical Software*. – 2008. – Vol. 28. – No. 5. – URL: <http://www.jstatsoft.org/v28/i05/> (date of access: 16.05.2026).
156. Kuznetsova A. lmerTest package: tests in linear mixed effects models / A. Kuznetsova, P. B. Brockhoff, R. H. B. Christensen // *Journal of Statistical Software*. – 2017. – Vol. 82. – No. 13. – URL: <http://www.jstatsoft.org/v82/i13/> (date of access: 16.05.2026).
157. Legendre P. Numerical ecology / P. Legendre, L. Legendre. – Amsterdam : Elsevier, 2012. – 1007 p.
158. Manly B. F. J. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology / B. F. J. Manly. – Boca Raton : CRC Press, 2006. – 488 p.
159. Mrode R. A. Linear models for the prediction of animal breeding values / R. A. Mrode, R. Thompson. – Wallingford : CABI Publishing, 2014. – 3rd ed.
160. Mulder H. A. Genomic selection improves response to selection in resilience by exploiting genotype by environment interactions / H. A. Mulder // *Frontiers in Genetics*. – 2016. – Vol. 7. – P. 178.

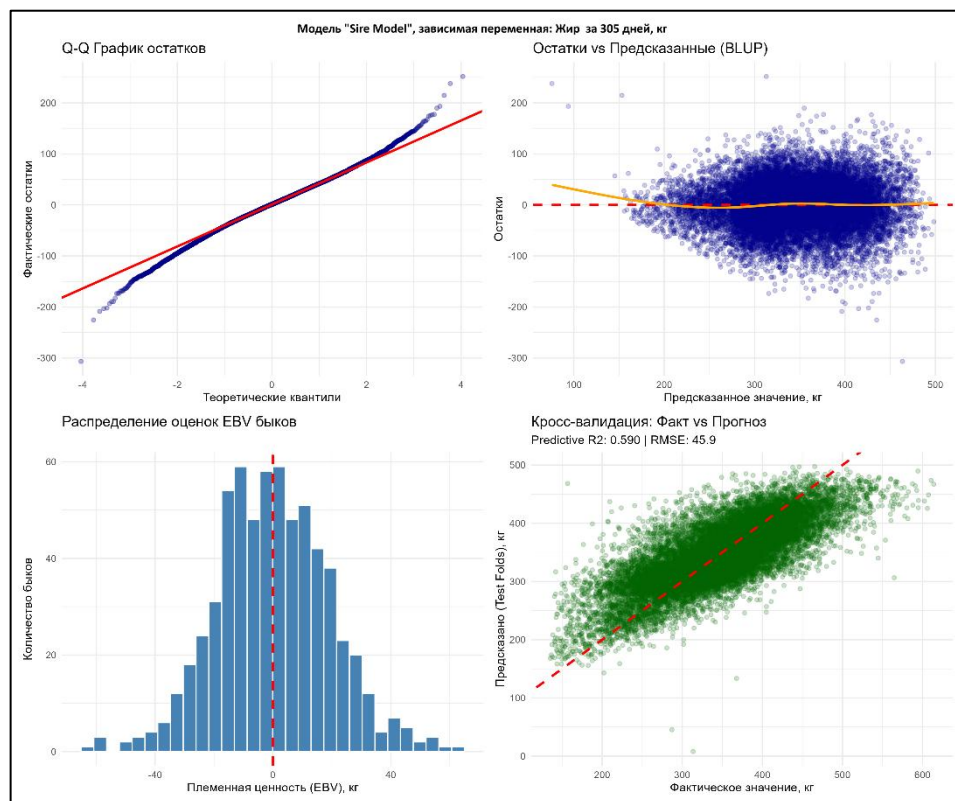
161. Paradis E. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R / E. Paradis, K. Schliep // *Bioinformatics*. – 2019. – Vol. 35. – No. 3. – P. 526–528.
162. Productive longevity of Holstein bulls' female offspring / N. I. Kulikova, O. N. Eremenko, A. G. Koshchaev [et al.] // *International Journal of Engineering and Advanced Technology*. – 2019. – Vol. 8. – No. 5. – P. 435–439.
163. Razzaghi A. The impact of environmental and nutritional stresses on milk fat synthesis in dairy cows / A. Razzaghi, M. H. Ghaffari, D. E. Rico // *Domestic Animal Endocrinology*. – 2023. – Vol. 83. – P. 106784.
164. Reaction norm for yearling weight in beef cattle using single-step genomic evaluation / D. P. Oliveira, D. A. L. Lourenco, S. Tsuruta [et al.] // *Journal of Animal Science*. – 2018. – Vol. 96. – No. 1. – P. 27–34.
165. Robertson A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient / A. Robertson // *Biometrics*. – 1959. – Vol. 15. – No. 3. – P. 469.
166. robustbase: Basic Robust Statistics [Electronic resource] / M. Maechler, V. Todorov, A. Ruckstuhl [et al.]. – 2006. – Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=robustbase> (date of access: 18.05.2026).
167. Robustness of linear mixed-effects models to violations of distributional assumptions / H. Schielzeth, N. J. Dingemanse, S. Nakagawa [et al.] // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2020. – Vol. 11. – No. 9. – P. 1141–1152.
168. The effects of breeding and selection on lactation in dairy cattle / J. B. Cole, B. O. Mikanjuola, C. M. Rochus [et al.] // *Animal Frontiers*. – 2023. – Vol. 13. – No. 3. – P. 55–63.
169. Wiggans G. R. Processing of data discrepancies for US dairy cattle and effect on genetic evaluations / G. R. Wiggans, L. L. M. Thornton // *ICAR Annual Conference : ICAR Technical Series*. – 2009. – Vol. 13. – P. 393–398.
170. Genetic analysis of daily milk weights in US Holsteins using pen-based contemporary groups / F. L. Guinan, R. H. Fourdraine, F. Peñagaricano, K. A. Weigel // *JDS Communications*. – 2025. – Vol. 6. – No. 2. – P. 237–240.

ПРИЛОЖЕНИЯ

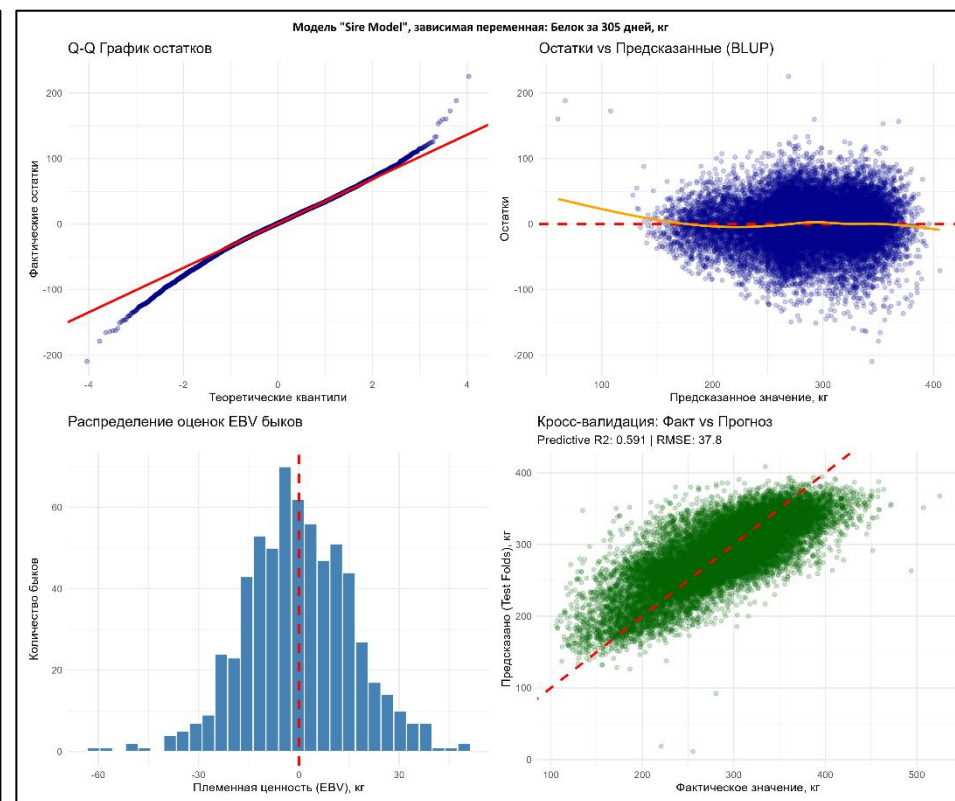
Приложение А: Сводная таблица результатов тестирования случайных эффектов в моделях «Производитель»

Модель	Исключаемый случайный эффект	Кол-во параметров	Логарифм правдоподобия	Информационный критерий Акаике	Статистика LRT	<i>p</i> -значение
Жир за 305 дней, кг	Полная модель без исключений	12	-97189	194401	—	—
	Эффект стада-года-сезона	11	-98610	197243	2843,47	<0,005
	Эффект быка-производителя	11	-97472	194966	566,21	<0,005
Удой за 305 дней, кг	Полная модель без исключений	12	-157619	315261	—	—
	Эффект стада-года-сезона	11	-158785	317592	2332,68	<0,005
	Эффект быка-производителя	11	-157940	315902	643,24	<0,005
Белок за 305 дней, кг	Полная модель без исключений	12	-93587	187199	—	—
	Эффект стада-года-сезона	11	-95139	190300	3103,16	<0,005
	Эффект быка-производителя	11	-93894	187810	613,56	<0,005

Приложение Б: Диагностика моделей быка-производителя по показателям жира и белка за 305 дней, кг

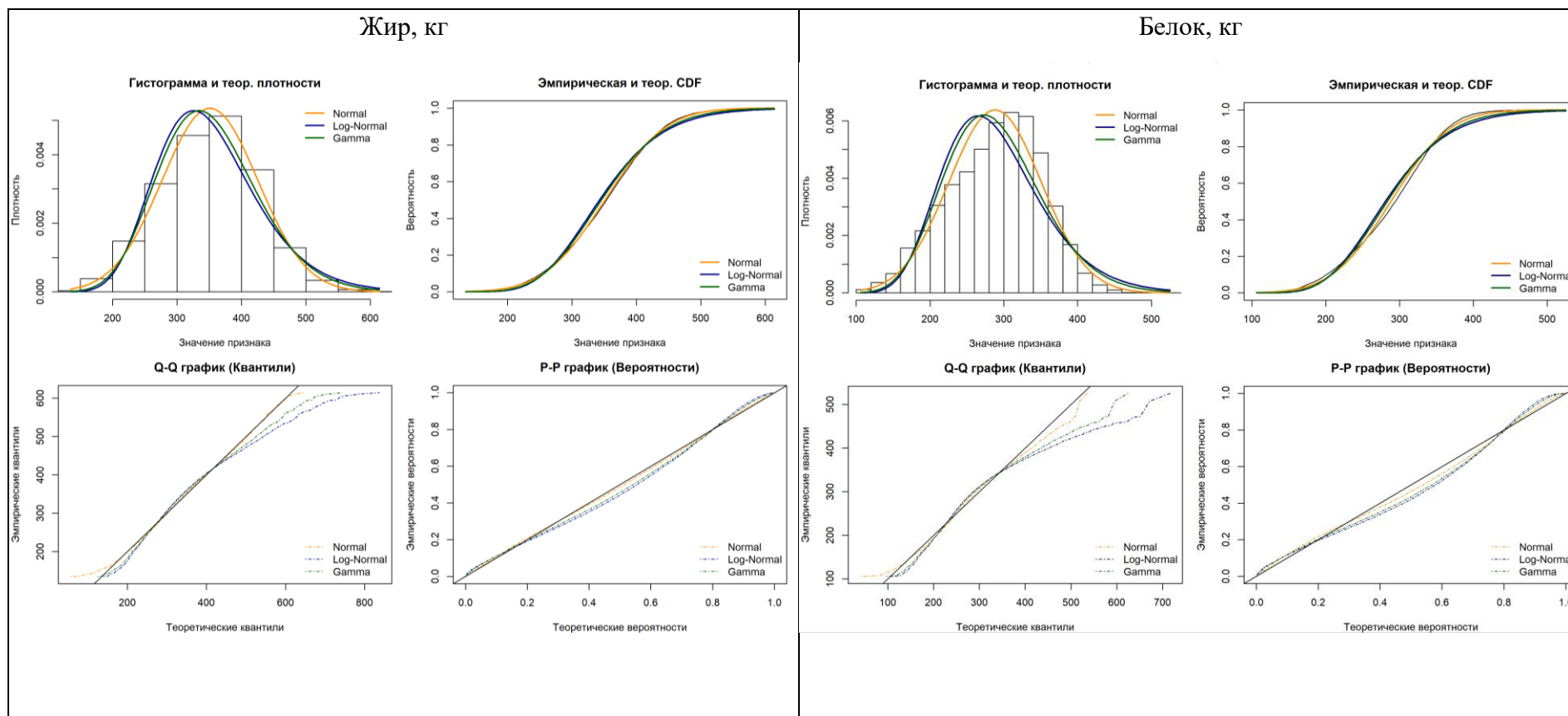


Жир, кг



Белок, кг

Приложение В: Сравнение теоретических распределений с эмпирическим по признакам жира и белка в кг за 305 дней лактации



Приложение Г: Значимость случайных факторов в моделях изменчивости признаков молочной продуктивности

Признак	Статистическая модель	Фактор Среды χ^2 LRT	Фактор Быка χ^2 LRT
Удой, кг	Normal LMM	2253,88***	514,66***
	Log-Normal LMM	2494,50***	511,40***
	Gamma GLMM	2497,80***	512,60***
Жир, кг	Normal LMM	2521,82***	443,04***
	Log-Normal LMM	2778,80***	450,73***
	Gamma GLMM	2780,20***	454,05***
Белок, кг	Normal LMM	2908,23***	498,58***
	Log-Normal LMM	3201,80***	508,17***
	Gamma GLMM	3211,60***	509,68***

*- уровень значимости $p < 0,001$ для критерия хи-квадрат