

Рейн ТЕЙНБЕРГ, Велло КАСК

СЕЛЕКЦИОННЫЕ ИНДЕКСЫ И ИХ ОПТИМИЗАЦИЯ НА ТЕОРЕТИЧЕСКИХ МОДЕЛЯХ

Метод селекционных индексов (СИ) впервые был применен при селекции линий растений по нескольким полигенным признакам Х. Ф. Смитом (Smith, 1936). При вычислении СИ он исходил из работы Р. А. Фишера (Fisher, 1936) о дискриминантных функциях. Л. Н. Хейзел (Hazel, 1941, 1943) развил дальше этот метод и впервые применил его в животноводстве, используя при этом принцип коэффициентов путей С. Райта (Wright, 1921a, б, 1934).

Принцип вычисления **линейных СИ** совпадает с принципом вычисления линейной множественной регрессии: определить как можно точнее неизвестную (или зависимую) переменную величину по двум или многим известным (независимым) переменным. В данном случае зависимой переменной является генетическая (племенная) ценность особи, независимыми переменными — отдельные признаки особей или их родственников.

Для вычисления СИ необходимо знать количественные данные о фенотипических показателях всех селекционных признаков особей. На основании этих данных в исследуемой популяции для каждого селекционного признака определяют следующие генетические и фенотипические параметры: наследуемость (h^2); фенотипическое стандартное отклонение (s_P); фенотипическую и генетическую корреляцию между признаками (r_P и r_G).

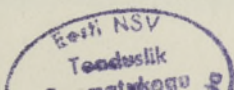
Кроме названных параметров для вычисления СИ следует использовать также относительное экономическое значение (ценность) каждого селекционного признака (a_i), которое характеризует доходность увеличения признака на одну единицу измерения. Экономические «весы» определяют или по закупочным ценам продукта, по питательной ценности его, или по затратам на производство. Определенное значение имеют также перспективное потребление продукта или регрессия одного признака на другой.

Вычисление СИ теоретически оправдано в следующих условиях (Hazel, 1943; Gravert, 1963; Cunningham и др., 1970; Harris, 1963, 1964; Методические рекомендации..., 1976): генетическая дисперсия каждого признака является аддитивной

$$(\sigma_G^2 \approx \sigma_A^2);$$

отсутствуют интеракция и корреляция между генотипом и средой; генетические параметры популяции и относительное экономическое значение признаков объективны.

При перечисленных условиях и при отсутствии корреляции между признаками суммарная генетико-экономическая ценность (G_T) каждой



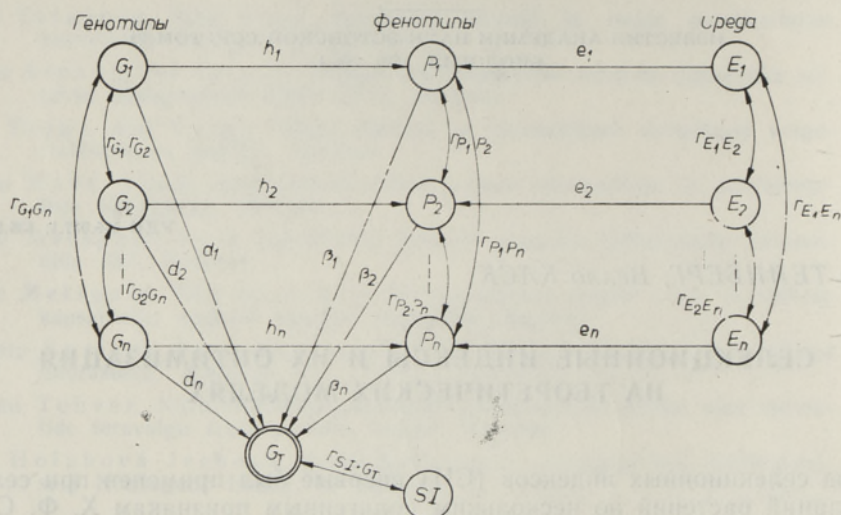


Схема коэффициентов путей для определения селекционного индекса.

особи в популяции складывается из генетических ценностей (G_i) селекционных признаков, умноженных на соответствующие экономические значения их (a_i). По Л. Н. Хейзелу (Hazel, 1943) это можно выразить уравнением линейной множественной регрессии:

$$G_T = a_1 G_1 + a_2 G_2 + \dots + a_n G_n = \sum_{i=1}^n a_i G_i.$$

Однако генетическую ценность (G_i) особи по признакам отбора можно определить только на основе их фенотипических величин самого животного и его родственников. Если фенотипы по отдельным признакам обозначить P_i , то СИ в случае отбора одновременно по многим фенотипическим признакам у животных можно представить в виде уравнения линейной регрессии:

$$\text{СИ} = b_1 P_1 + b_2 P_2 + \dots + b_i P_i + \dots + b_n P_n = \sum_{i=1}^n b_i P_i,$$

где b_i — частные коэффициенты регрессии, показывающие оптимальное селекционное давление по каждому признаку у пробанда или у его родственников. Вычисление b_i основывается на коэффициентах путей (Wright, 1968), представленных на схеме.

Как следует из схемы, для нахождения неизвестных корреляций между фенотипами особей и их суммарным генотипом ($r_{P_i \cdot G_T}$) можно пользоваться системой линейных уравнений:

$$\beta_1 + \beta_2 r_{P_1 P_2} + \dots + \beta_n r_{P_1 P_n} = r_{P_1 G_T}$$

$$\beta_1 r_{P_2 P_1} + \beta_2 + \dots + \beta_n r_{P_2 P_n} = r_{P_2 G_T}$$

$$\dots \dots \dots$$

$$\beta_1 r_{P_n P_1} + \beta_2 r_{P_n P_2} + \dots + \beta_n = r_{P_n G_T},$$

где

$$\beta_i = b_i \frac{\sigma_{P_i}}{\sigma_{G_T}}.$$

Выражая эту систему уравнений с помощью матриц, получим:

$$\begin{pmatrix} 1 & r_{P_1 P_2} & \dots & r_{P_1 P_n} \\ r_{P_2 P_1} & 1 & \dots & r_{P_2 P_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ r_{P_n P_1} & r_{P_n P_2} & \dots & 1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \\ \dots \\ \beta_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_{P_1 G_T} \\ r_{P_2 G_T} \\ \dots \\ r_{P_n G_T} \end{pmatrix}.$$

По Х. Л. Ле Руа (Le Roy, 1960) корреляцию $r_{P_i G_T}$ можно выразить уравнением:

$$r_{P_i G_T} = h_i \left(d_i + \sum_{j, j \neq i}^n d_j r_{G_i G_j} \right) \text{ при } i \neq j,$$

где коэффициенты путей h_i и d_i описываются формулами (схема):

$$h_i = \frac{\sigma_{G_i}}{\sigma_{P_i}} = \sqrt{h_i^2};$$

$$d_i = a_i \frac{\sigma_{G_i}}{\sigma_{G_T}}.$$

Например, для $r_{P_1 G_T}$ уравнение будет выглядеть следующим образом:

$$r_{P_1 G_T} = \frac{Cov(P_1 G_T)}{\sigma_{P_1} \cdot \sigma_{G_T}} = a_1 \frac{\sigma_{G_1}^2}{\sigma_{P_1} \cdot \sigma_{G_T}} + a_2 \frac{Cov(G_1 G_2)}{\sigma_{P_1} \cdot \sigma_{G_T}} + \dots + a_n \frac{Cov(G_1 G_n)}{\sigma_{P_1} \cdot \sigma_{G_T}},$$

откуда:

$$Cov(P_1 G_T) = a_1 \sigma_{G_1}^2 + a_2 Cov(G_1 G_2) + \dots + a_n Cov(G_1 G_n).$$

Учитывая, что $b_i = \beta_i \frac{\sigma_{G_T}}{\sigma_{P_i}}$, получим

$$Cov(P_1 G_T) = b_1 \sigma_{P_1}^2 + b_2 Cov(P_1 P_2) + \dots + b_n Cov(P_1 P_n).$$

Если обозначить

$$\sigma_{P_i}^2 = P_{ii},$$

$$Cov(P_i P_j) = r_{P_i P_j} \cdot \sigma_{P_i} \cdot \sigma_{P_j} = P_{ij},$$

$$\sigma_{G_i}^2 = h_i^2 \cdot \sigma_{P_i}^2 = G_{ii},$$

$$Cov(G_i G_j) = r_{G_i G_j} \cdot \sqrt{h_i^2} \cdot \sigma_{P_i} \cdot \sqrt{h_j^2} \cdot \sigma_{P_j} = G_{ij},$$

то, например, при селекции по трем признакам можно составить упрощенную систему уравнений:

$$b_1P_{11} + b_2P_{12} + b_3P_{13} = a_1G_{11} + a_2G_{12} + a_3G_{13},$$

$$b_1P_{21} + b_2P_{22} + b_3P_{23} = a_1G_{21} + a_2G_{22} + a_3G_{23},$$

$$b_1P_{31} + b_2P_{32} + b_3P_{33} = a_1G_{31} + a_2G_{32} + a_3G_{33},$$

или это же матрицами:

$$\begin{pmatrix} P_{11} & P_{12} & P_{13} \\ P_{21} & P_{22} & P_{23} \\ P_{31} & P_{32} & P_{33} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} G_{11} & G_{12} & G_{13} \\ G_{21} & G_{22} & G_{23} \\ G_{31} & G_{32} & G_{33} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \end{pmatrix}.$$

Сокращенно это можно выразить следующим образом:

$$P \cdot \vec{b} = G \cdot \vec{a},$$

где вектор коэффициентов множественной регрессии ($\vec{b}$) равен:

$$\vec{b} = P^{-1} \cdot G \cdot \vec{a}.$$

Из теории множественной регрессии следует, что дисперсия СИ (σ_{SI}^2) равна:

$$\sigma_{SI}^2 = b_1 \text{Cov}(P_1 G_T) + \dots + b_n \text{Cov}(P_n G_T) = \sum_{i=1}^n b_i \text{Cov}(P_i G_T),$$

откуда коэффициент регрессии суммарной генетической ценности на индекс равняется единице:

$$b_{G_T/SI} = \frac{\text{Cov}(SI, G_T)}{\sigma} = 1.$$

В. А. Беккер (Becker, 1964) и Е. П. Каннингхем (Cunningham, 1969) предлагают для вычисления дисперсии СИ следующую матричную схему:

$$\sigma_{SI}^2 = (b_1 \quad b_2 \quad b_3) \cdot \begin{pmatrix} P_{11} & P_{12} & P_{13} \\ P_{21} & P_{22} & P_{23} \\ P_{31} & P_{32} & P_{33} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{pmatrix},$$

сокращенно:

$$\sigma_{SI}^2 = b' P b.$$

Для вычисления корреляции между суммарным генотипом и СИ ($r_{SI \cdot G_T}$) Х. Л. Ле Руа (Le Roy, 1960) использовал матричную схему:

$$r_{SI \cdot G_T} = \sqrt{\frac{b' P b}{a' G a}}.$$

Эффективность селекции при использовании СИ по j -тому признаку (ΔG_j) можно получить из уравнения (Syrstad, 1968):

$$\Delta G_j = \frac{i_j \cdot \sigma_{G_j} \cdot \sum_{i=1}^n (b_i \cdot \sigma_{G_i} \cdot r_{G_i \cdot G_j})}{\sigma_{SI}},$$

где i_j — интенсивность селекции;

σ_{G_j} — стандартное отклонение признака j ;

b_i — частные коэффициенты регрессии в СИ;

σ_{G_i} — генетическое стандартное отклонение признаков;

$r_{G_i G_j}$ — генетические корреляции между признаками;

σ_{SI} — стандартное отклонение СИ.

Аналогичное уравнение приводит К. Роннинген (Rønningen, 1970).

В последние годы опубликовано много работ по теории и практическому применению линейных СИ (Попов, Басовский, 1973; Gjedrem, 1967, 1972; Simon, 1969, 1970a, б; Rønningen, 1970a, б; 1971; Glodek, 1971; Cunningham, 1975; Rouvier, 1977; Eisen, 1977). Особый интерес представляют работы по применению СИ в имитированных на ЭВМ популяциях (Harris, 1961, 1963, 1964, 1970, 1978; Cunningham, 1975; Williams, 1962, 1963; Rønningen, 1970a, б; Chesnais, 1977). Путем испытания моделей СИ на ЭВМ проведены исследования для выяснения влияния ошибок при определении генетических, фенотипических и экономических параметров популяции на СИ (Simon, 1969; Wilton, Van Vleck, 1968, 1969; Syrstad, 1966; Gjedrem 1967; 1968; Rønningen, 1970a, б; McMillan и др., 1973; Eisen, 1977; Schlote, 1977; Vandepitte, Hazel, 1977). Вопрос о влиянии на СИ разных экономических оценок признаков подробно исследован ранее (Rønningen, 1971). Было найдено, что колебания относительных экономических значений признаков в пределах 50% уменьшали эффективность СИ только примерно на 2%, а колебания в пределах 100% — на 4%. Итак, эффективность СИ существенно не зависит от экономических значений признаков. Аналогичные утверждения можно найти и в других работах (Syrstad, 1966; Wilton, Van Vleck, 1968, 1969).

По Т. Хейдхусу (Heidhues, 1961), варьирование значения коэффициента наследуемости (h^2) также мало влияет на частные коэффициенты регрессии в СИ. Значительно уменьшали эффективность СИ ошибки, возникшие при определении генетических и фенотипических корреляций между признаками (r_G и r_P), особенно при высоких значениях h^2 . Е. П. Каннингхем (Cunningham, 1969) рекомендует поэтому при недостоверных показателях h^2 , r_G и r_P пользоваться средними параметрами, приведенными для данного вида и популяции животных. Следует иметь в виду, что генетические параметры изменяются во времени и СИ для конкретной популяции необходимо перерасчитывать, по крайней мере через 2—3 года.

Т. Гьедрем (Gjedrem, 1967, 1968) в результате исследования модельных популяций на ЭВМ пришел к выводу, что в СИ следует включить и те признаки с высоким коэффициентом наследуемости (h^2), которые не имеют экономического значения, но тесно связаны с экономически важными признаками и легко измеряются. Это способствует повышению эффективности СИ.

На практике селекционные границы у признаков отбора часто бывают нелинейными, скорее всего, они имеют форму гиперболы. Это осо-

бенно ярко проявляется при отрицательно скоррелированных селекционных признаках. Методические основы конструирования **нелинейных СИ** четко изложены в ряде работ (Enderlein, 1964; Elston, 1963; Rønningen, 1971). Для практического применения, однако, нелинейные СИ бывают слишком сложными. Кроме того, утверждается (Rønningen, 1971), что в определенных пределах значений селекционных признаков эффективность нелинейных СИ существенно не отличается от линейных. Такой же точки зрения придерживается Д. У. Уйлтон (Wilton и др., 1968).

Что касается эффективности практического применения СИ (по сравнению с методом селекции по независимым границам отбора), то, по утверждению Дж. Л. Лаши (Lush, 1961), использование их увеличивает генетический прогресс в 1,2—1,8 раза. Автор показывает, что особенно повышается эффективность селекции у крупного рогатого скота, где интенсивность отбора относительно низка. Эффективность применения СИ больше также при отрицательных корреляциях между селекционными признаками.

С целью исследования влияния варьирования генетических и экономических параметров на частные коэффициенты регрессии (b_i) в СИ нами была составлена программа для моделирования СИ с заданными определенными интервалами параметров (программа MFSI-S; Тейнберг, 1974). Программа генерирования СИ была написана на алгоритмическом языке ALGOL для ЭВМ «Минск-22». СИ были генерированы для отбора по трем признакам одновременно и значения исходных параметров были отобраны близкими к теоретическим значениям при отборе коров по удою (1), содержанию жира (2) и белка в молоке (3) (табл. 1).

Таблица 1

Параметры для вычисления исходного СИ

Признак	h_i^2	s_{P_i}	a_i	$r_{P_i}^*$	r_{G_i}
1	0,3	8,0	1,15	-0,1	-0,2
2	0,7	3,5	1,00	-0,1	-0,2
3	0,7	2,0	1,10	+0,5	+0,6

* Корреляции приведены в порядке: 1×2, 1×3 и 2×3.

Исходный СИ равен:

$$СИ = 0,323(P_1 - \bar{P}_1) + 0,601(P_2 - \bar{P}_2) + 0,687(P_3 - \bar{P}_3).$$

Использовались следующие шаги приращения:

$$h_i^2 \quad 0,1$$

$$s_{P_i} \quad 0,5$$

$$a_i \quad 0,5$$

$$r_{P_i} \quad -0,1$$

$$r_{G_i} \quad -0,1$$

Количество шагов было соответственно 3, 4, 2, 2 и 2. После изменения одного параметра на соответствующее число шагов значение это сво-

Таблица 2

Частные коэффициенты регрессии (b_i) для теоретических СИ
и вычисленные по ним значения СИ для одной коровы

Номер индекса	Значение варьируе- мого параметра	b_1	b_2	b_3	СИ коровы
1					
2	h_1^2 $\begin{cases} =0,4 \\ =0,5 \end{cases}$	0,427	0,592	0,671	9,91
3	$\begin{cases} =0,6 \end{cases}$	0,533	0,586	0,661	10,90
4		0,640	0,582	0,655	11,93
5	h_2^2 $\begin{cases} =0,8 \\ =0,9 \end{cases}$	0,324	0,717	0,637	9,37
6	$\begin{cases} =1,0 \end{cases}$	0,325	0,834	0,582	9,75
7		0,327	0,953	0,524	10,13
8	h_3^2 $\begin{cases} =0,8 \\ =0,9 \end{cases}$	0,324	0,575	0,842	9,49
9	$\begin{cases} =1,0 \end{cases}$	0,325	0,548	0,996	9,98
10		0,326	0,521	1,149	10,46
11	s_{P_1} $\begin{cases} =8,5 \\ =9,0 \end{cases}$	0,324	0,594	0,675	8,91
12	$\begin{cases} =9,5 \end{cases}$	0,325	0,587	0,663	8,83
13	$\begin{cases} =10,0 \end{cases}$	0,325	0,580	0,651	8,75
14		0,326	0,573	0,639	8,68
15	s_{P_2} $\begin{cases} =4,0 \\ =4,5 \end{cases}$	0,322	0,607	0,710	9,10
16	$\begin{cases} =5,0 \end{cases}$	0,321	0,612	0,733	9,20
17	$\begin{cases} =5,5 \end{cases}$	0,320	0,616	0,756	9,30
18		0,319	0,619	0,779	9,40
19	s_{P_3} $\begin{cases} =2,5 \\ =3,0 \end{cases}$	0,322	0,615	0,693	9,07
20	$\begin{cases} =3,5 \end{cases}$	0,321	0,630	0,697	9,14
21	$\begin{cases} =4,0 \end{cases}$	0,320	0,644	0,700	9,22
22		0,318	0,659	0,702	9,29
23	a_1 $\begin{cases} =1,65 \\ =2,15 \end{cases}$	0,464	0,611	0,661	10,34
24	$\begin{cases} =2,15 \end{cases}$	0,610	0,563	0,619	11,39
25	a_2 $\begin{cases} =1,5 \\ =2,0 \end{cases}$	0,315	0,985	0,743	11,04
26	$\begin{cases} =2,0 \end{cases}$	0,311	1,311	0,783	12,80
27	a_3 $\begin{cases} =1,6 \\ =2,1 \end{cases}$	0,314	0,711	1,028	10,81
28	$\begin{cases} =2,1 \end{cases}$	0,310	0,764	1,354	12,33
29	r_{P_1} $\begin{cases} =-0,2 \\ =-0,3 \end{cases}$	0,357	0,715	0,601	9,55
30	$\begin{cases} =-0,3 \end{cases}$	0,405	0,860	0,493	10,32
31	r_{P_2} $\begin{cases} =-0,2 \\ =-0,3 \end{cases}$	0,348	0,551	0,879	9,75
32	$\begin{cases} =-0,3 \end{cases}$	0,385	0,493	1,114	10,77
33	r_{P_3} $\begin{cases} =0,4 \\ =0,3 \end{cases}$	0,326	0,619	0,780	9,48
34	$\begin{cases} =0,3 \end{cases}$	0,330	0,649	0,875	10,00
35	r_{G_1} $\begin{cases} =-0,3 \\ =-0,4 \end{cases}$	0,299	0,436	0,821	8,46
36	$\begin{cases} =-0,4 \end{cases}$	0,275	0,272	0,955	7,93
37	r_{G_2} $\begin{cases} =-0,3 \\ =-0,4 \end{cases}$	0,307	0,678	0,402	8,07
38	$\begin{cases} =-0,4 \end{cases}$	0,290	0,756	0,116	7,15
39	r_{G_3} $\begin{cases} =0,5 \\ =0,4 \end{cases}$	0,320	0,588	0,574	8,43
	$\begin{cases} =0,4 \end{cases}$	0,316	0,576	0,461	7,88

дилось к исходной величине и приступали к варьированию следующего параметра. Так поступали поочередно со всеми параметрами.

В результате варьирования исходных параметров СИ по вышеприведенной схеме получены частные коэффициенты регрессии (b_i) СИ, которые приведены в табл. 2. Как следует из табл. 2, изменение h_1^2 от 0,3 до 0,6 увеличивает b_1 от 0,32 до 0,64, т. е. почти вдвое, в то время как b_2 и b_3 остаются практически неизменными. Аналогичные изменения происходят и при увеличении h_2^2 и h_3^2 . Отсюда можно сделать вывод, что увеличение h_i^2 вызывает существенное увеличение соответствующих b_i в селекционных индексах.

Варьирование значения s_{P_i} любого из трех признаков селекции не

изменяет существенно значения соответствующего b_i (по сравнению с исходным). Изменения b_i при варьировании относительных экономических значений селекционных признаков (a_i) более достоверны, однако и здесь не наблюдается существенных различий в значениях СИ. Более существенные изменения b_i наблюдаются при варьировании значений r_{P_i} и r_{G_i} (табл. 2).

С целью выявления степени влияния варьирования отдельных параметров на значение СИ у конкретного животного мы вычисляли СИ, например, у коровы с удоем 4000 кг молока, жирностью молока 4,0% и белковостью 3,5%. Стандартным уровнем в индексе принимали соответственно 300 кг молока ($\bar{P}_1$), жирность 3,5% ($\bar{P}_2$) и белковость 3,1% ($\bar{P}_3$).

Исходное значение СИ для этой коровы было:

$$СИ = 0,323(40 - 30) + 0,601(40 - 35) + 0,687(35 - 31) = 8,98.$$

Из табл. 2 следует, что больше всего на значение СИ у конкретного животного влияет варьирование h_i^2 , a_i , r_{P_i} и r_{G_i} .

Во втором анализе мы построили более общую теоретическую модель со следующими исходными параметрами:

h_i^2 0,2; 0,5 и 0,5 (соответственно для 1, 2 и 3 признака);

s_{P_i} 6, 3 и 2;

a_i 1, 1 и 1;

r_{P_i} -0,1, -0,1 и +0,7;

r_{G_i} -0,2, -0,2 и +0,7.

Шаг приращения h_i^2 был равен 0,1, у стандартного отклонения и экономического значения — 1 и у корреляций — -0,1. Число шагов у всех параметров было 5 (кроме r_{P_i} , где их было 9). Всего было получено 75 значений b_i индексов, которые приведены в табл. 3.

Исходный СИ был равен:

$$СИ = 0,184(P_1 - \bar{P}_1) + 0,447(P_2 - \bar{P}_2) + 0,421(P_3 - \bar{P}_3).$$

Как и в предыдущем анализе по генерированию СИ и здесь изменения h_i^2 вызывают линейные сдвиги в b_i . В наибольшей мере изменялись b_2 и b_3 при варьировании соответственно h_2^2 и h_3^2 . Изменения h_1^2 лишь незначительно влияли на b_1 .

Варьирование s_{P_i} , как и в первом случае, существенных изменений в b_i не вызывало. Изменения в экономических ценностях (a_i) отражались только на соответствующих b_i , в то время как другие b_i оставались практически константными.

Изменения r_{P_i} вызвали нелинейные изменения в значениях b_i . Это касается особенно изменений в r_{P_1} и r_{P_2} . Изменения b_i при варьировании r_{P_1} и r_{P_2} дают своеобразную функцию, которая приближается к $y = \frac{\sin x}{x}$. Изменения r_{P_3} практически не отразились на b_i .

Варьирование r_{G_i} имело линейное влияние на b_i . При этом на b_2

Таблица 3

Частные коэффициенты регрессии (b_i) для теоретических СИ
при варьировании h_1^2 от 0,3 до 0,7 и h_2^2 и h_3^2 от 0,6 до 1,0

Номер индекса	Значение варьируемого параметра	b_1	b_2	b_3
1	h_1^2 $\left\{ \begin{array}{l} =0,3 \\ =0,4 \\ =0,5 \\ =0,6 \\ =0,7 \end{array} \right.$	0,2712	0,4408	0,4112
2		0,3609	0,4372	0,4058
3		0,4519	0,4355	0,4033
4		0,5439	0,4351	0,4027
5		0,6366	0,4359	0,4035
6	h_2^2 $\left\{ \begin{array}{l} =0,6 \\ =0,7 \\ =0,8 \\ =0,9 \\ =1,0 \end{array} \right.$	0,1849	0,6174	0,2824
7		0,1863	0,7900	0,1508
8		0,1877	0,9642	0,0133
9		0,1893	1,1396	-0,1252
10		0,1909	1,3162	-0,2720
11	h_3^2 $\left\{ \begin{array}{l} =0,6 \\ =0,7 \\ =0,8 \\ =0,9 \\ =1,0 \end{array} \right.$	0,1849	0,3702	0,6340
12		0,1862	0,2921	0,8458
13		0,1876	0,2131	1,0566
14		0,1890	0,1333	1,2665
15		0,1904	0,0529	1,4757
16	s_{P_1} $\left\{ \begin{array}{l} =7 \\ =8 \\ =9 \\ =10 \\ =11 \end{array} \right.$	0,1853	0,4386	0,4079
17		0,1865	0,4300	0,3951
18		0,1874	0,4215	0,3822
19		0,1882	0,4129	0,3693
20		0,1888	0,4043	0,3565
21	s_{P_2} $\left\{ \begin{array}{l} =4 \\ =5 \\ =6 \\ =7 \\ =8 \end{array} \right.$	0,1814	0,4602	0,4204
22		0,1792	0,4680	0,4200
23		0,1770	0,4732	0,4196
24		0,1747	0,4769	0,4192
25		0,1725	0,4797	0,4188
26	s_{P_3} $\left\{ \begin{array}{l} =3 \\ =4 \\ =5 \\ =6 \\ =7 \end{array} \right.$	0,1814	0,4469	0,4469
27		0,1792	0,4467	0,4600
28		0,1770	0,4464	0,4678
29		0,1747	0,4462	0,4731
30		0,1735	0,4459	0,4768
31	a_1 $\left\{ \begin{array}{l} =2 \\ =3 \\ =4 \\ =5 \\ =6 \end{array} \right.$	0,3674	0,3944	0,4547
32		0,5622	0,3429	0,4327
33		0,7571	0,2914	0,4106
34		0,9519	0,2400	0,3886
35		1,1468	0,1885	0,3565
36	a_2 $\left\{ \begin{array}{l} =2 \\ =3 \\ =4 \\ =5 \\ =6 \end{array} \right.$	0,1658	0,9451	0,4765
37		0,1591	1,44443	0,4761
38		0,1524	1,9435	0,4758
39		0,1457	2,4427	0,4755
40		0,1390	2,9419	0,4751
41	a_3 $\left\{ \begin{array}{l} =2 \\ =3 \\ =4 \\ =5 \\ =6 \end{array} \right.$	0,1569	0,4440	0,9760
42		0,1412	0,4422	0,4752
43		0,1256	0,4404	1,9744
44		0,1100	0,4385	2,4737
45		0,0943	0,4367	2,9729
46	r_{P_1} $\left\{ \begin{array}{l} =-0,2 \\ =-0,3 \\ =-0,4 \\ =-0,5 \\ =-0,6 \\ =-0,7 \\ =-0,8 \\ =-0,9 \\ =-1,0 \end{array} \right.$	0,2119	0,5336	0,3385
47		0,2528	0,6536	0,2248
48		0,3160	0,8345	0,0538
49		0,4260	1,1422	-0,2365
50		0,6555	1,7881	-0,8456
51		1,4601	4,0329	-2,9613
52		-6,0194	-16,8065	16,6763
53		-0,9750	-2,7479	3,4280
54		-0,5575	-1,5318	2,2536

(Продолжение)

Номер индекса	Значение варьируемого параметра	b_1	b_2	b_3	
55	r_{P_2}	$\left\{ \begin{array}{l} = -0,2 \\ = -0,3 \\ = -0,4 \\ = -0,5 \\ = -0,6 \\ = -0,7 \\ = -0,8 \\ = -0,9 \\ = -1,0 \end{array} \right.$	0,2032	0,3937	0,5438
56		0,2340	0,3246	0,7050	
57		0,2838	0,2253	0,9393	
58		0,3718	0,0611	0,3289	
59		0,5607	-0,2780	2,1363	
60		1,2240	-1,4464	-20,8973	
61		-4,9569	9,3675	-3,4700	
62		-0,7902	2,0680	-3,4700	
63		0,4222	1,4191	-1,9214	
64	r_{P_3}	$\left\{ \begin{array}{l} = 0,6 \\ = 0,5 \\ = 0,4 \\ = 0,3 \\ = -0,2 \\ = -0,1 \\ = 0 \\ = -0,1 \\ = -0,2 \end{array} \right.$	0,1860	0,4494	0,4866
65		0,1886	0,4630	0,5446	
66		0,1916	0,4846	0,6020	
67		0,1951	0,5133	0,6628	
68		0,1991	0,5493	0,7302	
69		0,2039	0,5938	0,8074	
70		0,2097	0,6488	0,8982	
71		0,2168	0,7174	1,0079	
72		0,2257	0,8046	1,1443	
73	r_{G_1}	$\left\{ \begin{array}{l} = -0,3 \\ = -0,4 \\ = -0,5 \\ = -0,6 \\ = -0,7 \end{array} \right.$	0,1658	0,3211	0,5479
74		0,1479	0,1950	0,6749	
75		0,1300	0,0689	0,8020	
76		0,1122	-0,0573	0,9290	
77		0,0933	-0,1834	1,0561	
78	r_{G_2}	$\left\{ \begin{array}{l} = -0,3 \\ = -0,4 \\ = -0,5 \\ = -0,6 \\ = -0,7 \end{array} \right.$	0,1711	0,5325	0,2326
79		0,1586	0,6179	0,0443	
80		0,1460	0,7032	-0,1439	
81		0,1335	0,7885	-0,3321	
82		0,1209	0,8739	-0,5203	
83	r_{G_3}	$\left\{ \begin{array}{l} = 0,6 \\ = 0,5 \\ = 0,4 \\ = 0,3 \\ = 0,2 \end{array} \right.$	0,1812	0,4502	0,3419
84		0,1787	0,4532	0,2631	
85		0,1762	0,4561	0,1842	
86		0,1738	0,4591	0,1053	
87		0,1713	0,4621	0,0265	

и b_3 больше влияли изменения r_{G_1} и r_{G_2} . Изменчивость r_{G_3} практически не отразилась на значениях b_i . Варьирование r_{G_i} меньше, чем изменение r_{P_i} , отражается на b_i .

Из сказанного можно сделать **вывод**, что на b_i в имитированных СИ прежде всего влияют изменения в значениях h_i^2 и r_{P_i} , в то время как варьирование s_{P_i} , a_i и r_{G_i} меньше отражается на показателях b_i . Так как в конкретных популяциях h^2 и r_P определяются с достаточной точностью, объективные СИ можно вычислить для них при отборе животных по нескольким полигенным признакам.

ЛИТЕРАТУРА

Басовский Н. З., Попов В. П., Рудаков А. Н., Завертяев Б. П. Методические рекомендации по использованию селекционных индексов в племенной работе и анализу селекционно-генетических параметров признаков с альтернативной изменчивостью. Л., 1976.

- Попов В. П., Басовский Н. З. Использование множественной регрессии для расчета селекционного индекса. — Мат. III конф. молодых ученых по генетике и разведению с.-х. животных. Л., 1973, 68—70.
- Тейнберг Р. Р. Теоретические основы определения генетических параметров популяций и селекционных индексов и их использование при отборе молочного скота в Эстонской ССР. — Дис. докт. с/х н. Тарту, 1974.
- Becker, W. A. Manual of procedures in quantitative genetics. Pullmann, Washington, 1967.
- Chesnaïs, J. Estimation de la valeur génétique des reproducteurs par la méthode de Henderson. — Ann. Génét. Sel. Anim., 1977, 9, 33—42.
- Cunningham, E. P. Animal breeding theory. Internordic licenciat course in quantitative genetics. Vollebekk, Oslo, 1969.
- Cunningham, E. P. Multi-stage index selection. — Theor. Appl. Genetics, 1975, 46, 55—61.
- Cunningham, E. P., Moen, R. A., Gjedrem, T. Restriction of selection indexes. — Biometrics, 1970, 26, 67—74.
- Eisen, E. J. Antagonistic selection index results with mice. — Proc. Intern. Conf. Quant. Genet., Iowa, Ames, 1977, 117—139.
- Elsen, J. M. Pondérations économiques dans le cas des populations de race mixte. — Ann. Génét. Sel. Anim., 1977, 9, 73—85.
- Elston, R. C. A weight-free index for the purpose of ranking or selection with respect to several traits at a time. — Biometrics, 1963, 19, 85—97.
- Enderlein, G. Die Bedeutung von Wertindizes für die Selektion. — Biom. Z., 1964, 6, 217—245.
- Fisher, R. A. The use of multiple measurements in taxonomic problems. — Ann. Eugen., 1936, 7, 179—188.
- Gjedrem, T. Selection indexes compared with single trait selection. I. The efficiency of including correlated traits. — Acta Agric. Scand., 1967, 17, 263—268.
- Gjedrem, T. Selection indexes compared with single trait selection. III. Relative weight on three traits when two of them are correlated. — Acta Agric. Scand., 1968, 18, 145—147.
- Gjedrem, T. A study on the definition of the aggregate genotype in a selection index. — Acta Agric. Scand., 1972, 22, 11—16.
- Glodek, P. Indexselektion bei Schweinen. I. Theoretische Grundlagen für die Aufstellung von Selektionsindizes. — Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1971, 88, 108—117.
- Gravert, H. O. Unternehmenforschung in der Tierzucht? — Züchtungskunde, 1963, 35, 337—352.
- Harris, D. L. A Monte Carlo study of the influence of errors of parameter estimation upon index selection. — Biometrics, 1961, 17, 501—502.
- Harris, D. L. The influence of errors of parameter estimation upon index selection. — Rep. 128, Stat. Lab. Iowa State Univ., "Stat. Genet. and Plant Breeding", NAS — NRS, 982, 1963, 491—500.
- Harris, G. L. Expected and predicted progress from index selection involving estimates of population parameters. — Biometrics, 1964, 20, 46—72.
- Harris, D. L. Breeding for efficiency in livestock production: defining the economic objectives. — J. Anim. Sci., 1970, 30, 860—865.
- Harris, D. L. Response to selection as influenced by intensity, accuracy and population size. — XIV Intern. Congr. Genet., Abstr., Part II, Moscow, 1978, 9.
- Hazel, L. N. Principles of a selection index which involves several characters and utilizes information concerning relatives. — Dissertation, Iowa State Coll., Ames, 1941.
- Heidhues, T. Relative accuracy of selection indices based on estimated genotypic and phenotypic parameters. — Biometrics, 1961, 17, 502—503.
- Le Roy, H. L. Statistische Methoden der Populationsgenetik. Ein Grundriß für Genetiker, Agronomen und Biomathematiker. Basel und Stuttgart, 1960.
- Lush, J. L. Selection indexes for dairy cattle. — Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1961, 75, 247—261.
- McMillan, J., Friars, G. W., Quinton, M. The effect of simultaneous selection on the genetic correlation. — Proc. 13th Intern. Congr. Genet., Genetics, 1973, 74, 169.
- Rouvier, R. Mise à point sur le modèle classique d'estimation de la valeur génétique. — Ann. Génét. Sel. Anim., 1977, 9, 17—26.
- Rønningen, K. Studies on selection in animal breeding. V. Bias in the estimates of the genetic correlation due to selection according to an unrestricted selection index. — Acta Agric. Scand., 1970a, 20, 143—162.
- Rønningen, K. Studies on selection in animal breeding. VI. Bias in the estimates of the genetic correlation due to selection according to a restricted selection index. — Acta Agric. Scand., 1970b, 20, 163—173.

- Rønningen, K. Selection index for quadratic and cubic models of the aggregate genotype. — *Meld. Norg. Landbrukshøgsk.*, 1971, **50**, 1—30.
- Schlote, W. Choix et pondération économique des caractères en sélection animale. — *Ann. Génét. Sel. Anim.*, 1977, **9**, 63—72.
- Simon, D. L. Erstellung und Einsatz einer simulierten Rinderpopulation als Instrument der Tierzüchtungslehre. I. Methodik, Programme und Auswertungsverfahren. — *Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol.*, 1969, **86**, 101—126.
- Simon, D. L. Erstellung und Einsatz einer simulierten Rinderpopulation als Instrument der Tierzüchtungslehre. II. Ablauf und Ergebnisse eines Tierzüchtpraktikums. — *Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol.*, 1970, **86**, 293—315.
- Simon, D. L. Erstellung und Einsatz einer simulierten Rinderpopulation als Instrument der Tierzüchtungslehre. III. Ergebnisse im Hinblick auf die praktische Rinderzucht. — *Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol.*, 1970, **87**, 42—55.
- Smith, H. F. A discriminant function for plant selection. — *Ann. Eugen.*, 1936, **3**, 240—250.
- Syrstad, O. Studies on dairy herd records. IV. Estimates of phenotypic and genetic parameters. — *Acta Agric. Scand.*, 1966, **16**, 79—96.
- Syrstad, O. Studies on dairy herd records. V. Direct and correlated response to selection. — *Acta Agric. Scand.*, 1968, **18**, 87—90.
- Vandepitte, W. M., Hazel, L. N. The effect of errors in the economic weights on the accuracy of selection indexes. — *Ann. Genet. Sel. Anim.*, 1977, **9**, 87—103.
- Williams, J. S. Some statistical properties of a genetic selection index. — *Biometrika*, 1962, **49**, 325—337.
- Williams, J. S. Index selection and estimation from a single sample. — *Biometrika*, 1963, **50**, 195—199.
- Wilton, J. W., Evans, D. A., Van Vleck, L. D. Selection indices for quadratic models of total merit. — *Biometrics*, 1968, **24**, 937—949.
- Wilton, J. W., Van Vleck, L. D. Linear and quadratic indices for selection of dairy cattle for economic merit. — *J. Dairy Sci.*, 1968, **51**, 959.
- Wilton, J. W., Van Vleck, L. D. Sire evaluation for economic merit. — *J. Dairy Sci.*, 1969, **52**, 235—239.
- Wright, S. Systems of mating. — *Genetics*, 1921a, **6**, 111—178.
- Wright, S. Correlation and Causation. — *J. Agric. Res.*, 1921b, **20**, 557—585.
- Wright, S. The methods of path coefficients. — *Ann. Math. Stat.*, 1934, **5**, 161—215.
- Wright, S. Evolution and the genetics of populations. Vol. I. Genetic and biometric foundations. Chicago—London, 1968.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
28/IV 1980

Rein TEINBERG, Vello KASK

SELEKTSIOONIINDEKSID JA NENDE OPTIMEERIMINE TEOREETILISTE MUDELITE ABIL

Artikkel käsitleb selektsiooniindeksite (SI) rakendamist loomade valikul mitme kvantitatiivse tunnuse järgi ja selle arvutamise teooriat. SI modelleerimise katsed elektronarvutil (valik kolme tunnuse järgi, varieeruvad lähteparametrid) näitavad, et indeksi csaregressioonikordajaid muutsid kõige enam päritavuskoeffitsientide ja fenotüübiliste korrelatsioonikordajate hälbed, seevastu valikutunnuste suhteliste ökonoomiliste väärtuste ja fenotüübiliste standardhälvete muutmine ei mõjutanud indeksi kuigi oluliselt.

Rein TEINBERG, Vello KASK

SELECTION INDEXES AND THEIR OPTIMIZATION WITH THEORETICAL MODELS

Some viewpoints of theory of linear selection indexes (SI) are considered in connection with selection for several quantitative characters. The programme was composed for generating SI on electronic computer. Theoretical calculations were made with varying initial parameters for determining indexes by selection for three traits simultaneously. The modelling of SI demonstrated that the variation of coefficients of heritability and phenotypic correlations between characters most of all influenced the values of partial regression coefficients (b_i) of selection indexes. The variation of relative economic values and phenotypic standard deviations had no significant influence upon the SI.