

ВЛИЯНИЕ ГЕНОМНЫХ ДАННЫХ НА НАДЕЖНОСТЬ ОЦЕНОК ПЛЕМЕННОЙ ЦЕННОСТИ БЫКОВ-ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ МОЛОЧНОГО НАПРАВЛЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ

Р. В. БЕРЕЗОВИК, Н. М. ХРАМЧЕНКО, И. Н. КОРОНЕЦ, Е. Р. МАКАРО, И. В. ЛОЩИННИН

Белорусское государственное объединение по племенному животноводству «Белплемживобъединение»,
г. Минск, Республика Беларусь, 220108, e-mail: nick_1979@bk.ru

(Поступила в редакцию 04.01.2023)

Исследование направлено на изучение уровня надежности оценки племенной ценности по признакам молочной продуктивности быков производителей крупного рогатого скота молочного направления продуктивности, рассчитанных на основе двух методов: традиционного (BLUP AM) и одноэтапного геномного (ssGBLUP AM).

Научная новизна заключается в использовании молекулярно-генетических маркеров, полученных на основе высокопроизводительного сканирования SNP-биочипов для прогноза племенной ценности молодых животных отечественной селекции (не имеющих продуктивных дочерей) и повышения надежности значений племенной ценности у животных (имеющих данные о продуктивности дочерей), и направлено на разработку отечественной системы геномной селекции в молочном скотоводстве.

Полученные результаты свидетельствуют о целесообразности использования геномных данных и метода ssGBLUP для увеличения надежности оценки племенной ценности племенных быков, имеющих данные о продуктивных дочерях. Увеличение надежности оценки племенной ценности признаков молочной продуктивности составило от 0,1 до 15 % в зависимости от количества дочерей, участвующих в оценке методом BLUP AM.

Впервые в Республике Беларусь проведен расчет геномной племенной ценности животных на отечественной референтной популяции. Не смотря на относительно не большое количество быков-производителей референтной популяции (2017 голов), получена надежность геномной оценки племенной ценности признаков молочной продуктивности в пределах 23–53 %, увеличение надежности геномной оценки может быть достигнуто за счет увеличения численности генотипированных быков референтной популяции.

Ключевые слова. Крупный рогатый скот, молекулярно-генетические маркеры, надежность, геномный прогноз.

The study is aimed at studying the level of reliability of the assessment of breeding value on the basis of milk productivity of bulls of dairy cattle producers, calculated on the basis of two methods: traditional (BLUP AM) and one-stage genomic (ssGBLUP AM).

The scientific novelty lies in the use of molecular genetic markers obtained on the basis of high-performance scanning of SNP biochips to predict the breeding value of young animals of domestic selection (having no productive daughters) and to increase the reliability of breeding values in animals (having data on the productivity of daughters), and aims to for the development of a domestic system of genomic selection in dairy cattle breeding.

The obtained results indicate the expediency of using genomic data and the ssGBLUP method to increase the reliability of the assessment of the breeding value of breeding bulls with data on productive daughters. The increase in the reliability of assessing the breeding value of milk production traits ranged from 0.1 to 15 %, depending on the number of daughters participating in the assessment using the BLUP AM method.

For the first time in the Republic of Belarus, the calculation of the genomic breeding value of animals on the domestic reference population was carried out. Despite the relatively small number of sires in the reference population (2017 heads), the reliability of the genomic assessment of the breeding value of dairy productivity traits was obtained within 23–53 %, an increase in the reliability of the genomic assessment can be achieved by increasing the number of genotyped bulls in the reference population.

Key words: cattle, molecular genetic markers, reliability, genomic prediction.

Введение

Селекция в молочном скотоводстве направлена на улучшение животных путем изменения их генетических особенностей, связанных с хозяйственно полезными признаками. Улучшения можно достичь благодаря тому факту, что признаки родителей в-той или иной степени передаются потомству. Это обусловлено тем, что 50 % ДНК, определяющих наследуемую способность, передается от родителя потомку. В скотоводстве потенциальных родителей отбирают по желательным (селекционируемым) признакам, и лучшие из них используются в качестве родителей следующего поколения. Таким образом, следующее поколение будет генетически улучшено по селекционируемым признакам [1].

Процесс улучшения животных должен иметь долгосрочную перспективу и определяться мероприятиями, описанными в программе разведения, которая разрабатывается для конкретной популяции животных.

Программа разведения обычно включает следующие мероприятия:

- 1) определение производственной системы (спрос на продукцию, наличие кормовой, ветеринарной и технологической базы, выбор пород и т. д.);
- 2) определение целей разведения (селекционируемые хозяйственно полезные признаки);
- 3) сбор информации (базы данных) фенотипов, родословных, генотипов;

- 4) определение критериев селекции (племенная (генетическая) ценность);
- 5) отбор и подбор животных для получения следующего поколения (формирование групп родителей);
- 6) структуру для распространение генетически лучших животных в популяции;
- 7) оценка и анализ полученных результатов.

Затем цикл разведения повторяется, начиная с критического анализа изменений в производственной системе, например – изменились ли требования рынка, ожидается ли улучшение или ухудшение кормовой базы, будут ли введены (отменены) квоты и др. [1, 2].

Каждое из описанных мероприятий, входящих в программу разведения имеет большой научно-исследовательский потенциал совершенствования. В данной статье мы остановимся на совершенствовании определения критериев селекции для отбора животных в группу родителей, другими словами – методик (процедур) определения племенной (генетической) ценности в молочном скотоводстве.

Оценка племенной (генетической) ценности является самым сложным и важным этапом в селекции животных, так как по результатам расчетов делается отбор животных в группу родителей и не точные, основанные на недостаточно обоснованных методиках, выводы могут привести к снижению продуктивности животных в следующем поколении и как следствие к снижению экономической эффективности производства.

На начальных этапах развития селекции в молочном скотоводстве племенную (генетическую) ценность оценивали по фенотипическим показателям молочной продуктивности. Быков-производителей молочных пород оценивали по продуктивности матерей и средней продуктивности потомства, коров по собственной продуктивности. Данная оценка сохранилась при оценке маточного стада республики, в том числе быкопроизводящих коров. Нередко удой матери до сих пор является критерием выбора лучшего производителя.

С внедрением искусственного осеменения и широким распространением быков-производителей по стадам, странам, континентам, возникла необходимость в корректировке племенной ценности на межстадные различия. Для этого в 1950-х годах в Англии (Robertson и Rendel, 1950, 1954) разработали метод оценки быков-производителей по сравнению дочерей быка со сверстницами, позволивший снизить влияние места получения данных на племенную ценность производителя. В СССР этот метод, стал официальным благодаря энтузиазму профессора Н. З. Басовского в 1979 году [3]. Данный метод с незначительной модификацией используется в республике до настоящего времени.

В развитых странах на смену методу оценки дочери-сверстницы пришел разработанный в 1970-х годах (Henderson, 1973) метод лучшего линейного несмещенного прогноза (BLUP), который по настоящее время считается наиболее теоретически обоснованным методом позволяющим с минимальной ошибкой оценить племенные (генетические) качества оцениваемых животных. Данная методология прошла целый ряд усовершенствований от модели «отцов» BLUP SM, к модели «животного» BLUP AM и в настоящее время является традиционным методом оценки племенной (генетической) ценности сельскохозяйственных животных в большинстве стран мира [4–8].

В настоящее время специалистами Белплемяживобъединения разработаны и внедряются методики оценки признаков племенной (генетической) ценности крупного рогатого скота методом BLUP AM, которые закреплены положениями закона «О племенном деле в животноводстве» и решениями ЕЭК. Полномасштабный переход, включающий совершенствование программного обеспечения государственной информационной системы в области молочного скотоводства, на новую систему оценки, основанную на методологии BLUP, будет осуществлен в течение 2023 года.

Но эти работы являются первым шагом в преодолении сложившегося отставания в методологиях определения племенной (генетической) ценности, так как за последние десятилетия были разработаны более эффективные методы оценки племенной (генетической) ценности животных, основанные на применении молекулярно-генетических маркеров. Использование молекулярно-генетических маркеров в сочетании с оценкой племенной (генетической) ценности методом BLUP позволяет повысить надежность оценки молодых животных, сократить интервал генерации (за счет ранней оценки) и оценку признаков, которые трудно измерить [9, 10, 11, 19].

Таким образом, использование молекулярно-генетических маркеров позволило преодолеть недостатки традиционного метода селекции (BLUP), при этом повысить надежность, снизить затраты и сократить время получения племенной (генетической) ценности молодых животных.

Более того определение молекулярно-генетических маркеров на основе высокопроизводительного сканирования SNP-биочипов высокой плотности, позволяет определить носителей наследственных заболеваний и маркеров связанных с продуктивностью, проводить подтверждение происхождения, оценку инбридинга животного, а также множество популяционных исследований, таких как метод главных компонентов (Principal Component Analysis (PCA)) и полногеномный поиск взаимосвязей с продуктивностью (Genome-Wide Association Studies (GWAS) др.

В Республике Беларусь в настоящее время, при поддержке Министерства сельского хозяйства и продовольствия, в отраслевой лаборатории ДНК-тестирования генотипировано 2785 быков-производителей на чипах высокой плотности Illumina BovineSNP50_v3. В Белплемживобъединении создана генетическая база этих животных, проводятся исследования, направленные на разработку методик геномной оценки племенной (генетической) ценности и широкого использования генетической информации для интенсификации селекционного процесса в стране.

Ввиду достаточно большого отставания в использовании методических подходов к оценке племенной (генетической) ценности племенных животных перед селекционерами и научными сотрудниками стоит задача осуществить переход на методологию BLUP с одновременным использованием геномных данных. Этому способствует то, что за последние десятилетия на основе научного опыта и практического использования методологии геномной оценки совершенствовались (Marker Assisted Selection (MAS), Direct Genomic Best Linear Unbiased Predictions (DGBLUP), Single Step Genomic Best Linear Unbiased Predictions (ssGBLUP) [12, 13], в настоящее время мы можем использовать современные методы, лишенные первоначальных недостатков, реализованные в программном обеспечении.

В настоящее время геномная племенная (генетической) ценность используется для определения критериев отбора многих видов сельскохозяйственных животных. Meuwissen и др. [14] первыми предложили объединить традиционные методы определения племенной (генетической) ценности с геномными данными, чтобы повысить точность оценок. Legarra A. и др. [15] и Christensen O. F. Lund M. S. [16] нашли возможность интегрировать информацию матрицы аддитивных взаимосвязей (родства) (A) и матрицы молекулярно-генетических маркеров SNP (G) в комбинированную матрицу (H) и разработали метод одноэтапного (Single Step) геномного BLUP (ssGBLUP). Матрица H это обычная матрица родственных связей модифицированная путем включения геномных данных [17]. Таким образом, метод ssGBLUP объединяет всю доступную фенотипическую, родословную и геномную информацию, в одной процедуре расчета значений геномной племенной ценности для генотипированных и негенотипированных животных с помощью комбинированной матрицы H, это позволяет использовать всю доступную информацию в программах генетического улучшения разных видов сельскохозяйственных животных [9, 13,18, 20].

Данное исследование направлено на изучение надежности племенной (генетической) ценности селекционируемых признаков молочной продуктивности крупного рогатого молочного направления продуктивности, рассчитанной на основе использования двух методов: традиционная BLUP AM с однопризнаковой моделью животного (BLUP), одноэтапная геномная BLUP с однопризнаковой моделью животного (ssGBLUP). Конечной целью исследований проводимых в Белплемживобъединении является разработка отечественной системы геномной селекции в молочном скотоводстве.

Основная часть

В исследованиях использованы данные высокопроизводительного сканирования (генотипирования) SNP-биочипов Illumina BovineSNP50_v3 2725 быков-производителей (call rate 95 % и выше), из которых 2017 голов имели фенотипические записи молочной продуктивности дочерей (удой, кг; содержание жира, кг; содержание белка, кг), 708 быков-производителей имели только данные молекулярно-генетических маркеров SNP.

Из государственной информационной системы в области племенного молочного скотоводства сформирована база данных дочерей генотипированных быков-производителей, удовлетворяющих следующим условиям:

- 1) для оценки использовались данные о коровах по первой лактации за последние 11 лет,
- 2) из хозяйств с уровнем продуктивности животных не меньше 3000 кг.
- 3) в оценке использовалась информация за 305 дней или за укороченную (не менее 240 дней) первую лактацию при условии, что возраст первого отела не менее 20 и не более 40 месяцев.
- 4) из оценки исключаются следующие животные:
 - a. отелившиеся в последнем году оценки и без запуска;
 - b. с удоем за 305 дней первой лактации меньше 1000 кг молока;

- c. со стороны матери встречаются мясные породы;
- d. у которых отсутствует регистрационный номер.

Сформированная по данным зоотехнического учета, база данных дочерей составила 719417 голов с продуктивностью и происхождением, количество дочерей быков-производителей находилось в пределах от 1 до 9864 голов. На данном массиве произведен расчет племенной (генетической) ценности методами:

BLUP AM [4]

$$\begin{bmatrix} X'X & XZ \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ u \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

ssGBLUP [21]

$$\begin{bmatrix} X'X & XZ \\ Z'X & Z'Z + H^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ u \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix}$$

по следующей биометрической модели

$$Y_{ikm} = HYS c_i + AGE_k + a_m + e_{ikm},$$

где: Y_{ikm} – фенотипические измерения признаков молочной продуктивности; $HYS c_i$ – фиксированный эффект хозяйства×года×сезона отела; AGE_k – регрессия на возраст отела; a_m – рандомизированный аддитивный генетический эффект животного; e_{ikm} – рандомизированный случайный эффект.

Коэффициенты наследуемости составили: удой – 0,195; содержание жира – 0,208; содержание белка – 0,188.

Надежность оценки племенной генетической ценности рассчитывали по формуле [4]:

$$REL = 1 - \frac{PEV_i}{\sigma_a^2}$$

где: REL – надежность оценки племенной ценности; PEV_i – прогнозируемая дисперсия ошибок; σ_a^2 – аддитивная генетическая дисперсия.

Для сравнения уровня надежности племенной (генетической) ценности, рассчитанной исследуемыми методами, быки-производители, имеющие оценённых дочерей (2017 годов), были разделены на шесть классов в зависимости от надежности полученной при расчете методом BLUP AM: более 91 % (466 голов); 90–81 % (361 голова); 80–71 % (537 голов); 70–61 % (330 голов); 60–51 % (138 голов); менее 50 % (185 голов).

Преобразование, контроль качества данных высокопроизводительного сканирования SNP-биочипов и расчет взаимосвязи осуществлен разработанными специалистами Белплемяживобъединения программными средствами на языке программирования Python. Для расчета дисперсий и племенной генетической ценности использовалось программное обеспечение RENUMF90, AIREMLF90, BLUPF90 [22].

Корреляционный анализ взаимосвязи племенной (генетической) ценности признаков молочной продуктивности быков производителей представлен в табл. 1.

Таблица 1. Взаимосвязь величин племенной ценности, рассчитанных BLUP и ssGBLUP в зависимости от надежности оценок

Оцениваемые признаки	Надежность (REL)					
	91 и более	90-81	80-71	70-61	60-51	50 и менее
Удой, кг	1,00	0,99	0,98	0,96	0,89	0,69
Жир, кг	1,00	0,99	0,98	0,95	0,91	0,65
Белок, кг	1,00	0,99	0,98	0,95	0,91	0,69

Установлено, что взаимосвязь значений племенной (генетической) ценности по всем оцениваемым признакам, рассчитанным методами BLUP и ssGBLUP, была на очень высоком уровне (1,00–0,89), и незначительно снижалась по мере уменьшения значений надежности оценок. Наименьшие показатели взаимосвязи 0,65–0,69, средней степени, отмечены в группе быков с надежностью оценки 50 % и менее. Снижение взаимосвязи по мере уменьшения точности значений, рассчитанных методом BLUP связано с увеличением вклада SNP-маркеров в величины племенной (генетической) ценности ssGBLUP и, как следствие, перераспределением рангов быков-производителей.

На рис. 1 представлено количественное распределение оценённого поголовья быков-производителей в зависимости от средней величины надежности оценки племенной (генетической)

ценности по селекционируемым признакам молочной продуктивности. Корреляция значений надежности оценки племенной ценности по признакам молочной продуктивности была близкой к единице (1,00–0,99), поэтому для большей информативности мы использовали усредненные показатели.

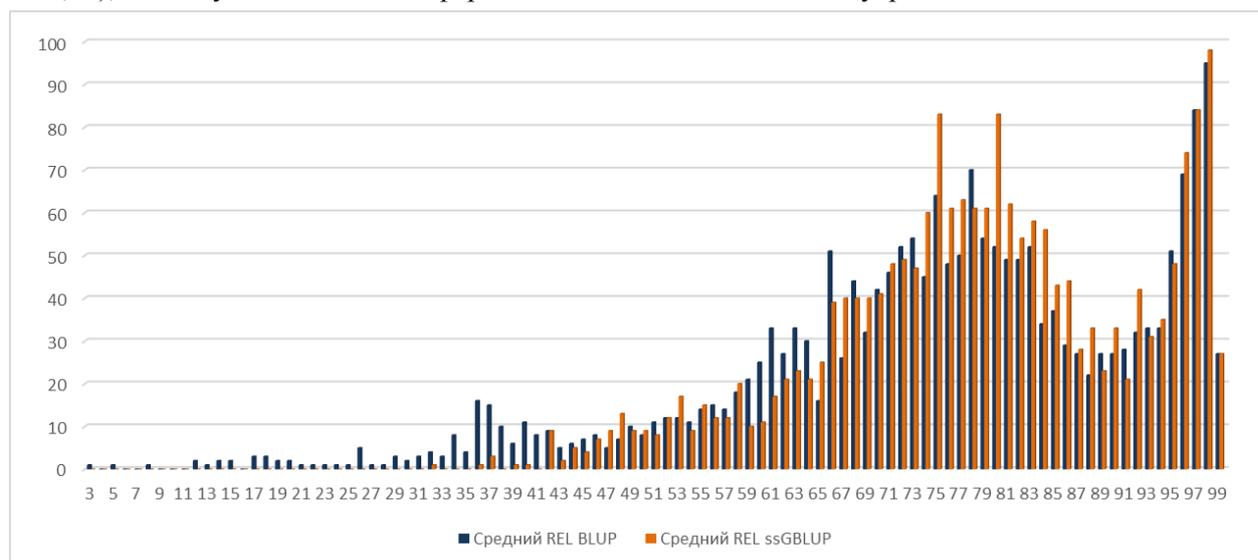


Рис. 1. Распределение быков-производителей по точности оценки племенной ценности, рассчитанной разными методами

Количество быков, получивших надежность оценки до 67 %, было значительно выше при оценке методом BLUP, количество быков с надежностью 68–93 % было выше при оценке ssGBLUP, надежность оценки более 94 % имели относительно равное количество быков-производителей.

Установлено увеличение изменчивости показателей надежности по мере снижения ее величин у быков оценённых двумя методами (табл. 2) по всем исследуемым признакам.

Таблица 2. Величина стандартного отклонения надежности оценки племенной (генетической) ценности, рассчитанной разными методами

Оцениваемые признаки	Метод оценки	Надежность (REL)					
		91 и более	90-81	80-71	70-61	60-51	50 и менее
Удой, кг	BLUP	2,29	2,83	2,85	2,88	2,81	9,97
	ssGBLUP	2,20	2,59	2,42	2,59	2,43	5,69
Жир, кг	BLUP	2,27	2,83	2,86	2,84	2,92	9,85
	ssGBLUP	2,19	2,57	2,43	2,51	2,61	5,64
Белок, кг	BLUP	2,28	2,86	2,86	2,95	2,89	9,91
	ssGBLUP	2,19	2,78	2,49	2,78	2,67	5,81

При этом по всем исследуемым классам, изменчивость надежности племенной (генетической) ценности быков, рассчитанная методом ssGBLUP, была значительно ниже, разность между показателями, рассчитанными BLUP, увеличивалась по мере уменьшения надежности оценок, по всем исследуемым признакам.

Установлено, что привлечение данных молекулярно-генетических маркеров SNP к процедуре расчет племенной (генетической) ценности племенных быков, имеющих данные о продуктивности дочерей, позволило значительно увеличить надежность оценки племенной (генетической) ценности на 2,2–2,4 % в группе быков с надежностью BLUP 80–71 %; на 4,6–7,3 % в группе быков с надежностью BLUP 70–61 %; на 7,6–8,4 % в группе быков с надежностью BLUP 60–51 %; на 14,9–15,2 % в группе быков с надежностью BLUP 50 % и менее, по признакам молочной продуктивности. У быков, получивших высокую надежность оценки (81 % и более) методом BLUP, надежность ssGBLUP увеличилась незначительно до 1,6 % (рис. 2).

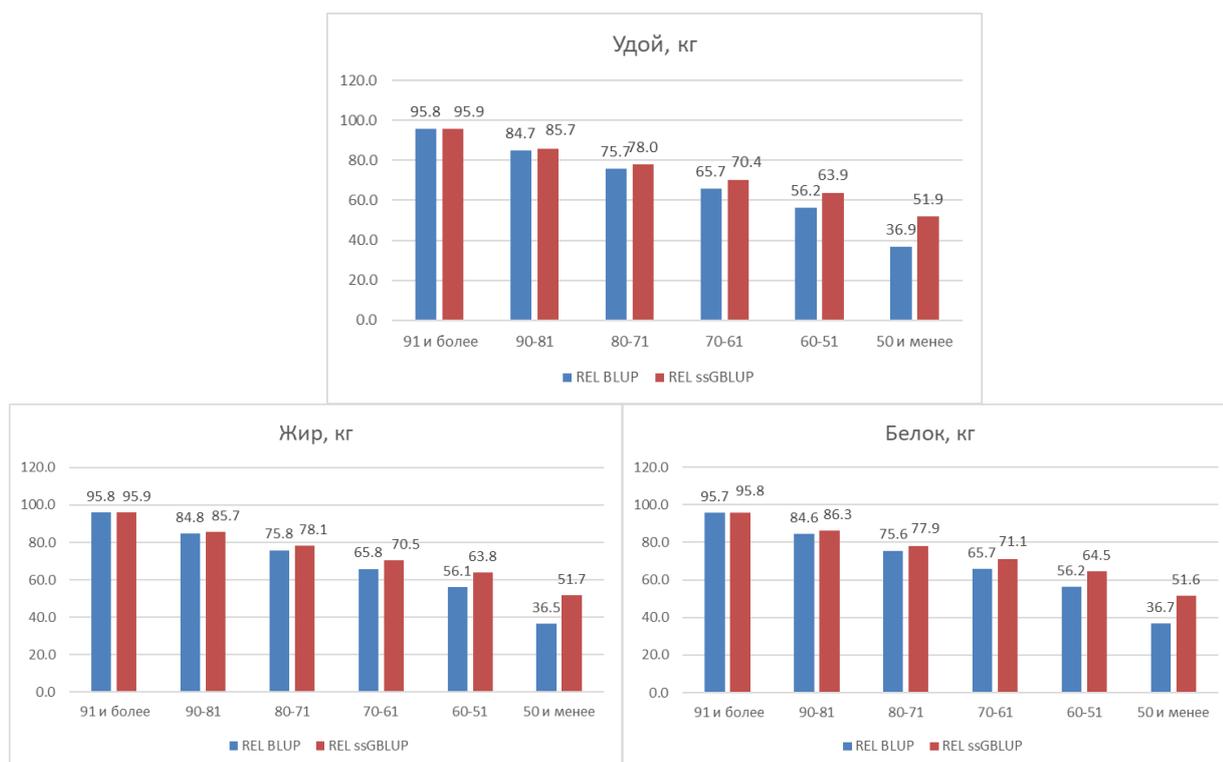


Рис. 2. Надежность оценки племенной (генетической) ценности рассчитанной BLUP и ssGBLUP

Результаты исследований подтвердили, что прогноз племенной (генетической) ценности с использованием геномных данных, полученных высокопроизводительным сканированием SNP-биочипов более точен, чем при использовании только матрицы аддитивных родственных связей методом BLUP AM, что согласуется с данными полученными зарубежными исследователями [9, 13, 18, 23, 24].

В наших исследованиях впервые в республике проведена геномная оценка племенной ценности быков-производителей, в том числе быков не имеющих данных о продуктивных дочерях. В табл. 3 приведены результаты надежности геномного прогноза этих животных.

Таблица 3. Надежность оценки (REL) племенной ценности быков-производителей, оценённых по данным молекулярно-генетических маркеров SNP (n=708)

	Удой, кг	Жир, кг	Белок, кг
Mean	40	40	40
Min	23	23	23
Max	53	53	52

Установлено, что средний уровень надежности геномного прогноза, полученного исключительно на данных молекулярно-генетических маркеров SNP, составил 40 % в диапазоне от 23 до 53 %. Данный уровень надежности не является достаточным для использования в качестве значимого критерия отбора в группу родителей, однако значительно превышает доступный для молодых животных отбор по родителям, при котором максимальная теоретическая надежность может составлять 50 % (для признаков со 100 % наследуемостью), а в реальности не превышает 30–35 %.

Закключение

Полученные результаты свидетельствуют о целесообразности использования геномных данных и метода ssGBLUP для увеличения надежности оценки племенной (генетической) ценности племенных быков, имеющих данные о продуктивных дочерях. Увеличение надежности оценки племенной (генетической) ценности признаков молочной продуктивности составило от 0,1 до 15 % в зависимости от количества дочерей, участвующих в оценке методом BLUP AM.

Впервые в Республике Беларусь проведен расчет геномной племенной (генетической) ценности животных на отечественной референтной популяции. Несмотря на относительно не большое количество быков-производителей референтной популяции (2017 голов), получена надежность геномной оценки племенной (генетической) ценности признаков молочной продуктивности в пределах 23–53 %, увеличение надежности геномной оценки может быть достигнуто за счет увеличения численности генотипированных быков референтной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Textbook animal breeding: Animal Breeding and Genetics for BSc Students. Kor Oldenbroek, Liesbeth van der Waaij. Center for Resources and Animal Breeding and Genomics Group, Wageningen University and Research Centre, 2014, 311 p.
2. Dekkers, J.C.M., Gibson, J. P., Bijma, P, and van Arendonk, J.A.M. 2005. Design and optimization of animal breeding programmes. Iowa State University. – URL: <http://www.anslab.iastate.edu/Class/AnS652X>.
3. Кузнецов, В. М. Племенная оценка животных: прошлое, настоящее, будущее / В. М. Кузнецов // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2012. – № 4. – С. 18–57.
4. Henderson, C. R. (1975) Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics* 31, 423–447.
5. Schaeffer L. R. Estimation of Variance Components in Animal Breeding. Short Course, July 19–23, Iowa State University, USA, 2004.
6. R. A. Mrode (2005) Linear models for the prediction of animal breeding values / R.A. Mrode. – 2nd ed. CABI Publishing.
7. Современные генетические методы в селекции свиней, под. ред. Н. А. Зиновьевой / Н. А. Зиновьева [и др.]. – Дубровицы, ГНУВИЖ Россельхозакадемии, 2011. – 72 с.
8. Кузнецов, В. М. Методы племенной оценки животных с введением в теорию BLUP / В. М. Кузнецов. – Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2003. – 358 с.
9. Шарко, Ф. С. Геномная оценка племенной ценности молочных коров черно-пестрой породы по совокупности признаков молочной продуктивности и признаков фертильности / Ф. С. Шарко, А. Хатиб, Е. Б. Прохорчук // *Acta Naturae*. – 2022. – Том 14. – №1 (52).
10. Chen L, Vinsky M, Li C. Accuracy of predicting genomic breeding values for carcass merit traits in Angus and Charolais beef cattle. *Anim Genet*. 2015;46: 55–59. 10.1111
11. Rolf MM, Garrick DJ, Fountain T, Ramey HR, Weaber RL, Decker JE, et al. Comparison of Bayesian models to estimate direct genomic values in multi-breed commercial beef cattle.
12. History of genetic evaluation methods in dairy cattle. [Электронный ресурс]. – 2014. Режим доступа: <https://animalbiosciences.uoguelph.ca/~lrs/piksLRS/GrosuBook.pdf>
13. Hailiang S., Jinxin Z., Qin Z., Xiangdong D. Using Different Single-step Strategies to Improve the Efficiency of Genomic Prediction on Measurement Traits in Pig. [Электронный ресурс]. – 14 января 2019 – Режим доступа: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2018.00730/full>.
14. Meuwissen T., Hayes B., Goddard M. Accelerating improvement of livestock with genomic selection. *Annu. Rev. Anim. Biosci.* 2013. ;1:221–237.
15. Legarra A., Aguilar I., Misztal I. A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *J. Dairy Sci.* 2009; 92:4656–4663
16. Christensen O. F., Lund M.S. Genomic prediction when some animals are not genotyped. *Genet. Sel. Evol.* 2010; 42:2.
17. Legarra A., Christensen O.F., Aguilar I., Misztal I. Single Step, a general approach for genomic selection. *Livest. Sci.* 2014; 166:54–65.
18. Mancisidor B., Cruz A., Gutiérrez G., Burgos A., Morón J.A., Wurzinger M., Pablo Gutiérrez J. ssGBLUP Method Improves the Accuracy of Breeding Value Prediction in Huacaya Alpaca, *Animals* 2021, 11, 3052.
19. VanRaden P.M. Efficient methods to compute genomic predictions. *J. Dairy Sci.* 2008; 91:4414–4423.
20. Huisman A. SsGBLUP – улучшенная система оценки племенных качеств свиней. [Электронный Ресурс] – 11 января 2016 – Режим доступа: <https://pigua.info/ru/post/ssgblup-ulucsenaa-sistema-ocenki-plemennyh-kacstv-svinej-ru>.
21. Misztal I., Legarra A., Aguilar I. Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *J. Dairy Sci.* 2009;92: 4648–4655.
22. Misztal I., Lourenco D., Aguilar I., Legarra A., Vitezica Z. Manual for BLUPF90 Family of Programs. University of Georgia; Athens, GA, USA: 2015.
23. Mehrban H., Hwan Lee D., Naserkheil M., Moradi M.H., Ibáñez-Escriche N. Comparison of conventional BLUP and single-step genomic BLUP evaluations for yearling weight and carcass traits in Hanwoo beef cattle using single trait and multi-trait models *Электронный журнал PLOS ONE*. Опубликовано 14.10.2019. Режим доступа <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223352>.
24. Macedo F. L., Christensen O. F., Astruc J. M., Aguilar I., Masuda Y., Legarra A. Bias and accuracy of dairy sheep evaluations using BLUP and ssGBLUP with metafounders and unknown parent groups. *Genet Sel Evol* (2020) 52:47.