

<https://doi.org/10.3176/biol.1981.4.01>

УДК 575.42.001.57+518.5

Рейн ТЕЙНБЕРГ, Ану ГРОСС

МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА НА ЭВМ

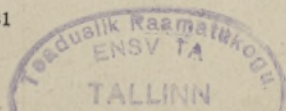
В целях оптимизации селекционной стратегии животных в последнее время часто используют моделирование селекционного процесса на ЭВМ (Madalena, Hill, 1972; Grossmann, 1973; Just, 1973; Bulmer, 1976; Felstein, 1977; Baptist, 1978; Sumpf и др., 1978; Holden, 1979; Перезкин, 1973; Животовский, Янушпольский, 1976; Степанюк, Путятин, 1979). В реальных популяциях животных изучение эффективности разных методов селекции представляется очень трудоемким и требует длительного времени, а часто бывает вообще невозможным. Поэтому, используя специальные программы для генерирования случайных цифр, на ЭВМ имитируют модельную исходную популяцию и с помощью других программ проводят отбор и генерирование последующих поколений.

Хотя с помощью моделей можно легко изучить основные тенденции динамики популяции при разных методах отбора и селекции разной интенсивности, имитировать реальную популяцию с большой точностью весьма трудно или совсем невозможно. Поэтому каждая модель является лишь приближенной, и генетические сдвиги, наблюдаемые при таком отборе, можно оценивать только в общих чертах. Тем не менее моделирование селекционного процесса способствует более глубокому пониманию природы тех изменений, которые происходят в генетической структуре популяций при отборе, и помогает составлению программ селекции для реальных популяций животных.

В принципе существуют две возможности имитации модельных популяций в зависимости от генетической природы признака.

1. Имитация модели, учитывающей действие конкретных (отдельных) локусов (генов) на признак, условно называемой генной модельной популяцией. Теоретические основы построения таких моделей впервые были описаны А. С. Фрэзером (Fraser, 1957), который при изучении модельных популяций использовал метод Монте-Карло (метод статистических испытаний).

2. Имитация модели, основывающейся на компонентах фенотипической дисперсии полимерного признака, условно называемой дисперсионной модельной популяцией. Одними из первых такую модель использовали Т. Хейдхюз и Ч. Р. Гендерсон (Heidhues, Henderson, 1961). Эта модель применяется при изучении генетических сдвигов количественных (полимерных) признаков при селекции, причем исходят из компонентов фенотипической дисперсии признаков, вычисленных по данным реальных популяций. Так как селекция домашних животных происходит в основном по полимерным признакам, изучение дисперсионных модельных популяций имеет большее практическое значение и является как бы имитацией опытов с реальной популяцией животных. Модельные опыты, проводимые на ЭВМ, позволяют выдвинуть правильные гипотезы в от-



ношении методов селекции и дают ценную информацию для планирования опытов на реальных популяциях животных. Например, Д. Л. Симон (Simon, 1969, 1970а, б) использовал имитированную модель популяции молочного скота при изучении эффективности селекции и обучении селекционной теории. К. Рэннинген (Rønningen, 1974) также провел ряд исследований по моделированию селекционного процесса сельскохозяйственных животных на ЭВМ. Исследования по моделированию селекции проводятся и в Советском Союзе (Рокицкий, 1971; Животовский, 1972а, б, 1973, 1976; Никоро, Заславский, 1973; Животовский и др., 1974; Степанюк, Путятин, 1979). Результаты обширных модельных опытов были доложены Д. Л. Харрисом на XIV Международном генетическом конгрессе в Москве (Harris, 1978). Наши исследования по моделированию селекционного процесса на ЭВМ начались в 1973 г. (Тейнберг, 1974).

Материал и методика

Имитация селекционного процесса проводилась на модельной популяции, генерированной на ЭВМ ЕС-1020. Программы были составлены для двух этапов:

- 1) для генерирования исходной популяции величиной (N) 1000 особей;
- 2) для проведения селекции до фиксации максимального генотипа.

Модельная популяция характеризовалась следующими условиями:

- все особи имели половое размножение;
- диаллельность (в каждом локусе 2 гена);
- отсутствие сцепления между генами разных локусов (полная свобода межхромосомных рекомбинаций);
- определенное число локусов (совпадает с числом хромосом) $L \in \{4, 10, 20\}$;

количество потомков у одной родительской пары $n=10$.

Действие гена на признак считалось полностью аддитивным и обозначалось 1, отсутствие влияния — 0. Каждая особь имела $2L$ гена. Одна пара хромосом считалась половыми и обозначалась у самок как 00, а у самцов 01 или 10. Генотип i -той особи (G_i) или ее генетическая (племенная) ценность определялись суммой влияния генов (1 или 0) через все локусы, при этом не учитывались гены половых хромосом

$$0 \leq G_i \leq 2L - 2.$$

При генерировании **исходной** (предселекционной) популяции исходили из двух условий равновесия:

- 1) цифры 0 и 1 по всем особям и локусам (за исключением половых хромосом) должны быть в равновесии, т. е. средний генотип популяции (G_c) должен быть около $1/2$ максимального

$$G_c \approx \frac{\sum_{i=1}^N G_i}{2N},$$

- 2) рождаемость самок и самцов должна соответствовать соотношению 1:1.

Первое условие выполняется в том случае, если при генерировании значений генов используется ряд случайных цифр $\{r_i\}$ с равномерным распределением в промежутке $[0,1]$: если $r_i > 0,5$, то гену i придается значение 1, если $r_i \leq 0,5$, то значение 0. Так генерируют значения генов для всех особей, кроме генов в половых хромосомах.

Для выполнения второго условия одной (материнской) хромосоме всегда придается значение 0, другой (отцовской) — значение случайной цифры (0 или 1) по распределению $\{r_i\}$.

В программе селекции до фиксации максимального генотипа ранжирование самок и самцов производится отдельно по их генетической ценности, и родителями следующего поколения выбирают $A\%$ лучших самцов и $B\%$ самок. Каждое новое поколение состоит из 1000 особей. Селекция и формирование нового поколения происходят до фиксации максимального генотипа

$$G_c = \frac{\sum_{i=1}^N G_i}{N} = 2L - 2.$$

В гамете родителя объединяют из каждого локуса по одному аллелю. Свободную межхромосомную рекомбинацию имитируют с помощью двойных масок (Fraser, Burnell, 1970), для образования которых пользуются рядом случайных цифр $\{r_i\}$.

Нами были использованы три разных варианта интенсивности селекции отдельно по самцам и самкам:

ВАР 1 : $A=5\%$, $B=95\%$,
 ВАР 2 : $A=10\%$, $B=90\%$,
 ВАР 3 : $A=20\%$, $B=80\%$.

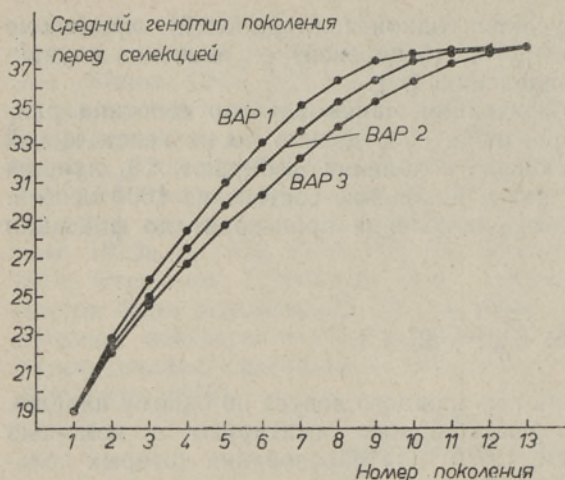
Программы для имитации селекционного процесса были составлены на алгоритмическом языке ПЛ/1 для ЭВМ ЕС-1020.

Результаты исследования и их обсуждение

По результатам изучения эффективности имитированной селекции, направленной на повышение значения признака (генетической ценности) (таблица и рисунок), выяснилось, что максимальный по племенной ценности генотип фиксируется при 4-локусной модели в 5-м (ВАР 3), 6-м (ВАР 2) или 7-м (ВАР 1) поколениях. При 10-локусной модели фиксация наблюдается в 9-м поколении, а при 20-локусной модели в 12-м (ВАР 1) или 13-м поколениях. Результаты имитации наглядно показывают, что при большем числе локусов фиксация про-

Динамика средней генетической ценности популяции при отборе (20-локусная модель) с разной интенсивностью

Поко- ление отбора	ВАР 1		ВАР 2		ВАР 3	
	До отбора	После отбора	До отбора	После отбора	До отбора	После отбора
1	19,019	19,550	19,019	20,028	19,019	20,733
2	22,697	23,288	22,254	23,158	21,987	23,434
3	25,753	26,211	24,920	25,830	24,462	25,773
4	28,377	28,949	27,431	28,280	26,669	28,016
5	30,889	31,328	29,716	30,302	28,669	29,748
6	33,037	33,711	31,711	32,392	30,344	31,537
7	34,923	35,241	33,511	34,070	32,214	33,237
8	36,348	36,553	35,092	35,585	33,794	34,687
9	37,304	37,425	36,322	36,629	35,173	35,905
10	37,682	37,757	37,232	37,471	36,202	36,820
11	37,904	37,963	37,733	37,861	37,096	37,535
12	37,980	38,000	37,906	37,985	37,718	37,923
13	—	—	38,000	38,000	37,966	38,000



Изменение среднего генотипа популяции в ходе селекции при 20-локусной модели.

исходит медленнее, чем при небольшом их количестве. При большем числе локусов более интенсивная селекция одного пола приводит быстрее к фиксации частоты аллеля, чем менее интенсивная селекция по обоим полам (рисунок).

Так как опыты с лабораторными животными реальных популяций (Robertson, 1964; Roberts, 1966; Hill, Robertson, 1966; Каск, 1970), а также с сельскохозяйственными животными (Dickerson, 1965; Legates, 1967; Festing, Nordskog, 1967; Clayton, 1972), проведенные по разным полигенным признакам, показывают, что фиксация признака происходит, как правило, через 15—25 поколений, то из этого можно сделать два вывода: во-первых, количественные признаки у животных определяются большим количеством локусов (которые часто бывают полиаллельными), чем в изученной нами модели, и, во-вторых, точная оценка и отбор животных по генетической ценности (генотипу) на основе количественных признаков невозможны.

ЛИТЕРАТУРА

- Березкин Б. Применение метода Монте-Карло при изучении вопросов селекции и инбридинга у свиней. — Сельское хозяйство за рубежом. Животноводство, 1973, 1, 24—28.
- Животовский Л. А. Машинные модели количественных признаков в генетике. Сообщение I. Влияние генетической структуры популяции на распределение признака. — Генетика, 1972а, 8, 154—159.
- Животовский Л. А. Машинные модели количественных признаков в генетике. Сообщение II. Динамика частот аллелей при различных формах отбора. — Генетика, 1972б, 8, 175—180.
- Животовский Л. А. Машинные модели количественных признаков в генетике. Сообщение III. Влияние сцепления на изменчивость признака во втором поколении. — Генетика, 1973, 9, 118—125.
- Животовский Л. А. Машинные модели количественных признаков в генетике. Сообщение V. О возможности использования генетических маркеров для ранней оценки продуктивности животных. — Генетика, 1976, 12, 147—152.
- Животовский Л. А., Янушпольский И. И. Динамика популяционно-генетических параметров и их статистических оценок при отборе по количественным признакам. Сообщение I. Аддитивная модель, один признак. — Генетика, 1976, 12, 139—146.
- Животовский Л. А., Эрнст Л. К., Янушпольский И. И. Машинные модели количественных признаков в генетике. Сообщение IV. Влияние направленного отбора и сцепления на динамику популяции и оценки показателя наследуемости. — Генетика, 1974, 10, 163—169.

- Каск В. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и экспериментально вызванной γ -облучением изменчивости. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1970, 19, 78—83.
- Никоро З. С., Заславский А. Е. Некоторые принципы планирования работы по оценке племенной ценности животных. — Генетика, 1973, 9, 121—125.
- Рокицкий П. Ф. Моделирование и генетика. — Генетика и селекция. Мат. I межресп. конф. по проблемам генетики и селекции. Вильнюс, 1971, 27—28.
- Степанюк В. В., Путьгина Л. Д. Математическая модель выбора наилучшего генотипа. — Научн. тр. Укр. с.-х. академии, 1979, 227, 91—94.
- Тейнберг Р. Р. Теоретические основы определения генетических параметров популяций и селекционных индексов и их использование при отборе молочного скота в Эстонской ССР. Дис. докт. сельскохоз. н. Тарту, 1974.
- Baptist, R. The combined effect of pseudooverdominance and migration on genetic variability in a small simulated population. — Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1978, 94, 3—4.
- Bulmer, M. G. The effect of selection on genetic variability: a simulation study. — Genet. Res., 1976, 28, 101—117.
- Clayton, G. A. Selection plateau in poultry. — Ann. Genet. Sel. Anim., 1972, 4, 561—568.
- Dickerson, G. E. Experimental evaluation of selection theory in poultry. — Proc. 11th Intern. Congr. Genet., 1965, 3, 747—759.
- Felsenstein, J. Multivariate normal genetic models with a finite number of loci. — Proc. Intern. Conf. Quant. Genetics. Iowa, Ames, 1977, 227—246.
- Festing, M. F., Nordskog, A. W. Response to selection for body weight and egg weight in chicken. — Genetics, 1967, 55, 219—231.
- Fraser, A. S. Simulation of genetics systems by automatic digital computers, I. Austral. J. Biol. Sci., 1957, 10, 484—491.
- Fraser, A., Burnell, D. Computer Models in Genetics. New York, 1970.
- Grossmann, M. Computer-assisted instruction for animal breeding. — J. Dairy Sci., 1973, 56, 1207—1212.
- Harris, D. L. Response to selection as influenced by intensity, accuracy and population size. — XIV Intern. Congr. Genet., Abstr., Part II. Moscow, 1978, 9.
- Heidhues, T., Henderson, C. R. Teaching selection principles with herd records generated by an electronic computer. — J. Anim. Sci., 1961, 20, 659—664.
- Hill, W. G., Robertson, A. The effects of linkage on limits to artificial selection. — Genet. Res., 1966, 8, 269—294.
- Holden, L. R. New properties of the two-locus partial selfing model with selection. — Genetics, 1979, 93, 217—236.
- Just, M. Simulierte Selektionsexperimente zur Überprüfung der praktischen Effizienz von linearen Selektionsindizes. — Arch. für Züchtungsforschung, 1973, 3, 31—34.
- Legates, J. E. Are there limits to genetic improvement in dairy cattle? — J. Dairy Sci., 1967, 50, 260—267.
- Madalena, F. E., Hill, W. G. Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. — Genet. Res., 1972, 20, 75—99.
- Roberts, R. C. The limits to artificial selection for body weight in the mouse. II. The genetic nature of the limits. — Genet. Res., 8, 1966, 361—375.
- Robertson, A. Computer simulation of genetic selection experiments. — Biometrics, 1964, 20, 393.
- Rønningen, K. Monte Carlo simulation of statistical-biological models which are of interest in animal breeding. — Acta Agric. Scand., 1974, 24, 135—142.
- Simon, D. L. Erstellung und Einsatz einer simulierten Rinderpopulation als Instrument der Tierzüchtungslehre. 1. 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. 2. Ablauf und Ergebnisse eines Tierzüchtpraktikums. — Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1970a, 86, 293—315.
- Simon, D. L. Erstellung und Einsatz einer simulierten Rinderpopulation als Instrument der Tierzüchtungslehre. 3. Ergebnisse im Hinblick auf die praktische Rinderzücht. — Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1970b, 87, 42—55.
- Sumpf, D., Dietl, G., Just, M. Model construction and model examination on the basis of simulated selection. — Biom. J., 1978, 20, 151—159.

Rein TEINBERG, Anu GROSS

SELEKTSIOONIPROTSESSI MODELLEERIMINE ELEKTRONARVUTIL

Elektronarvutil imiteeritud diploidsetes mudelpopulatsioonides rakendati isas- ja emasloomadel erinevat selektsiooniintensiivsust. Leiti, et 20-lookuselise mudeli korral saavutatakse valikulagi 13 põlvkonnaga, kusjuures see saabub seda hiljem, mida suurem on tunnust määravate lookuste arv.

Rein TEINBERG, Anu GROSS

MODELLING THE SELECTION PROCESS BY DIGITAL ELECTRONIC COMPUTER

In diploid model populations simulated by electronic computer, various selection intensities were applied to females and males. It was established that in the case of a 20-locus model the selection plateau was achieved by 13 generations. The fixation of the maximal genotype was accelerated by shortening the number of loci determining the character.