UWAGA: Nakładem PWN ukazały się „Metody i programy hodowli zwierząt” – polecam jako bardziej aktualne i kompletne źródło wiedzy - Autor

Genetyka cech ilościowych zwierząt w praktyce

Materiały do zajęć

Tomasz Strabel

Akademia Rolnicza im. Augusta Cieszkowskiego w Poznaniu,
Katedra Genetyki i Podstaw Hodowli Zwierząt

Ostatnia aktualizacja: **7-12-2006**

Od autora

Materiały „Genetyka cech ilościowych w praktyce” dostępne na stronie http://jay.au.poznan.pl/~strabel/dydaktyka przygotowałem z myślą o studentach, którzy poznają zagadnienia z zakresu metod hodowlanych mających najczęściej bardzo ograniczony dostęp do aktualnych źródeł z tego zakresu.

Tekst, przykłady, zadania, schematy są stale poprawiane, modyfikowane i rozbudowywane z nadzieją, że ich lepsza forma będzie bardziej czytelna i w bardziej przystępny sposób wyjaśniała, bądź, co bądź, często skomplikowane i silnie ze sobą powiązane zagadnienia.

Terminy angielskie wprowadziłem głównie po to by tym osobom, w których rozbudzi się zainteresowanie genetyką cech ilościowych, ułatwić korzystanie z angielskojęzycznych tekstów z tego zakresu.

Dziękuję koleżankom i kolegom oraz wszystkim studentom za pomoc w ulepszaniu tego opracowania. Wszelkie uwagi krytyczne proszę kierować na mój adres: strabel@jay.au.poznan.pl

1. Zmienność cech

Wstęp

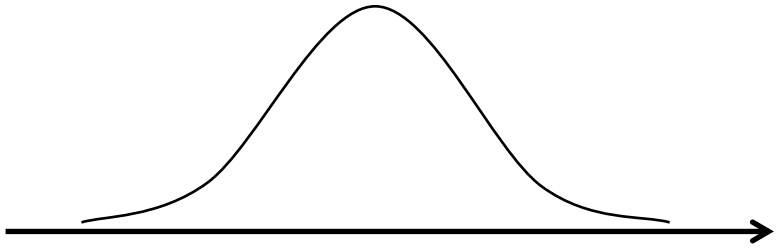
Celem, jaki przyświeca pracy nad doskonaleniem zwierząt jest osiąganie najlepszych zwierząt. Jednakże określenie *'najlepszych'* jest niezwykle mało precyzyjne. Dla hodowcy psów marzeniem może być posiadanie zwierzęcia o wzorowym eksterierze, przy czym wzorzec może być różny nawet dla hodowców psów tej samej rasy zamieszkujących różne rejony świata. Kryteria wyboru najlepszych zwierząt mogą być różne i mieć u podstaw tak odmienne czynniki jak estetyczne lub ekonomiczne. Zwykle nie ma prostych i uniwersalnych sposobów na wybór najlepszego zwierzęcia danego gatunku czy rasy.

Zwierzęta opisujemy najczęściej przez przedstawienie ich wyglądu lub użytkowości bądź jednocześnie jednego i drugiego. W każdym przypadku mówimy o **cechach**, które są obserwowalne (np. umaszczenie, kształt głowy, kształt nóg itp.) lub mierzalne (masa przy urodzeniu, liczba prosiąt w miocie, liczba zniesionych jaj itp.). W zależności od gatunku, rasy, linii czy kierunku użytkowania w kręgu zainteresowania hodowcy mogą leżeć zupełnie inne cechy, co więcej, preferencje dla każdej z nich mogą zmieniać się w czasie.

Zwierzęta na ogół różnią się pod względem cech, ale nie cechami. Wszystkie mają bowiem pewną masę w momencie urodzenia, ale oczywiście nie wszystkie taką samą. Zróżnicowanie pod względem wartości czy poziomu cechy u zwierząt określa się zróżnicowaniem fenotypowym. **Fenotyp** to nic innego jak obserwowana jakość lub mierzalna wydajność zwierzęcia pod względem określonej cechy. Zatem w określeniu *'spokojne usposobienie jest cechą charakterystyczną danej rasy*' tylko wyraz usposobienie jest faktycznie cechą, natomiast 'spokojne' jest już przykładem fenotypu – typowego dla opisywanej rasy.

Rodzaje cech

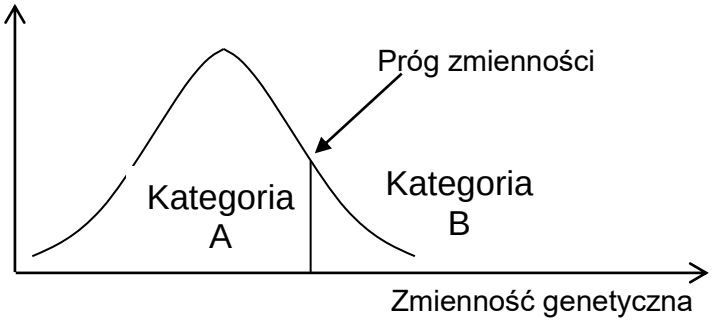
Z punktu widzenia metod doskonalenia zwierząt można wyróżnić trzy podstawowe grupy cech. Pierwszą z nich tworzą ***cechy o prostym dziedziczeniu (simply-inherited traits)***, które są zwykle uwarunkowane przez kilka genów. Do tej grupy należą tzw***. cechy jakościowe (categorical traits)*** związane z umaszczeniem, posiadaniem rogów itp. Cechą charakterystyczną tych cech jest słaba podatność na wpływy środowiskowe. Drugą grupę stanowią ***cechy ilościowe*** inaczej ***poligeniczne (polygenic traits)***, uwarunkowane przez wiele genów, na co wskazuje ich nazwa. Wiedza na temat genów warunkujących te cechy jest ograniczona, chociaż w ostatnich latach zarysował się wyraźny postęp w tej dziedzinie. Typowymi przykładami tego typu cech są wszelkiego rodzaju wzrosty, masy, przyrosty, obwody, powierzchnie czy to części czy to całego ciała zwierząt oraz wszelkiego rodzaju wydajności wyrażane przy pomocy takich miar jak m, m^2, m^3, kg.



Rysunek 1. Zmienność większości cech ilościowych ma rozkład normalny.

Ostatnią grupę cech tworzą ***cechy progowe (threshold traits)***. Ich zmienność genetyczna jest ciągła a fenotypowa ma charakter cech jakościowych, bardzo często zerojedynkowy. Przykładem takich

cech jest odporność na choroby - cecha objawiająca się przeżyciem lub śmiercią, bez stanów pośrednich, wielkość miotu u dużych zwierząt, rodzących zwykle jedno małe, lecz mających czasem dwojaczki lub trojaczki. Własnością tych cech jest tzw. próg odnoszący się do posiadanych genów, którego przekroczenie powoduje zasadniczą zmianę fenotypową.



Rysunek 2. Zmienność genetyczna cech progowych.

Zmienność

Celem pracy nad doskonaleniem zwierząt jest osiąganie korzystnych fenotypów. Osiągnięcie tego celu jest możliwe, gdy występuje zmienność cech. Najczęściej objawia się ona obserwowanym zróżnicowaniem fenotypowym osobników.

Przykład 1. Badano masę myszy oraz pobranie paszy przy odsadzeniu. Dokonano obserwacji u 16 sztuk.

Nr myszy	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Płeć	♂	♂	♀	♀	♂	♀	♂	♂	♀	♀	♀	♂	♀	♂	♂	♀
Waga	22	21	30	28	26	20	25	22	21	29	25	29	26	23	29	21
Pobranie paszy	56	65	51	77	61	72	80	44	79	67	57	61	61	51	87	59

Zmienność fenotypową obu cech można opisać przy pomocy wartości minimalnej i maksymalnej dla każdej z nich. Wynoszą one odpowiednio 20 i 30 dla masy oraz 44 i 87 dla pobrania paszy. Jednak o wiele precyzyjniej można to zrobić obliczając wariancje (lub pierwiastek z niej, czyli standardowe odchylenia), które dla pierwszej cechy w tym wypadku wynosi 11,9 a dla drugiej 146,5 (standardowe odchylenia odpowiednio 3,45 i 12,10).

Charakterystyki.

	Zakres	Średnia	S^2	SD	CV
Waga	20-30	24,81	11,9	3,45	13,8%
Pobranie paszy	44-87	64,93	146,5	12,10	18,6%

Dzięki występowaniu zmienności istnieje możliwość podejmowania decyzji sprzyjających uzyskiwania coraz to lepszych wartości cech. Istnieją dwie zasadnicze drogi takiego doskonalenia, a wynikają one z podstawowego uwarunkowania, które obrazuje niniejsze równanie:

Fenotyp = genotyp + środowisko

Genotypem określamy całość informacji genetycznej, jaką posiada dany osobnik, natomiast środowiskiem to warunki, w jakich on przebywa, czyli zespół zewnętrznych (niegenetycznych) czynników, które mają wpływ na cechy zwierzęcia. Głównym punktem zainteresowania z punktu widzenia hodowlanego jest, zatem nie sam fenotyp, ale warunkujący go genotyp.

Zwykle trudno jest sprecyzować najlepszy sposób wyboru ważności cech oraz najbardziej korzystnych genotypów, bowiem nasze preferencje mogą być zdeterminowane przez wiele elementów, które bardzo silnie współgrają z samymi genotypami. Wśród nich należy wymienić środowisko fizyczne, uwarunkowania lokalne i czynniki ekonomiczne. Na środowisko fizyczne składające się z takich elementów jak np. klimat i warunki glebowe, zwykle mamy niewielki wpływ, ale musimy pamiętać, że różni się ono niekiedy bardzo silnie. Inne są też warunki fizyczne, w jakich obecnie utrzymywane są zwierzęta (np. zamknięte budynki inwentarskie) od tych, w jakich przebywali ich przodkowie (łono natury). Uwarunkowania lokalne mogą być inne dla gospodarstw małych i dużych, gospodarstw tzw. rodzinnych I ferm przemysłowych, a wynikają z różnych możliwości w zakresie dostępu do zasobów paszowych czy

siły roboczej. Do zmieniających się czynników należą też uwarunkowania ekonomiczne, które różnią się w czasie i miejscu.

Typy zmienności

Ze wspomnianego wcześniej równania wynika, że uzyskanie korzystniejszych fenotypów może nastąpić dzięki odpowiedniej manipulacji genotypem bądź warunkami środowiskowymi. W praktyce jest to możliwe tylko i wyłącznie, jeśli istnieją następujące zmienności:

Zmienność fenotypowa = zmienność genetyczna + zmienność środowiskowa

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

Podstawowe źródła zmienności genetycznej:

- losowy rozdział chromosomów
- zróżnicowana frekwencja alleli
- rekombinacja
- mutacje
- interakcje alleliczne i niealleliczne.

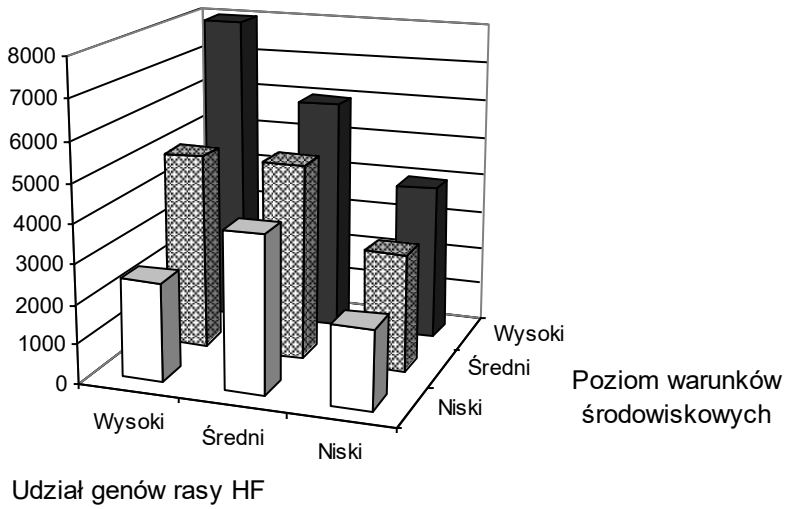
Brak zmienności genetycznej oznacza, że wszystkie osobniki są w posiadaniu takich samych genów warunkujących daną cechę. W takiej sytuacji nie ma możliwości wyboru lepszych genów, czyli w praktyce osobników o lepszych genotypach, tak by w następnym pokoleniu otrzymać zwierzęta o korzystniejszych genotypach. Jeśli istnieje zmienność środowiskowa tzn., że zwierzęta o danym genotypie mogą objawiać się różnymi wartościami fenotypowymi cech w zależności od tego, w jakich znajdą się warunkach środowiskowych.

Interakcja genotyp środowisko

Jeśli średnia produkcyjność każdej rasy zależy od warunków środowiskowych, w jakich jest utrzymywana to jest to dowód na istnienie **efektu środowiska.** W przypadku, gdy rasy różnią się pod względem produkcyjności to znaczy, że mamy do czynienia z **efektem genotypu** – czynnikiem genetycznym. Jeśli jednak uszeregowanie poszczególnych ras wynika z warunków, w jakich są one utrzymywane to znaczy, że występuje **interakcja genotyp-środowisko**. Interakcje obserwuje się, gdy pewne wartości fenotypowe objawiają się tylko i wyłącznie w sytuacji występowania ściśle określonych warunków środowiskowych.

$$\sigma_{\mathrm{P}}^2 = \sigma_{\mathrm{G}}^2 + \sigma_{\mathrm{E}}^2 + \sigma_{\mathrm{G*E}}^2$$

Przykład 2. Do Polski od kilku lat importuje się materiał genetyczny z krajów o bardziej rozwiniętej hodowli. Dzieje się tak, dlatego, że populacje innych krajów są lepsze pod względem genetycznym. Dzięki temu, że istnieje zmienność genetyczna cech istnieje możliwość wyboru osobników o lepszych genotypach, przez co możliwe jest uzyskanie od nich większej produkcji. Jednak nie zawsze importowane zwierzęta, czy też potomstwo po nich, charakteryzuje się wyższą produkcyjnością w porównaniu do zwierząt o rodzimym pochodzeniu. Często okazuje się, że importowane zwierzęta odbiegają parametrami użytkowymi od swoich krewniaków z zagranicy. Za to zjawisko odpowiedzialna jest interakcja między genotypem a środowiskiem, która powoduje, że różnica w produkcyjności dwóch różnych genetycznie grup zwierząt jest różna w zależności od środowiska, w jakim się one znajdują. Okazuje się, że w krajowych budynkach inwentarskich system utrzymania, a zwłaszcza żywienia, ciągle znacznie ustępuje tym, jakie panują za granicą. Importowane, często bardzo dobre genetycznie zwierzęta, żywione w nieoptymalny sposób charakteryzują się w nich gorszą produkcją, niż lepiej do nich przystosowane bydło krajowe. W takiej sytuacji hodowca powinien w pierwszej kolejności skupić się na warunkach, w jakich utrzymuje zwierzęta. Poprzez np. zastosowanie lepszego systemu żywienia może on natychmiast zwiększyć produkcyjność swojego stada. Sytuacja taka ma miejsce w odniesieniu do wielu gatunków i cech użytkowych.

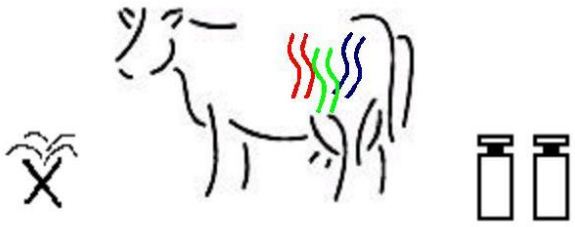


*Rysunek 3. Interakcja genotyp*środowisko na przykładzie produkcji mleka krów w zależności od warunków środowiskowych i udziału genów rasy HF.*
Przykładem występowania interakcji genotyp środowisko może być także masa w wieku jednego roku u bydła mięsnego:

	Klimat umiarkowany	*Klimat tropikalny*
Bos. Taurus	*340*	*230*
Bos. Indicus	*290*	*250*

Doskonalenie zwierząt musi odbywać się jednocześnie na obu płaszczyznach: genetycznej i środowiskowej. Zaniechanie jednej z nich może przyczynić się do tego, że nie uzyskamy spodziewanych efektów. Istnieje, bowiem ścisłe powiązanie między genotypem i środowiskiem.

Dobry genotyp to potencjał, ·który może się ujawnić tylko w korzystnym środowisku



Środowisko * Genotyp = Fenotyp (produkcja)

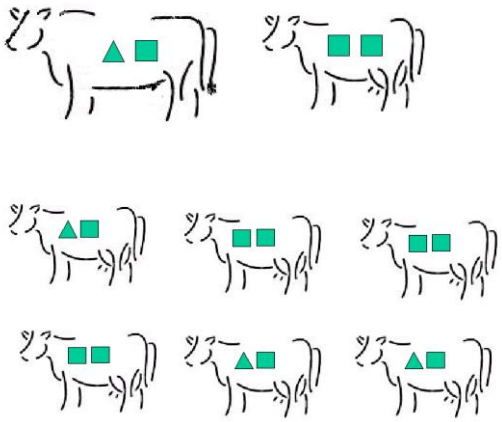
Rysunek 4. Zróżnicowane warunki środowiskowe i występowanie różnych genów warunkujących daną cechę wpływa na występowanie zmienności fenotypowej.

Istnieją, zatem dwa ograniczenia limitujące uzyskiwane wyniki produkcyjne. Pierwszy z nich to genotyp zwierzęcia. Jeśli, dla przykładu, dana locha posiada genetycznie uwarunkowaną maksymalną liczbę prosiąt, jakie może urodzić to bez względu na środowisko (warunki utrzymania i żywienia), jakie jej zostanie stworzone ona jej nie przekroczy. Z drugiej zaś strony, locha o najlepszym możliwym genotypie nie urodzi dużej liczby prosiąt, jeśli zaniedbana zostanie sfera weterynaryjnej opieki nad nią lub, jeśli w jej dawce pokarmowej pojawią się niedobory składników pokarmowych. Stąd istnieje potrzeba skoordynowanych działań mających na celu przesuwanie maksymalne obu limitów (genetycznego i środowiskowego).

Zwykle każda decyzja hodowcy wiąże się z określonymi skutkami finansowymi. Skutkiem nieskoordynowanych decyzji w zakresie doskonalenia genetycznego i poprawy warunków środowiskowych są często straty finansowe, bowiem, np. kosztowne zwiększenie potencjału genetycznego stada nie może się objawić przez złe środowisko, w jakim jest ono utrzymywane.

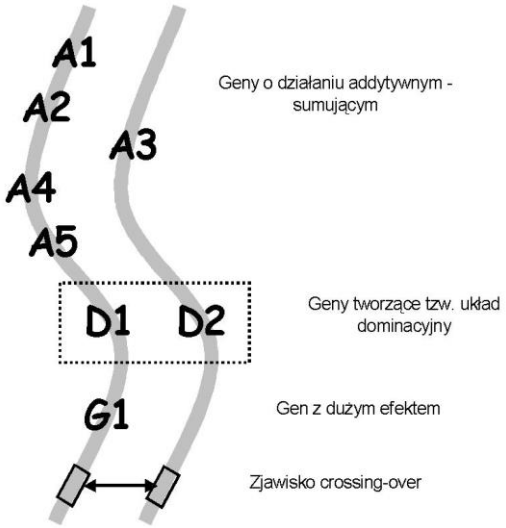
Celem hodowli jest
uzyskanie w kolejnym pokoleniu zwierząt o lepszym genotypie –
- z tego powodu proces doskonalenia genetycznego jest rozciągnięty w czasie

Jeśli hodowcom w skali całej populacji udaje się doskonalić zwierzęta pod względem genetycznym to zwykle mamy do czynienia z występowaniem pozytywnego trendu genetycznego. Postęp produkcyjny w kolejnych latach wywołany jedynie poprawą działania czynników niegenetycznych warunkuje występowanie pozytywnego trendu środowiskowego.



Rysunek 5 Przykład kojarzenia z uwzględnieniem jednego genu

Schemat przedstawia skutki kojarzenia dwóch osobników z uwzględnieniem tylko jednego genu. Zgodnie z prawami dziedziczenia, połowa potomstwa buhaja, będzie nosicielami 'trójkątnego' wariantu genu. Rodzi się jednak pytanie jak ocenić czy zwierze jest nosicielem allelu 'trójkątnego' czy 'kwadratowego'? Czy można to zrobić na podstawie fenotypu - np. badając użytkowość zwierzęcia? Sytuacja komplikuje się w przypadku, gdy cecha determinowana jest przez parę genów, a staje się bardzo trudna, gdy liczba genów jest na tyle duża, że w praktyce trudna do określenia.



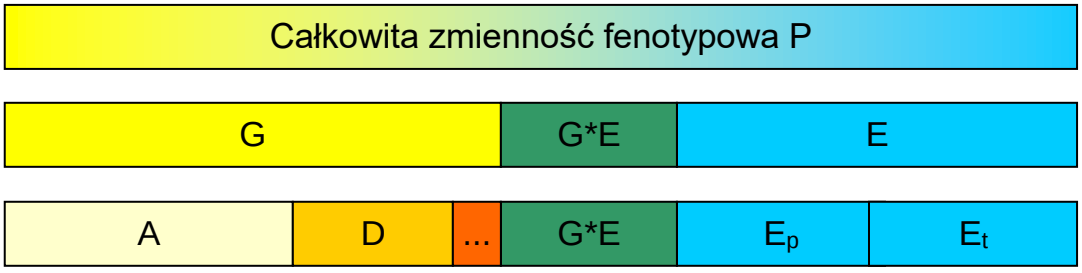
Rysunek 6

U podłoża zmienności genetycznej znajduje się występowanie różnych genów warunkujących interesujące nas cechy. Nakłada się na nie wzajemne współdziałanie genów wywołujące takie zjawiska jak dominacja, epistaza, plejotropia czy współdziałanie addytywne.

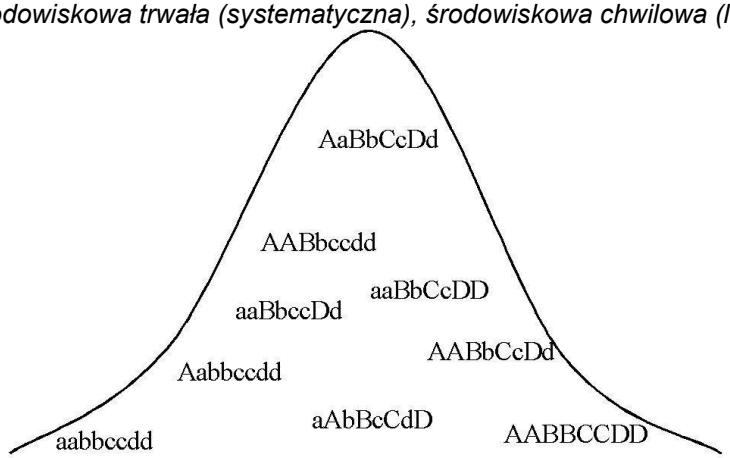
Przykład 3. Załóżmy, że pewną cechę warunkują dwie pary alleli: A,a oraz B,b. W związku z tym w praktyce mogą występować następujące genotypy 1. AABB, 2. AABb, 3. AAbb, 4. AaBB, 5. AaBb, 6. Aabb 7. aaBB, 8. aaBb, 9. aabb. W genotypie 1 mamy do czynienia z sumującym działaniem genów w pierwszym jak i drugim locus, a także sumujące działanie genów z obu locus. W genotypie 2, 5 i 8 w odniesieniu do drugiego locus oraz w genotypie 4, 5 i 6 w locus pierwszym może występować dominacja. Natomiast genotyp 5 to przykład układu genów, gdzie może dochodzić do szczególnego efektu wywołanego występującymi łącznie dwoma efektami dominacji.

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2 \cdots$$

Przy niezliczonej liczbie locus warunkujących daną cechę oraz przy większej liczbie alleli, jakie mogą w nich występować w praktyce liczba możliwych układów genów i związanych z nim efektów współdziałania genów jest praktycznie nieskończona. W praktyce przywiązuje się uwagę tylko do tych źródeł zmienności, które mają największe znaczenie, czyli w odniesieniu do większości cech σ_A^2, σ_{AA}^2, a tylko do niektórych σ_D^2. Udział pozostałych źródeł zmienności (m.in. bezpośredniej epistatycznej, matecznej addytywnej, dominacyjnej i epistatycznej) w łącznej puli zmienności genetycznej jest na tyle niewielki, a jego wykorzystanie w praktyce na tyle kosztowne i kłopotliwe, że najczęściej nie znajduje zastosowania.

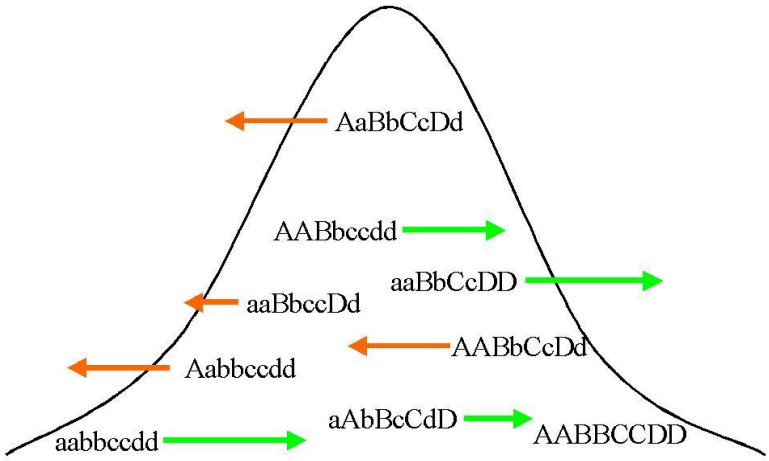


*Rysunek 7. Podział zmienności fenotypowej na komponenty. Zmienności: G –genetyczna, A – genetyczna addytywna, D – genetyczna dominacyjna, G*E – wywołana interakcją genotyp-środowisko, E – środowiskowa, E_p – środowiskowa trwała (systematyczna), środowiskowa chwilowa (losowa).*



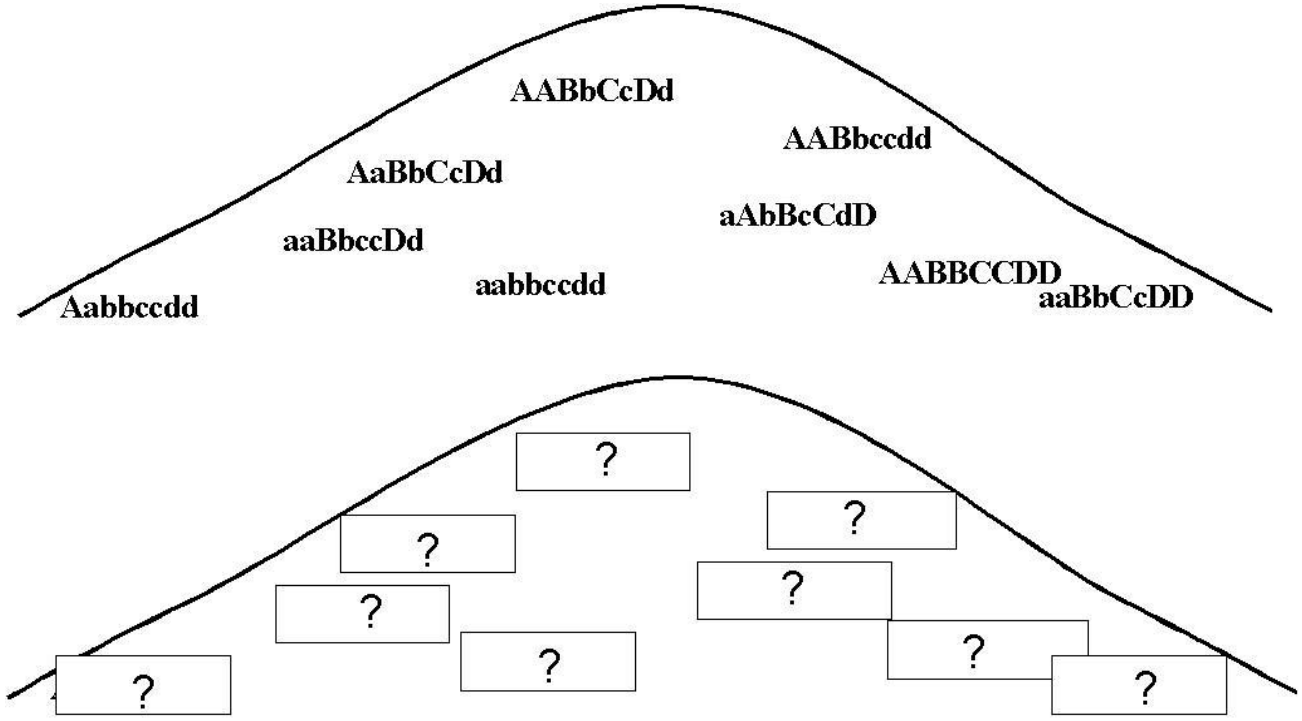
Rysunek 8. Rozkład genotypów z uwzględnieniem tylko zmienności addytywnej

Zakładamy, że allele ABCD mają wpływ ‘korzystny’, natomiast allele abcd – ‘niekorzystny’ oraz, że mamy do czynienia tylko z addytywnym działaniem genów.



Rysunek 9. Środowisko może wpływać na cechę z różną siłą i w obu kierunkach: zwiększającym (→) i zmniejszającym wartość cechy (←)

Skutkiem pojawienia się wpływów środowiskowych jest zwiększona zmienność cechy oraz trudność w określeniu wartości genotypowej osobników.



Odziedziczalność (heritability)

Udział zmienności genetycznej w całkowitej zmienności fenotypowej może być różny. Ponieważ ma on w praktyce hodowlanej kluczowe znaczenie, dlatego jest jednym z trzech podstawowych parametrów genetycznych i nazywany jest **odziedziczalnością**.

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}$$

Odziedziczalność określa siłę związku między fenotypem zwierzęcia a wartością genów osobnika dla jego potomstwa (wartością hodowlaną). Jeśli cecha jest wysoko odziedziczalna wtedy fenotyp zwierzęcia jest bardzo dobrym źródłem informacji na temat jego genów. W przypadku, gdy udział zmienności genetycznej w całkowitej zmienności cechy jest niewielki wtedy na podstawie fenotypu niewiele można powiedzieć o wartości genów zwierzęcia, jakie będzie przekazywał swojemu potomstwu.

Odziedziczalność możemy rozpatrywać w tzw. szerszym sensie

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}$$

jak i węższym sensie wtedy, gdy jedynym uwzględnionym przez nas źródłem zmienności genetycznej będzie zmienność genetyczna addytywna:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

Inna definicja tak oszacowanej odziedziczalności mówi, że określa on, w jakim stopniu fenotypowa różnica pomiędzy dwoma osobnikami jest wynikiem addytywnej genetycznej różnicy między nimi.

Gdy odziedziczalność jest wysoka, obserwuje się większe podobieństwo fenotypowe między blisko ze sobą spokrewnionymi osobnikami (pełne rodzeństwo, półrodzeństwo, rodzice i ich potomstwo). Wynika to z faktu, iż zwierzęta te dzielą ze sobą duży udział takich samych genów (odpowiednio 50%, 25 i 50%).

Odziedziczalność i jej oszacowania są bardzo często mylnie interpretowane. Wynika to z faktu, iż nie wszystkie cechy, których posiadanie jest uwarunkowane genetycznie, są odziedziczalne. Przykładowo, posiadanie ogona u myszy jest uwarunkowanie odpowiednimi zapisami w kodzie genetycznym. Ponieważ jednak wszystkie osobniki posiadają ogon – nie ma w tym zakresie zróżnicowania – trudno mówić o odziedziczalności tej cechy. W praktyce przyjmujemy, że jest ona zerowa. Należy pamiętać, że odziedziczalność odnosi się do występowania zróżnicowania w ramach cechy i określa, w jakim stopniu to zróżnicowanie jest genetycznie uwarunkowane. Przykładem może być cecha długość ogona – jeśli nie jest jednakowa u wszystkich osobników danej rasy czy gatunku to można określać, w jakim stopniu jest ona odziedziczalna, tj. w jakim stopniu zróżnicowanie długości ogona (wariancja fenotypowa) jest wywołana faktem posiadania przez różne myszy odmiennych genów tę cechę determinujących (wariancja genetyczna).

Błędem jest również przyporządkowywanie odziedziczalności do konkretnego osobnika. Jeśli dla przykładu jakiś rozpłodnik przekazuje potomstwu swoje cechy i daje się do zauważyć porównując fenotypy jego potomstwa do niego samego to świadczyć to może o tym, że fenotyp tego osobnika jest w dużym stopniu uwarunkowany przez działanie jego genów a nie środowiska, w jakim się on znalazł. Dalszą konsekwencją tego może być ujawnianie się jego genów u potomstwa, czyli podobieństwo fenotypowe potomków do rodzica, mające podłoże genetyczne. Natomiast sam parametr jest cechą określonej populacji obserwowanej w danym czasie i jako taki może ulegać pewnym zmianom, choćby na skutek zmiany warunków środowiskowych, w jakich ta populacja się znajduje. Stąd istnieje konieczność reestymacji komponentów wariancji, co jakiś czas.

Porównując ze sobą odziedziczalności cech należy zwrócić uwagę na dokładne definicje cech. Na stronach internetowych Interbullu (http://www-interbull.slu.se - dostęp 25.11.2003) można znaleźć oszacowania odziedziczalność wydajności mleka stosowane w oficjalnej ocenie wartości hodowlanej w Polsce, Holandii i Finlandii, które wynoszą odpowiednio: 0,23, 0,52 i 0,44. Definicje cech wydajności mleka różnią się jednak dość istotnie: w Polsce jest to wydajność w laktacji 305-dniowej, w Holandii to wydajność dzienna w okresie do 335 dnia laktacji, a w Finlandii wydajność dzienna do 304 dnia laktacji. Niezależnie od tego wszystkie te trzy populacje różnią się pod względem genetycznym i są utrzymywane w różnych warunkach środowiskowych.

Inna, potoczna definicja odziedziczalności mówi, że określa ona, w jakim stopniu potomstwo będzie przypominać będzie rodzica pod względem wartości danej cechy.

Powtarzalność

Drugim parametrem genetycznym jest **powtarzalność**, czyli stopień siły zależności między powtarzanymi wartościami fenotypowymi osobników dla danej cechy. Może ona zostać określona dla tych cech, u których istnieje naturalna możliwość wykonania kolejnych – powtórzonych ocen fenotypu. Przykładem może być liczba prosiąt w kolejnych miotach czy wydajność białka w kolejnych laktacjach. Czynnikami sprzyjającymi uzyskaniu takich samych wartości cech w kolejnych pomiarach są czynniki genetyczne oraz te z czynników środowiskowych, które nie zmieniają się w trakcie okresu jego użytkowania – tzw. permanentne (trwałe) czynniki środowiskowe (E_P). Powtarzalność cechy będzie niska, jeśli determinować ją będą w dużym stopniu czynniki środowiskowe zmienne (E_t), czyli takie, które w różny sposób będą wpływać na kolejne pomiary fenotypów.

$$r = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_{E_P}^2}{\sigma_P^2}$$

Powtarzalność cech jest wykorzystywana przy obliczaniu wartości hodowlanych w oparciu o powtórzone obserwacje u tego samego osobnika.

✍ *Zadania*

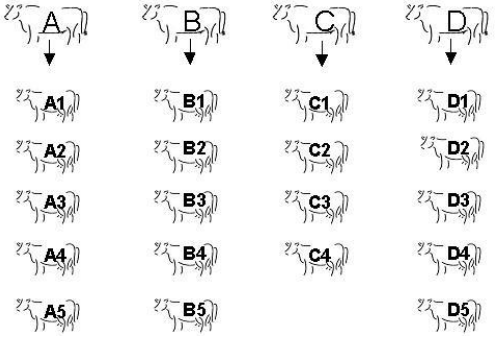
Przykład 4. W tabeli na końcu książki znajdują się parametry rozkładu wybranych cech zwierząt gospodarskich. Wskaż te o wysokim współczynniku zmienności oraz te charakteryzujące się względnie niskim zróżnicowaniem.

Przykład 5. Wypisz kilka przykładów cech o wysokiej odziedziczalności oraz kilka tych, które charakteryzują się niskim h^2. Do jakiej grupy zaliczamy te o wysokim h^2 a z czym związane są te o niskiej odziedziczalności?

2. Szacowanie komponentów wariancji

Szacowanie odziedziczalności

Dokładne szacowanie komponentów wariancji wymaga stosowania złożonych metod statystycznych (metoda REML, R i MCMC - próbkowanie Gibbsa (Gibbs sampling)) i odpowiednio licznego materiału. Do najprostszych metod zaliczyć można metody opierające się o metody analizy wariancji, w której analizuje się obserwacje pochodzące z grup półrodzeństwa.



Rysunek 10. Przykład układu grup półrodzeństwa. Po każdym byku (A,B,C,D) mamy kilka córek.

Jeżeli jedynym czynnikiem różnicującym strukturę populacji jest podział na grupy półrodzeństwa, współczynnik odziedziczalności możemy oszacować na podstawie wyników analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej, przy spełnieniu następujących założeń:

- wariancje dla poszczególnych grup ojcowskich powinny być jednorodne,
- liczebność grupy ojcowskiej z teoretycznego punktu widzenia powinna być większa niż 2 (w praktyce nie powinna być mniejsza niż 10),
- grup ojcowskich powinno być co najmniej kilkadziesiąt,
- w przypadku testowania hipotez wymagany jest rozkład normalny wektora obserwacji,
- spokrewnienie w ramach jednej grupy ojcowskiej powinno wynosić 0,25,
- spokrewnienie między osobnikami z różnych grup ojcowskich powinno być równe zeru.

Ponieważ każdy z osobników w grupie półrodzeństwa otrzymał połowę genotypu swojego rodzica, a wariancja addytywna będzie w tym przypadku szacowana na podstawie zmienności tak przekazanej informacji genetycznej, dlatego

Var(1/2A)=1/4(σ^2_A), gdzie A oznacza genetyczną addytywną wartość osobnika. Stąd tą metodą oszacujemy tylko czwartą cześć zmienności genetycznej addytywnej. Dlatego:

$$h^2 = \frac{4\sigma_S^2}{\sigma_S^2 + \sigma_e^2}$$

Tabela analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej

Źródło zmienności	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średni kwadrat	Wartość oczekiwana średniego kwadratu
Między grupami półrodzeństwa	N-1	SS_S	MS_S	$\sigma_e^2 + k\sigma_s^2$
Wewnątrz grup półrodzeństwa	n. – N	SS_e	Ms_e	σ_e^2

N – to liczba grup, ni – to liczba obserwacji w grupie a n. – to liczba wszystkich obserwacji.

$$k = \frac{1}{N-1}\left[n_{\bullet} - \frac{1}{n_{\bullet}} \sum_i n_i^2 \right]$$

Przykład 6. Analizowano zawartość tłuszczu w pierwszej laktacji. Próba składała się z 15 grup ojcowskich o liczebnościach równych odpowiednio: 21, 30, 48, 33, 42, 16, 5, 42, 50, 45, 47, 22, 38, 40, 29. Suma kwadratów dla źródła zmienności między grupami ojcowskimi wyniosła 45,49 a wewnątrz grup: 275,57. Oszacujmy h^2 analizowanej cechy.
Rozwiązanie. Z treści zadania mamy: N=15, n.=Σn_i=508,Σn_i^2=19 646, zatem k=33,52. Pamiętając, że średni kwadrat to suma kwadratów podzielona przez odpowiednie stopnie swobody mamy:

Źródło zmienności	*Liczba stopni swobody*	*Suma kwadratów*	*Średni kwadrat*	*Wartość oczekiwana średniego kwadratu*
Między grupami półrodzeństwa	*14*	*45,49*	*3,249*	$\sigma_e^2 + 33{,}52\,\sigma_s^2$
Wewnątrz grup półrodzeństwa	*493*	*275,57*	*0,559*	σ_e^2

Przyrównując średnie kwadraty to wartości oczekiwanych mamy:

$$0{,}559 = \sigma_e^2$$

$$3{,}249 = 0{,}559 + 33{,}52\,\sigma_s^2$$

Stąd:

$$\sigma_s^2 = 0{,}080$$

Zatem:

$$h^2 = \frac{4 * 0{,}080}{0{,}080 + 0{,}559} = 0{,}50$$

Odpowiedź: h^2=0,5.

Przykład 7. Oszacuj odziedziczalność czasu potrzebnego do przebycia jednej mili przez konie, wiedząc, że dane stanowiły obserwacje z 5 grup półrodzeństwa o liczebnościach odpowiednio: 5, 4, 3, 6, 6. Sumy kwadratów dla zmienności między grupami półrodzeństwa i wewnątrz tych grup wynosiły odpowiednio: 228,0 i 742,0. Odp. H^2=0,35.

Szacowanie odziedziczalności cech progowych

Jedną z metod szacowania odziedziczalności opiera się na analizie wariancji dla klasyfikacji pojedynczej. Pozwala na to poligeniczne uwarunkowanie tej cechy.

Tabela analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej

Źródło zmienności	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średni kwadrat	Wartość oczekiwana średniego kwadratu
Między grupami półrodzeństwa	N-1	SS_S	$MS_s = \frac{SS_s}{N-1}$	$\sigma_e^2 + k\sigma_s^2$
Wewnątrz grup półrodzeństwa	n. - N	SS_e	$MS_e = \frac{SS_e}{n_\bullet - N}$	σ_e^2

N – to liczba grup, ni – to liczba obserwacji w grupie a n. – to liczba wszystkich obserwacji.

$$SS_e = \sum_i \frac{a_i b_i}{n_i} \qquad SS_s = \frac{a_\bullet b_\bullet}{n_\bullet} - SS_e \qquad h_B^2 = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_e^2}$$

W przypadku cech zerojedynkowych w obliczeniach uwzględnia się dane binominalne, mimo że cecha powinna mieć rozkład normalny. Przekształcenie otrzymanego współczynnika odziedziczalności na skalę normalną umożliwia wzór:

$$h^2 = h_B^2 \frac{p(1-p)}{Z^2} \qquad p = \frac{a_\bullet}{n_\bullet}$$

gdzie: p - frakcja jedynek lub zer w populacji; z - rzędna unormowanego rozkładu normalnego w punkcie odcinającym frakcję p populacji, $a_{\bullet}$ - liczba osobników w populacji o wartości cechy równej 1, $n_{\bullet}$ - liczba wszystkich zwierząt.

Wartości współczynników $\frac{p(1-p)}{Z^2}$ potrzebnych do zamiany odziedziczalności cech progowych na skalę normalną

P	0,05 0,95	0,10 0,90	0,15 0,85	0,20 0,80	0,25 0,75	0,30 0,70	0,35 0,65	0,40 0,60	0,45 0,55	0,50
$\frac{p(1-p)}{Z^2}$	4,46	2,92	2,35	2,04	1,86	1,74	1,66	1,61	1,58	1,57

Przykład 8. Oszacować odziedziczalność dla cechy odporność na białaczkę u krów

Nr ojca	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
a	1	2	0	3	2	1	0	2	0	1	3	1	0	2	0	1	3	2	0	0
b	9	8	10	7	8	9	10	8	10	9	7	9	10	8	10	9	7	8	10	10

Tabela analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej

Źródło zmienności	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średni kwadrat	Wartość oczekiwana średniego kwadratu
Między grupami półrodzeństwa	19	2,32	0,122	$\sigma_e^2 + 10\sigma_s^2$
Wewnątrz grup półrodzeństwa	180	18,8	0,104	σ_e^2

Przyrównując średnie kwadraty do wartości oczekiwanych mamy:

$$0{,}104 = \sigma_e^2$$

$$0{,}122 = 0{,}104 + 10\,\sigma_s^2$$

Stąd:

$$\sigma_s^2 = 0{,}0018$$

Zatem:

$$h_B^2 = \frac{4 * 0{,}0018}{0{,}0018 + 0{,}104} = 0{,}068$$

W celu przekształcenia odziedziczalności na skalę normalną obliczamy frakcję p

$$p = 24/200 = 0{,}12$$

Ponieważ tabela nie zawiera wartości dla obliczonej frakcji musimy dokonać interpolacji. Odczytujemy z tabeli wartość dla p=0,10 – 2,92 a dla 0,15 – 2.35, zatem wartość $\frac{p(1-p)}{Z^2}$ *będzie wynosić:*

$$2{,}35 + \frac{2{,}92 - 2{,}35}{5} * 3 = 2.692$$

Zatem h^2*:*

$$0.068 * 2.692 = 0.18$$

Odpowiedź: odziedziczalność odporności na białaczkę wynosi 0,18.

Przykład 9. Analizowano liczbę krów zapłodnionych i niezapłodnionych w ramach 10 grup ojcowskich. Zebrano następujący materiał doświadczalny:

Grupa ojcowska	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Liczba krów zapłodnionych	*16*	*13*	*20*	*13*	*15*	*12*	*15*	*13*	*23*	*14*
Liczba krów niezapłodnionych	*9*	*2*	*7*	*2*	*8*	*6*	*3*	*11*	*9*	*8*

Odp. H^2=0,09.

Szacowanie powtarzalności

Także w przypadku szacowania powtarzalności można posłużyć się metodą analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej. W tym przypadku w poszczególnych obiektach zgromadzić należy kolejne obserwacje tej samej cechy u tego samego osobnika. Należy założyć, że poza stałymi czynnikami losowymi na obserwacje nie oddziałują żadne inne czynniki dzielące wydajności na grupy.

W przypadku takiej analizy zmienność między obiektami pozwala na oszacowanie udziału zmienności wywołanej niezmiennymi czynnikami w ciągu życia osobników. W związku z tym:

$$\hat{t} = r_w = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_c^2 + \sigma_e^2}$$

Tabela analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej.

Źródło zmienności	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średni kwadrat	Wartość oczekiwana średniego kwadratu
Między osobnikami	N-1	SS_c	MS_c	$\sigma_e^2 + k\sigma_c^2$
Wewnątrz osobników (między wydajnościami)	n. - N	SS_e	MS_e	σ_e^2

Przykład 10. Z pewnej populacji wybrano 50 niespokrewnionych ze sobą krów, z których każda miała zbadaną wydajność tłuszczu w 3 laktacjach. Wykonano analizę wariancji, przyjmując za grupy wydajność (laktacje) jednej krowy. Uzyskano następujące sumy kwadratów: dla zmienności między grupami (krowami) SS_c=242 550, a dla zmienności „wewnątrz krów" (między laktacjami): SS_e=90 000.Oszacuj powtarzalność tej cechy.

*Rozwiązanie: z treści zadania odczytujemy, że N=50, n.=3*50. Ponieważ w każdej grupie mamy taką samą liczbę obserwacji równą 3 zatem k=3. Stąd:*

Źródło zmienności	*Liczba stopni swobody*	*Suma kwadratów*	*Średni kwadrat*	*Wartość oczekiwana średniego kwadratu*
Między osobnikami	*49*	*242 550*	*4950*	$\sigma_e^2 + 3\sigma_c^2$
Wewnątrz osobników (między wydajnościami)	*100*	*90 000*	*900*	σ_e^2

Przyrównując średnie kwadraty do wartości oczekiwanych mamy:

$$900 = \sigma_e^2$$

$$4950 = 900 + 3\sigma_c^2$$

Czyli:

$$\sigma_c^2 = 1350$$

Zatem po podstawieniu do wzoru mamy:

$$r = \frac{1350}{1350 + 900} = 0{,}60$$

Odpowiedź. Powtarzalność cechy wynosi 0,6.

Przykład 11. Oszacuj powtarzalność grubości skorupy jaj, wiedząc, że materiał stanowiły po 4 obserwacje od 40 kur. Suma kwadratów dla zmienności między kurami: 360,0, a wewnątrz kur: 115,0. Odp.: 0,64.

✍ *Zadania*

Przykład 12. Oszacuj odziedziczalność ciężaru cieląt przy odsadzeniu u bydła rasy mięsnej wiedząc, że materiał stanowiły cielęta z 12 grup ojcowskich, których liczebność byłą jednakowa i wynosiła 10 sztuk, a sumy kwadratów dla grup ojcowskich wynosiły: 68,4 między grupami półrodzeństwa i 385,5 wewnątrz tych grup. Odp. $H^2=0,276$.

Przykład 13. Oszacuj powtarzalność wydajności wełny na podstawie obserwacji dokonanych kilkakrotnie na 10 owcach. Ilość pomiarów na kolejnych sztukach wynosiła: 2, 3, 3, 2, 4, 3, 3, 4, 4, 3. Suma kwadratów dla zmienności między owcami wyniosła 65,32, a wewnątrz owiec 39,12. Odp. r=0,484

3. Podstawy selekcji

Jak już wspomniano celem pracy hodowlanej jest genetyczne doskonalenie zwierząt w wyznaczonym kierunku. Trudno jest doskonalić zwierzęta już urodzone, ale można doskonalić populację w ten sposób by następne pokolenia przewyższały pokolenie rodzicielskie pod względem interesujących cech. Dokonuje się tego przez stosowanie dwóch narzędzi: selekcji i kojarzenia.

Selekcja (selection)

Selekcją określa się proces, w czasie którego zapada decyzja, które zwierzęta zostaną rodzicami następnego pokolenia. Powszechnie spotykamy się z selekcją naturalną, która występuje zarówno w świecie zwierząt dzikich jak i udomowionych. Przykładem mogą być letalne wady genetyczne, które w naturalny sposób pozbawiają osobniki możliwości pozostania rodzicami. W rękach hodowcy jest natomiast selekcja sztuczna – to on podejmuje decyzje selekcyjne. Przez brakowanie pozbawia część zwierząt możliwości pozostania rodzicami dając tym samym pozostałym zwierzętom możliwość spłodzenia potomstwa, które z czasem zastąpi ich miejsce w populacji.

Idea, która przyświeca selekcji to przeznaczenie do reprodukcji zwierząt o najlepszych zestawach genów tak by następne pokolenie przeciętnie przewyższało pokolenie rodzicielskie pod względem wartości genów. Zwierzęta posiadające najkorzystniejsze zestawy genów to zwierzęta o najwyższej wartości hodowlanej.

Wartość hodowlana to wartość genów osobnika dla jego potomstwa

Decyzje selekcyjne podejmowane są na podstawie różnych kryteriów. Najprostszym jest fenotyp zwierzęcia. Jeśli decyzja selekcyjna jest podejmowana tylko i wyłącznie na podstawie fenotypów to tym samym ignoruje się informacje rodowodową, fenotypy pełnego i półrodzeństwa selekcjonowanych osobników. Skuteczność takiej selekcji wynika bezpośrednio z siły, z jaką fenotyp zwierzęcia jest związany z jego wartością hodowlaną, a wskaźnikiem mierzącym tę siłę jest poznana już odziedziczalność.

Wartość hodowlana (breeding value)

W przypadku cech ilościowych, czyli warunkowanych przez dużą liczbę par alleli, nie jest praktycznie możliwe poznanie genotypu każdego osobnika i określenia wielkości efektów wszystkich posiadanych przez niego genów. Dlatego jedynym sposobem poznania przybliżonej wartości genetycznej - oszacowania wartości hodowlanej osobnika - jest stosowanie metod statycznych, które ułatwiają dokładne porównanie fenotypów zwierząt. Uzyskaną w ten sposób wartość określa się mianem ***szacowanej wartości hodowlanej (estimated breeding value – EBV)***. W przytłaczającej większości cech i populacji szacuje się wartość hodowlaną uwzględniając jedynie występowanie zmienności genetycznej addytywnej.

*Przykład 14. Mysz 1 w momencie odstawienia posiadała masę 22g, a mysz 3 odpowiednio 30g (ciąg dalszy przykładu z rozdziału pierwszego). Zatem różnica między fenotypami tych zwierząt wynosi 8g. Nie posiadając żadnych innych dodatkowych informacji na ten temat możemy oczekiwać, że część tej różnicy wynika z różnicy w genetycznej addytywnej wartości genotypów tych myszy. Pozostała część różnicy między fenotypami tych zwierząt jest zaś prawdopodobnie wynikiem działania innych czynników. Przyjmując, że h^2 dla tej cechy wynosi 0,2 należy oczekiwać, że myszy te różnią się pod względem genetycznym addytywnym w wysokości 0,2*8=1,6g.*

Znając wartość współczynnika odziedziczalności można w przybliżeniu określić wartość hodowlaną zwierzęcia lub grupy zwierząt w oparciu o następujący wzór:

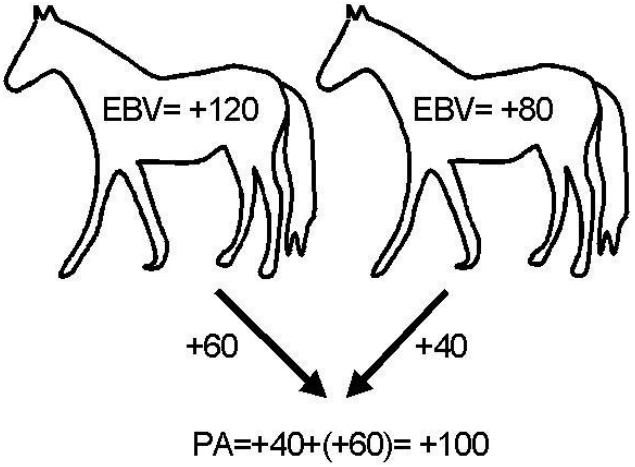
$$A = h^2 (P - \bar{P})$$

gdzie P oznacza fenotyp zwierzęcia lub grupy zwierząt, a $\bar{P}$ średnią wartość fenotypową w populacji. Wynika z niego, że wartość hodowlaną szacować można jako iloczyn współczynnika odziedziczalności i odchylenia fenotypowego.

Przykład 15. W odniesieniu do poprzedniego przykładu, znając średnią masę myszy przy odsadzeniu (24,8g), możemy określić wartość hodowlaną 1 myszy jako: 0,2(22-24,8)=-0,56g, a wartość hodowlaną 3 myszy - 0,2*(30-24,8)=1,04g.*

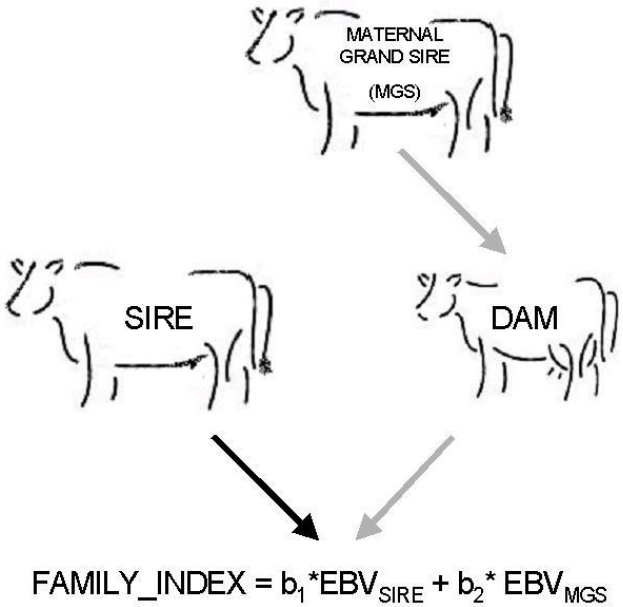
Indeks rodzinowy (family index)

Warto zaznaczyć, że zgodnie z podstawowymi prawami dziedziczenia, każda z myszy będzie przekazywać swojemu potomstwu połowę swoich genów. Zatem znając wartości hodowlanej rodziców można łatwo w przybliżeniu oszacować wartość hodowlaną potomstwa pochodzącego z takiego kojarzenia, bowiem zakładamy, że każdy z osobników wraz z połową genotypu przekazuje połowę swojej wartości hodowlanej. Wartość hodowlana osobnika obliczona wyłącznie na podstawie wartości hodowlanej rodziców nazywa się ***indeksem rodzinowym***. Warto pamiętać, że wartość takiego indeksu można określić nawet przed dokonaniem kojarzenia rodziców.



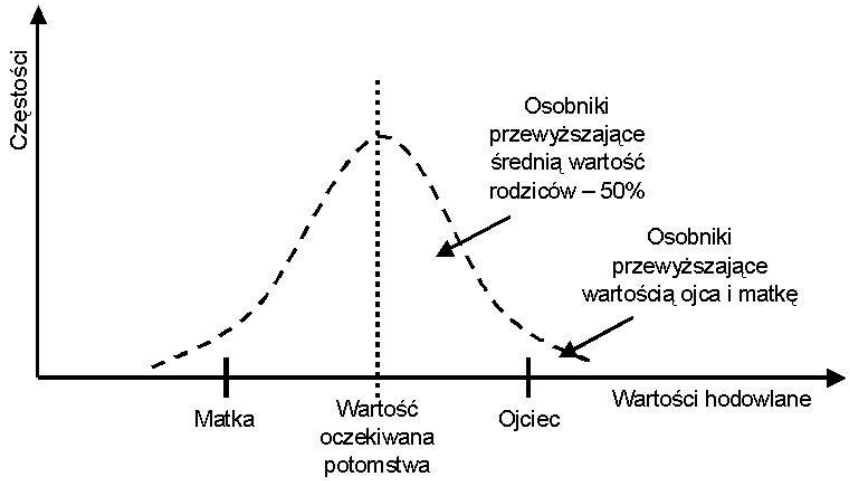
Rysunek 11. Przykład prostego indeksu rodzinowego. PA (parent average) – średnia z wartości rodziców.

Przykład 16. Przy kojarzeniu myszy 1 z myszą 3, znając ich wartości hodowlane, możemy w przybliżeniu określić wartość hodowlaną ich potomstwa: (-0,56+1,04)/2=0,24

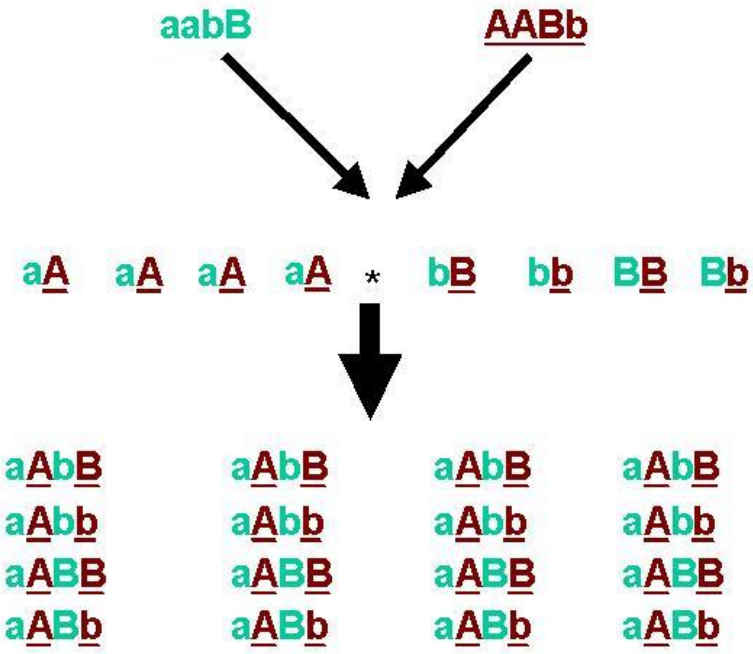


Rysunek 12. Przykład indeksu rodzinowego nie uwzględniającego wartości matki. Materna grand sire to inaczej ojciec matki (OM) lub dziadek ze strony matki.

Znajomość praw dziedziczenia umożliwia przewidzenie wartości potomstwa z kojarzenia rodziców o znanych wartościach hodowlanych, co ułatwia pracę hodowcy. Niestety te same prawa dotyczące losowości przekazywania genów powodują, że spodziewany efekt nie musi wcale zostać osiągnięty. Określana na podstawie indeksu rodzinowego wartość potomstwa to tylko wartość oczekiwana. W praktyce hodowca może uzyskać zarówno zwierzęta o wyższej jak i o niższej wartości. Zjawisko za to odpowiedzialne nazywa się ***odchyleniem mendlowskim (Mendelian sampling)***.



Rysunek 13. Rozkład wartości hodowlanej potomstwa z kojarzenia rodziców o znanych wartościach



Przykład 17. Powyższy rysunek przedstawia możliwe do otrzymania genotypy potomstwa z kojarzenia ojca i matki o znanych genotypach. Przyjmij, że każdy allel oznaczony duża literą ma wartość 1, oznaczony mała literą ma wartość równa 0. Oblicz wartość genotypową ojca, matki, minimalną i maksymalną wartość otrzymaną w pokoleniu potomnym oraz średnią wartość potomstwa. Przeanalizuj uzyskane wyniki.

Przykład 18. Zmodyfikuj genotypy kojarzonych w poprzednim przykładzie osobników w taki sposób, aby wśród potomstwa pojawiły się osobniki o wartości genotypowej wyższej i niższej od wartości każdego z rodziców.

Kontrola użytkowości

Warunkiem koniecznym do przeprowadzenia selekcji jest wcześniejsza ocena użytkowości (fenotypów) zwierząt. Rutynowo przeprowadzana ocena fenotypów jest nazywana kontrolą użytkowości. W krajach rozwiniętych kontrolą użytkowości objęta jest zwykle znacząca część populacji zwierząt danej rasy czy gatunku. W zależności od kraju i rasy liczba cech będących przedmiotem kontroli różni się.

Przykład 19. U różnych gatunków drobiu do cech najczęściej objętych kontrolą użytkowości zalicza się: liczbę jaj w pierwszym okresie nieśności, wagę jaj, wylęgowość, konwersję paszy, masę poubojową nieschłodzoną, długość skoku, masę ciała osobników dojrzałych, masę piersi.

W praktyce hodowcy przy podejmowaniu decyzji selekcyjnych rzadko posługują się wyłącznie indywidualną wartością fenotypową zwierząt. Często sięga się do informacji o fenotypie ojca i matki, czy też potomstwa. Ocena zwierząt, w której główną rolę odgrywa użytkowość potomstwa określana jest mianem oceny na podstawie potomstwa.

Przykład 20. U tych ras i gatunków gdzie stosowana jest sztuczna inseminacja użytkowość potomstwa rozpłodników stanowi zasadnicze źródło informacji podejmowanych decyzji selekcyjnych. Dotyczy to szczególnie bydła mlecznego gdzie liczba potomstwa selekcjonowanych buhajów waha się od 30 do 100 krów pierwiastek.

Błędy popełniane podczas dokonywania kontroli użytkowości polegają na błędach w zapisach informacji rodowodowej jak i samych pomiarach cech. Ich przyczyną może być bardzo różnej natury, od niedokładnych urządzeń, przez niedbałość po świadome fałszowanie danych. Skutki takich błędów dotykają samych hodowców, którzy często ponoszą koszty oceny użytkowości. Polegają one na niedokładnej ocenie zwierząt, która przenosi się na niedokładną ocenę wartości hodowlanej a to oznacza zmniejszone tempo postępu hodowlanego. Problemowi temu próbuje się zaradzić m.in. przez wprowadzanie odpowiednich certyfikatów urządzeń pomiarowych, opracowywanie standardów przebiegu samej oceny (zajmuje się tym organizacja ICAR – http://www.icar.org) oraz kontrolę pochodzenia zwierząt (z wykorzystaniem grup krwi lub testów DNA). Wydaje się jednak, że skuteczność metod kontroli jest zawsze ograniczona i lepsze efekty przynosi podnoszenie świadomości hodowców w zakresie sensu dokonywania oceny przez organizowanie odpowiednich szkoleń.

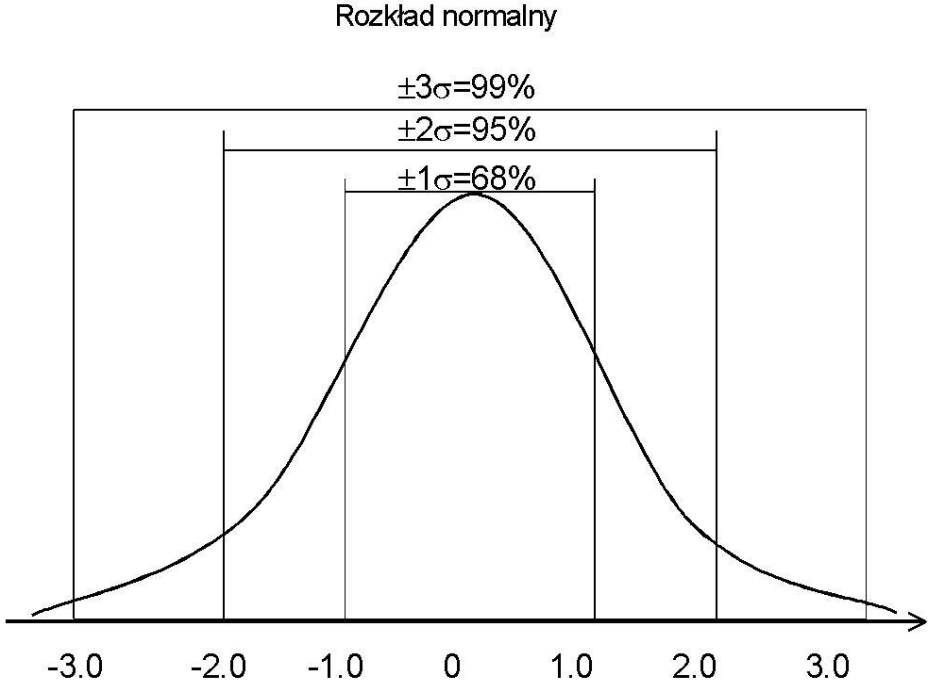
Błędy w wynikach kontroli użytkowości skutkują obniżaniem tempa postępu hodowlanego, a to oznacza stratę dla hodowcy.

Dokładność oceny

Wykorzystanie w ocenie nie tylko fenotypu ocenianego zwierzęcia, ale także informacji o użytkowości jego przodków, krewnych bocznych i potomstwa przyczynia się do zwiększenia dokładności oceny zwierząt. Dokładność oceny określa związek między prawdziwą (nieznaną) wartością hodowlaną zwierzęcia a naszym jej przewidywaniem. Predykcji wartości hodowlanej na podstawie wyników kontroli użytkowości dokonuje się zwykle z użyciem złożonych metod statystycznych, o których mowa będzie w dalszych rozdziałach tego opracowania.

Różnica selekcyjna i intensywność selekcji

Selekcja, czyli wybór osobników na rodziców następnego pokolenia, to podstawowe narzędzie hodowcy, dzięki któremu może on zmierzać do wyznaczonego celu hodowlanego. W przypadku selekcji zależy nam na wyborze zwierząt najlepszych, tj. takich, które posiadają najwyższe wartości hodowlane. Gdy jedynym źródłem informacji, na podstawie, której można podjąć decyzję selekcyjną jest fenotyp osobników, jedynym kryterium porównawczym pozostaje obserwacja dokonana na samych osobnikach. Określenie wybór ‘najlepszych’ zwierząt jest bardzo nieprecyzyjne, a że odgrywa ono kluczową rolę w tempie doskonalenia zwierząt spróbujemy je sprecyzować. Na wstępie warto sobie zdać sprawę z tego jak wygląda rozkład większości cech zwierząt o dużym znaczeniu gospodarczym w relacji do obliczonych wcześniej wskaźników zmienności.



Rysunek 14. Rozkład normalny. Prawdopodobieństwo, że obserwacja znajdzie się w obszarze ± jedno odchylenie standardowe (σ) wynosi 68%.

Przykład 21. W odniesieniu do przykładowych cech podanych wcześniej - masy myszy i pobrania paszy - przeanalizujmy, jakie decyzje selekcyjne mogą zostać podjęte dla każdej z cech i spróbujmy je do siebie odnieść.

Selekcja na wagę.

Najlepsze	Frakcja	Średnia	Przewaga w jednostkach odchylenia standardowego
2	0,125	29,50	+1,36
4	0,250	29,25	+1,31
8	0,500	27,75	+0,87
12	0,750	26,17	+0,40

Selekcja na pobranie paszy.

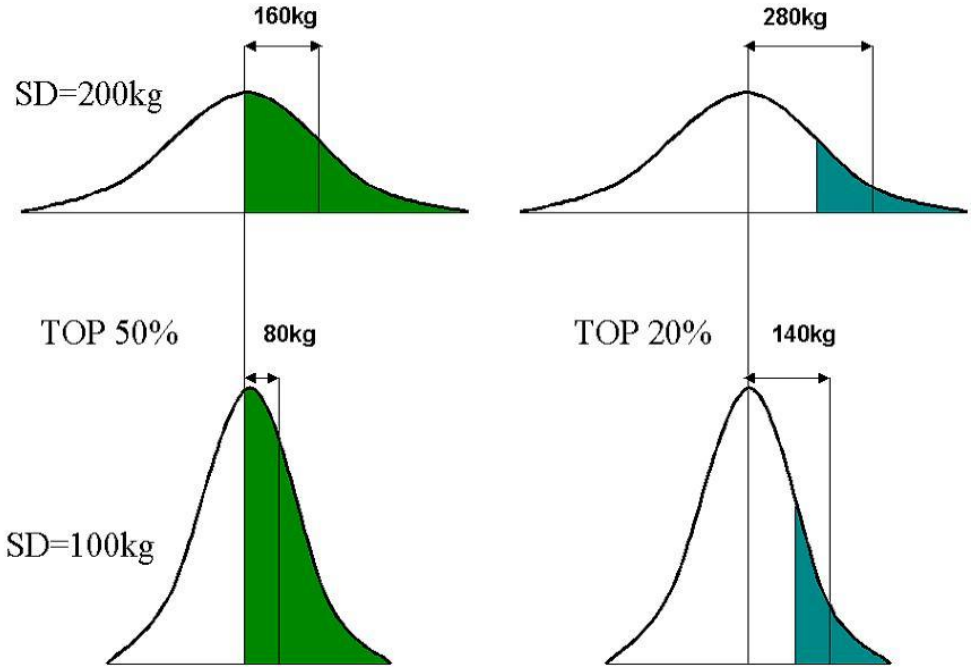
Najlepsze	Frakcja	Średnia	Przewaga w jednostkach odchylenia standardowego
2	0,125	83,50	+1,54
4	0,250	80,75	+1,31
8	0,500	74,88	+0,83
12	0,750	69,75	?

Intensywność selekcji to średnia przewaga selekcjonowanych zwierząt względem całej populacji wyrażona w jednostkach odchylenia standardowego.

Dla większych populacji intensywność selekcji można łatwo obliczyć, jeśli znamy wielkość frakcji selekcjonowanych zwierząt. Obliczenia opierają się o własności rozkładu normalnego. W praktyce można też korzystać z odpowiednich tablic:

Przeliczanie frakcji na intensywność selekcji

Frakcja	0,001	0,002	0,003	0,004	0,005	0,006	0,007	0,008	0,009
I	*3,364*	*3,167*	*3,047*	*2,959*	*2,889*	*2,831*	*2,781*	*2,737*	*2,698*
Frakcja	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09
I	*2,663*	*2,419*	*2,266*	*2,153*	*2,061*	*1,984*	*1,917*	*1,858*	*1,804*
Frakcja	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
I	*1,755*	*1,400*	*1,159*	*0,966*	*0,798*	*0,644*	*0,497*	*0,350*	*0,195*



Rysunek 15. Przewaga selekcjonowanej grupy zwierząt a zmienność cechy i ostrość selekcji

Znając wielkość intensywności selekcji można łatwo określić średnią wartość selekcjonowanej grupy zwierząt. Różnica między tą wielkością a średnią wartością cechy w populacji nosi miano różnicy selekcyjnej i wynosi:

$$S = i\,\sigma_p$$

W tym momencie rodzi się pytanie na ile obliczona przez nas różnica selekcyjna przeniesie się na następne pokolenie, które uzyskamy z kojarzenia wyselekcjonowanych zwierząt. Odpowiedź na to pytanie nie powinna sprawić problemu, jeśli się pamięta, co oznacza współczynnik h^2.

Postęp hodowlany (genetic gain)

Ponieważ w hodowli zależy nam na postępie genetycznym określmy w przybliżeniu, jaka będzie wartość hodowlana kolejnego pokolenia. W tym celu skorzystamy z poznanego wcześniej wzoru

$$A = h^2(P-\bar{P})$$

i przeniesiemy go na całą wyselekcjonowaną grupę zwierząt, stąd jej średnia wartość hodowlana:

$$\bar{A} = h^2\left(\overline{P-\bar{P}}\right) = h^2\left(\bar{P}_{selected} - \bar{P}\right) = h^2 S,$$

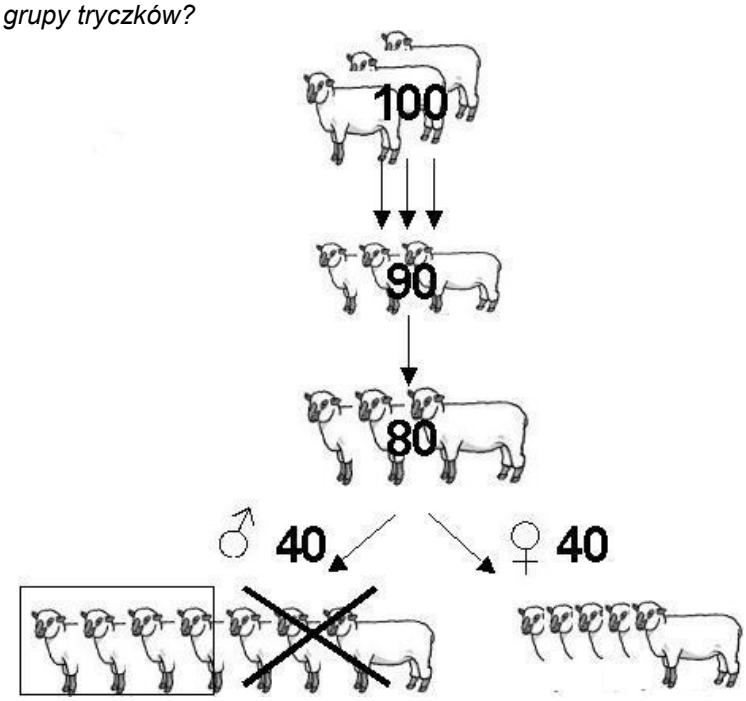
podstawiając za różnicę selekcyjną iloczyn intensywności selekcji i σ_p mamy:

$$\bar{A} = ih^2\sigma_P = ih\sigma_A$$

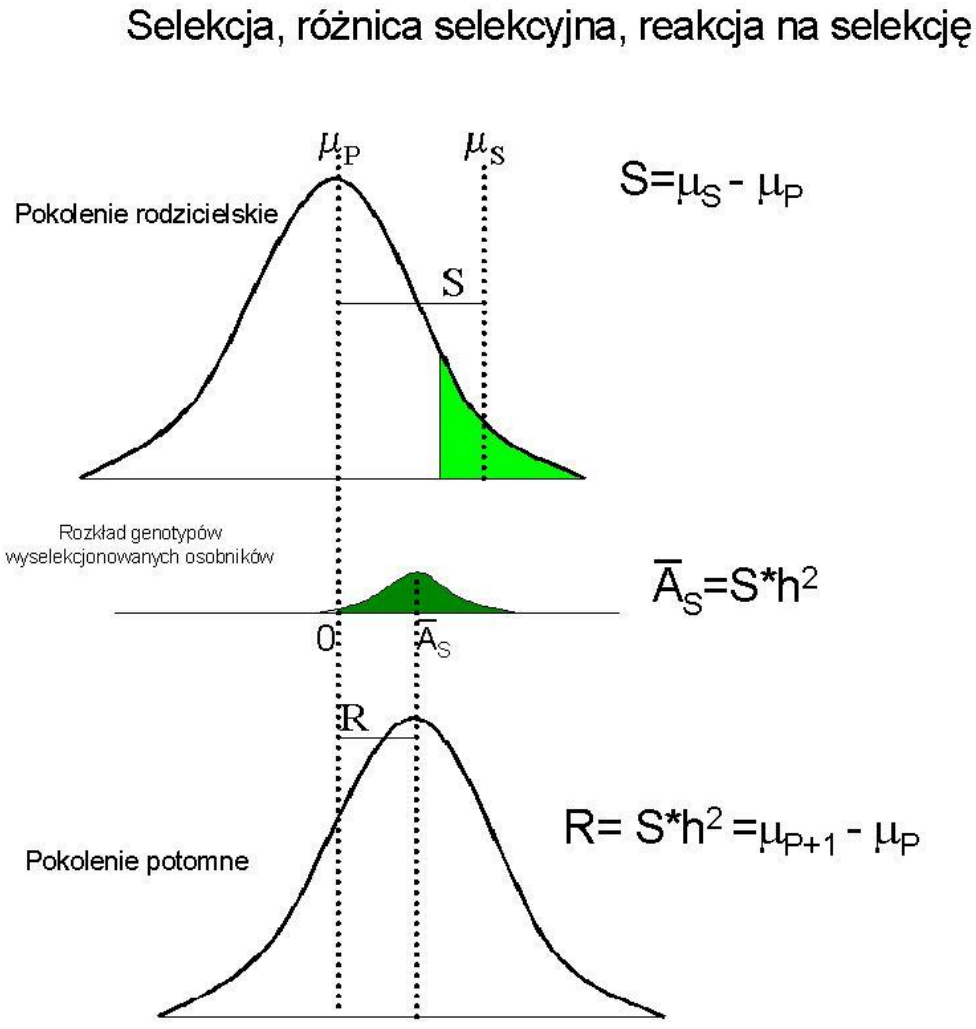
Wielkość oznaczana symbolem h określana jest mianem dokładności selekcji. Stąd efekt selekcji w ujęciu genetycznym jest wypadkową trzech parametrów: intensywności selekcji, dokładności oceny wartości hodowlanej i pierwiastka z wariancji, (czyli odchylenia standardowego) genetycznej addytywnej.

Przykład 22. Różnica selekcyjna. Przyjmijmy, że średnia produkcja wełny u rocznych merynosów wynosi 2kg, a odchylenie standardowe tej cechy 0,5kg. W pewnym zamkniętym stadzie składającym się ze 100 maciorek rocznie rodzi się 90 jagniąt, a wieku reprodukcyjnego dożywa 80. Stąd 40 maciorek i 40 tryczków stanowi materiał hodowlany do wykorzystania w dalszej hodowli. Te 40 maciorek jest zwykle w całości potrzebne do

*remontu matek. Stąd frakcja selekcjonowanych zwierząt wynosi 100%. W przypadku tryków wystarczą nam tylko 4 sztuki – stąd frakcja selekcjonowanych zwierząt wynosi 4/40=10%, a zatem intensywność selekcji jest równa 1,755. Jeśli selekcję tryków przeprowadzimy, gdy zwierzęta będą w wieku 1 roku, kiedy to można dokonać strzyży, spodziewać się możemy, że średnio od jednego wyselekcjonowanego tryka uzyskamy: 2+1,755*0,5=2,8775kg wełny. Zastanów się, co mogłoby wpłynąć na większą produkcyjność wełny wyselekcjonowanej grupy tryczków?*



Rysunek 16. Selekcja tryków: 4 z 40.



Rysunek 17. Selekcja, różnica selekcyjna, reakcja na selekcję

Postęp hodowlany jest miarą reakcji na selekcję: $\Delta R = ih^2\sigma_P$

Reakcja na selekcje (selection response)

Ponieważ średnia wartość wyselekcjonowanej grupy zwierząt jest tylko w stopniu h^2 uwarunkowana genetycznie, dlatego średnia wartość cechy w następnym pokoleniu będzie wynosić $\mu_S=\mu_P+h^2S$ (patrz wykres powyżej). Reakcja na selekcję (R) to różnica między wartością średnią w populacji wyjściowej a średnią pokolenia potomnego.

Odziedziczalność zrealizowana

Stwierdziliśmy, że regresja potomstwa na średnią wartość rodziców równa jest odziedziczalności. Sytuacja taka ma miejsce w przypadku braku niegenetycznych oddziaływań powodujących podobieństwo między rodzicami a potomstwem. Dodatkowo musi być jednak spełniony drugi warunek: brak selekcji naturalnej tzn. brak korelacji między fenotypową wartością danej cechy a płodnością i żywotnością osobników, jeśli warunki te są spełnione, to stosunek reakcji na selekcję do różnicy selekcyjnej równa się odziedziczalności.

$$h^2 = \frac{R}{S}$$

Wielkość obliczoną w ten sposób nazywa się **odziedziczalnością zrealizowaną**. W praktyce jej szacowanie wymaga informacji uzyskanych z trwającego dłuższy czas eksperymentu selekcyjnego w możliwie niezróżnicowanych warunkach środowiskowych. Jeśli selekcja jest prowadzona jest w jednym kierunku odziedziczalność zrealizowaną można szacować jako stosunek całkowitej reakcji na selekcję R_s do całkowitej (kumulowanej) różnicy selekcyjnej S_s :

$$h^2 = \frac{R_s}{S_s}$$

$$R_s = \sum_{i=1}^{t} R_i = \sum_{i=1}^{t} (\mu_{p+1} - \mu_p) \qquad S_s = \sum_{i=1}^{t} S_i = \sum_{i=1}^{t} (\mu_s - \mu_p)$$

gdzie: μ_s to średnia wyselekcjonowanej grupy zwierząt, μ_P to średnia pokolenia wyjściowego, μ_{P+1} to średnia dla pokolenia potomnego, t – liczba kolejnych pokoleń, R_s to reakcja skumulowana do pokolenia i, S_s różnica selekcyjna do pokolenia i.

Przykład 23. Wyniki pracy hodowlanej nad zwiększeniem masy owiec rasy Border Jester przedstawiają się następująco:

Pokolenie	μ_P	μ_s	$R_i = (\mu_{P+1} - \mu_P)$	$S_i = (\mu_s - \mu_P)$	R_s	S_s
	27,9	*33,6*				
1	*29,3*	*34,7*	*1,4*	*5,7*	*1,4*	*5,7*
2						
3	*30,4*	*35,7*	*1,1*	*5,4*	*2,5*	*11,1*
4	*32,3*	*37,1*	*1,9*	*5,3*	*4,4*	*16,4*
5	*33,3*		*1,0*	*4,8*	***5,4***	***21,2***

Po obliczeniu różnic selekcyjnych (S_i) i kolejnych reakcji na selekcję (R_i) oraz skumulowaniu tych wartości (R_s i S_s) oszacowano wartość odziedziczalności zrealizowanej:

$$h^2 = 5,4 / 21,2 = 0,26.$$

Odstęp pokoleń (generation interval)

We wcześniejszych rozważaniach stwierdziliśmy, że reakcja na selekcję zależy od wielkości różnicy selekcyjnej i odziedziczalności. W takiej sytuacji różnicę selekcyjną odnosimy do obojga rodziców a uzyskiwana w ten sposób reakcja na selekcję mierzy postęp, jaki uzyskuje się z pokolenia na pokolenie. Jednak najczęściej interesuje nas jak duży postęp możemy osiągnąć w ciągu jednego roku.

Wobec tego istotne znaczenie ma jak duży jest odstęp pokoleń, czyli średni wiek rodziców w momencie urodzenia potomstwa.

Odstęp pokoleń to średni wiek rodziców, gdy rodzi się ich wyselekcjonowane potomstwo

Wiele naturalnych uwarunkowań sprawia, że odstęp pokoleń u obojga płci często nie jest jednakowy. W takiej sytuacji reakcja na selekcję na rok wynosi

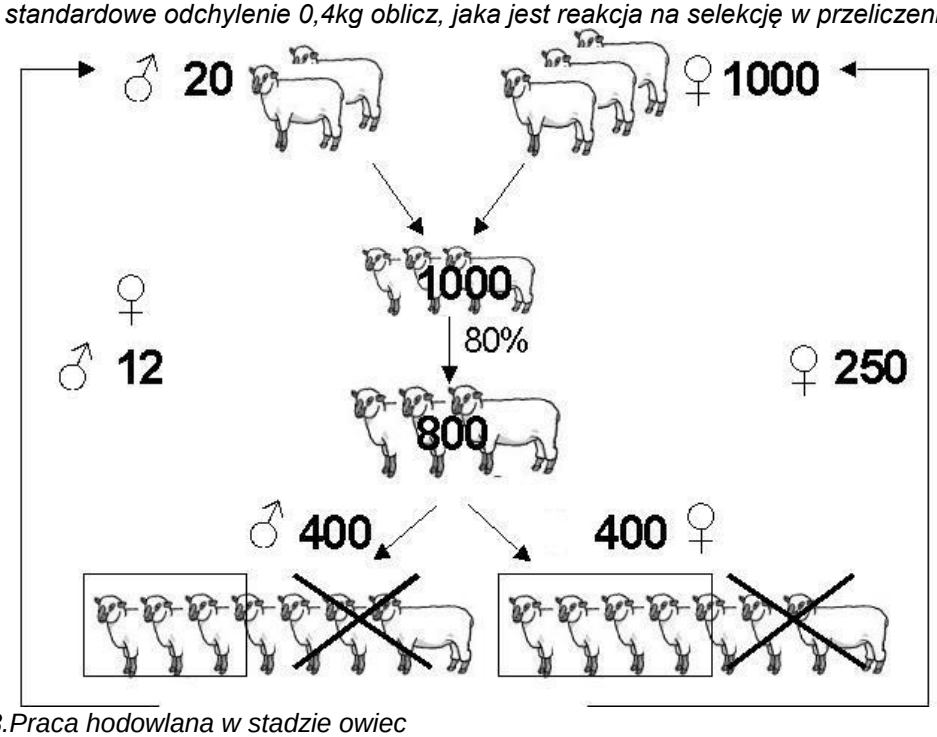
Reakcja na selekcję na rok = różnica selekcyjna * odziedziczalność / odstęp pokoleń

Podobnie intensywność selekcji często nie jest jednakowa stąd:

$$R_{rok} = \frac{i_m + i_f}{L_m + L_f} h^2 \sigma_P$$

gdzie indeksy m i f odnoszą się odpowiednio do samców i samic, a L oznacza odstęp pokoleń.

Przykład 24. Selekcja owiec pod kątem masy wełny. Załóżmy, że posiadamy stado owiec składające się z 1000 matek których struktura wiekowa jest następująca: 250szt. - ma 2 lata, 200 - 3 lata, 180 - 4 lata, 150 - 5 lat, 120 - 6lat, 100 - 7lat. W stadzie jest także 20 tryków z czego 12 ma 2 lata, a 8 - 3 lata. Przyjmijmy, że tryki utrzymywane są zwykle poprzez 2 lata, matki - 6 lat, a pierwsze potomstwo uzyskuje się od zwierząt w wieku 2 lat. Osobniki kojarzone są w stosunku 1 do 50, płenność wynosi 1, a 80% jagniąt dorasta wieku dojrzałego. Przyjmując za podstawę selekcji fenotyp własny osobników, oraz że odziedziczalność cechy wynosi 0,30 a fenotypowe standardowe odchylenie 0,4kg oblicz, jaka jest reakcja na selekcję w przeliczeniu na rok?



Rysunek 18.Praca hodowlana w stadzie owiec

W wyniku procesu starzenia zwierzęta z poszczególnych grup wiekowych przechodzą co roku do starszych klas. Praca hodowlana realizowana jest w momencie selekcji najlepszych fenotypowo rocznych tryków i jarlic. Co roku potrzeba uzupełnić najmłodsze grupy zwierząt, tj. 250 samic i 12 samców. Ponieważ dostępnych jest po 400 młodych kandydatów stąd:

$$f_m=12/400 \; f_f=250/400$$

po przeliczeniu frakcji na intensywność selekcji (patrz tabela) otrzymujemy:

$$i_m=2{,}266 \; i_f=0{,}644.$$

Odstęp pokoleń dla samców i samic obliczamy jako średnie ważone wieku i liczebności poszczególnych grup wiekowych, tj.:

$$L_m=(12*2+8*3)/(12+8)=2{,}4$$

$$L_f=(250*2+200*3+180*4+150*5+120*6+100*7)/(250+200+180+150+120+100)=3{,}99.$$

$$R_{rok} = \frac{2,266 + 0,644}{2,4 + 3,99} 0,30 * 0,4kg = 0,055kg$$

Odp. Postęp hodowlany w tym stadzie wyniesie 0,055kg na rok.

Postęp genetyczny (genetic gain) to zwiększenie wartości genetycznej zwierząt w czasie, pod względem określonej cechy lub grupy cech.

Doskonalenie cech ilościowych

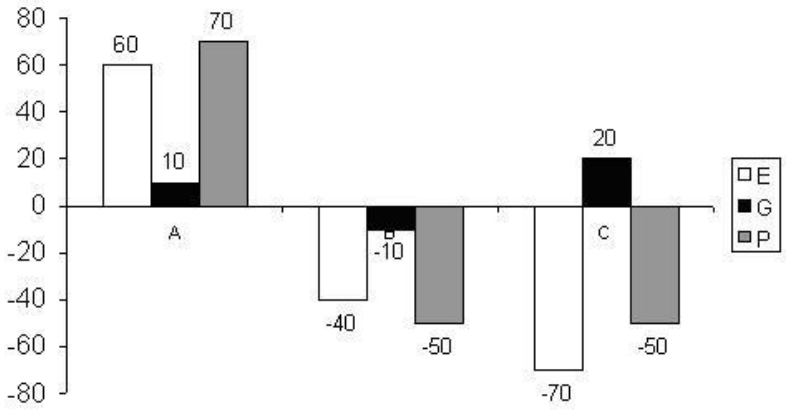
W przypadku doskonalenia cech o prostym uwarunkowaniu genetycznym główne zadanie hodowcy polega na zidentyfikowaniu osobników posiadających korzystne genotypy i ich selekcji. W przypadku cech poligenicznych, czyli uwarunkowanych przez wiele genów, praca hodowcy wygląda bardzo podobnie, z tym, że nie jest możliwy wybór najlepszych genotypów. Hodowca może jedynie kierować się wartością hodowlaną zwierząt, czyli selekcjonować zwierzęta o najwyższej wartości hodowlanej.

Dziedzinę zajmująca się doskonaleniem cech warunkowanych przez wiele genów określa się mianem ***genetyki cech ilościowych (genetics of quantitative traits)***. Opiera się ona o podstawowy model genetyczny, który przedstawia następujące równanie:

$$P = \mu + G + E$$

gdzie P oznacza wartość fenotypową lub użytkowość osobnika dla danej cechy, μ to średnia wartość fenotypowa dla wszystkich zwierząt w populacji, G to wartość genetyczna osobnika dla danej cechy oraz E – wpływ czynników środowiskowych na użytkowość danego osobnika.

Wartość średnia w tym równaniu zwraca uwagę na fakt, że wszystkie pozostałe elementy, jakie w nim występują są traktowane w relacji właśnie do tej wartości średniej, która jest własnością danej populacji. Zatem wartości liczbowe opisujące zarówno G jak i E są względne – są, bowiem odchyleniami od wartości średniej w populacji.

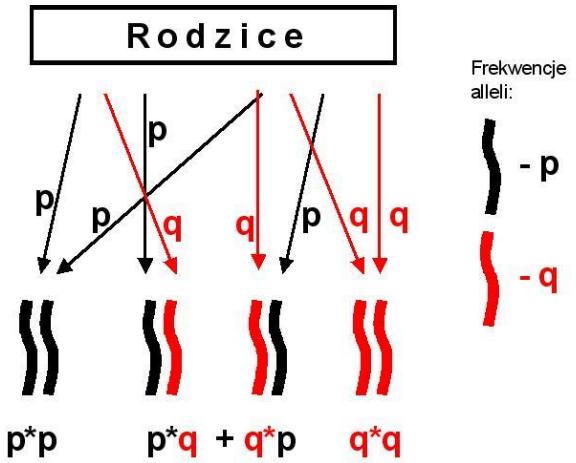


Rysunek 19. Wartość fenotypowa a wartość hodowlana trzech osobników A, B i C. P oznacza wartość fenotypową, E wpływ czynników środowiskowych, a G wartość genetyczną.

Schemat przedstawia wpływ czynników środowiskowych (kolor biały) i genetycznych (kolor czarny) na fenotyp trzech osobników (kolor szary). Największą wartość cechy posiada osobnik A na co składa się genotyp o ponadprzeciętnej wartości (+10) oraz bardzo korzystne wpływy środowiskowe (+60). Osobniki B i C posiadają jednakową, gorszą od przeciętnej użytkowość (-50). W przypadku B jest to wynikiem posiadania przez niego gorszej niż przeciętna wartości genetycznej i złych warunków środowiskowych, w jakich się on znalazł. Jednak przypadek osobnika C jest znacząco różny, bowiem posiada on relatywnie wysoką wartość genetyczną (+20). Jego słaba użytkowość jest wynikiem tego, że znajduje się on w najgorszych warunkach środowiskowych. Nie zmienia to jednak faktu, że to on powinien być w pierwszej kolejności wybrany na rodzica następnego pokolenia.

Wartość genotypowa, addytywna i dominacyjna

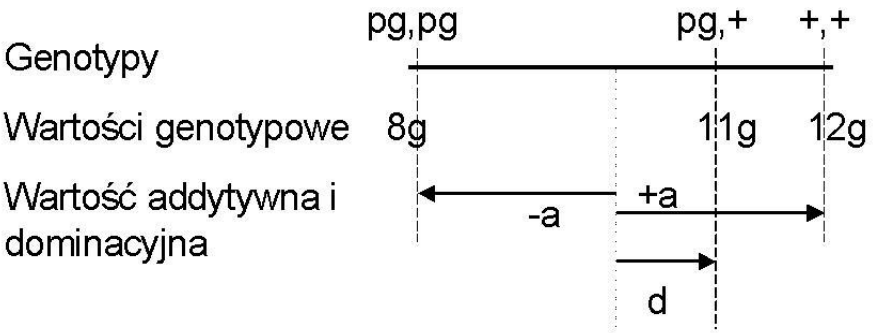
Przypomnijmy, z czego wynika frekwencja poszczególnych genotypów. W przypadku, gdy w populacji występuje para alleli, każdy z daną frekwencją, częstość poszczególnych genotypów można łatwo obliczyć.:



Rysunek 20.

Allele spotykają się losowo tworząc możliwe układy homo i heterozygotyczne, którym można przypisać określone wartości.

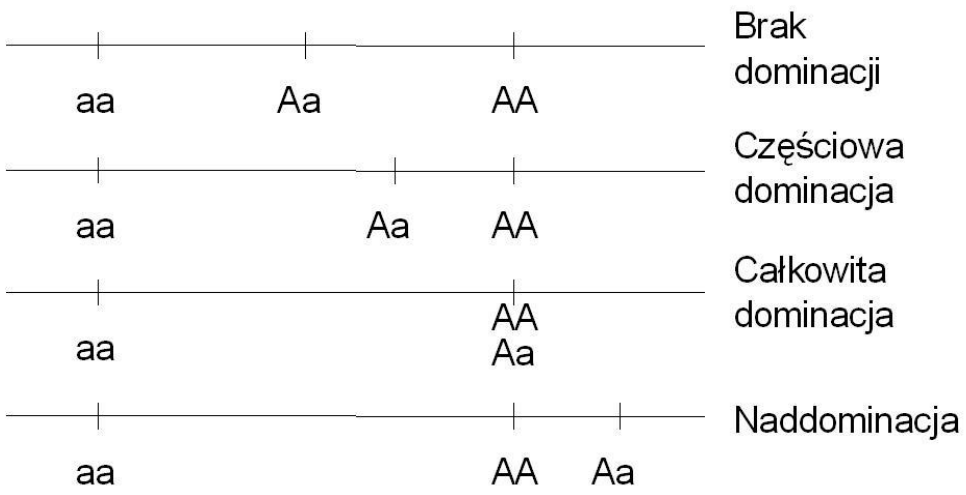
Przykład 25. U myszy obserwowano gen karłowatości pygma (pg). Myszy nie posiadające tego genu (+,+) ważyły średnio 12g, nosiciele pojedynczej jego kopii (+,pg) charakteryzowała średnia masa = 11g, natomiast osobniki z dwoma takimi genami (pg,pg) ważyły średnio tylko 8g. Wyznacz wartość addytywną (a) i dominacyjną (d).



Rysunek 21. Wartość genotypowa, addytywna i dominacyjna

Przyjmujemy, że wariant + podnosi masę o taką samą wielkość jak wariant pg obniża. Stąd różnica w masach dwóch różnych homozygot wynosi 2a – czyli 4g. Wartość dominacyjna wyznaczana jest względem połowy odległości między pg,pg i +,+. W tej sytuacji a = 2g,
a d = 1g.

Gdy d = a mamy do czynienia z pełną dominacją, gdy d = 0 z kodominacją, a gdy d > 0 z naddominacją. Obrazuje to schemat:



Efekt pojedynczego genu

Efekt pojedynczego genu zależy od populacji, do której go odnosimy.

Przeciętny efekt genu to średnia różnica między osobnikami, które gen ten zaczerpnęły od jednego z rodziców a średnią z populacji.

W populacji myszy gen + występuje z częstością 20%. Zakładając stan równowagi genetycznej wyznacz przeciętny efekt genu +, pg.
Jeśli p (prawdopodobieństwo wystąpienia +) wynosi 0,2 to q=0,8, zatem częstości genotypów będą wynosiły:

++	*p*p*	*0,2*0,2*	*=*	*0,04*
+,pg	*2*p*q*	*2*0,2*0,8*	*=*	*0,32*
pg,pg	*q*q*	*0,8*0,8*	*=*	*0,64*

Średnia masa osobników, które od rodziców zaczerpnęły gen +

+		*pg*		
*12*0,2*	*+*	*11*0,8*	*=*	*11,2*

a tych, które zaczerpnęły gen pg

+		*pg*		
*11*0,2*	*+*	*8*0,8*	*=*	*8,6*

Natomiast średnia masa w populacji wynosi:

+,+		*+,pg*		*pg,pg*		
*12*0,04*	*+*	*11*0,32*	*+*	*8*0,64*	*=*	*9,12*

Stąd zgodnie z definicją przeciętny efekt genu '+' = 11,2-9,12=2,08,
a genu pg = 8,6-9,12=-0,52

Wartość hodowlana dla jednej pary alleli

Znając przeciętne efekty genów możemy wyznaczyć wartości hodowlane możliwych osobników.

Wartość hodowlana to suma wszystkich przeciętnych efektów genów

Przykład 26. Przyjmując oszacowane przeciętne efekty genów + i pg możemy wyznaczyć wartości hodowlane. Będą one wynosić odpowiednio

+,+	*2,08+2,08*	*=*	*4,16*
+,pg	*2,08+(-0,52)*	*=*	*1,56*
pg,pg	*-0,52+(-0,52)*	*=*	*-1,04*

Przedstawiona wyżej definicja wartości hodowlanej sugeruje, że w celu określenia wartości hodowlanej konieczne jest poznanie przeciętnych efektów genów. Niestety w praktyce nie można określić przeciętnych efektów genów. Chociaż obserwujemy ogromne postępy w zakresie rozwoju badań molekularnych to jednak nadal nie wiemy nawet ile genów warunkuje daną cechę ilościową. Mimo to przy

pomocy narzędzi, które przedstawione zostaną w następnych rozdziałach jesteśmy w stanie oszacować wartości hodowlane zwierząt i to niekiedy z bardzo duża dokładnością.

Średnia wartość hodowlana w populacji wynosi zero

Znając wartości hodowlane poszczególnych genotypów i frekwencje z jakim one występują w populacji możemy obliczyć jaka jest średnia wartość hodowlana w populacji:
+,+ +,pg pg,pg
*4,16 * 0,04 + 1,56 * 0,32 + (-1,04)*0,64 = 0*

Wartość genotypowa a wartość hodowlana

Jak widać z przykładu dotyczącego genetycznego uwarunkowania masy myszy układy *pg,pg* i *pg,+* warunkują podobną masę myszy. Zwierzęta o takich genotypach mają zbliżone wartości genotypowe. Jednak ich wartości hodowlane różnią się wyraźnie. Przeciętnie potomstwo osobników *pg,*pg będzie cięższe od potomstwa osobników *pg,+.* Przyczyną tego jest występująca dominacja, której zwierzęta heterozygotyczne nie przekazują w produkowanych przez siebie gametach następnym pokoleniom. Dziedziczeniu podlegają jedynie geny, których przeciętna wartość została przez nas oszacowana. Tworzy ona wartość hodowlaną, czyli wartość genów dla potomstwa, w odróżnieniu do wartości genotypowej – wartości genów dla samego osobnika. Ponieważ wartości hodowlanej nie można określić w sposób precyzyjny, dlatego określa się ja mianem *szacowanej wartości hodowlanej*.

✍ *Zadania*

Przykład 27. W pewnym stadzie hodowlanym doskonalono cechę ciężar miotu w 28 dniu, który wynosił średnio 6,8kg. Wyselekcjonowana grupa zwierząt charakteryzowała się średnią 7,2kg, a powstałe z niej kolejne pokolenie potomne 6,9kg. Ile wynosi odziedziczalność tej cechy? Jak dokładnie określa się w ten sposób oszacowany parametr?

Przykład 28. Na podstawie danych z wieloletniego eksperymentu oszacuj odziedziczalność zrealizowaną cechy masa cielęcia przy urodzeniu.

Pokolenie	Wartość średnia	Wartość średnia w grupie wyselekcjonowanych osobników
1	37,8	40,0
2	38,4	42,5
3	39,4	41,9
4	40,4	43,5
5	40,9	

Przykład 29. Wartość hodowlana buhaja Herscot wynosi +1200kg, a krowy Hella +200kg. Gdyby z kojarzenia tych zwierząt urodził się buhajek to jak można by obliczyć jego wartość hodowlaną?

Przykład 30.Pewien rolnik zaobserwował szybkie przyrosty u pewnej świni ze swego stada. Które określenie poprawnie opisuje jego obserwacje:
- sztuka ma bardzo dobra cechę
- sztuka ma wysoka wartość cechy przyrost masy
- sztuka ma geny o dobrych cechach?

Przykład 31. Pewien hodowca posiada krowę o wartości hodowlanej dla wydajności mleka w pierwszej laktacji wynoszącej 150kg. Zastanawia się czy pokryć ją buhajem A o wartości hodowlanej dla tej cechy wynoszącej 1050kg czy też buhajem B o wartości odpowiednio 610kg. Przed podjęciem decyzji hodowca przeanalizował rodowody i okazało się, że buhaj A jest wnuczkiem ojca jego krowy. Wykorzystując dotychczas zdobytą wiedzę szeroko omów skutki obu wariantów decyzji, jakie może podjąć hodowca.

Przykład 32. W pewnym laboratorium zamierzano prowadzić pracę hodowlaną w kierunku zwiększenia wagi szczurów w wieku 10 tygodni. Wielkość utrzymywanej populacji wynosiła średnio 200szt. Stosunek płci do kojarzeń wynosił 1:4 (samców do samic), a jedna samica odchowywała przeciętnie 4 młode. Oblicz, jaka

będzie średnia masa zwierząt po 5 pokoleniach pracy hodowlanej wiedząc, że odziedziczalność tej cechy wynosi 0,4, średnia masa początkowa zwierząt 150g, a fenotypowe odchylenie standardowe 1,725.

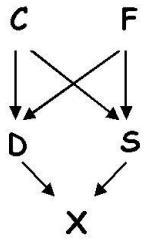
4. Genetyczne podobieństwo między zwierzętami

Rodowody

Rodowody zwierząt stanowią obok wyników kontroli użytkowości podstawową informację potrzebną do doskonalenia zwierząt. Najpopularniejsze są dwa sposoby przedstawiania informacji rodowodowej: ***rodowód strzałkowy*** i ***tabelaryczny***.

W rodowodzie strzałkowym strzałka oznacza przepływ genów między osobnikami i jest zawsze skierowana od rodzica do potomka. Jako że każdy osobnik ma parę rodziców, do jednego zwierzęcia w rodowodzie mogą prowadzić maksymalnie dwie strzałki. W poprawnie skonstruowanym rodowodzie strzałkowym każdy osobnik może pojawić się tylko raz.

X			
S		D	
C	F	C	F



Rysunek 22. Przykładowy rodowód tabelaryczny i odpowiadający mu rodowód strzałkowy. W tym przypadku proband pochodzi z kojarzenia pełnego rodzeństwa.

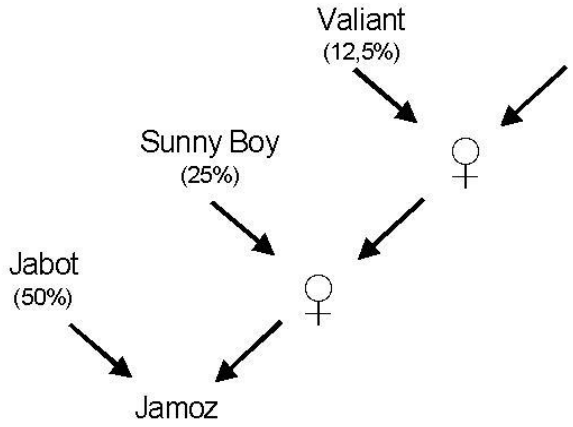
Rodowód tabelaryczny podzielony jest na dwie części: w jednej zapisani są przodkowie ze strony ojca, w drugiej ze strony matki. Zwierzęta mogą się powtarzać. Jeśli ten sam osobnik występuje w rodowodzie matki i ojca oznacza to, że ***proband***, tj. ten osobnik, dla którego skonstruowany jest rodowód, jest zinbredowany.

Hodowcy bydła przedstawiają rodowód buhajów podając ich najważniejszych męskich przodków. Okazuje się, że ojciec buhaja, ojciec jego matki oraz ojciec matki matki buhaja przekazują mu łącznie aż 87,5% genów.

Przykład 33. Informacja rodowodowa buhaja Jamoz przedstawiana jest następująco:

Jabot x Sunny Boy x Valiant

co oznacza:



Inbred (inbreeding)

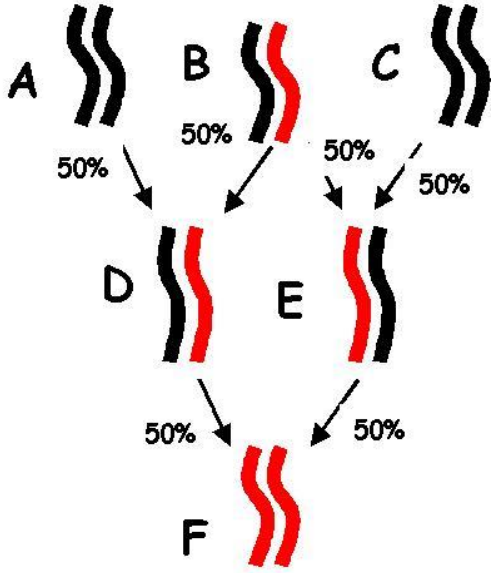
W wyniku kojarzenia spokrewnionych osobników nazywanego inbredem dochodzi do wzrostu homozygotyczności. Miarą inbredu jest współczynnik inbredu.

Współczynnik inbredu to prawdopodobieństwo, że 2 allele w losowo wybranym locus pochodzą od wspólnego przodka i są identyczne.

Ponieważ homozygotyczność jest zjawiskiem normalnym także, gdy nie zachodzi chów wsobny, a jej częstość wynika bezpośrednio z frekwencji alleli, dlatego podaje się, że współczynnik inbredu oznacza w praktyce wzrost homozygotyczności w stosunku do przeciętnej homozygotyczności w populacji.

F_X określa, w jakim stopniu wzrośnie homozygotyczność osobnika w stosunku do średniej homozygotyczności w populacji.

Warunkiem koniecznym do wystąpienia inbredu u danego osobnika jest występowanie w rodowodach jego ojca i matki tych samych osobników. Jeśli tacy osobnicy występują to są oni określani mianem ***wspólnych przodków (common ancestors)***. Jednak nie każdy przodek wspólnego przodka probanta nosi status „wspólnego przodka", bowiem rola ta sprowadza się do przekazania co najmniej dwiema niezależnymi drogami kopii tego samego allelu do probanta.



*Rysunek 23. Kojarzenie półrodzeństwa (D i E) prowadzi do 12,5% zinbredowania potomstwa. Prawdopodobieństwo, że osobnik B przekaże do D gen oznaczony czerwonym kolorem wynosi 50%, to że jeśli się on znajdzie u D i zostanie przekazany do F również 50% ale już to, że zajdą obie sytuacje, czyli, że czerwony gen pochodzący od B przejdzie drogę przed D do F to już iloczyn tych prawdopodobieństw czyli 50%*50%. Dalej, prawdopodobieństwo, że tej sytuacji będzie towarzyszyć sytuacja, że B przekaże kopie tego samego genu przez E do F to 50%*50%*50%*50% czyli 1/16. Zatem F będzie homozygotą posiadającą dwa identyczne geny pochodzące od B wynosi 1/8 na co składa się prawdopodobieństwo, że będą to czerwone geny (1/16) i takie samo prawdopodobieństwo, że będą to geny czarne (1/16).*

$$F_x = \frac{1}{2}\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n (1+F_a)\right]$$

gdzie : F_X - współczynnik inbredu osobnika X,

F_a - współczynnik inbredu wspólnego przodka,

n - wykładnik potęgi, będący liczbą grafów łączących ojca i matkę poprzez wspólnego przodka,

$\frac{1}{2}$ - oznacza udział genów każdego z rodziców przekazywanych potomstwu.

Σ - symbol sumowania, przeprowadzamy je dla każdej ścieżki.

Przykład 34. Obliczmy inbred osobnika F pochodzącego z kojarzenia półrodzeństwa D i E. Wspólnym przodkiem dla jego rodziców jest B. Nie znamy jego pochodzenia, zatem nie musimy przyjąć, że jego rodzice

nie mieli wspólnych przodków, więc jego inbred wynosi zero. Tak jak poprzednio, jest tylko jedna ścieżka łącząca D i E ze wspólnym przodkiem:

$$D \leftarrow B \rightarrow E.$$

Występują w niej 2 strzałki, dlatego:

$$F_F = \frac{1}{2}\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n\left(1+F_B\right)\right] = \frac{1}{2}\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^2\left(1+0\right)\right] = 0{,}125$$

Wskazówka – jak prawidłowo wyznaczyć współczynnik inbredu:

1. skonstruować rodowód strzałkowy probanta,
2. wyszukać wszystkich wspólnych przodków,
3. dla każdego wspólnego przodka wyznaczyć wszystkie możliwe drogi przejścia od jednego z rodziców przez wspólnego przodka do drugiego z rodziców,
4. policzyć strzałki w każdej ścieżce
5. określić współczynnik inbredu wspólnych przodków.

Uwaga: w prawidłowo wyznaczonych ścieżkach żaden osobnik nie może się powtarzać, żadna droga nie może przechodzić przez probanta!

Spokrewnienie addytywne

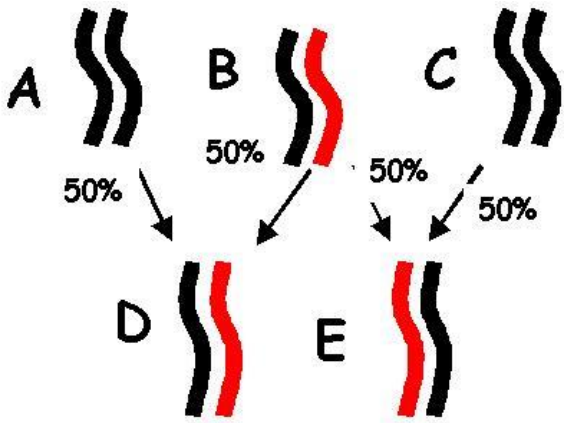
Spokrewnienie addytywne to prawdopodobieństwo, że dany gen z pojedynczej pary alleli osobnika jest identyczny przez pochodzenie z jednym spośród alleli analogicznej pary drugiego osobnika.

Spokrewnienie addytywne to także wskaźnik korelacji między wartościami hodowlanymi osobników.

W przypadku, gdy jeden osobnik jest przodkiem drugiego to mówimy o ***spokrewnieniu w linii prostej***, np. ojciec i syn, zwierzę i ojciec jego matki. W takiej sytuacji spokrewnienie wynika z faktu, że jeden z nich przekazuje drugiemu geny. Często mamy do czynienia ze **spokrewnieniem w *linii bocznej***. Jego warunkiem jest posiadanie przez parę osobników wspólnego przodka, np. pełne rodzeństwo, buhaj i córki jego ojca (półsiostry). Poniżej przedstawiono wzór na spokrewnienie, przy pomocy którego można obliczyć spokrewnienie w linii prostej, bocznej, a także analizować przypadki, w których dwa osobniki są jednocześnie spokrewnione w linii prostej i bocznej:

$$R_{xy} = \frac{\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n\left(1+F_a\right)\right]}{\sqrt{\left(1+F_x\right)\left(1+F_y\right)}}$$

gdzie : Rxy - współczynnik spokrewnienia między zwierzętami X i Y,
n- liczba strzałek łączących osobnika X z Y przez wspólnego przodka dla każdej ścieżki,
F_X-współczynnik inbredu osobnika X,
Fy-współczynnik inbredu osobnika Y,
F_a-współczynnik inbredu wspólnego przodka A.



Rysunek 24. Przykładowe spokrewnienie w linii bocznej – D i E to półrodzeństwo.

Przykład 35. Osobniki D i E są półrodzeństwem czyli są spokrewnieni w linii bocznej. Ich wspólnym przodkiem jest B. Żaden z tych osobników nie jest zinbredowany – F_B=0, F_D=0, F_E=0. Jest tylko jedna ścieżka łącząca D i E ze wspólnym przodkiem:

$$D \leftarrow B \rightarrow E.$$

Występują w niej 2 strzałki, dlatego:

$$R_{DE} = \frac{\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n (1+F_B)\right]}{\sqrt{(1+F_D)(1+F_E)}} = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)^2 (1+0)}{\sqrt{(1+0)(1+0)}} = 0{,}25$$

Wskazówka – jak prawidłowo wyznaczyć współczynnik pokrewieństwa:

1. skonstruować rodowód strzałkowy,
2. w przypadku spokrewnienia w linii bocznej - wyszukać wszystkich wspólnych przodków,
3. wyznaczyć wszystkie możliwe drogi przejścia od jednego z osobników do drugiego – dla spokrewnienia w linii bocznej drogi muszą przechodzić przez wspólnego przodka,
4. policzyć strzałki w każdej ścieżce
5. określić współczynnik inbredu obu osobników, a dla spokrewnienia w linii bocznej także dla wspólnych przodków.

Uwaga: w prawidłowo wyznaczonych ścieżkach żaden osobnik nie może się powtarzać!

Inbred osobnika jest w przybliżeniu równy połowie spokrewnienia addytywnego między jego rodzicami

*Przykład 36. Spokrewnienie między D i E wynosi 0,25, zatem inbred ich potomka (F) będzie wynosił 0,5*0,25=0,125.*

Przykład 37.Obliczmy spokrewnienie między osobnikami A i D. Jest to przykład spokrewnienia w linii prostej, bowiem jeden z osobników jest przodkiem drugiego. Jest tylko jedna możliwa droga przejścia od osobnika A do D:

$$A \rightarrow D$$

I występuje w niej tylko jedna strzałka. W przypadku, gdy mamy do czynienia ze spokrewnieniem w linii prostej i chcemy skorzystać z podanego wcześniej wzoru na spokrewnienie, rolę wspólnego przodka (F_A) pełni ten z osobników, który jest przodkiem drugiego, zatem F_A=F_X (X jest przodkiem Y). Ponieważ zarówno A jak i D nie są spokrewnione, zatem:

$$R_{xy} = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)^1 (1+0)}{\sqrt{(1+0)(1+0)}} = 0{,}5$$

Jak można się było spodziewać rodzic i potomek mają 50% wspólnych genów.

W literaturze spotkać można inną postać wzoru na spokrewnienie w linii prostej. Nie jest on tak uniwersalny jak przedstawiony powyżej, gdyż nie można go wykorzystywać do obliczania spokrewnienia w linii bocznej, ani tym bardziej do analizy przypadków, gdzie dwa osobniki są jednocześnie spokrewnione w linii prostej i bocznej. Poniższe przekształcenie pokazuje, że podany wcześniej wzór można przekształcić do formy alternatywnej:

Przyjmując, że A i X to te same osobniki, czyli $F_a = F_X$, mamy więc:

$$R_{xy} = \frac{\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n (1+F_x)\right]}{\sqrt{(1+F_x)(1+F_y)}} = \sum\left(\frac{1}{2}\right)^n \frac{\sqrt{(1+F_x)(1+F_x)}}{\sqrt{(1+F_x)(1+F_y)}} =$$

$$= \sum\left(\frac{1}{2}\right)^n \frac{\sqrt{(1+F_x)}}{\sqrt{(1+F_y)}} = \sum\left(\frac{1}{2}\right)^n \sqrt{\frac{(1+F_x)}{(1+F_y)}}$$

Najważniejszym praktycznym zastosowaniem współczynników pokrewieństwa jest przewidywanie wartości hodowlanej zwierząt spokrewnionych z osobnikami, o znanej użytkowości. Stanowi to główną podstawę posługiwania się wartością zwierząt spokrewnionych w celu zwiększenia skuteczności selekcji – dokładnej oceny zwierząt.

Aktualny poziom inbredu oraz jego zmiany na przestrzeni ostatnich lat u różnych ras bydła mlecznego w Kanadzie[*]

Rasa	*Średni % inbredu w 2000 roku*	*Średni roczny wzrost przeciętnego zinbredowania z podziałem na dekady*		
		1970 – 1980	*1980 – 1990*	*1990 – 2000*
Ayrshire	*5.38*	*.22*	*.16*	*.07*
Brown Swiss	*3.67*	*.09*	*.16*	*.12*
Canadienne	*6.56*	*.11*	*.23*	*.30*
Guernsey	*4.12*	*.06*	*.08*	*.12*
Holstein	*4.89*	*.07*	*.06*	*.26*
Jersey	*4.70*	*.12*	*.07*	*.09*
Milking Shorthorn	*0.70*	*.00*	*.00*	*.06*

[*] *źródło: www.cdn.ca (dostęp: 2001.09.17)*

Depresja inbredowa

U zinbredowanych osobników często dochodzi do obniżenia wartości cech – spadku produkcji, spadku odporności na choroby itp. Zjawisko to nosi nazwę depresji inbredowej.

Depresja inbredowa jest przyczyną strat hodowców

Przyczyn występowania tego zjawiska należy szukać w
- zmniejszeniu heterozygotyczności,
- ujawnieniu genów recesywnych.

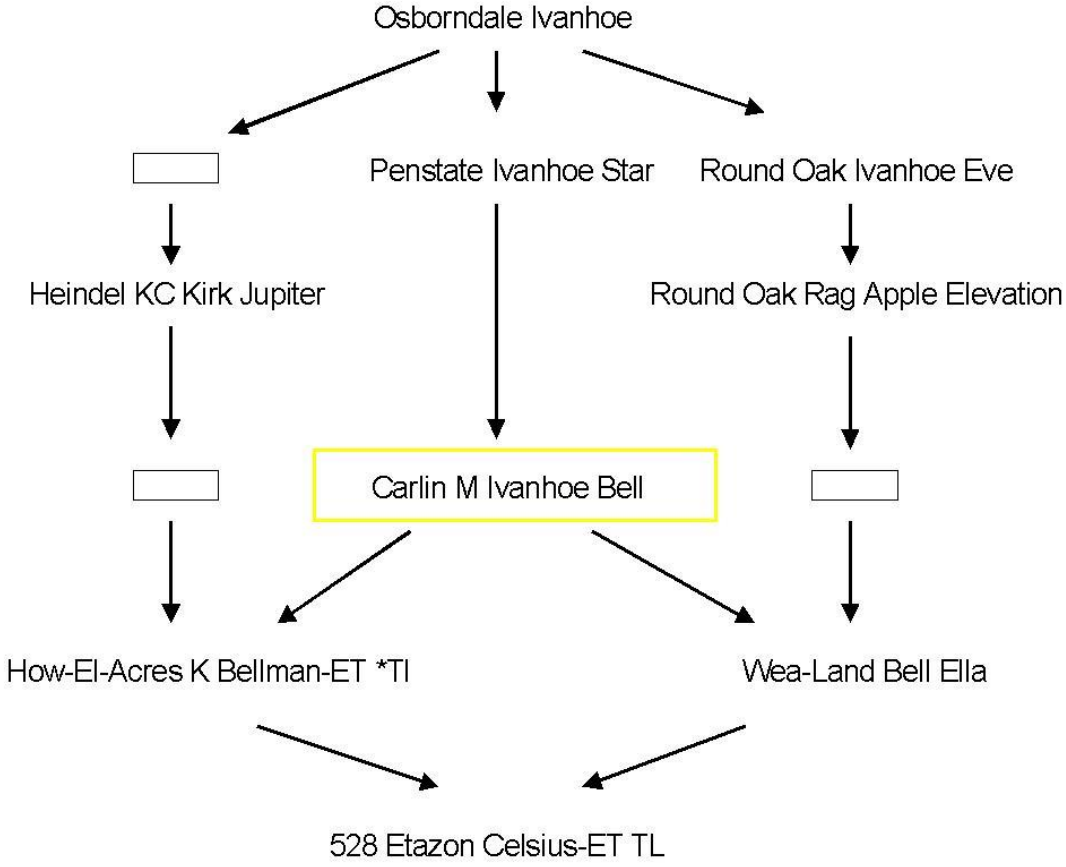
Przykład 38. Badania naukowe wykazały, że 1% inbredu (Smith i wsp. 1998) wywołuje pogorszenie cech mleczności w laktacji u bydła mlecznego o: ↓27kg mleka (I laktacja), ↓0,9 kg tłuszczu, ↓0,8 kg białka, ↑ 0,6 dnia wiek pierwszego wycielenia, ↑0,3 dnia OMW, ↓13 dni okres użytkowania.

Przykładowe kojarzenia w pokrewieństwie oraz strata z tytułu depresji inbredowej:

Kojarzenie	*Inbred*	*MLEKO*	*TŁUSZCZ*	*BIAŁKO*
Krowa X Jej ojciec	*25%*	*-675 kg*	*-22,5 kg*	*–20 kg*
Krowa X Syn jej ojca	*12,5%*	*-337,5kg*	*-11,3 kg*	*–10 kg*
Krowa X Wnuczek jej ojca	*6,25%*	*-168,8kg*	*-5,6 kg*	*–5 kg*
Krowa X Ojciec jej matki	*12,5%*	*-337,5kg*	*-11,3 kg*	*–10 kg*
Krowa X Ojciec jej ojca	*12,5%*	*-337,5kg*	*-11,3 kg*	*–10 kg*
Krowa X Półbrat jej ojca	*6,25%*	*-168,8kg*	*-5,6 kg*	*–5 kg*

Inbred nie dziedziczy się,·
ale jeśli wspólnym przodkiem probanta jest zinbredowany osobnik to zwiększa to jego inbred.

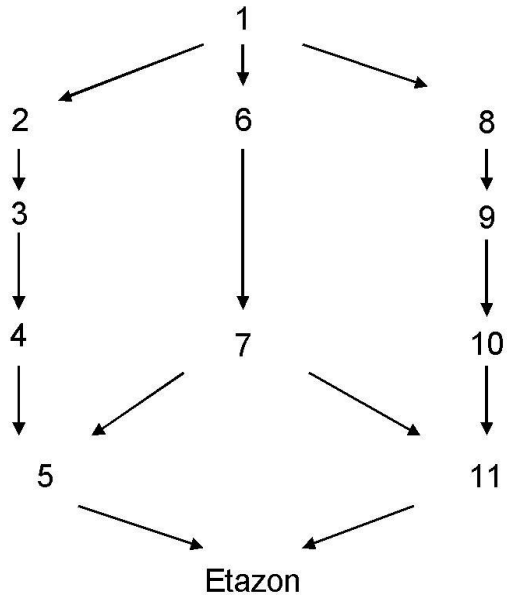
Chociaż inbred jako taki nie dziedziczy się to jednak należy pamiętać, że zinbredowany wspólny przodek probanta wywołuje u niego wyższy poziom inbredu aniżeli niezinbredowany wspólny przodek.



Rysunek 25. Rodowód zinbredowanego buhaja Etazon Celsius. Jego dziadek ze strony matki i ojca, Carlin M Ivanhoe Bell, pojawiał się w rodowodach wszystkich zwierząt obciążonych wadą genetyczną nazywaną wrodzonym zespołem zniekształceń kręgosłupa (Complex Vertebral Malformation – CVM). Późniejsze analizy wykazały, że także jego ojciec, Penstate Ivanhoe Star, był nosicielem zmutowanego genu wywołującego CVM.

Przykład 39. Obliczmy inbred Etazona. Zgodnie ze wskazówkami

1. *najpierw konstruujemy rodowód strzałkowy:*



2. *Znajdujemy wspólnych przodków, którymi są: 1 i 7.*
3. *Wyznaczamy drogi:*
    1. ***5←7→ 11***
    2. ***5***←4←3←2←***1***→6→7→***11***
    3. ***5***← 7← 6← ***1***→8→ 9→ 10→ ***11***
    4. ***5*** ←4← 3← 2← ***1***→ 8→ 9 → 10 → ***11***
4. *W poszczególnych drogach 1-4 są następujące ilości strzałek: 2,7,7,8*
5. *W tym przypadku wspólni przodkowie nie są zinbredowani: F_7=0 i F_1=0.*

Zatem:

$$F_{Etazon} = ½ [½^{2}(1+0) + ½^{7}(1+0) + ½^{7}(1+0) + ½^{8}(1+0)]=13,5\%$$

Macierz spokrewnień

Macierz spokrewnień **A** to zbiór liczb zawierających informacje o spokrewnieniu między wszystkimi osobnikami wybranej grupy zwierząt. W praktyce macierze takie konstruuje się dla dużych populacji, stąd bywa, że ich wymiary są ogromne. Wykorzystuje się je przy obliczaniu wartości hodowlanych osobników, o czym będzie mowa w dalszych rozdziałach tych materiałów. Ze względu na powszechne stosowanie **A** opracowano prostą rekursywną metodę jej tworzenia. Zostanie ona przedstawiona na przykładzie.

Animal	Sire	Dam
6802	5623	5628
5807	5623	5635
4010	5807	6802

Pierwszym krokiem jest z podanej informacji utworzenie listy wszystkich zwierząt w porządku chronologicznym. Ważne jest, aby przy ustalaniu kolejności potomkowie nie pojawiali się wcześniej na liście aniżeli ich rodzice.

Animal	Sire	Dam
A	-	-
B	-	-
C	-	-
D	A	B
E	A	C
F	E	D

Jeśli lista składa się z *n* sztuk zwierząt to macierz spokrewnień będzie posiadała *n* wierszy i *n* kolumn. Poszczególne wiersze należy oznaczyć kolejno zgodnie z identyfikatorami zwierząt. Podobnie oznacza się kolumny dodatkowo wpisując identyfikatory rodziców zwierząt. Obrazuje to poniższy rysunek.

	-,- A	-,- B	-,- C	A,B D	A,C E	E,D F
A	1	0	0			
B	0	1	0			
C	0	0	1			
D						
E						
F						

Każdemu zwierzęciu, który nie posiada informacji o swoich rodzicach (zwierzę A, B i C) na przekątnej diagonalnej wpisuje się jedynki. Poza diagonalną podaje się dla tych zwierząt zera zakładając tym samym, że są oni niespokrewnieni. Zatem przyjmuje się, że spokrewnienie między osobnikiem a nim samym wynosi 1.

W kolejnym kroku obliczymy spokrewnienia między zwierzęciem A i zwierzętami D, E i F. W tym celu wykorzystamy zasadę, że

> Zwierzę spokrewnione jest z drugim zwierzęciem w wysokości równej średniej ze spokrewnień między nim a rodzicami drugiego zwierzęcia.

Przykładowo, spokrewnienie między zwierzęciem A i D, którego rodzicami są A i B jest równe średniej ze spokrewnień między A i A oraz A i B. Oznaczmy elementy macierzy **A** poprzez a_{ij}, stąd:

$$a_{AD} = .5\ (\ a_{AA} + a_{AB}\ ) = .5\ (\ 1 + 0) = .5$$
$$a_{AE} = .5\ (\ a_{AA} + a_{AC}\ ) = .5\ (\ 1 + 0) = .5$$
$$a_{AF} = .5\ (\ a_{AE} + a_{AD}\ ) = .5\ (\ .5 + .5) = .5$$

Macierz **A** jest symetryczna, zatem element $a_{AD} = a_{DA}$. W wyniku odpowiednich obliczeń dla osobników B i C uzyskujemy następującą postać macierzy:

	-,- A	-,- B	-,- C	A,B D	A,C E	E,D F
A	1	0	0	.5	.5	.5
B	0	1	0	.5	0	.25
C	0	0	1	0	.5	.25
D	.5	.5	0			
E	.5	0	.5			
F	.5	.25	.25			

Następnie obliczamy element diagonalny dla zwierzęcia D. Z definicji jest on równy jedności plus wartości współczynnika inbredu dla tego zwierzęcia:

$$a_{DD} = 1 + F_D$$

Jak wiemy, inbred osobnika jest równy połowie spokrewnienia między jego rodzicami stąd:

$$F_D = .5\ a_{AB} = 0.$$

Zakłada się, że inbred dla osobników o nieznanych rodzicach jest równy zero. Po obliczeniu elementu diagonalnego dla osobnika D kolejne spokrewnienia między nim a pozostałymi osobnikami oblicza się zgodnie z wcześniejszą zasadą. Całkowicie skonstruowana macierz przedstawia się następująco:

	-,- A	-,- B	-,- C	A,B D	A,C E	E,D F
A	1	0	0	.5	.5	.5
B	0	1	0	.5	0	.25
C	0	0	1	0	.5	.25
D	.5	.5	0	1	.25	.625
E	.5	0	.5	.25	1	.625
F	.5	.25	.25	.625	.625	1.125

Jak widać, tylko osobnik F jest zinbredowany – wartość na diagonalnej jemu odpowiadająca wynosi: $1+F_F=1+0{,}125$. Jego inbred wynosi zatem 12,5%.

Na podstawie znanych elementów macierzy spokrewnień można stosunkowo łatwo obliczyć, jakie jest średnie zinbredowanie w analizowanej grupie zwierząt. W tym celu należy policzyć średnią z elementów leżących na diagonalnej i pomniejszyć ją o wartość 1. Wartość średnia z pozostałych elementów, to jest leżących poza główną przekątną, odpowiada średniemu spokrewnieniu pomiędzy analizowanymi zwierzętami. Dla podanego przykładu średni inbred wynosi 1/48 a średnie spokrewnienie 0,3.

✍ *Zadania*

Przykład 40. Przedstaw w postaci rodowodu kuzynów. Możesz posłużyć się przykładem swojej rodziny. Zastanów się, która forma rodowodu będzie korzystniejsza dla czytelnego przedstawienie takiej pary spokrewnionych osób?

Przykład 41. Kojarzenie pełnego rodzeństwa - F_X= 1/4

X			
S		D	
C	F	C	F

Przykład 42. Kojarzenie ojciec x córka - F_X= 1/4

X							
S				D			
G		H		S		E	
				G	H		

Przykład 43. Kojarzenie zinbredowany ojciec x córka - F_X=5/16

X							
S				D			
A		B		S		O	
C	E	C	E	A	B		
				C E	C E		

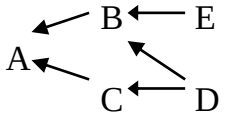
Przykład 44. Oblicz współczynnik inbredu osobnika X - F_X=9/32

X							
S				D			
G		H		S		E	
J	M	J	N				
K L		K L					

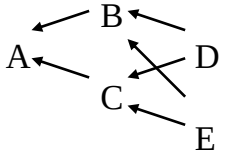
Przykład 45.Oblicz współczynnik inbredu osobnika A - F_A= 15/64

A							
1				B			
2		C		3		D	
4	E	4	F	2	C	5	C

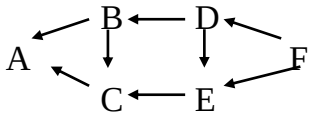
Przykład 46. Oblicz współczynnik pokrewieństwa dla osobników A i D - R_{AD}=0,47



Przykład 47. Oblicz współczynnik pokrewieństwa dla osobników B i C - R_{BC}=0,5



Przykład 48. Oblicz współczynnik pokrewieństwa dla osobników A i F - R_{AF}=0,323



Przykład 49. W jakim stopniu buhaj Jamoz jest spokrewniony z Neronem jeśli ich rodowody przedstawiają się następująco:
Jamoz: Jabot x Sunny Boy x Valiant
Neron: Cash x Jabot x Holiday
Odp. R=1/8.

Przykład 50. Oblicz jaka jest korelacja między wartościami hodowlanymi buhajów Officier i Narthex wiedząc:
Officier: Tornedo x Bellwood x Mascot
Narthex: Cash x Mascot x Blackstar
Odp. R=1/32.

Przykład 51. Skonstruuj macierz spokrewnień addytywnych dla grupy osobników o podanych rodowodach.

Animal	Sire	Dam
1	-	-
2	-	-
3	1	-
4	1	2
5	3	4
6	1	4
7	5	6

Odp.:

	-,- 1	-,- 2	1,- 3	1,2 4	3,4 5	1,4 6	5,6 7
1	1	0	0.5	0.5	0.5	0.75	0.625
2	0	1	0	0.5	0.25	0.25	0.25
3	0.5	0	1	0.25	0.625	0.375	0.5
4	0.5	0.5	0.25	1	0.625	0.75	0.6875
5	0.5	0.25	0.625	0.625	1.125	0.5625	0.84375
6	0.75	0.25	0.375	0.75	0.5625	1.25	0.90625
7	0.625	0.25	0.5	0.6875	0.84375	0.90625	1.28125

Przykład 52. The problem with relationships
Two men met at a bar and struck up a conversation. After a while one of them said, "You think you have family problems? Listen to my situation. A few years ago I met a young widow with a grown-up daughter and we got married. Later, my father married my stepdaughter. That made my stepdaughter my stepmother and my father became my stepson. Also my wife became mother-in-law of her father-in-law. Then the daughter of my wife, my stepmother had a son. This boy was my half-brother because he was my father's son, but he was also the son of my wife's daughter, which made him my wife's grandson. That made me the grandfather of my half-brother. This was nothing until my wife and I had a son. Now the sister of my son, my mother-in-law, is also the grandmother. This makes my father the brother-in-law of my child, whose stepsister is my father's wife. I am my stepmother's brother-in-law, my wife is her own child's aunt, my son is my father's nephew and I am my own grandfather.... and you think you have family problems!" Narysuj rodowód przedstawionej rodziny.

5. Ocena wartości hodowlanej i jej dokładność

Ocena wartości hodowlanej

Podstawą oceny wartości hodowlanej jest zawsze informacja fenotypowa czyli użytkowość zwierząt. Bywa, a zwłaszcza bywało w przeszłości, że selekcję przeprowadza się wyłącznie na podstawie informacji fenotypowej. W przypadku cech wysokoodziedziczalnych taka praca hodowlana może przynieść szybkie efekty. Relację między fenotypem zwierzęcia a wartością jego genów określa odziedziczalność:

$$A = h^2 (P - \overline{P})$$

Jak widać z powyższego wzoru wartość hodowlana w najprostszy sposób może być szacowana jako odchylenie fenotypu własnego zwierzęcia (P) od przeciętnej wartości fenotypowej w populacji ($\overline{P}$) zdyskontowane o odziedziczalność danej cechy. Samo h^2 pełni w tym przypadku rolę współczynnika regresji fenotypu na wartość hodowlaną, natomiast odchylenie od wartości średniej pozwala zachować omawianą wcześniej podstawową własność wartość hodowlanej, zgodnie z która, średnia wartość hodowlana w populacji jest równa zero.

Istnieją dwa zasadnicze powody, dla których w praktyce tak prosta metoda obliczania wartości hodowlanej nie jest satysfakcjonująca. Pierwszy z nich wynika z faktu, iż taka ocena jest mało dokładna (szczególnie dla cech o bardzo niskim h^2) i pomija informację o użytkowości krewnych zwierzęcia, przecież dzielą z nim te same geny. Drugi powód związany jest z naturą wielu cech, które objawiają się tylko u jednej z płci lub bardzo późno w okresie życia zwierzęcia, czy tez nawet po jego ubiciu (np. cechy poubojowe). Z tego względu zastosowanie w/w wzoru w praktyce ma obecnie coraz rzadsze zastosowanie. Zapisując powyższy wzór w postaci:

$$A = b (P - \overline{P})$$

i korzystając z poniższej tabeli, możemy oszacować wartość hodowlaną zwierzęcia na podstawie różnych źródeł informacji pochodzących o jego krewnych:

Tabela

Źródło informacji	Współczynnik regresji b
Średnia z fenotypów rodziców	$h^2/2$
Pojedyncza obserwacja na osobniku	h^2
Średnia z n obserwacji dokonanych na osobniku	$nh^2/[1+(n-1)r]$
Średnia z pojedynczych obserwacji na p potomkach	$\frac{p h^2}{4+(p-1)h^2}$

Jak widać wartość b różni się w zależności od spokrewnienia między ocenianym zwierzęciem a osobnikami, których fenotyp stanowi źródło informacji.

Dokładność selekcji

Dotychczas stwierdziliśmy, że część wyselekcjonowanej grupy zwierząt przenosi się na następne pokolenie tylko w pewnej części. Stąd średnia wartość pokolenia potomnego jest wyższa od średniej dla

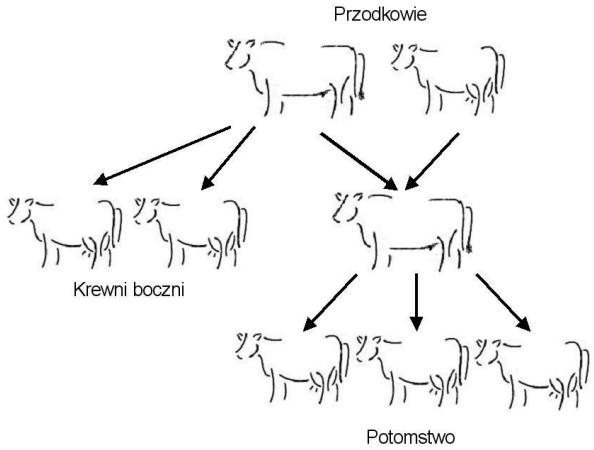
pokolenia wyjściowego. To na ile pokolenie potomne jest lepsze od swoich rodziców wynika z regresji potomstwa na rodziców. Regresja potomka na jednego z jego rodziców wynosi $1/2h^2$ albowiem jego wyższość jest warunkowana genetycznie tylko w stopniu h^2 i przekazywana tylko w połowie (połowa genów). Sytuacja taka ma miejsce w przypadku selekcji na podstawie fenotypów. Teoretycznie można przyjąć, że gdybyśmy znali w pełni prawdziwą wartość hodowlaną zwierzęcia, na podstawie znajomości efektów wszystkich jego genów to została by ona przekazana tylko w połowie jego potomstwu. Stąd różnica między selekcją na podstawie fenotypu a selekcją na podstawie prawdziwej wartości hodowlanej wynosi h^2. Dlatego im wyższa odziedziczalność cechy tym większa efektywność selekcji opartej na fenotypach. W praktyce zamiast określenia efektywność selekcji stosuje się termin dokładność selekcji. Wynosi ona 1 w przypadku selekcji opartej na prawdziwej wartości hodowlanej oraz h, gdy selekcja oparta jest o fenotypy.

$$r_{AP} = \frac{\mathrm{cov}(A,P)}{\sigma_A \sigma_P} = \frac{\mathrm{cov}(A,A+E)}{\sigma_A \sigma_P} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A \sigma_P} = \frac{\sigma_A}{\sigma_P} = h$$

Przykład 53. W jednym z poprzednich przykładów określiliśmy wartość hodowlaną myszy 1 i 3 i wyniosły one odpowiednio -0,56g i 1,04g. Dokładność selekcji - oceny tych zwierząt jest taka sama i wynosi h, czyli √0.2=0,45

Dokładność oceny zwierząt jest niezależna od ich wartości hodowlanych.

Jak można zwiększyć dokładność selekcji, jeśli cecha jest niskoodziedziczalna? Należy uwzględnić dodatkowe źródła informacji, tak by lepiej poznać wartość zwierzęcia tj. wykorzystać informacje od osobników spokrewnionych. Wynika to z faktu, że zwierzęta spokrewnione mają po części takie same geny, a to właśnie ich wartość chcemy ocenić. Informacja o użytkowości zwierząt spokrewnionych jest często jedynym dostępnym źródłem informacji w przypadku cech objawiających się u osobników jednej płci (np. ocena buhajów pod względem cech mleczności).



Rysunek 26. Zarówno potomstwo, przodkowie jak i krewni boczni buhaja dostarczają informacji, która może być wykorzystana w jego ocenie wartości hodowlanej.

Wykorzystanie informacji rodzinowej

Jeśli w selekcji chcemy wykorzystać informacje o użytkowości-fenotypach osobników spokrewnionych musimy koniecznie określić jej wagę, szczególnie w odniesieniu do wagi, jaką dajemy informacji fenotypowej własnej osobnika. Jak określić te wagi pomoże nam zrozumieć następujący przykład (*za Falconer 1989*):

	Rodzina			
Osobnik	*A*	*B*	*C*	*D*
1	*12*	*11*	*7*	*11*
2	*10*	*9*	*7*	*5*
3	*7*	*6*	*6*	*3*

4	*5*	*6*	*4*	*3*
Średnia rodzinowa	*8,5*	*8*	*6*	*5,5*
Średnia ogólna		*7*		

Można zatem określić każdy fenotyp jako efekt średniej jego rodziny (P_f) i odchylenia w ramach rodziny (P_w):

$$P = P_f + P_w$$

W tej sytuacji istnieją trzy podstawowe strategie wyboru najlepszych osobników:

Strategia	Wyselekcjonowane osobniki:
Na podstawie fenotypu:	A1 B1 D1 A2
Selekcja rodzinowa:	A1 A2 A3 A4
Selekcja w ramach rodzin:	A1 B1 C1 D1

Trzem strategiom odpowiadają różne założenia. W przypadku selekcji na podstawie fenotypu całkowicie ignorujemy informacje rodzinową. Przy selekcji rodzinowej informacji rodzinowej dajemy maksymalną wagę a indywidualną informacje fenotypową ignorujemy. W trzecim przypadku ignorujemy informacje rodzinową i selekcjonujemy na podstawie odchylenia wewnątrz rodziny.

Pomocne przy wyborze właściwej strategii są następujące czynniki:

odziedziczalność - im większa w tym większym stopniu fenotyp jest wynikiem jego wartości hodowlanej,

wielkość rodziny - im większa rodzina w tym większym stopniu jej średnia wartość odzwierciedla jej wartość hodowlaną bowiem wpływy czynników środowiskowych się uśredniają,

typ rodziny - półrodzeństwo jest do siebie mniej podobne aniżeli pełne rodzeństwo, z kolei z informacją od pełnego rodzeństwa wiąże się problem jej wagi jeśli wszyscy członkowie rodziny przebywają w tych samych warunkach środowiskowych.

Jeśli mielibyśmy stanąć przed wyborem jednej z powyższych strategii to za każdą z nich przemawiają inne uwarunkowania:

wysoka odziedziczalność cechy - selekcja na podstawie fenotypu,

niska odziedziczalność cechy - selekcja rodzinowa,

duże znaczenie czynników środowiskowych dla członków pełnego rodzeństwa - selekcja w ramach rodzin.

W praktyce optymalnym rozwiązaniem jest wykorzystanie wszelkiej dostępnej informacji z nadaniem jej odpowiedniej wagi. Dzięki temu nie musimy wybierać jednej z powyższych metod a niejako je łączymy. Taka łączona selekcja jest określana mianem indeksu selekcyjnego.

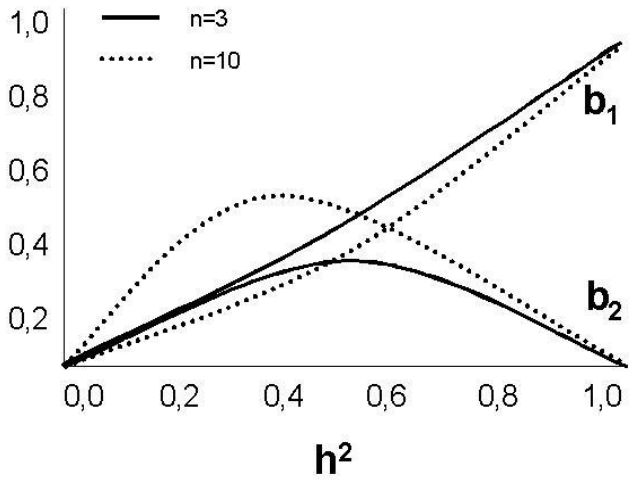
Indeks selekcyjny (selecton index)

Ogólna postać indeksu selekcyjnego jest następująca:

$$A = I = b_1X_1 + b_2X_2 + ... + b_nX_n$$

gdzie b_1, b_2 i b_n to wagi indeksu, jakie przykłada się źródłom informacji fenotypowej odpowiednio X_1, X_2 i X_n. Jest to równanie regresji wielokrotnej. Do wyznaczenia współczynników regresji konieczna jest znajomość wariancji każdego źródła informacji oraz kowariancji między nim a wartością hodowlaną z niego wynikającą. W takiej sytuacji w praktyce obliczanie wag indeksu mimo stosowania do tego rachunku macierzowego znacznie upraszającego działania jest bardzo złożone.

Ponieważ metoda indeksu selekcyjnego jest metodą liniową określa się ją także mianem ***najlepszej liniowej predykcji - BLP*** *(**Best Linear Prediction**)*.



Rysunek 27. Wartości wag b_1 i b_2 dla dwóch źródeł informacji: fenotyp własny oraz użytkowość n osobników pełnego rodzeństwa dla różnych wartości h^2.

Przykład 54. Dla wcześniej omawianego przykładu dotyczącego selekcji rodzinowej przyjmijmy dwie różne wartości h^2 - 0,1 i 0,7. W takiej sytuacji z wykresu odczytujemy wagi dla informacji własnej b_1 - 0,09 i 0,62 odpowiednio dla różnych wartości odziedziczalności, i dla informacji od trzech osobników pełnego rodzeństwa b_2 - 0,12 i 0,24. Na tej podstawie, możemy oszacować wartości indeksu dla osobnika A1 jako
dla h2=0,1

$$I_{A1}\, 0{,}09 * (12 - 7) + 0{,}12 * (\frac{10 + 7 + 5}{3} - 7)$$

co daje:

I_{A1}*=0,09*5+0,12*0,33*
I_{A1}*=0,49.*

a dla odziedziczalności równej 0,7:

I_{A1}*=0,62*5+0,24*0,33=3,18.*

Wartości indeksów dla osobnika B1 wynoszą odpowiednio 0,36 i 2,48 a dla osobnika A2 0,39 i 2,10.

Obliczanie wag indeksu selekcyjnego

Indeks selekcyjny to metoda szacowania wartości hodowlanej zwierzęcia polegająca na optymalnym wykorzystaniu wszelkiej informacji o użytkowości zwierzęcia oraz jego bliższych i dalszych krewnych.

Przy określaniu wag indeksu wykorzystuje się następujące informacje:

- odziedziczalność - im wyższa odziedziczalność cechy tym wyższe wagi indeksu,
- współczynniki spokrewnienia - wagi przyjmują większe wartości dla zwierząt o znanej użytkowości jeśli posiada on więcej wspólnych genów z osobnikiem ocenianym,
- liczba obserwacji - jeśli podstawę informacji stanowi średnia z kilku obserwacji to tym wyższa waga indeksu im z większej liczby obserwacji obliczono tę średnią.

Dla każdego zwierzęcia uzyskuje się wartość liczbową określaną miarą indeksu. Na bazie tych wartości ustala się ranking zwierząt a na jego podstawie dokonuje selekcji.

Indeks selekcyjny posiada następujące właściwości:

1. minimalizuje średni kwadrat predykcji tj. średni kwadrat między prawdziwą (nieznaną) a szacowaną wartością hodowlaną,
2. maksymalizuje korelację między prawdziwą wartością hodowlaną a indeksem, tzn. maksymalizuje tzw. dokładność oceny,
3. prawdopodobieństwo poprawnego uszeregowania zwierząt na podstawie indeksu jest również maksymalizowane.

W celu zachowania własności 1. i 2. przy wyznaczaniu wag równania indeksu selekcyjnego wykorzystuje się tę samą metodę co dla szacowania współczynników regresji wielorakiej. W notacji macierzowej wyjściowe równanie jest następujące:

$$Pb=G$$

gdzie b - wektor zawierający wagi indeksu (współczynniki regresji dla różnych źródeł informacji), P to macierz zawierająca wariancje fenotypowe dla różnych źródeł informacji oraz kowariancje między nimi, G to macierz analogiczna do macierzy P ale odnosząca się do zmienności genetycznej.

Obliczenie wag sprowadza się zatem do wyznaczenia

$$b=P^{-1}G$$

co w przypadku stosowania rachunku macierzowego nie stwarza większych problemów.

Przykład 55. Załóżmy, że źródło informacji stanowią: fenotyp osobnika (P) oraz fenotyp jego ojca (P_S). W takiej sytuacji ocena wartości hodowlanej osobników zostanie przeprowadzona w oparciu o dwie informacje. Równanie indeksu przyjmie zatem następującą postać:

$I = b_1P + b_2P_S$

gdzie b_1 i b_2 to wagi indeksu, a I to wartość hodowlana osobnika.

Wariancje i kowariancje dla źródeł informacji są następujące:

$$\operatorname{var}\begin{pmatrix} P \\ P_S \end{pmatrix} = P = \begin{pmatrix} \operatorname{var}(P) & \operatorname{cov}(P,P_S) \\ \operatorname{cov}(P_S,P) & \operatorname{var}(P_S) \end{pmatrix}$$

natomiast kowariancje między źródłem informacji a wartością hodowlaną, którą chcemy obliczyć:

$$\operatorname{cov}\begin{pmatrix} P \\ P_S \end{pmatrix}, A = G = \begin{pmatrix} \operatorname{cov}(P,A) \\ \operatorname{cov}(P_S,A) \end{pmatrix}$$

Dzięki temu wagi indeksu można obliczyć z równania:

$$b = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix} = P^{-1}G$$

Zgodnie z założeniami genetyki cech ilościowych możemy zapisać:

var(P) = wariancja fenotypowa cechy σ_P^2,

var(P_S) = wariancja fenotypowa cechy $\sigma_{P_s}^2$,

cov(P,P_S) = 1/2 wariancji genetycznej co wynika ze współczynnika pokrewieństwa,

cov(P,A)= wariancja genetyczna,

cov(P_S,A)=1/2 wariancji genetycznej.

Ponieważ w tym przykładzie obliczany jest indeks dla jednej cechy możemy przyjąć, że jej wariancja fenotypowa wynosi 1. Konsekwentnie wynika z tego, że wariancja genetyczna będzie równa współczynnikowi odziedziczalności, otrzymujemy zatem:

$$\begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix} = P^{-1}G = \begin{pmatrix} \sigma_P^2 & \tfrac{1}{2}\sigma_A^2 \\ \tfrac{1}{2}\sigma_A^2 & \sigma_P^2 \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} \sigma_A^2 \\ \tfrac{1}{2}\sigma_A^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & \tfrac{1}{2}h^2 \\ \tfrac{1}{2}h^2 & 1 \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} h^2 \\ \tfrac{1}{2}h^2 \end{pmatrix}$$

Podstawiając różne wartości współczynnika odziedziczalności otrzymamy różne wagi indeksu dla uwzględnionych dwóch źródeł informacji.

Dokładność oceny na podstawie tak skonstruowanego indeksu równa się:

$$r_I = \frac{\sqrt{b' Pb}}{\sqrt{\operatorname{var} A}} = \frac{\sqrt{\begin{bmatrix} b_1 & b_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & \tfrac{1}{2}h^2 \\ \tfrac{1}{2}h^2 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix}}}{\sqrt{h^2}}$$

Przykład 56. Przeprowadź ocenę wartości hodowlanej dla trzech buhajków mięsnych mając do dyspozycji informacje o ich przyrostach oraz przyrostach ich ojców:

nr buhajka		*1*	*2*	*3*
jego przyrost	*(g)*	*530*	*520*	*510*
przyrost ojca	*(g)*	*490*	*520*	*550.*

Skonstruuj indeks selekcyjny - oblicz jego wagi.

Przeprowadź ocenę zwierząt przyjmując za odziedziczalność wartość 0.1.

Powtórz ocenę dla następujących wartości h^2 0,3 i 0,5 oraz porównaj uzyskane rankingi zwierząt.

Rozwiązanie:

h^2	b1	b2	Dokład.	Osobnik	Fen. osob.	Fen. ojca	indeks
0,1	0,098	0,045	0,347	1	530	490	73,99
				2	520	520	74,36
				3	510	550	74,73
0,3	0,284	0,107	0,581	1	530	490	202,95
				2	520	520	203,32
				3	510	550	203,69
0,5	0,467	0,133	0,731	1	530	490	312,68
				2	520	520	312,00
				3	510	550	311,32

Uwaga: w powyższym przykładzie do obliczenia indeksów zastosowano bezpośrednio wartości fenotypowe osobników a nie ich odchylenia od wartości średniej. Odstępstwo takie jest dopuszczalne gdyż nie wpływa na ranking zwierząt a sprawia jedynie, że średnia wartość hodowlana nie jest równa zero.

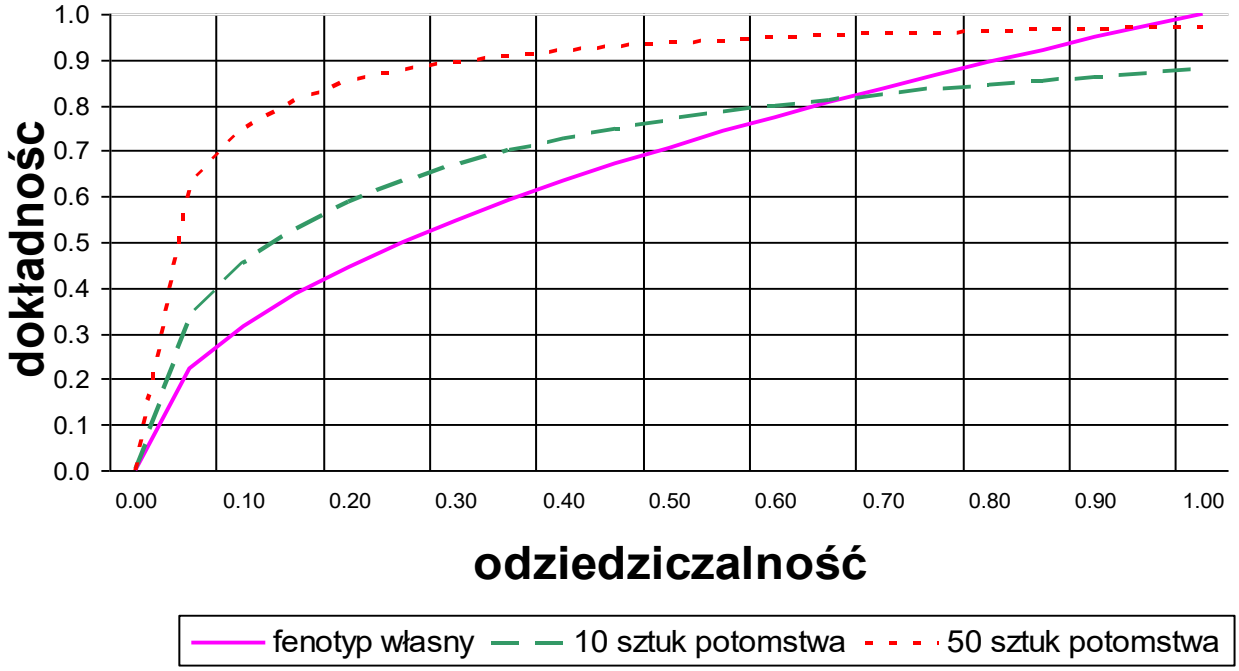
Dokładność selekcji na podstawie indeksu.

Indeks selekcyjny to przewidywanie (predykcja) wartości hodowlanej w taki sposób, że korelacja między przewidywaną wartością hodowlaną i prawdziwą wartością hodowlaną jest maksymalizowana. Oczywiście im większa liczba informacji zastosowana w predykcji tym większa dokładność oceny.

Generalnie dokładność indeksu wynosi

$$r_{I,A} = \sigma_I / \sigma_A$$

gdzie $r_{I,A}$ to korelacja między prawdziwą a przewidywaną wartością hodowlana a σ_I to pierwiastek z wariancji indeksu. W ten sposób obliczona dokładność waha się zawsze w przedziale między 0 i 1. Obok wyników oceny zwierząt często publikuje się wartość nazywaną 'reliability'. Jest to kwadrat dokładności oceny omówionej powyżej. Wartość ta również przyjmuje wartości z przedziału 0 i 1.



Rysunek 28. Wartość różnych źródeł informacji dla oceny danego osobnika w zależności od wartości odziedziczalności cechy.

Ocena na podstawie potomstwa (progeny testing)

Ocena wartości hodowlanej na podstawie potomstwa jest szczególną formą indeksu selekcyjnego. W praktyce dla wielu cech najdokładniejszą możliwą metodą oceny wartości hodowlanej. Przykładowo indeks dla buhaja może wyglądać następująco:

$I_{SIRE} = b_1 P_{ŚC}$

gdzie $P_{ŚC}$ to średnia wydajność córek buhaja, a b_1 to waga indeksu dla tego źródła informacji, którą oblicza się wg wzoru:

$b_1 = \frac{2n}{n+a}$, gdzie $a = \frac{4-h^2}{h^2}$, a n to ilość córek buhaja.

Dokładność oceny na podstawie tego indeksu wynosi:

$$r = \sqrt{\frac{n}{n+a}}\ .$$

Przykład 57. Średnia wydajność mleczna w populacji wynosi 5000kg, a odziedziczalność tej cechy h^2=0,25. Pewien buhaj ma 20 córek, a ich średnia wydajność wynosi 5500kg. Obliczmy jego wartość hodowlaną oraz spróbujmy przewidzieć wydajność jego kolejnych córek.

Wartość hodowlana buhaja:

$$I=b_1*P_{ŚC}=2n/(n+a)*(P-P_Ś)$$
$$a=(4-0,25)/0,25=15$$
$$n=20$$

Odp. I=+571kg

Spodziewana wydajność kolejnych córek: P+1/2I=5000+286=5286.

Dokładność oceny na podstawie różnych źródeł informacji

Źródło informacji	Dokładność oceny*
Średnia z fenotypów rodziców	$\frac{\sqrt{2}}{2}h$
Pojedyncza obserwacja na osobniku	H
Średnia z n obserwacji dokonanych na osobniku	$\sqrt{\frac{nh^2}{1+(n-1)r}}$
Średnia z pojedynczych obserwacji dokonanych na m osobnikach półrodzeństwa	$\sqrt{\frac{\frac{1}{4}mh^2}{4+(m-1)h^2}}$
Średnia z pojedynczych obserwacji dokonanych na m osobnikach pełnego rodzeństwa	$\sqrt{\frac{\frac{1}{2}mh^2}{2+(m-1)(h^2+2c^2)}}$
Średnia z pojedynczych obserwacji na p potomkach	$\sqrt{\frac{ph^2}{4+(p-1)h^2}}$

* - r – powtarzalność cechy, c^2 – efekt matczyny

Przykłady dokładności oceny wartości hodowlanej uzyskanych na podstawie różnych źródeł informacji.

Źródło informacji	*Dokładność oceny*				
	h^2=0,10	*h^2=0,30*	*h^2=0,50*	*h^2=0,70*	*h^2=0,90*
1. Rodzice	*0,22*	*0,39*			
2. Fenotyp własny	*0,32*	*0,55*			
3. Średnia z 5 sztuk pełnego rodzeństwa	*0,32*	*0,48*			
4. Średnia z 10 sztuk półrodzeństwa	*0,23*	*0,33*			
2+3+4	*0,43*	*0,65*			
5. Średnia z 1000 sztuk półrodzeństwa	*0,49*	*0,50*			
6. Średnia z 1000 pełnego rodzeństwa	*0,70*	*0,71*			
7. Średnia z 5 szt. potomstwa	*0,34*	*0,54*			
8. Średnia z 10 szt. potomstwa	*0,45*	*0,67*			
9. Średnia z 100 szt. Potomstwa	*0,85*	*0,94*			
10. Średnia z 3 obserwacji dokonanych na osobniku	*0,50*	*0,67*			

Odziedziczalność cechy bezpośrednio wpływa na dokładność oceny. Przy niskim h^2 (0,10) dokładność na podstawie 10 sztuk potomstwa jest niższa aniżeli dokładność oceny na podstawie własnego fenotypu przy h^2=0,30. Zatem parametr ten może determinować metodę selekcji.

Dokładność oceny na podstawie fenotypu własnego	Dokładność oceny na podstawie potomstwa
h	$\sqrt{\frac{n}{n+a}}$ gdzie $a=\frac{4-h^2}{h^2}$

Żeby oceny były równie dokładne należy przyrównać:

$$h=\sqrt{\frac{n}{n+a}}$$

po przyrównaniu i przekształceniu otrzymujemy:

$$n=\frac{4-h^2}{1-h^2}.$$

Zatem uzasadnienie dla stosowania oceny na podstawie potomstwa jest wtedy, gdy

$$n>\frac{4-h^2}{1-h^2}.$$

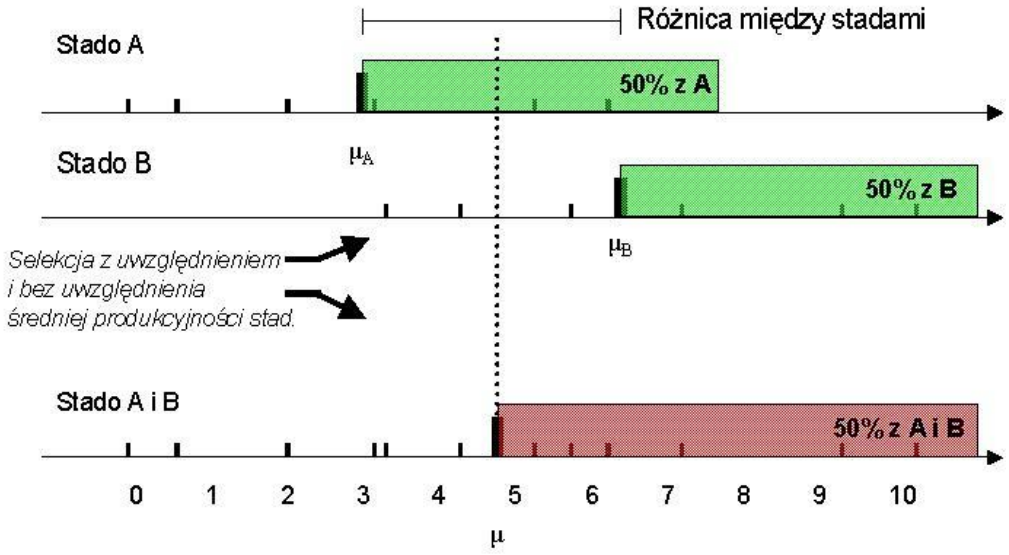
Przykład 58. Przyjmijmy, że odziedziczalność cechy wynosi 0,30. Jaka musi być minimalna liczba sztuk potomstwa by ocena taka miała uzasadnienie, tj. była dokładniejsza od oceny na podstawie fenotypu własnego? Przy h^2 = 0,3 testowanie potomstwa ma sens, jeśli jest go więcej niż 5 sztuk. Gdy warunek ten nie jest spełniony dokładniejsza będzie ocena na podstawie fenotypu. Dla h^2=0,10, h^2=0,50 i h^2=0,70 liczba potomstwa musiałaby wynosić odpowiednio: ....

Grupy jednoczesnego porównania (contemporary groups)

W celu podniesienia dokładności oceny wartości hodowlanej przez wyeliminowanie wpływów czynników środowiskowych, odnosi się pomiary dokonane na zwierzętach do średniej z grupy zwierząt przebywającej w zbliżonych warunkach środowiskowych (tj. najczęściej miejscu i czasie). Takie grupy noszą nazwę ***grup jednoczesnego porównania*** tworzą je często zwierzęta utrzymywane w tym samym miejscu, są tej samej płci, w zbliżonym wieku i są podobnie traktowane tj., np. żywione wg tej samej dawki pokarmowej. Efekt grupy jednoczesnego porównania jest uwzględniany w nowoczesnych modelach oceny wartości hodowlanej.

Przykład 59. Dla bydła mlecznego takim efektem jest w ocenie opartej na wydajnościach laktacyjnych efekt stada-roku-sezonu (HYS – herd-year-season) a w ocenie opartej na wydajnościach dziennych efekt dnia doju w stadzie (HTD – herd-test-day). W przypadku HYS porównywane są ze sobą obserwacje krów wycielone w jednym stadzie, wycielone w danym roku i sezonie, natomiast HTD grupuje ze sobą wszystkie wydajności dzienne zaobserwowane w dniu wykonywania kontroli użytkowości.

Grupy jednoczesnego porównania dają możliwość eliminacji wpływów różnych warunków środowiskowych. W przykładowym stadzie A są one gorsze (μ_A) aniżeli w stadzie B (μ_B gdyż $\mu_A < \mu_B$). Selekcja 50% procent najlepszych sztuk w stadzie A i 50% w stadzie B to wybór niezależny od środowiska. Wybór połowy wyłącznie na podstawie fenotypów preferuje zwierzęta ze stada B. Są one lepsze fenotypowo, ale nie jest to zasługa ich lepszego genotypu, ale wyłącznie lepszych warunków, jakie panują w tym stadzie.



Rysunek 29. Selekcja z uwzględnieniem i bez uwzględnienia średniej produkcyjności stad prowadzi do wyboru innych osobników.

Z problemem grup wiąże się zagadnienie ***powiązania układu*** (***connectedness***), które oznacza stopień, w jakim obserwacje z różnych grup mogą być ze sobą porównywane w wyniku występowania rodowodowych połączeń między zwierzętami znajdującymi się w różnych grupach. W przypadku braku połączeń rodowodowych między zwierzętami z dwóch grup i występowania zróżnicowanej produkcyjności w obu grupach trudno jest oddzielić różnice między grupami wynikające z różnych warunków w nich panujących od różnic w poziomie genetycznym zwierząt znajdujących się w tych grupach.

Przykład 60. Załóżmy, że istnieją grupy zdefiniowane jako stada i że mamy tylko dwa stada, w których utrzymywane są zwierzęta. Jeśli żadne ze zwierząt z pierwszego stada nie jest spokrewnione z żadnym ze zwierząt z drugiego stada (np. nie maja wspólnych przodków) to użytkowość zwierząt z pierwszego stada można porównywać ze sobą (podobnie z użytkowością zwierząt z drugiego stada), jednak użytkowość zwierząt z pierwszego stada nie powinna być porównywana z użytkowością zwierząt ze stada drugiego i vice-versa.

		Stada					
		A	B	C	D	E	F
Knury	1	✓	✓				
	2		✓	✓			
	3		✓	✓	✓		
	4					✓	✓
	5						✓

Rysunek 30Brak połączeń genetycznych (rodowodowych) między stadami E i F a pozostałymi stadami sprawia, że wartości knurów E i F mogą być jedynie porównywane ze sobą, ale nie można ich odnosić do wartości pozostałych knurów od A do D.

Jeśli w prowadzonej na szeroką skalę ocenie zwierząt występują duże różnice w warunkach środowiskowych, będących dla przykładu skutkiem różnic w klimacie, wtedy może dochodzić do ***interakcji genotypu ze środowiskiem*** (***G x E interaction***), o której była mowa we wcześniejszych rozdziałach tych materiałów. Efektu takiej interakcji nie da się wyeliminować przy pomocy uwzględniania grup jednoczesnego porównania. Gdy występuje to zjawisko zwierzęta wysoko ocenione w jednych warunkach nie muszą sprawdzać się w innych. Często o tym fakcie zapominają hodowcy importujący wysokiej klasy materiał genetyczny.

BLUP – Najlepsza Liniowa Nieobciążona Predykcja - Best Linear Unbiased Prediction

Dotąd stwierdziliśmy, że najlepszą metodą oceny wartości hodowlanej jest indeks selekcyjny albowiem potrafi w najefektywniejszy sposób wykorzystać różne źródła informacji. Dzięki temu, możemy poznać wartość hodowlaną zwierzęcia jako odchylenie od pewnej wartości przeciętnej. Może nią być średnia z populacji. W praktyce za taki punkt odniesienia bierze się często średnią roczną lub średnią dla stada. Wadą takiego podejścia jest trudność oddzielenia czynników środowiskowych mających wpływ na wyniki oceny. W poszczególnych stadach, latach czy sezonach mogą występować zróżnicowane warunki mniej lub bardziej sprzyjające wysokiej produkcji. Istnieje zatem potrzeba wyeliminowania tych wpływów choćby przez traktowanie obserwacji jako odchyleń od średniej ze stada lub roku. W przypadku średniej ze stada, może ona być wyliczona na bazie 2 albo 100 obserwacji. Istnieje zatem potrzeba uwzględnienia także i tego faktu w ocenie. Co więcej, mając świadomość, że na nasze obserwacje wpływa jednocześnie szereg czynników niegenetycznych – tzw. efektów stałych - chcielibyśmy ich wszystkich wpływ na ocenę wyeliminować, tak by wyniki oceny wartości hodowlanej nie były obciążone ich wpływem.

Różnice w średnich wydajnościach stad wynikają zwykle nie tylko z różnic panujących w nich warunków środowiskowych, lecz są także wynikiem niejednorodnego poziomu genetycznego zgromadzonych w nich zwierząt. Stąd rodzi się potrzeba jednoczesnego szacowania wpływu efektów stałych oraz wartości hodowlanych (zwanych *efektami losowymi*). W praktyce wykorzystuje się do tego celu tzw. *modele mieszane* natomiast procedura, która na to pozwala nazywa się BLUP (Best Linear Unbiased Prediction - Najlepsza Liniowa Nieobciążona Predykcja).

Przykład

Przykład 61. Model liniowy opisujący metodę oceny wartości hodowlanej wagi cieląt przy odsadzeniu może wyglądać w następujący sposób:

$$y_{ij} = p_i + a_j + e_{ij}$$

gdzie: y_{ij} = waga j-tego zwierzęcia i-tej płci; p_i = efekt i-tej płci; a_j = losowy efekt j-tego zwierzęcia; e_{ij} = losowy efekt błędu czyli wpływ pozostałych czynników nie uwzględnionych w modelu.

Jeśli podczas oceny wartości hodowlanej metodą BLUP uwzględnimy spokrewnienia między wszystkimi ocenianymi zwierzętami (w postaci tzw. macierzy spokrewnień addytywnych) to informacja rodzinowa zostanie wykorzystana w optymalny sposób. Taki model oceny określa się mianem model osobniczy lub model zwierzęcia – w języku angielskim: Animal Model.

Metoda BLUP model zwierzęcia jest najdokładniejszą metodą statystyczną stosowaną w praktyce w wielu krajach do oceny wielu cech i gatunków zwierząt gospodarczych.

Niektóre własności metody BLUP Animal Model:

- pozwala na wyeliminowanie wpływów czynników stałych (np. czynniki środowiskowe, wiek),
- wykorzystuje informacje od osobników spokrewnionych z wykorzystaniem optymalnych wag (indeks selekcyjny),
- bierze pod uwagę występującą selekcję oraz trend genetyczny,
- maksymalna dokładność – selekcja na podstawie BLUP powinna dać najwyższy postęp hodowlany ponieważ wykorzystując wszystkie dostępne informacje maksymalizuje ona dokładność oceny,
- selekcja na bazie BLUP optymalizuje odstęp pokoleń albowiem młode zwierzęta są przeciętnie lepsze od starszych, chociaż wariancja ich wartości hodowlanych jest mniejsza aniżeli wariancja osobników starszych,
- przez optymalne wykorzystanie informacji rodzinowej BLUP maksymalizuje postęp w następnym pokoleniu. W praktyce sprowadza się to do faktu, że najlepiej wycenione zwierzęta są często ze sobą spokrewnione. Zatem stosowanie BLUP animal model przez dłuższy czas może prowadzić do inbredu i wynikających z tego konsekwencji.

Metoda BLUP tym jeszcze różni się od indeksów selekcyjnych, że nie prowadzi do uzyskania wag dla różnych źródeł informacji tylko od razu dostarcza wyników oceny wartości hodowlanej.

Jeśli w metodzie BLUP uwzględnia się spokrewnienie między wszystkimi ocenianymi zwierzętami i dzięki temu uzyskuje ocenę wszystkich zwierząt to taki model oceny nazywa się modelem zwierzęcia lub osobniczym (*z ang.* animal model). W odróżnieniu do modelu zwierzęcia model ojca (*z ang. sire model)*

pozwala tylko na ocenę ojców na podstawie użytkowości ich córek. Model taki powszechnie stosowano w praktyce zanim technicznie było możliwe stosowanie modelu osobniczego.

Przykład 62. W oparciu o metodę BLUP wykonać ocenę wartości hodowlanej zwierząt dla cechy masa cieląt przy odsadzeniu w oparciu o następujące informacje:

Ciele	*Płeć*	*Ojciec*	*Matka*	*Waga przy odsadzeniu(kg)*
4	*buhajek*	*1*	*-*	*4,5*
5	*cieliczka*	*3*	*2*	*2,9*
6	*cieliczka*	*1*	*2*	*3,9*
7	*buhajek*	*4*	*5*	*3,5*
8	*buhajek*	*3*	*6*	*5,0*

oraz, wiedząc że σ_a^2*=20, a* σ_e^2*=40.*

Zebrane informacje fenotypowe można przedstawić przy pomocy następujących równań:

y_{14}= **4,5** = **1***p_1 + **0***p_2 + **0***a_1 + **0***a_2+ **0***a_3 + **1***a_4 + **0***a_5 + **0***a_6 + **0***a_7 + **0***a_8 + e_{14}
y_{25}= **2,9** = **0***p_1 + **1***p_2 + **0***a_1 + **0***a_2+ **0***a_3 + **0***a_4 + **1***a_5 + **0***a_6 + **0***a_7 + **0***a_8 + e_{25}
y_{26}= **3,9** = **0***p_1 + **1***p_2 + **0***a_1 + **0***a_2+ **0***a_3 + **0***a_4 + **0***a_5 + **1***a_6 + **0***a_7 + **0***a_8 + e_{26}
y_{17}= **3,5** = **1***p_1 + **0***p_2 + **0***a_1 + **0***a_2+ **0***a_3 + **0***a_4 + **0***a_5 + **0***a_6 + **1***a_7 + **0***a_8 + e_{17}
y_{18}= **5,0** = **1***p_1 + **0***p_2 + **0***a_1 + **0***a_2+ **0***a_3 + **0***a_4 + **0***a_5 + **0***a_6 + **0***a_7 + **1***a_8 + e_{18}

z których da się wyodrębnić macierze:

$$y=\begin{bmatrix}4,5\\2,9\\3,9\\3,5\\5,0\end{bmatrix}\quad \mathbf{X}=\begin{bmatrix}1&0\\0&1\\0&1\\1&0\\1&0\end{bmatrix}\quad \mathbf{b}=\begin{bmatrix}p_1\\p_2\end{bmatrix}\quad \mathbf{Z}=\begin{bmatrix}0&0&0&1&0&0&0&0\\0&0&0&0&1&0&0&0\\0&0&0&0&0&1&0&0\\0&0&0&0&0&0&1&0\\0&0&0&0&0&0&0&1\end{bmatrix}\quad \mathbf{a}=\begin{bmatrix}a_1\\a_2\\a_3\\a_4\\a_5\\a_6\\a_7\\a_8\end{bmatrix}\quad \mathbf{e}=\begin{bmatrix}e_{14}\\e_{25}\\e_{26}\\e_{17}\\e_{18}\end{bmatrix}$$

Funkcje i wymiary tych macierzy są następujące:

***y** – to wektor obserwacji, jego długość wynika z liczby obserwacji,*

***X** – to macierz powiązań między obserwacjami a poziomami nieznanych efektów stałych; z racji na pełnioną funkcję posiada on tyle wierszy ile jest obserwacji, a liczba kolumn jest taka ile wynosi liczba poziomów nieznanych efektów stałych,*

***b** – to wektor niewiadomych, tj. nieznanych efektów stałych – jego długość to suma poziomów wszystkich efektów stałych,*

***Z** - to macierz powiązań między obserwacjami a losowym efektem addytywnym genetycznym; z racji na pełnioną funkcję posiada on tyle wierszy ile jest obserwacji, a liczba kolumn jest taka ile wynosi liczba poziomów efektu losowego genetycznego addytywnego – w praktyce jest to liczba zwierząt uczestniczących w ocenie,*

***a** – wektor nieznanych efektów losowych o długości równej liczbie poziomów losowego efektu addytywnego genetycznego, czyli liczbie ocenianych zwierząt.*

Wektor **y** zawiera

*w których niewiadome zawarte są w wektorach **b** i **a.***

W notacji macierzowej układ można przedstawić przy pomocy równania:

$$y = \mathbf{X}b + \mathbf{Z}a + e$$

Rozwiązanie tego układu równań wymaga stworzenia następującego równania:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X'X} & \mathbf{X'Z} \\ \mathbf{Z'X} & \mathbf{Z'Z} + \mathbf{A}^{-1}a \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{b} \\ \mathbf{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X'y} \\ \mathbf{Z'y} \end{bmatrix}$$

co można w skrócie zapisać w postaci:

***LHS** * **sol** = **RHS**,*

gdzie LHS to lewa strona równania (Left Hand Side), sol to przyszłe rozwiązania (solutions), a RHS to prawa strona równania (Right Hand Side), A^{-1} to odwrócona macierz spokrewnień addytywnych, a $\alpha = \sigma_e^2 / \sigma_a^2$.

Jeśli podczas posługiwania się metodą BLUP wykorzystuje się macierz spokrewnień addytywnych zawierającą spokrewnienia między wszystkimi uwzględnionymi w ocenie osobnikami to jest to tzw. model zwierzęcia (animal model - model osobniczy). Uproszczonym modelem jest tzw. model ojca (sire model), gdzie oceniani są tylko ojcowie na podstawie użytkowości córek. Ponieważ w modelu ojca nie stosuje się macierzy spokrewnień, córki nie otrzymują oceny wartości hodowlanej. Metoda traci wtedy niektóre właściwości opisane wcześniej.

Przykład - c.d. W celu uzyskania rozwiązania układu należy tylko wykonać przekształcenie:

***sol**=**LHS**$^{-1}$ * **RHS**.*

Dokładność oceny przeprowadzanej na podstawie metody BLUP oblicza się wg wzoru:

$$r_j = \sqrt{1 - d_j \alpha}$$

*gdzie r_j to dokładność oceny osobnika j, a d_j to element diagonalny macierzy **LHS**$^{-1}$ w wierszu, w którym znajduje się rozwiązan ie dla efektu losowego osobnika j.*

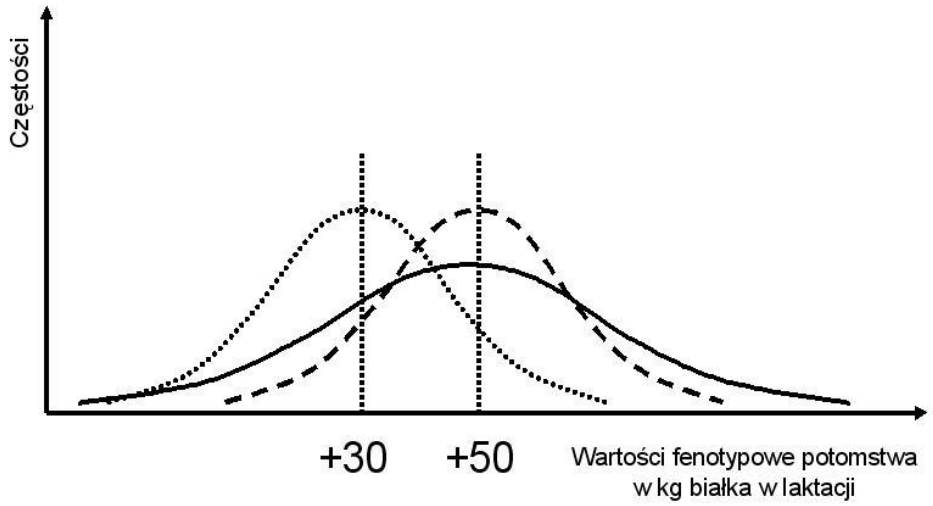
Przykład. Wykonano ocenę wartości hodowlanej metodą BLUP animal model. W ocenie uczestniczyło 8 zwierząt, uwzględniono dwa poziomy efektów stałych, α=2. Lewa strona równania po odwróceniu przedstawiała się następująco:

0.596	*0.157*	*-0.164*	*-0.084*	*-0.131*	*-0.265*	*-0.148*	*-0.166*	*-0.284*	*-0.238*
0.157	*0.802*	*-0.133*	*-0.241*	*-0.112*	*-0.087*	*-0.299*	*-0.306*	*-0.186*	*-0.199*
-0.164	*-0.133*	***0.471***	*0.007*	*0.033*	*0.220*	*0.045*	*0.221*	*0.139*	*0.134*
-0.084	*-0.241*	*0.007*	***0.492***	*-0.010*	*0.020*	*0.237*	*0.245*	*0.120*	*0.111*
-0.131	*-0.112*	*0.033*	*-0.010*	***0.456***	*0.048*	*0.201*	*0.023*	*0.126*	*0.218*
-0.265	*-0.087*	*0.220*	*0.020*	*0.048*	***0.428***	*0.047*	*0.128*	*0.243*	*0.123*
-0.148	*-0.299*	*0.045*	*0.237*	*0.201*	*0.047*	***0.428***	*0.170*	*0.220*	*0.178*
-0.166	*-0.306*	*0.221*	*0.245*	*0.023*	*0.128*	*0.170*	***0.442***	*0.152*	*0.219*
-0.284	*-0.186*	*0.139*	*0.120*	*0.126*	*0.243*	*0.220*	*0.152*	***0.442***	*0.168*
-0.238	*-0.199*	*0.134*	*0.111*	*0.218*	*0.123*	*0.178*	*0.219*	*0.168*	***0.422***

Obliczmy dokładność oceny wartości hodowlanej ocenianych zwierząt. Dla zwierzęcia pierwszego mamy:

$$r_1 = \sqrt{1 - 0{,}471 * 2} = 0{,}241.$$

Hodowca decydując się na zakup nasienia buhaja ma do wyboru zwierzęta o różnej wartości hodowlanej oszacowanej z różną dokładnością. Decyzja, którego buhaja wybrać wpłynie na to, jakiej użytkowości córek będzie się mógł spodziewać. Poniższy rysunek przedstawia buhaje o wyższej i niższej wartości hodowlanej, oszacowane z różną dokładnością. Pierwszy buhaj (linia kropkowana) charakteryzuje się niższą wartością hodowlaną niż pozostałe. Jest ona wyznaczona ze stosunkowo dużą dokładnością, podobnie jak buhaja drugiego (linia przerywana). Wartość hodowlana drugiego buhaja jest wyższa, zatem przeciętnie córki drugiego buhaja będą się odznaczały wyższą użytkowością. Taka sama będzie przeciętnie użytkowość córek trzeciego buhaja (ma taką samą wartość hodowlaną jak buhaj drugi) jednak jest ona wyznaczona z niższą dokładnością, co wpłynie na większe zróżnicowanie wartości córek – niektóre z nich będą tak samo słabo wydajne jak najgorsze córki buhaja o niższej wartości hodowlanej. Z drugiej strony, może się zdarzyć, że bo tym trzecim buhaju urodzą się córki o wydajności przewyższającej najlepsze córki buhaja drugiego (o takiej samej wartości hodowlanej).



✍ *Zadania*

Przykład 63. Pewna locha urodziła 10 prosiąt tj. o 1,2 więcej aniżeli wynosi średnia w stadzie. Oszacuj jej wartość hodowlaną oraz wartość hodowlaną jej ojca, matki i półsiostry przyjmując, że odziedziczalność tej cechy wynosi 0,15.

Przykład 64. Pewien rolnik posiada krowy charakteryzujące się wysoką wydajnością mleka (średnio o ponad 2000kg większą aniżeli średnia krajowa). Wyniki oceny wartości hodowlanej prowadzonej metodą BLUP animal model wskazują jednak, że większość z nich ma ujemne wartości hodowlane. Co może być tego przyczyną?

Przykład 65. W pewnym stadzie przeprowadzono ocenę wartości hodowlanej wszystkich osobników dla cechy liczba prosiąt w miocie. Przy wyborze zwierząt na rodziców następnego pokolenia zastosowano 50% intensywność selekcji. Odziedziczalność tej cechy wynosi 0,30. Co można powiedzieć o wartości hodowlanej wyselekcjonowanych zwierząt?

Przykład 66. Przeprowadzono ocenę wartości hodowlanej pewnej rasy świń dla cechy ciężar miotu przy odsadzeniu. Zastosowano metodę BLUP animal model. Zebrano informacje o użytkowości 300 zwierząt utrzymywanych w 3 różnych stadach w 3 kolejnych latach (oba te efekty uwzględniono w modelu). Ile elementów będzie się znajdować w wektorze rozwiązań i co będą oznaczały kolejne wartości?

Przykład 67.Jaka jest funkcja macierzy spokrewnień w metodzie BLUP animal model a jaka w metodzie BLUP sire model (model ojca)?

Przykład 68. Nasieniem buhaja A skutecznie zainseminowano krowę B i C. Krowa B urodziła jałówkę D, a krowa C jałówkę E. Krowy B i D utrzymywane były w stadzie I i ich wydajności za pierwszą laktację wynosiły odpowiednio 6,500 i 7,200. Natomiast krowy C i E utrzymywano w stadzie II i ich wydajności wynosiły odpowiednio 5,700 i 5,800. Przedstaw model oceny wartości hodowlanej prowadzonej metodą BLUP animal model z uwzględnieniem efektu stada. Przedstaw i opisz macierze X, b, Z, u i y.

Przykład 69. Czym się różni macierz jednostkowa od macierzy spokrewnień addytywnych?

Przykład 70. Jaka jest funkcja macierzy X i Z w metodzie oceny wartości hodowlanej BLUP model zwierzęcia, jeśli oceniana jest masa jagniąt przy urodzeniu a w modelu uwzględnia się efekt roku?

Przykład 71. W ocenie wartości hodowlanej prowadzonej metodą BLUP animal model uwzględniono 10 sztuk zwierząt. Ocenianą cechą była masa jagnięcia. W modelu eliminowano efekt typu urodzenia (1 jagnię, 2 jagnięta, więcej niż 2). Transponowany wektor rozwiązań przedstawiał się następująco:
sol'=[4,50 3,90 2,80 -0,18 0,20 0,30 -0,15 0,15 0,12 0,22 -0,15 -0,10 -0,20]
Zinterpretuj otrzymane wyniki.

Przykład 72. Oblicz łączną wartość hodowlaną dwóch tryków, których wydajność wełny czystej wynosiła: tryk A = 6,0, tryk B = 5,0 a ich masy odpowiednio 30,0 i 31,0. Wariancja wydajności wełny i masy wynosiła 1,0 i 5,0 a odziedziczalność tych cech: 0,4 i 0,3. Korelacja genetyczna i fenotypowa między tymi cechami wynosi odpowiednio 0,2 i 0,4. Średnia wydajność wełny w stadzie wynosiła 5,0 a średnia masa 28,0. Przyjmij dziesięciokrotnie większą wagę ekonomiczną dla masy zwierząt aniżeli dla masy wełny.

Przykład 73. Współczynniki równania indeksowego dla cechy wydajność mleka, tłuszczu i białka wynoszą odpowiednio b_1=0,2, b_2=2,0 i b_3=3,0, a wagi ekonomiczne odpowiednio 1, 2 i 5. Oblicz łączną wartość hodowlaną 3 krów mając dane:

	wydajność mleka	*wydajność tłuszczu*	*wydajność białka*
krowa A	*3,500*	*140*	*100*
krowa B	*4,200*	*120*	*110*
Średnia w stadzie	*3,700*	*100*	*105*

Przykład 74. Pewien hodowca przeprowadził selekcję zwierząt na podstawie informacji fenotypowej dla jednej cechy, a następnie skojarzył ze sobą wybrane zwierzęta. W następnym pokoleniu średnia wartość cechy w stosunku do pokolenia wyjściowego nie zmieniła się. Wymień możliwe przyczyny braku reakcji na przeprowadzoną selekcję.

6. Kojarzenie i krzyżowanie

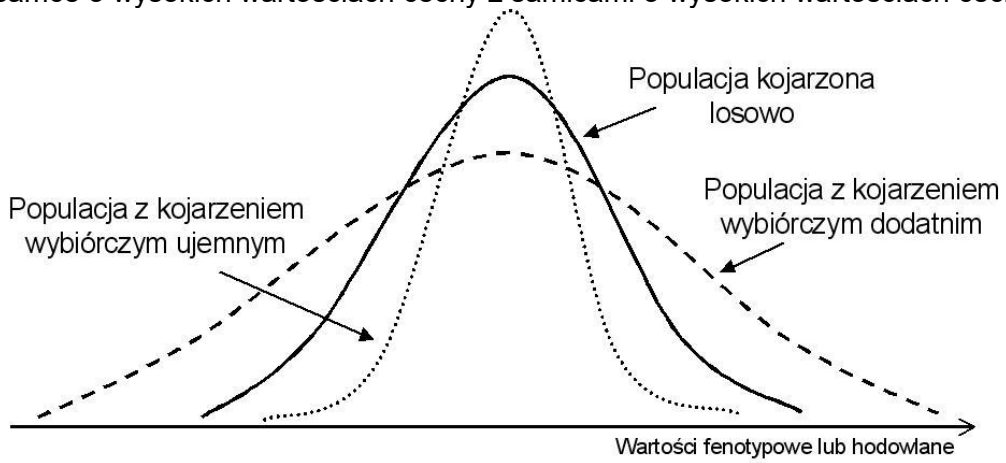
Dobór osobników do kojarzeń (mating)

W wyniku selekcji otrzymujemy grupę zwierząt obu płci, która ma zostać rodzicami następnego pokolenia. Zanim to jednak nastąpi hodowca w ramach wyselekcjonowanej grupy odpowiednio dobiera ze sobą osobniki płci męskiej i żeńskiej kojarzy je ze sobą. ***Dobór osobników do kojarzeń (mating)*** to obok selekcji drugie podstawowe narzędzie wykorzystywane przez hodowców na drodze doskonalenia zwierząt.

Przykład. Hodowcy bydła mlecznego oferuje się nasienie wyselekcjonowanych buhajów. Dobierając buhaja dla swoich krów hodowca może brać pod uwagę następujące ważne informacje:

- *cechy, które są istotne z punktu widzenia celu hodowlanego, jakie sobie wyznaczył dla swojego stada*
- *wartości hodowlane dla cech produkcyjnych I typu*
- *wartość indeksu (ów) syntetycznych*
- *dokładność oceny buhaja*
- *dostępność i cena nasienia*
- *informacja rodowodowa*
- *nosicielstwo genów recesywnych warunkujących wady genetyczne.*

Gdy zwierzęta zestawiane są w pary na zasadzie przypadku to mamy do czynienia z ***kojarzeniem losowym (random mating)***. W takiej sytuacji nie zwraca się uwagi ani na pochodzenia ani na użytkowość czy też wartości hodowlane zwierząt. Gdy świadomie tworzy się pary może się to odbywać na różnych zasadach, a działanie takie nosi ogólną nazwę ***kojarzenie nielosowe (wybiórcze - assortative mating)***. Przykładem może być ***kojarzenie komplementarne (wybiórcze ujemne - corrective mating, negative assortative mating)*** gdzie zestawieni w parę rodzice różnią się w ten sposób, że ich walory wzajemnie się uzupełniają. Dzięki temu uzyskuje się potomstwo o ogólnie wyższej wartości aniżeli jego rodzice. Innym przykładem kojarzenia nielosowego może być kojarzenie ze sobą osobników o zbliżonych wartościach, tzw. ***kojarzenie wybiórcze dodatnie*** (***positive assortative mating***). Przy tym systemie kojarzeń łączy się w pary samce o wysokich wartościach z samicami o wysokich wartościach hodowlanych lub samce o wysokich wartościach cechy z samicami o wysokich wartościach cechy.



Rysunek 31. Skutki różnych systemów kojarzenia.

Szczególnym sposobem doboru zwierząt jest kojarzenie ze sobą osobników spokrewnionych zwane inbredem. Wynikiem takiego kojarzenia jest zwykle depresja inbredowa – zjawisko przeciwne do ***heterozji (heterosis)***. Nie oznacza to jednak, że hodowla w pokrewieństwie, jak inaczej określa się inbred, jest czymś całkowicie niepożądanym. Inbred wykorzystuje się do wytwarzania nowych ras lub linii, które potem krzyżowane ze sobą prowadzą do występowania zjawiska heterozji.

Kojarzy się osobniki tej samej rasy,
natomiast gdy łączymy w pary zwierzęta różnych ras to dokonujemy krzyżowania

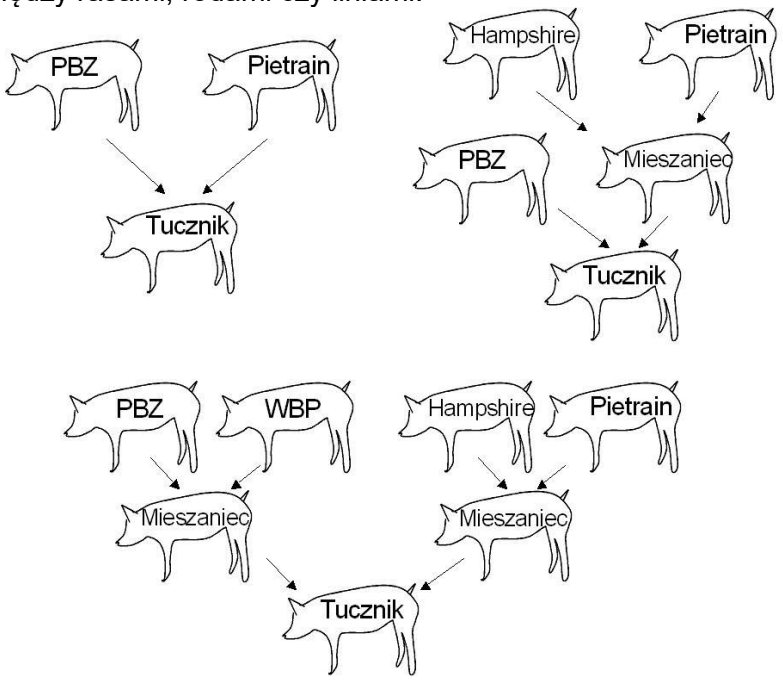
Krzyżowanie (crossing) to zestawianie do kojarzeń osobników z różnych ras czy linii. Jednym z powszechnie osiąganych celów przy krzyżowaniu jest zjawisko heterozji. Występuje ono w sytuacji, gdy potomstwo krzyżowanych zwierząt przewyższa średnią z wartości zwierząt czystorasowych. W praktyce hodowlanej krzyżowanie stosuje się w celu uzyskania innych wartości aniżeli te, które uzyskuje się przy doskonaleniu w czystości rasy. U podłoża tych nowych wartości mogą występować takie zjawiska jak:

- efekt przeciętny – nowa linia czy rasa ma pośrednią wartość w stosunku do krzyżowanych populacj;
- ***heterozja bezpośrednia (direct heterosis)*** – objawia się przewyższaniem użytkowością przez krzyżówki zwierząt czystorasowych z jakich one powstały. U podłoża heterozji są odpowiednie układy genów, które np., dzięki powstawaniu układów heterozygotycznych, a w szczególności dzięki układom dominacyjnym powodują lepsze przystosowanie się zwierząt do środowiska lub wprost większą ich produkcyjność. W mniejszym stopniu za występowanie tego zjawiska odpowiada epistaza genów pochodzących z różnych linii czy ras, która w wyjściowych populacjach nie mogła się ujawnić.
- ***heterozja mateczna (maternal heterosis)*** – obserwuje się ją w przypadku gdy krzyżówkowe samice wykazują szczególne predyspozycje do szybkiego odchowania dużej liczby potomstwa;
- komplementarnośc samica/samiec – gdy wykorzystuje się własności każdej z ras w stosunku do określonej płci, np. samice z linii o dobrych zdolnościach reprodukcyjnych (dzięki czemu ogranicza się problemy z rozrodem), a samce z linii szybko rosnących i dobrze wykorzystujących pasze, co zapewnia efektywny odchów potomstwa.

Powyższe zjawiska wykorzystuje się stosując różnego rodzaju systemy krzyżowania:

- dwurasowe – gdy największą rolę odgrywa heterozja bezpośrednia,
- trzyrasowe – gdy zarówno bezpośrednia jak i mateczna heterozja odgrywa dużą rolę,
- czterorasowe – gdy występuje także heterozja ojcowska,
- rotacyjne – utrzymanie samic w danej hodowli jest kosztowne,
- linie syntetyczne – gdy utrzymanie czystorasowych samic i samców jest nieopłacalne.

Zjawisko heterozji z największą siłą występuje u drobiu i trzody chlewnej stąd tam najczęściej stosuje się krzyżowanie między rasami, rodami czy liniami.



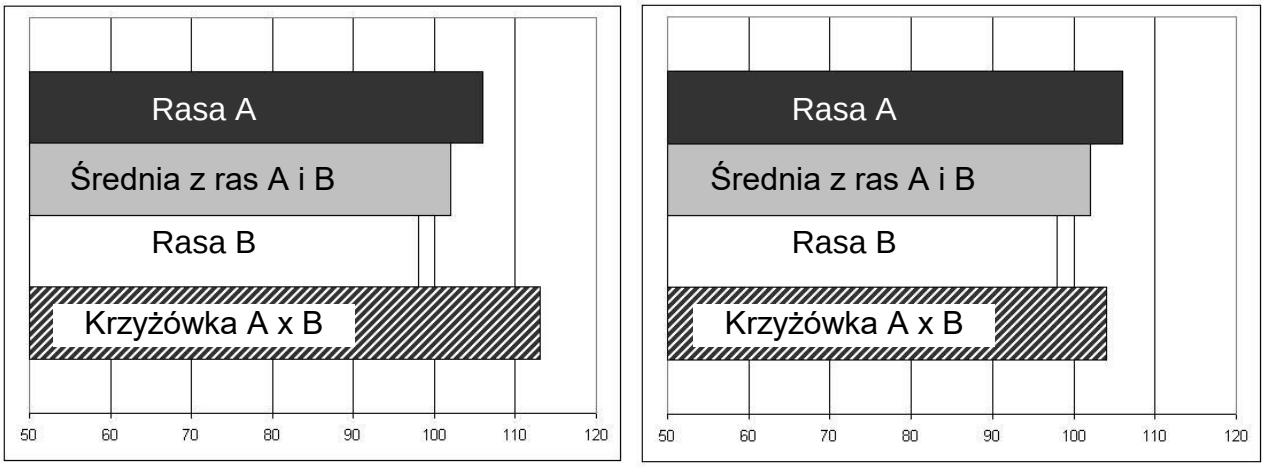
Rysunek 32. Przykłady krzyżowania z udziałem 2, 3 i 4 ras.

Heterozja – szacowanie efektu

Wybujałość mieszańców określa się jako procentową przewagę pokolenia F_1 nad średnią z pokoleń wyjściowych:

$$\%H = \frac{\overline{P}_{F_1} - \overline{\overline{P}}_P}{\overline{\overline{P}}_P} \times 100$$

gdzie: $\overline{\overline{P}}_P$ to średnia użytkowość linii rodzicielskich, $\overline{P}_{F_1}$ to średnia użytkowość krzyżówek.



Rysunek 33. Heterozja przy krzyżowaniu osobników rasy A i B. W przypadku przedstawionym po lewej stronie schematu potomstwo pochodzące z krzyżowania przewyższa wartością każdą z ras, przypadek po stronie prawej obrazuje sytuację, w której krzyżówki tylko nieco przewyższają średnią z obu ras.

Przykład 75. Średnia waga miotu w wieku 21 dni dla rasy A wynosiła 45kg, a dla rasy B 47,5kg, natomiast dla pokolenia F_1 pochodzącego z krzyżowania ras A i B wynosiła 51kg.
Rozwiązanie. Średnia obu ras wynosi:

(45+47,5)/2=46,25

$$\%H = \frac{51 - 46{,}25}{46{,}25} \times 100\% = 10{,}27\%.$$

Selekcja par (mate selection)

Selekcja i dobór to powszechnie stosowane przez hodowców narzędzia w pracy hodowlanej. Okazuje się, że gdy stosowane są one jednocześnie ich rezultat może być jeszcze większy aniżeli, gdy każde z nich jest niejako wykonane niezależnie. Selekcja par, bo tak nazywa się to narzędzie, wymaga zestawienia wielu możliwych par do kojarzeń, oszacowania możliwych do uzyskania z nich wyników i w dalszej kolejności wyboru (selekcji) tych par zwierząt, które analizowane łącznie doprowadzą nas do najkorzystniejszych rezultatów.

Przykład 76. Poniższa tabela przedstawia wartość hodowlaną zwierząt możliwych do uzyskania z kojarzenia ojców i matek o znanych wartościach hodowlanych.

Wartość hodowlana	*A♂ +300*	*B♂ +200*	*C♂ +100*
1♀ +100	*+200*	*+150*	*+100*
2♀ +50	*+175*	*+125*	*+75*
3♀ +20	*+160*	*+110*	*+60*

Hodowca może skorzystać z dwóch podstawowych strategii w zakresie kojarzeń i zestawić w pary osobniki 'podobne z podobnymi' w zakresie wartości hodowlanej: A1, B2, C3 lub przeciwnej do niej, gdzie łączy się

osobniki o niskiej wartości cechy z osobnikami o wysokiej wartości cechy i na przemian, co dla powyższego przykładu da w praktyce: A3, B2, C1. Gdyby zsumować wartości hodowlane potomstwa uzyskanego z obu strategii kojarzeń to okazuje się, że jest ono jednakowe i wynosi: +385:

Kojarzenie podobny z podobnym	*Kojarzenie komplementarne*
A1+ B2+ C3:	*A3 + B2 + C1:*
200+125+60=385	*160+125+100=385*

Uwzględnijmy dodatkową informację wynikającą z faktu spokrewnienia między niektórymi z kojarzonych zwierząt. Poniższa tabela przedstawia współczynniki inbredu możliwych potomków oraz wielkość depresji inbredowej przy założeniu, że na 1% inbredu spada produkcja przeciętnie o 25.

Wartość hodowlana	*A♂*	*B♂*	*C♂*
1♀ F_x:	*6,25*	*3,125*	*0,00*
Depresja:	*-156,25*	*-78,125*	*0,00*
2♀ F_x:	*0,00*	*3,125*	*0,00*
Depresja:	*0,00*	*78,125*	*0,00*
3♀ F_x:	*0,00*	*0,00*	*0,00*
Depresja:	*0,00*	*0,00*	*0,00*

Okazuje się, że po uwzględnieniu depresji inbredowej łączna wartość potomstwa jest w obu przypadkach mniejsza i wynosi teraz odpowiednio:

Kojarzenie podobny z podobnym	*Kojarzenie komplementarne*
A1+ B2+ C3:	*A3 + B2 + C1:*
200-156,25 + 125-78,13 +60=150,62	*160 + 125-78,13 + 100=306,87*

Tym samym w tym konkretnym przypadku drugi system kojarzenia okazuje się bardziej atrakcyjny ale czy jest to najbardziej optymalne kojarzenie?

Gdy zestawimy wszystkie możliwe pary do kojarzeń i wyliczymy dla nich wartość potomstwa uwzględniająca depresję inbredową to uzyskamy następującą listę:

A1,B2,C3 +150,62
A1,B3,C2 +228,75
A2,B1,C3 +306,88
A2,B3,C1 +385,00
A3,B1,C2 +306,88
A3,B2,C1 +306,87

Po przeanalizowaniu całej listy możliwych kojarzeń widać wyraźnie, że jest zestaw par, który zapewnia najwyższą możliwą wartość potomstwa, tj. A2,B3,C1, łącznie 385,00.

Bez przeanalizowania wszystkich możliwych kombinacji kojarzeń nie jest możliwe wskazanie najbardziej optymalnego zestawu par do kojarzeń. Czynność taka przy dużej liczbie zwierząt jest bardzo czasochłonna.

	A♂	*B♂*	*C♂*
1♀ WH:	*+200,00*	*+150,00*	*100,00*
D:	*-156,25*	*-78,13*	*0,00*
Łącznie:	***43,75***	***71,87***	***100,00***
2♀ WH:	*+175,00*	*125,00*	*75,00*
D:	*0,00*	*-78,13*	*0,00*
Łącznie:	***+175,00***	***46,87***	***75,00***
3♀ WH:	*+160,00*	*110,00*	*60,00*
D:	*0,00*	*0,00*	*0,00*
Łącznie:	***+160,00***	***110,00***	***60,00***

Selekcja par do rozpłodu sprowadza się do określenia obiektywnej funkcji opisującej konsekwencje selekcji i doboru zwierząt, a w następnej kolejności do znalezienia algorytmu, który pozwoli na maksymalizację funkcji. W przedstawionym wyżej przykładzie zestawiane pary porównywano na podstawie połowy wartości hodowlanej rodziców z uwzględnieniem depresji inbredowej. W funkcji opisującej efekt kojarzeń można uwzględnić szereg innych elementów, jak np. efekt heterozji, koszt wykorzystania określonego rozpłodnika czy średnie spokrewnienie między potomstwem z zestawionych kojarzeń. Wykorzystanie ‘mate selection’ w praktyce wiąże się z potrzebą wykonania dużej ilości obliczeń, dlatego szeroko wykorzystuje się do tego technikę komputerową, a jako algorytm pozwalający na szybkie wyszukiwanie maksimum stosuje się programowanie liniowe.

Dla przedstawionego wcześniej przykładu algorytm ‘mate selection’ przedstawia się następująco:

1. Zdefiniowanie funkcji celu: wartość hodowlana potomstwa z uwzględnieniem depresji.
2. Obliczanie indeksu rodzinowego (parent average).
3. Obliczanie depresji inbredowej.
4. Zestawienie wszystkich możliwych par i obliczanie dla nich łącznej wartości.
5. Wskazanie zestawu par, dla którego funkcja celu osiąga maksimum.

Mate selection to połączenie selekcji i doboru gwarantujące uzyskanie optymalnych wyników kojarzenia

✍ *Zadania*

Przykład 77. W tabeli przedstawiono wyniki eksperymentu w którym porównywano masę prosiąt różnych ras i dwurasowych-krzyżówek w różnych okresach użytkowania (za Cassady et al. J.Anim Sci 2002, 80: 2286-2302). Oznaczenia ras: Y – Yorkshire, L – Landrace, W- Large White, C-Chester-White. Wyznacz współczynniki heterozji dla poszczególnych krzyżówek w różnych okresach.

Rasy/krzyżówki	*Urodzenie*	*14 dzień*	*28 dzień*	*56 dzień*	*70 dzień*	*154 dzień*
Y × Y	*1,13*	*3,12*	*5,94*	*12,2*	*19,3*	*79,5*
L × L	*1,44*	*3,41*	*6,06*	*13,0*	*20,2*	*82,6*
W × W	*1,18*	*3,22*	*6,05*	*13,0*	*20,0*	*84,3*
C × C	*1,19*	*2,98*	*5,77*	*12,2*	*19,0*	*76,6*
Y × L	*1,52*	*3,63*	*6,33*	*14,3*	*22,3*	*88,2*
L × Y	*1,22*	*3,52*	*6,56*	*14,0*	*21,8*	*89,5*
Y × W	*1,36*	*4,15*	*7,45*	*14,8*	*22,6*	*89,4*
W ×Y	*1,27*	*3,40*	*6,09*	*13,8*	*22,2*	*85,7*
L × W	*1,46*	*4,04*	*7,34*	*16,3*	*23,7*	*94,1*
W × L	*1,49*	*3,67*	*6,61*	*15,6*	*23,0*	*90,0*
W × C	*1,39*	*3,62*	*6,29*	*15,3*	*23,3*	*90,0*

7. Jednoczesne doskonalenie więcej niż jednej cechy

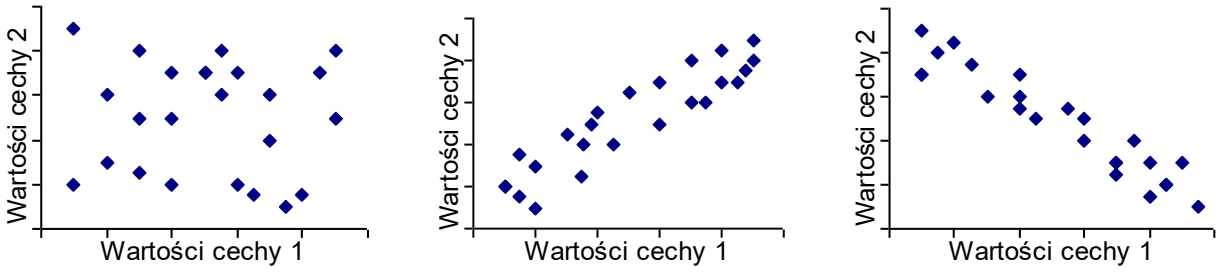
Selekcja jedno- a wielocechowa

Chociaż w dotychczasowych rozdziałach koncentrowaliśmy uwagę na pojedynczych cechach to w praktyce hodowcy zwykle są zainteresowani jednoczesnym doskonaleniem wielu cech. Podstawy selekcji przedstawione w odniesieniu do pojedynczych cech mają zastosowanie przy doskonaleniu wielocechowym. W tym rozdziale przedstawione zostaną zasady łączenia selekcji na kilka cech. Metody te hodowcy stosują na co dzień w praktyce, chcąc jednocześnie poprawić tempo przyrostu i jakość tuszy, bądź wydajność białka i budowę wymienia czy nóg. Ich celem jest uzyskanie zwierząt lepszych pod względem genetycznym jednocześnie dla kilku cech, innymi słowy chcą poprawić łączną wartość hodowlaną. Zdefiniowanie łącznej wartości hodowlanej dla kilku cech nie jest proste. Zwierzę 'najlepsze' pod względem kilku cech to zwierzę o określonej wartości dla każdej z wybranych cech. Połączenie kilku cech wymaga określenia ich znaczenia, które zwykle nie są jednakowe i reprezentują ekonomiczne znaczenie cech.

Istnieją zasadniczo trzy metody jednoczesnego doskonalenia wielu cech: selekcja tandemowa, niezależne poziomy brakowania i metoda ekonomicznego indeksu selekcyjnego. Każda z nich posiada wady i zalety, które zostaną przedstawione w niniejszym rozdziale opracowania. Zanim jednak to nastąpi przybliżone zostanie pojęcie korelacji genetycznej, która ułatwia zrozumienie zagadnień związanych z selekcją wielocechową.

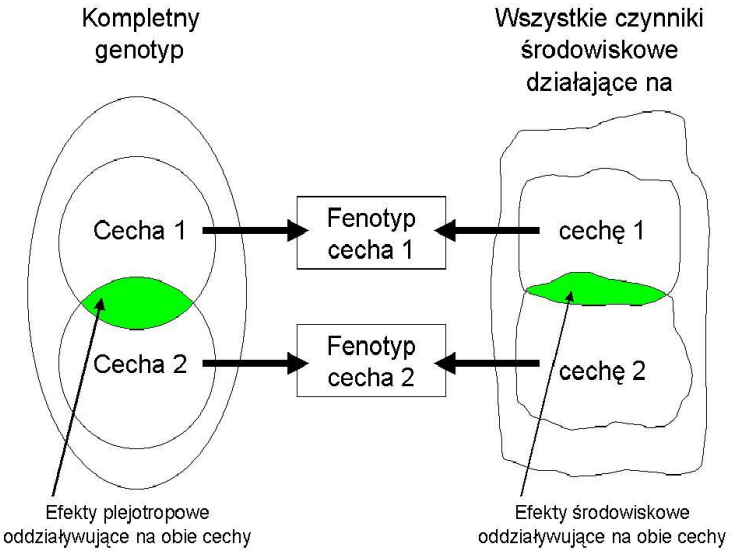
Korelacja genetyczna

W przypadku jednoczesnej analizy dwóch cech, może się okazać, że są one niezależne lub, że są ze sobą pozytywnie lub negatywnie skorelowane.



Rysunek 34. Przykłady zależności fenotypowej między cechami, od lewej: brak korelacji, korelacja dodatni, korelacja ujemna.

Jeśli występuje zależność między obserwowanymi (fenotypowymi) wartościami dwóch cech to znaczy, że między tymi cechami zachodzi ***korelacja fenotypowa***. Związki między cechami mogą mieć podłoże zarówno genetyczne jak i środowiskowe – obrazuje to schemat.



Rysunek 35. Podłoże korelacji genetycznej i środowiskowej.

Miarą zależności cech jest współczynnik ***korelacji genetycznej*** – trzeci parametr genetyczny. Przyczyną występowania korelacji genetycznej są efekty plejotropowe i sprzężenia genów. Współczynnik korelacji genetycznej mierzy siłę genetycznej zależności między cechami, a dokładniej między wartościami hodowlanymi dwóch cech. Ponieważ wartość hodowlana określa wartość genów, to w przypadku, gdy w dużym stopniu te same geny warunkują, są odpowiedzialne, za dwie różne cechy, to należy się spodziewać silnej korelacji genetycznej między cechami.

Przykład 78. Między wykorzystaniem paszy a tempem przyrostu istnieje korelacja genetyczna – lepsze wykorzystanie paszy skutkuje szybszymi przyrostami. Obie cechy są ze sobą silnie związane i w dużym stopniu uwarunkowane przez te same geny.

Genotyp i środowisko mogą w bardzo różny sposób oddziaływać na parę cech.

Przykład 79. Między wydajnością mleka i podatnością na mastitis występuje ujemna korelacja genetyczna. Jednak prowadząc analizę samych fenotypów można się przekonać, że korelacja fenotypowa między tymi cechami jest bliska zeru – czyli w praktyce nie istnieje. Sytuacja taka występuje dlatego, że hodowcom, poprzez odpowiednie zabiegi (wpływy środowiskowe) udaje się ten niekorzystny związek zniwelować.

W praktyce korelacje genetyczne są wykorzystywane do przewidywania zmian wartości jednej cechy, jeśli doskonali się drugą cechę. W innej sytuacji, gdy jedna z cech jest trudno mierzalna, można o niej wnioskować na podstawie jej zależności z inną – łatwą do określenia cechą.

$$r_P = \frac{\mathrm{cov}_P(X,Y)}{\sigma_{PX} \cdot \sigma_{PY}},\ r_G = \frac{\mathrm{cov}_G(X,Y)}{\sigma_{GX} \cdot \sigma_{GY}},\ r_E = \frac{\mathrm{cov}_E(X,Y)}{\sigma_{EX} \cdot \sigma_{EY}}.$$

Korelacja środowiskowa to trzeci rodzaj korelacji, często mylony z pozostałymi. Określa ona wyłącznie siłę związku między czynnikami środowiskowymi oddziaływującymi na dwie cechy.

Przykład 80. Między liczbą komórek somatycznych w mleku a jego wydajnością często oszacowuje się negatywną korelację genetyczną. Jednak analizując obserwacje fenotypowe w praktyce trudno zauważyć jakąkolwiek zależność fenotypową między tymi cechami (brak korelacji fenotypowej). Wynika to z faktu, iż hodowcy dokładają wszelkich starań, aby w mleku zwierząt o wysokiej produkcyjności nie obserwowano podwyższonej zawartości komórek somatycznych. Te starania to nic innego jak odpowiednie zabiegi modyfikujące środowisko, co w praktyce jest niczym innym jak pozytywną korelacją środowiskową, która kompensuje ujemną korelację genetyczną między tymi cechami.

Skorelowana reakcja na selekcję (correlated response to selection)

Gdy prowadzona jest skuteczna praca hodowlana nad doskonaleniem pewnej cechy to obserwuje się również zmiany w innych cechach, nie będących przedmiotem selekcji. Zjawisko to jest skutkiem występowania korelacji genetycznej między tymi cechami. Prowadząc selekcję w kierunku zwiększenia

frekwencji pewnych genów należy pamiętać, że mogą one warunkować także inne cechy. Stąd znajomość korelacji genetycznych ma kluczowe znaczenie przy podejmowaniu decyzji dotyczących podejmowanych kierunków selekcji.

$$\Delta R_Y = r_{G(X,Y)}\, i_X\, r_{AP(X)}\, \sigma_{A(Y)}$$

Wielkość skorelowanej reakcji na selekcję jest wynikiem prowadzonej selekcji na pewną cechę (X) skorygowanym o wielkość korelacji genetycznych między tymi cechami ($r_{G(X,Y)}$) i objawia się zmianą wartości drugiej cechy (Y).

Gdy cecha X jest doskonalona w oparciu o fenotypy to skorelowana reakcja na selekcję dla cechy Y może być obliczona w następujący sposób:

$$\Delta R_Y = r_{G(X,Y)}\, h_X\, h_Y\, i_X\, \sigma_{P(Y)}$$

gdzie ΔR to skorelowana reakcja na selekcję, $r_{G(X,Y)}$ korelacja genetyczna między cechami, h_X h_Y pierwiastek z odziedziczalności każdej z cech, i_X intensywność selekcji cechy X i $\sigma_{P(Y)}$ – standardowe odchylenie cechy Y.

Przykład 81. Należy się spodziewać, że prowadzenie selekcji w kierunku zwiększenia masy jagniąt w wieku 20 tygodni przyczyni się do zwiększenia grubości tłuszczu jako że występuje pozytywna korelacja fenotypowa między tymi cechami. Zakładając intensywność selekcji na masę ciała na poziomie 1,4 i przyjmując, że korelacja genetyczna między tymi cechami wynosi $r_{G(X,Y)}$=0,4 oblicz spodziewaną skorelowaną reakcję na selekcję (brakujących danych szukaj w tabeli na końcu materiałów): Odp. ΔR=0,715mm tłuszczu.

Szacowanie korelacji genetycznej

W oszacowaniu odpowiednich komponentów kowariancyjnych pomocna może być analiza kowariancji zastosowana na obserwacjach pochodzących od grup półrodzeństwa. Pozwala ona na oszacowanie zależności genetycznej wynikającej z przekazania genów od jednego z rodziców. Jeśli grupy półrodzeństwa stanowią zwierzęta posiadające tego samego ojca to możemy w ten sposób określić kowariancję między informacją od ojca przekazaną dwóm osobnikom. Nie można określić kowariancji między genami przekazanymi od matek ani kowariancji między informacją od ojca a informacją od matki i vice-versa.

Tabela analizy kowariancji

Źródło zmienności	Liczba stopni swobody	Suma Iloczynów	Średni Iloczyn	Wartość oczekiwana średniego iloczynu
między grupami Półrodzeństwa	N-1	Ss_{sXY}	Ms_{sXY}	$\mathrm{cov}_e + k\,\mathrm{cov}_s$
wewnątrz grup półrodzeństwa	n. – N	Ss_{eXY}	Ms_{eXY}	cov_e

Na tej podstawie można oszacować poszczególne korelacje.

$$r_G = \frac{\mathrm{cov}_s}{\sigma_{sx} \cdot \sigma_{sy}} \qquad r_E = \frac{\mathrm{cov}_e - 3\mathrm{cov}_s}{\sqrt{(\sigma^2_{eX} - 3\sigma^2_{sX})(\sigma^2_{eY} - 3\sigma^2_{sY})}} \qquad r_P = \frac{\mathrm{cov}_e + \mathrm{cov}_s}{\sqrt{(\sigma^2_{eX} + \sigma^2_{sX})(\sigma^2_{eY} + \sigma^2_{sY})}}$$

Przykład 82. W tabeli zawarte są wyniki analizy kowariancji wydajności tłuszczu (cecha X) i zawartości tłuszczu (cecha Y) w laktacji krów, przy czym populacja służąca do obliczeń składała się z N = 40 grup półrodzeństwa po n=50 osobników każda. Oszacuj wielkość korelacji genetycznej, środowiskowej i fenotypowej. Odp.: h^2_x=0,25, h^2_y=0,56,r_g=0,4, r_e=0,26, r_p=0,3.

Źródło zmienności	*Liczba stopni Swobody*	*Suma kwadratów*		*Suma iloczynów*
		cecha X	*cecha Y*	
Między grupami		*253500*	*196,95*	*2667,6*
Wewnątrz Grup		*2940000*	*1078*	*16464*

Selekcja tandemowa (tandem selection)

Selekcja tandemowa polega na przeprowadzeniu selekcji na jedną cechę a następnie przeprowadzana jest selekcja na drugą z cech. Selekcję na pierwszą z cech prowadzi się najczęściej

przez kilka pokoleń tak długo aż osiągnięty zostanie tzw. cel selekcyjny. Dopiero po osiągnięciu tego celu przystępuje się do selekcji na drugą cechę.

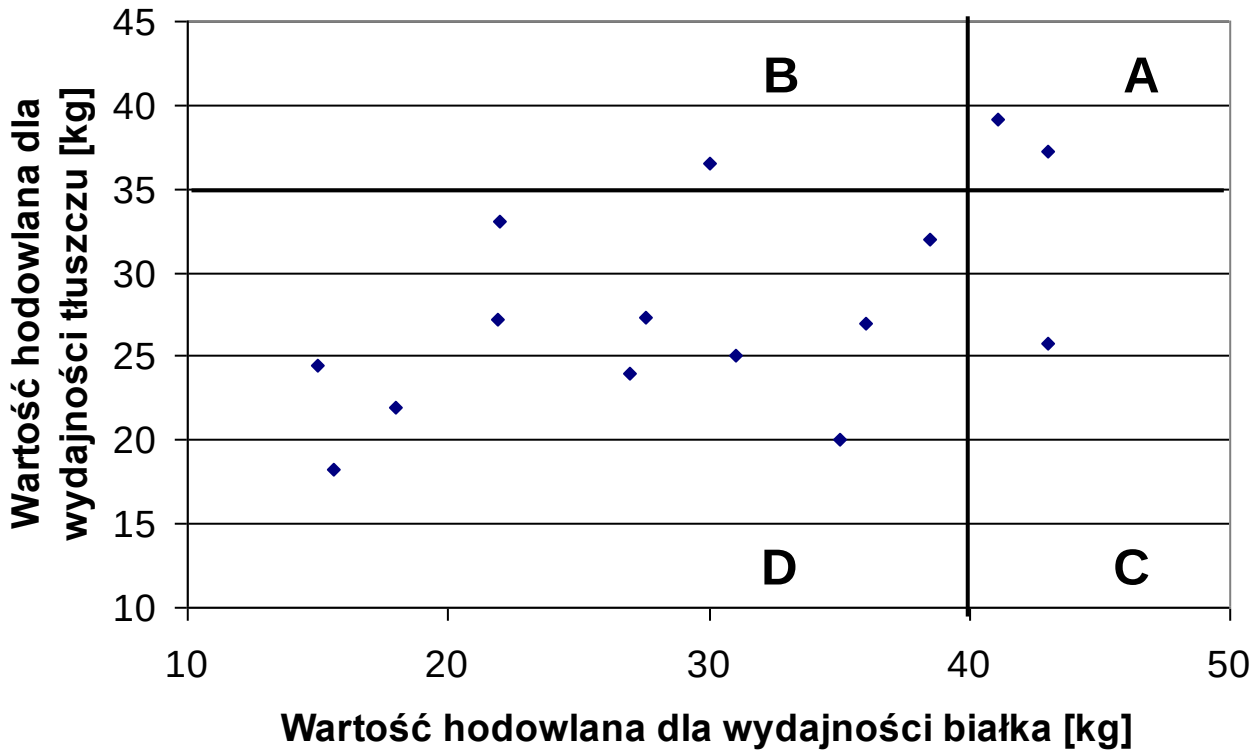
Przykład 83. W bydle mięsnym hodowcom zależy m.in. na wysokiej masie zwierząt w wieku jednego roku oraz niskiej masie urodzeniowej (problemy z porodami). W praktyce cel taki można osiągnąć prowadząc najpierw selekcję na masę w wieku jednego roku. Dopiero po osiągnięciu określonego poziomu wartości tej cechy prowadzi się selekcję na mniejszą masę urodzeniową.

Selekcja tandemowa jest stosunkowo prosta w zastosowaniu. Jednak jej skuteczność jest w dużej mierze uzależniona od korelacji genetycznych między doskonalonymi cechami. W przypadku, gdy jest ona silna i niekorzystna efekty selekcji z pierwszego etapu mogą zostać szybko utracone po rozpoczęciu selekcji na drugą cechę.

Przykład 84. Obecnie w bydle mlecznym obserwuje się odchodzenie od bezpośredniej selekcji na wydajność mleka jest ona bowiem na wystarczająco wysokim poziomie a do tego ograniczenia produkcji mleka skłaniają hodowców do zainteresowania takimi cechami jak zdrowotność czy długowieczność.

Niezależne kryteria selekcyjne

Metoda niezależnych kryteriów selekcyjnych lub niezależnych poziomów brakowania – (***independent culling levels***) polega na określeniu progów sekcyjnych dla wielu cech. Tylko zwierzęta spełniające wszystkie kryteria są selekcjonowane. Obrazuje to poniższy rysunek.



Rysunek 36. Niezależne poziomy brakowana buhajów dla wydajności białka (40kg) i tłuszczu (35kg). Dwa buhaje (część A) spełniają oba kryteria; w obszarze B i C są buhaje, które nie spełniają jednego z kryteriów, w części D są natomiast zwierzęta, które nie spełniają minimalnych wymagań dla żadnej z cech.

Słabością tej metody jest to, że prowadzi ona niejednokrotnie do odrzucenia wybitnych zwierząt pod względem jednej cechy jeśli pod względem drugiej tylko nieco brakuje im do spełnienia kryterium selekcyjnego. Mimo to, ponieważ zasady stosowania tej metody są stosunkowo proste metoda ta jest bardzo często stosowana. Dotyczy to przykładowo sytuacji, w których zwierzęta są brakowane jeśli nie spełniają akceptowalnego poziomu dla danej cechy – wtedy ich wartość dla innych cech nie ma żadnego znaczenia. Inną sytuacją, która przemawia za stosowanie niezależnych poziomów brakowania jest ta, w której cechy objawiają się w różnych okresach czasu. Wówczas selekcję na cechę która objawia się

wcześniej przeprowadza się niezależnie od wartości drugiej cechy, która ujawni się dopiero w późniejszym okresie życia zwierzęcia – przykładowo cielęta o zbyt małej masie urodzeniowej są eliminowane bez względu na ich przyszłe możliwe przyrosty i masy.

Wadą tej metody, podobnie do selekcji tandemowej, jest konieczność określenie poziomów na których przeprowadza się selekcję, tj. definicji jakie jest zwierzę jest 'najlepsze'. W praktyce hodowcy często posługują się swoją intuicją i rzadko stosują skomplikowane obliczenia matematyczne by uczynić swoje decyzje maksymalnie efektywne.

Ekonomiczny indeks selekcyjny

Trzecia zasadnicza metoda selekcji wielocechowej opiera się o założenia indeksu selekcyjnego i jest to metoda ***indeksu ekonomicznego***. W odróżnieniu do klasycznego indeksu selekcyjnego w indeksie ekonomicznym mamy do czynienia ze zagregowaną wartością zwierzęcia dla kilku cech, a ponadto, wartościami źródłowymi do obliczenia wartości indeksu ekonomicznego nie muszą być wyłącznie wartości fenotypowe ale może on bazować na wartościach hodowlanych. Stąd duże zróżnicowanie indeksów stosowanych w praktyce. Należy zatem pojęciem indeksu posługiwać się z dużą ostrożnością bowiem w praktyce może ono być różnie rozumiane.

Ekonomiczny indeks selekcyjny to kombinacja wag i informacji genetycznej (fenotypowej bądź wartości hodowlanych) dla więcej niż jednej cechy.

Reasumując indeksy ekonomiczne stosuje się do określenia zagregowanej wartości hodowlanej.

Przykład 85. Obliczanie indeksu ekonomicznego dla dwóch cech.

Przyjmijmy że chcemy oszacować wartość hodowlaną na podstawie dwóch źródeł informacji. Ograniczymy zatem równanie indeksu do postaci uwzględniającej dwa źródła informacji:

$$I = b_1 x_1 + b_2 x_2$$

x_1, x_2 - wartości fenotypowe cech wyrażone jako odchylenia od odpowiednich średnich w populacji.

b_1, b_2 - cząstkowe współczynniki regresji określające stopień, w jakim dane źródło informacji przyczynia się do oceny wartości hodowlanej.

Konstrukcja indeksu selekcyjnego dla danej populacji (np. stado) polega na określeniu wartości b_1, b_2 na podstawie wzorów:

$$b_1 = \frac{a_1}{\sigma_1} \qquad b_2 = \frac{a_2}{\sigma_2}$$

r_{12} - współczynnik korelacji fenotypowej między pierwszą i drugą cechą,

σ_1, σ_2 - odchylenie standardowe dla cechy pierwszej i drugiej

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n-1}\left[\sum_{i=1}^{n} x_i^2 - \frac{\left(\sum_{i=1}^{n} x_i\right)^2}{n}\right]}$$

a_1, a_2 - współczynniki równania indeksowego wyznaczane z układu równań:

$$\begin{cases} a_1 + r_{12} a_2 = R_{G1} \\ r_{12} a_1 + a_2 = R_{G2} \end{cases}$$

gdzie:

$$R_{G1} = h_1\left(d_1 + d_2 r_G\right)$$
$$R_{G2} = h_2\left(d_1 r_G + d_2\right)$$

r_G -współczynnik korelacji genetycznej między cechami

$$h_1 = \sqrt{h_1^2} \qquad d_1 = v_1 \sigma_1 h_1$$
$$h_2 = \sqrt{h_2^2} \qquad d_2 = v_2 \sigma_2 h_2$$

h^2 - współczynnik odziedziczalności cechy ,

v_1 - waga ekonomiczna cechy .

Przykład 86. Skonstruować indeks selekcyjny dla dwóch cech: 1 - liczba zniesionych jaj, 2 - średnia masa jaja, mając następujące dane :

Cecha	*waga ekonomiczna*	σ_P	h^2	r_G	r_{12}
1	*1*	*37*	*0,271*	*-0,26*	*-0,07*
2	*5*	*3*	*0,426*		

Indeksy ekonomiczne w praktycy hodowlanej bydła mlecznego

Indeksy ekonomiczne można wyznaczać na bazie wartości hodowlanych z uwzględnieniem różnych wag ekonomicznych.

Przykład 87. Indeksy selekcyjne stosowane w hodowli bydła mlecznego(wagi w %)

Kraj	*Białko*	*Tłuszcz*	*Typ i budowa*	*Zdrowie i utrzymanie*
Francja	*100*	*-*	*-*	*-*
Holandia	*86*	*14*	*-*	*-*
Nowa Zelandia	*84*	*16*	*-*	*-*
Niemcy	*84*	*16*	*-*	*-*
Włochy	*74*	*6*	*20*	*-*
Anglia	*62*	*17*	*21*	*-*
USA	*50*	*16*	*34*	*-*
Kanada	*49*	*11*	*40*	*-*
Szwecja	*26*	*21*	*53*	*-*
Dania	*18*	*8*	*31*	*42*
Polska	*66*	*33*	*-*	*-*

Znaczenie uwzględniania różnych cech - koszty a korzyści uwzględniania dodatkowych cech:
- liczba zwierząt,
- koszt kontroli użytkowości,
- częstość kontroli użytkowości,
- częstość oceny zwierząt,
- czas potrzebny na uzyskanie dodatkowych zysków,
- wpływ na kierunek selekcji pozostałych cech,
- przewidywane znaczenie cechy w przyszłości,
- ryzyko spadku znaczenia cechy w przyszłości.

Konstrukcja indeksów selekcyjnych jest procesem złożonym. W indeksie mogą zostać uwzględnione cechy różnie ze sobą skorelowane. W przypadku wystąpienia negatywnych korelacji i chęci ich doskonalenia w tym samym kierunku istnieje możliwość nakładania ograniczeń na wzajemny stosunek zmian tych cech lub przyjęcie założenia dotyczącego nie pogarszania się wartości jednej cechy przy maksymalizacji wzrostu drugiej. Ze względu na możliwość uwzględniania wielu cech o różnym stopniu powiązania do konstrukcji indeksów wykorzystuje się różnorodne złożone algorytmy w tym także programowanie liniowe.

✍ *Zadania*

Przykład 88. Skonstruować indeks selekcyjny dla dwóch cech: 1- zawartość białka w mleku, 2- zawartość tłuszczu w mleku mając dane:

Cecha	*Waga ekonomiczna*	σ_P	h^2	r_G	r_{12}
1	*1*	*0,8*	*0,360*	*0,6*	*0,5*
2	*5*	*0,7*	*0,640*		

Przykład 89. Analizowano ciężar jaj (X) i nieśność (Y) pewnego rodu kur. Dokonano 600 obserwacji na kurach pochodzących po 20 kogutach. W doświadczeniu brała udział jednakowa liczba kur po każdym kogucie. Sumy kwadratów między grupami półrodzeństwa wynosiły 987,3 (X) i 75,3 (Y), wewnątrz grup 6125,4 (X) 409,2 (Y), natomiast sumy iloczynów odpowiednio 1,4 (X) i 650,0 (Y). Oszacuj odziedziczalność każdej z cech oraz korelacje genetyczne, środowiskowe i fenotypowe. Odp. h_x^2*=0,46,* h_y^2*=0,54,* r_g*=-0,05,* r_e*=0,76,* r_p*=0,35.*

Przykład 90. Wyjaśnij związek między wagą ekonomiczną cechy i jej współczynnikiem równania indeksowego oraz między wagą ekonomiczną cechy i jej odziedziczalnością.

8. Najczęściej popełniane błędy

1. „*W wyniku prowadzonej pracy hodowlanej uzyskujemy osobniki o pożądanych cechach.*”
   To niezwykle często popełniany błąd przez osoby rozpoczynające swą przygodę z metodami hodowlanymi. Jest ono bardzo nieprecyzyjne, często brzmi absurdalnie. Generalnie doskonalimy, podnosimy lub obniżamy wartość cechy a nie tworzymy nowych cech. Przykładowo, w hodowli trzody celem może być zwiększenie liczby prosiąt w miocie. Każda świnia, bez względu na płeć, ma wartość hodowlaną dla tej cechy. Pożądane mogą być knury o wysokiej wartości hodowlanej dla tej cechy. Nie tworzymy jednak tej cechy u knurów, i to nie tylko dlatego, że nie da się jej u nich zaobserwować.

2. Przy obliczaniu współczynnika inbredu i spokrewnienia często mylnie wyznaczane są ścieżki przepływu genów. Należy pamiętać, że przy posługiwaniu się wzorem na inbred ścieżka rozpoczyna się na jednym z rodziców, kończy na drugim i musi na niej występować wspólny przodek. W przypadku spokrewnienia ścieżki wyznaczane są od jednego z osobników do drugiego, a w sytuacji gdy mamy do czynienia ze spokrewnieniem w linii bocznej na ścieżce musi pojawić się wspólny przodek.

3. Konstruowanie macierzy spokrewnień wymaga przygotowania listy zwierząt uporządkowanej w taki sposób, że przodkowie muszą na niej poprzedzać swoich potomków. Jeśli ten warunek nie jest spełniony skonstruowanie poprawnej A^{-1} nie będzie możliwe.

9. Dodatek MATLAB

Program MATLAB do obliczeń z wykorzystaniem rachunku macierzowego.

Uruchamianie programu:

Na pulpicie znajdź skrót matlab.exe i dwukrotnie kliknij na niego. Jeśli nie występuje wykorzystaj funkcje Start → Znajdź → Pliki lub foldery → wpisz matlab.exe Jeśli komputer znajdzie program dwukrotnie kliknij na niego.

UWAGA: jako separatora części dziesiętnych program używa kropki zamiast przecinka!
UWAGA: Program niektóre liczby wyświetla na ekranie w postaci wykładniczej, np. wartość 123456,7890 zostanie wyświetlona w postaci:

```
1.2346D+05
```

co należy czytać: $1{,}2346*10^5$.

Deklarowanie macierzy:

W celu wprowadzenia macierzy Z

$$Z = \begin{bmatrix} 4 & 5 \\ 2 & 3 \end{bmatrix}$$

należy podać następującą instrukcję:

```
<>z=<
4 5;
2 3>
```

Po naciśnięciu enter komputer wyświetli utworzoną macierz:

```
Z     =

     4     5
     2     3
```

Uwaga: znaki < i > wyznaczają początek i koniec deklaracji macierzy natomiast średnik oddziela elementy z różnych kolumn.

Działania na macierzach:

Transpozycja – czyli zamiana wierszy na kolumny (i odwrotnie)

Instrukcja

```
<>zz=z'

ZZ   =
```

```
     4     2
     5     3
```

Uwaga: znak ‘ oznacza transponowanie; w powyższej instrukcji wynik transponowania macierzy Z został przypisany do macierzy ZZ i jej zawartość została wyświetlona na ekranie.

Dodawanie (i odejmowanie) dodawać (i odejmować) można tylko macierze tych samych wymiarów.

```
<>zz+z

ANS   =

     8     7
     7     6
```

Uwaga – w tym przypadku wynik działania nie został przyporządkowany nowej zmiennej tylko wyświetlony na ekranie (ANS – answer – wynik).

Mnożenie -mnożyć można tylko macierze o odpowiednich wymiarach: liczba kolumn pierwszej macierzy musi się równać liczbie kolumn drugiej macierzy.

Dla zilustrowania przykładu zadeklarujmy wektor kolumnowy y

```
<>y=< 1 ; 2 >

Y     =

     1
     2
```

Teraz wykorzystując macierze Z i Y możemy wykonać mnożenie

```
<>Z*Y

ANS   =

    14
     8
```

W wyniku działania powstała macierz (wektor) o liczbie wierszy równej liczbie wierszy pierwszej macierzy (Z) i liczbie kolumn równej liczbie kolumn drugiej macierzy (Y).

Program odmówi wykonania działania:

```
<>Y*Z

   /--ERROR
Incompatible for multiplication
```

Ze względu na nieodpowiednie wymiary mnożonych macierzy.

Odwracanie: macierzy nie można dzielić ale możliwe jest odwracanie macierzy. Można odwracać tylko macierze kwadratowe i to nie wszystkie. Funkcja służąca do odwracania macierzy: inv(). Przykład zastosowania:

```
<>inv(Z)

ANS   =

   1.5000   -2.5000
  -1.0000    2.0000
```

W wyniku działania otrzymujemy odwróconą macierz Z, czyli Z^{-1}.

Tworzenie macierzy blokowych. Niekiedy zachodzi potrzeba tworzenia dużych macierzy złożonych z kilku mniejszych bloków (macierzy).

```
<>MZ=<Z Z' ; Z*Z' Z'*Z>

MZ     =
      4       5       4       2
      2       3       5       3
     41      23      20      26
     23      13      26      34
```

Uzyskano macierz o wymiarach 4*4. Poszczególne grupy elementów odpowiadają wartością odpowiednich macierzy (zwróć uwagę na zastosowane kroje pisma).

Komunikaty o błędach:

Undefined variable – próba odwołania do nie zdefiniowanej zmiennej
Row/col length not match – nierówna ilość elemntów w wierszach/kolumnach

Inne przydatne informacje:

Komenda *who* wyświetla listę zadeklarowanych zmiennych.
Klawisz -> wyświetla ostatnio wykonaną komendę.

10. Dodatek BLUP

Zastosowanie programu matlab do obliczania wartości hodowlanej metodą BLUP – animal model - przykład

Cecha: przyrosty cieląt, efekt stały: płeć, wariancja genetyczna = 20, wariancja błędu = 40.
Dane i rodowody

Zwierze	płeć	ojciec	matka	przyrost
4	byczek	1	-	4,5
5	jałówka	3	2	2,9
6	jałówka	1	2	3,9
7	byczek	4	5	3,5
8	byczek	3	6	5,0

Działania sprowadzają się do wykonania trzech kroków:

1. deklaracji zmiennych (macierze X, Z, y, A i stała k)
2. zestawienia układu równań (macierze LHS i RHS)
3. rozwiązania układu

1. Deklaracja zmiennych.

```
<>x=<
1 0
0 1
0 1
1 0
1 0>

X     =

     1     0
     0     1
     0     1
     1     0
     1     0

<>z=<
0 0 0 1 0 0 0 0
0 0 0 0 1 0 0 0
0 0 0 0 0 1 0 0
0 0 0 0 0 0 1 0
0 0 0 0 0 0 0 1>


Z     =

     0     0     0     1     0     0     0     0
     0     0     0     0     1     0     0     0
     0     0     0     0     0     1     0     0
     0     0     0     0     0     0     1     0
     0     0     0     0     0     0     0     1
```

Uwaga do oddzielenia części dziesiętnych stosować należy kropkę.

```
Y     =

   4.5000
   2.9000
   3.9000
   3.5000
   5.0000

<>k=2
```

Stała (skalar) k to stosunek zmienności błędu do genetycznej – w naszym przypadku 2.

```
K     =

     2
```

Macierz A jest trudna do wprowadzenia, ze względu na jej rozmiary w praktyce bardzo łatwo jest zrobić błąd. Przy wprowadzaniu wartości mniejszych od zera można pominąć zera przed znakiem oddzielającym część dziesiętną.

```
A     =

   1.0000     .0000     .0000     .5000     .0000     .5000     .2500     .2500
    .0000    1.0000     .0000     .0000     .5000     .5000     .2500     .2500
    .0000     .0000    1.0000     .0000     .5000     .0000     .2500     .5000
    .5000     .0000     .0000    1.0000     .0000     .2500     .5000     .1250
    .0000     .5000     .5000     .0000    1.0000     .2500     .5000     .3750
    .5000     .5000     .0000     .2500     .2500    1.0000     .2500     .5000
    .2500     .2500     .2500     .5000     .5000     .2500    1.0000     .2500
    .2500     .2500     .5000     .1250     .3750     .5000     .2500    1.0000
```

2. Tworzenie układu równań:

```
<>lhs=<x'*x x'*z ; z'*x z'*z+inv(a)*k>
```

```
      LHS   =

    Columns  1 thru  8
   3.0000     .0000     .0000     .0000     .0000    1.0000     .0000     .0000
    .0000    2.0000     .0000     .0000     .0000     .0000    1.0000    1.0000
    .0000     .0000    3.6667    1.0000     .0000   -1.3333     .0000   -2.0000
    .0000     .0000    1.0000    4.0000    1.0000     .0000   -2.0000   -2.0000
    .0000     .0000     .0000    1.0000    4.0000     .0000   -2.0000    1.0000
   1.0000     .0000   -1.3333     .0000     .0000    4.6667    1.0000     .0000
    .0000    1.0000     .0000   -2.0000   -2.0000    1.0000    6.0000     .0000
    .0000    1.0000   -2.0000   -2.0000    1.0000     .0000     .0000    6.0000
   1.0000     .0000     .0000     .0000     .0000   -2.0000   -2.0000     .0000
   1.0000     .0000     .0000     .0000   -2.0000     .0000     .0000   -2.0000

    Columns  9 thru 10
   1.0000    1.0000
    .0000     .0000
    .0000     .0000
    .0000     .0000
    .0000   -2.0000
  -2.0000     .0000
  -2.0000     .0000
    .0000   -2.0000
   5.0000     .0000
    .0000    5.0000
```

```
<>rhs=<x'*y ; z'*y>
```

```
      RHS   =

  13.0000
   6.8000
    .0000
    .0000
    .0000
   4.5000
   2.9000
   3.9000
   3.5000
   5.0000
```

3. Rozwiązanie układu:

```
<>sol=inv(lhs)*rhs



SOL   =

   4.3585
   3.4044
    .0984
   -.0188
   -.0984
   -.0087
   -.1857
    .1769
   -.2495
    .1826
```

Wektorowi sol przyporządkowane zostało rozwiązanie układu równań.

W razie problemów

1. W każdym wierszu i kolumnie macierzy znajduje się tyle samo elementów. Jeśli przy wprowadzaniu popełnimy błąd i powyższe nie będzie prawdziwe, to program wyświetla komunikat:

```
<>c=<
1 2
3>

 /--ERROR
Row lengths do not match
```

2. Funkcja inv() służy do odwracania macierzy. Jeśli macierz jest jednostkowa to nie można jej odwrócić – tu w praktyce oznacza to, że została źle obliczona lub wpisana.

3. Jeśli program się zawiesi – nie reaguje na żadne komendy, należy zamknąć okno. Po ponownym uruchomieniu programu trzeba ponownie wprowadzić wszystkie zmienne.

4. Wyjście z programu następuje po wpisaniu komendy ‘exit’.

11. Parametry

Przykłady odziedziczalności, wartości średnich, odchyleń standardowych i powtarzalności dla wybranych cech i gatunków zwierząt.

Cecha (odstęp pokoleń w latach)	h^2	μ	σ_P	r
Bydło mięsne (4 – 6)				
okres międzywycieleniowy	0,05	380 dni	20 dni	
masa przy urodzeniu	0,40	36kg	4,53kg	
masa przy odstawieniu	0,30	215kg	22,65kg	0,40
masa w wieku jednego roku	0,40	430kg	27,18kg	
masa w wieku dojrzałości	0,65	498kg	38,5kg	
wykorzystanie paszy (pasza/przyr.)	0,40	7kg/kg	0,5kg/kg	
obwód worka mosznowego	0,50	34,5cm	2cm	
grubość słoniny	0,40	1cm	0,254cm	
Bydło mleczne (4 – 6)				
okres międzywycieleniowy	0,10	404dni	75dni	0,15
wydajność mleka	0,25	5889kg	253,68kg	0,50
zawartość tłuszczu w mleku	0,55	4,4%	0,5%	0,60
zawartość białka w mleku	0,50	3,5%	0,4%	
zawieszenie wymienia	0,20			0,50
ułożenie strzyków	0,30			0,55
ustawienie kończyn tylnych	0,15			0,30
postawa	0,50			0,75
Drób (1 – 1,5)				
produkcja jaj w okresie 500 dni	0,25			
wielkość jaj	0,45			
grubość skorupy	0,45			0,65
wylęgowość	0,10	90%	2,2%	
masa ciała	0,10			
	0,45			
	0,50			
	0,25			
masa jaja				0,90
Konie (8 – 12)				
wysokość w kłębie	0,40	152cm	4,572cm	
obwód nadpęcia	0,45	19,5cm	0,58cm	
temperament	0,25			
szybkość w stępie	0,40	130s	3,5s	
szybkość w kłusie	0,45	96s	1,3s	
siła uciągu	0,35			
	0,25			

Cecha (odstęp pokoleń w latach)	h^2	μ	σ_P	r
Owce (3 – 5)				
liczba jagniąt w miocie	0,15	1,3	0,3	0,15
masa przy urodzeniu	0,30	4,8kg	1,36kg	0,35
masa w wieku 60 dni	0,20	20,4kg	3,62kg	0,25
masa w wieku 20 tygodni	0,30	37,5kg	7,28kg	
masa w wieku jednego roku	0,40	67,95kg	13,59kg	
powierzchnia oka polędwicy	0,45	13,54cm^2	0,64cm^2	
masa runa	0,40	3,62kg	0,50kg	0,40
klasa wełny	0,35			0,60
długość włosa	0,50	6,35cm	1,27cm	0,60
grubość tłuszczu w wieku 20 tygodni	0,30		0,715	
Trzoda chlewna (1,5 – 2)				
liczba prosiąt urodzonych	0,15	9,8	2,8	0,15
liczba prosiąt odstawionych	0,10	7,3	2,8	0,10
masa przy odstawieniu	0,10	6,3kg	0,68kg	0,15
masa miotu w 21. dniu	0,15	45,3kg	6,80kg	0,15
dni do osiągnięcia masy 230lb	0,25	175	12	
wykorzystanie paszy	0,35	3,8kg/kg	0,2kg/kg	
powierzchnia oka polędwicy	0,50	27,74cm^2	1,62cm^2	
grubość słoniny	0,50	3,3cm	0,38cm	

12. Dodatek GENUP

GENUP Pobranie, instalacja i uruchamianie

Program GENUP można pobrać ze strony:

http://jay.au.poznan.pl/~strabel/dydaktyka/downloads/

gdzie znajdują się dwa pliki: genup.zip (3,4Mb) i genup-pl.zip (14kb).

W pierwszej kolejności należy rozpakować plik genup.zip oraz przez uruchomienie pliku setup.exe należy przeprowadzić instalację programu. W trakcie instalacji należy zapamiętać nazwę katalogu, w którym zostanie umieszczony program, może to być np.

C:\Program Files\GENUP

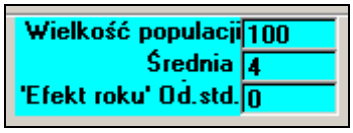
W drugim kroku należy rozpakować plik genup-pl.zip i przenieść jego zawartość do katalogu, w którym zainstalowany jest program GENUP. Tym samym pliki z polską wersją językową nadpiszą oryginalne pliki.

Uruchamianie programu następuje przez wybór: Start -> Programy -> GENUP lub podwójne kliknięcie ikony znajdującej się na pulpicie. Po uruchomieniu programu należy z głównego menu wybrać żądany moduł, np. Sel lub Wiek.
UWAGA: w programie część dziesiętną od całości rozdzielaj kropką a nie przecinkiem!!!

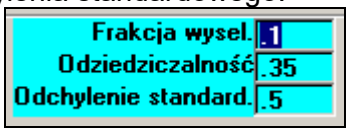
Moduł Sel

Moduł Sel służy do demonstracji podstawowych założeń teorii selekcji. Program korzysta z ustawień początkowych dobranych dla cechy produkcja wełny u owiec rasy Borderdale. W tym module nie rozważa się rozgraniczenia na płeć, co sprawia, że podstawowe założenia selekcji stają się łatwiejsza do zrozumienia. Także dla celów demonstracyjnych przyjęto, że każde zwierzę użytkowane jest tylko raz. W programie nie dochodzi do nakładania się pokoleń, stosunek płci wynosi 1:1 i wszyscy rodzice są w jednakowym wieku.

Moduł Sel generuje populacje w oparciu o zadane parametry, do których należy średnia wartość fenotypowa w populacji i odchylenie standardowe. Program generuje taką ilość osobników jaka jest zadana w oknie „Wielkość populacji”.

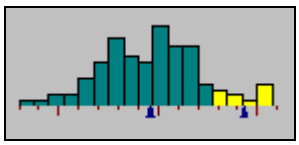


Użytkownik ma możliwość modyfikacji trzech podstawowych czynników determinujących wielkość osiąganej reakcji na selekcję: frakcji selekcjonowanych zwierząt (przeliczanej na intensywność selekcji), odziedziczalności i fenotypowego odchylenia standardowego.



Zwróć uwagę, że przewidywaną (teoretyczną) reakcję na selekcję można samemu obliczyć korzystając z tablic umożliwiających odnalezienie intensywności selekcji na podstawie frakcji.

„Efekt roku Od.std.” to standardowe odchylenie efektów środowiskowych jakie wpływają jednakowo na wszystkie zwierzęta w danym roku. Zaleca się nie dokonywanie zmian wartości tego efektu (pozostawienie 0) podczas zapoznawania się z podstawowymi zasadami działania programu.



Histogram przedstawia rozkład wygenerowanych osobników. Słupki koloru żółtego przedstawiają osobniki wyselekcjonowane. Ich ilość wynika bezpośrednio z wielkości populacji i zadanej frakcji. U dołu histogramu zaznaczono kolorem niebieskim odpowiednio (patrząc od lewej) średnią wartość cechy dla wszystkich wygenerowanych zwierząt oraz średnią wartość dla wyselekcjonowanej grupy zwierząt. Odniesienie tych punktów do umieszczonej u dołu okna skali pozwala na odczytanie odpowiednich wartości.

Kolejne histogramy reprezentują populacje utworzone na podstawie spodziewanej reakcji na selekcję. Wielkość każdego pokolenia jest jednakowa. Dla pięciu pokoleń pracy hodowlanej obliczana jest reakcja na selekcję. Każde przyciśnięcie przycisku „Licz" powoduje wygenerowanie nowej populacji. Zwierzęta (ich wartości fenotypowe) wybierane są losowo, stąd za każdym razem otrzymujemy nieco inne populacje, co odpowiada rzeczywistej sytuacji spotykanej w praktyce hodowlanej.

Program umożliwia jednoczesne uruchomienie kilku modułów Sel. Przez ich odpowiednie rozmieszczenie na ekranie można łatwo dokonywać porównań wyników dla zadanych różnych zestawów parametrów.

Ćwiczenia z modułem Sel sprowadzają się do obserwacji. Za każdym razem upewnij się, że rozumiesz obserwowane zjawiska i rób notatki dla własnego użytku. Zanim kolejno wykonasz poniższe polecenia do końca przeczytaj każde z nich.

Moduł Wiek

Moduł wiek oblicza reakcję na selekcję w przeliczeniu na rok. Struktura wiekowa populacji ma wpływ na uzyskaną wielkość reakcji na selekcję. Zwróć uwagę, że im dłużej zwierzęta są użytkowane rozpłodowo tym mniej młodych jest co roku potrzebnych do remontu stada. Tym samym zwiększa się intensywność selekcji, co ma wpływ na uzyskaną reakcję na selekcję. Jednocześnie, im dłużej utrzymywani są rodzice tym bardziej zwiększa się odstęp pokoleń, który z kolei zmniejsza reakcję na selekcję w przeliczeniu na rok. Program ułatwia zrozumienie tych działających w sprzecznych kierunkach czynników, a także daje możliwość łatwego wyboru optymalnych poziomów tych czynników.

Program zakłada, że zwierzęta wybrane do stada rodzicielskiego są brakowane na podstawie kryteriów innych aniżeli podstawowe kryterium selekcyjne, np. produkcja wełny.

Odziedziczalność	.35	Samce -pocz.rozr.	2	Przeżyw. Samców	.9
Odchyl. std.	.5	Samice -pocz.rozr.	2	Przeżyw. Samic	.9
Wskaźnik odchow.	.95	Samce koniec rozr.	4	Matki hodowlane	100
St.pł.samce/samicę	25	Samice koniec rozr.	7	Stos.płci %samc.	50

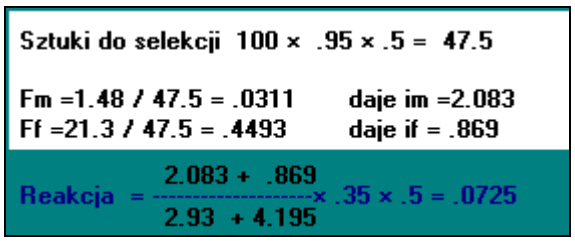
W panelu z parametrami wskaźnik "St.pł.samce/samicę" oznacza liczbę samic przypadającą na jednego samca. Na jego podstawie, a także biorąc pod uwagę zadaną liczbę: „Matek hodowlanych", program oblicza konieczną liczbę samców.

Natomiast parametr: „Stos.płci%samc." oznacza stosunek płci u rodzących się jagniąt, który deklarowany jest jako procent rodzących się samców.

Po dokonaniu zmian w parametrach, należy wybrać przycisk „Licz".

Wiek:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Samce:	-	1.48	1.33	1.2	-	-	-	-	-	-
Samice:	-	21.3	19.2	17.3	15.6	14	12.6	-	-	-

Struktura wiekowa populacji zależy od okresu, w jakim zwierzęta każdej z płci użytkowane są rozpłodowo. Ten natomiast zależy od wieku, w którym ten okres się rozpoczyna i kończy (środkowa część panelu z parametrami). W celu uzyskania w rozkładzie wieku liczb całkowitych należy wybrać odpowiednią opcję modułu.



W tej części okna obliczana jest spodziewana reakcja na selekcję. **Fm** oznacza frakcję samców, a **im** ich intensywność selekcji wyrażaną w jednostkach odchylenia standardowego.

Poniższy wykres ilustruje efekt wybranych parametrów na przewidywaną reakcję na selekcję.

Czerwone linie pokazują związek między intensywnością selekcji dla każdej płci, a odstępem pokoleń. Klikając na żółte znaczki dokonujemy zmiany zadanych parametrów, których wartości można także zobaczyć w górnym panelu. Dzięki temu możemy szybciej dokonywać zmiany struktury wiekowej populacji – nie ma konieczności przyciskania „Licz". Maksymalizacja spodziewanej reakcji na selekcję jest osiągana dla przy największym kącie nachylenia prostej łączącej żółte znaczniki dla obu płci.

Podobnie jak w module Sel, tu także istnieje możliwość jednoczesnego uruchomienia kilku modułów co daje możliwość łatwego porównywania wyników różnie określonych parametrów.

Użytkownik ma możliwość modyfikacji trzech podstawowych czynników determinujących wielkość osiąganej reakcji na selekcję: frakcji selekcjonowanych zwierząt (przeliczanej na intensywność selekcji), odziedziczalności i fenotypowego odchylenia standardowego. Zwróć uwagę, że przewidywaną (teoretyczną) reakcję na selekcję można samemu obliczyć korzystając z tablic umożliwiających odnalezienie intensywności selekcji na podstawie frakcji.

Ćwiczenia z programem GENUP

Ćwiczenia z modułem Sel sprowadzają się do obserwacji. Za każdym razem upewnij się, że rozumiesz obserwowane zjawiska i rób notatki dla własnego użytku. Zanim wykonasz poniższe polecenia do końca przeczytaj każde z nich.

1. Przyjmijmy następujące założenia dotyczące doskonalonej populacji: średnia wartość cechy w populacji $\mu=5$, $\sigma_P=0.5$kg, odziedziczalność cechy $h^2=0.25$, frakcja selekcjonowanych zwierząt f = 0.1 , a efekt roku = 0 odchylenia standardowego, natomiast wielkość populacji wynosi 100szt. Naciśnij przycisk „Licz". Pierwszy histogram to populacja składająca się ze 100 osobników wygenerowanych przez komputer zgodnie z przyjętymi założeniami. Obszar zaznaczony kolorem żółtym to frakcja wyselekcjonowana, której potomstwo obserwujemy na kolejnym wykresie. Zwróć uwagę, że rozkład fenotypów w poszczególnych pokoleniach jest zróżnicowany. To sytuacja, którą spotykamy w rzeczywistości wynikająca z przypadkowości działania różnych efektów. Program symuluję tę sytuację dzięki wykorzystaniu generatora liczb losowych. Zastanów się, z jakiego rozkładu korzysta ten generator? Przycisk „Średnie dla pokoleń" pozwala dokładnie odczytać średnie wartości cechy w każdym pokoleniu. Czy w pierwszym pokoleniu wynosi ona dokładnie tyle ile należało zadeklarować na wstępie? Z jakiego faktu może wynikać różnica między nimi?

2. Oblicz całkowitą reakcję na selekcję, jaką uzyskano do piątego pokolenia. Wykonaj obliczenia ponownie (wybierz przycisk „Licz") i jeszcze raz oblicz skumulowaną reakcję na selekcję w piątym pokoleniu. Czy uzyskałeś inny wyniki (jeśli przez przypadek wynik jest taki sam wykonaj ponowną rundę obliczeń)? Wytłumacz jak uzyskany teraz inny wynik reakcji na selekcję odnosi się do rzeczywistości – praktyki hodowlanej.
3. Korzystając z ostatnich wyników uzyskanych przy okazji omawiania pytania 3. oblicz różnicę selekcyjną w I pokoleniu. Oblicz, w jakim stopniu przewaga rodziców z pokolenia wyjściowego została przekazana do następnego pokolenia? Jakim mianem określa się tą wielkość, która właśnie obliczyłeś? Oblicz skumulowaną różnicę selekcyjną dla tych pokoleń, które miały wpływ na uzyskaną reakcję na selekcję w pokoleniu 5. Podziel skumulowaną reakcję na selekcję przez skumulowaną różnicę selekcyjną. Jak określa się wielkość, którą właśnie obliczyłeś?
4. Korzystając z podstawowego wzoru na reakcję na selekcję i podstawowych założeń podanych w pytaniu pierwszym oblicz samodzielnie spodziewaną reakcję na selekcję. Porównaj uzyskany wynik z wynikiem obliczonym na podstawie modułu Sel. Porównaj uzyskany wynik ze średnią z 10 reakcji na selekcję uzyskaną z 10 rund modułu Sel.
5. Zmień frakcję na =0.25 i ponownie wykonaj obliczenia przy pomocy modułu Sel. Ile teraz wynosi różnica selekcyjna? Oblicz spodziewaną reakcję na selekcję i porównaj z uzyskaną w module Sel za 5 pokoleń. Zwróć uwagę na stabilność trendu genetycznego – zaleca się kilkakrotne powtórzenie symulacji. Zmień f na =0.02 i ponownie wykonaj obliczenia przy pomocy modułu Sel. Jak to wpłynęło na różnicę selekcyjną? Czy teraz postęp genetyczny jest mniej stabilny? Spróbuj wytłumaczyć to zjawisko.
6. Powróć do ustawień z punktu 1 oraz zmień h^2 na 0. Wytłumacz uzyskany wynik. Powtórz obliczenia przyjmując za h^2 1. Objaśnij uzyskany wynik.
7. Powróć do początkowych założeń z punktu 1 oraz zmień σ_P na 0.1kg. Porównaj uzyskaną teraz różnicę selekcyjną i reakcję na selekcję z uzyskanymi w punktach 1 i 2.
8. Zwiększ odchylenie standardowe 'efektu roku' z 0 na 0.5. Wykonaj obliczenia przyjmując pozostałe parametry jak w punkcie 1. Jakie wnioski ważne dla hodowcy-praktyka można wyciągnąć z uzyskanych wyników?
9. Powróć do ustawień z punktu 1. Wprowadź maksymalną możliwą intensywność selekcji. Czy uzyskałeś wyższą reakcję na selekcję (podaj, jaki wynik zanotowałeś)? Jakie mogą być negatywne skutki tak skrajnej intensywności selekcji?

Moduł Wiek

10. Dobierz parametry modułu Wiek dla następującego przykładu: selekcja owiec pod kątem masy wełny. Załóżmy, że posiadamy stado owiec składające się z 1000 matek, których struktura wiekowa jest następująca: 250szt. - ma 2 lata, 200 - 3 lata, 180 - 4 lata, 150 - 5 lat, 120 - 6lat, 100 - 7lat. W stadzie jest także 20 tryków, z czego 12 ma 2 lata, a 8 - 3 lata. Przyjmijmy, że tryki utrzymywane są zwykle poprzez 2 lata, matki - 6 lat, a pierwsze potomstwo uzyskuje się od zwierząt w wieku 2 lat. Osobniki kojarzone są w stosunku 1 do 50. 80% jagniąt dorasta wieku dojrzałego. Przyjmując za podstawę selekcji fenotyp własny osobników, oraz że odziedziczalność cechy wynosi 0,30 a fenotypowe standardowe odchylenie 0,4kg oblicz, jaka jest reakcja na selekcję w przeliczeniu na rok?
    Wskazówka: włącz opcje „Pokaż wyłącznie całkowite liczby zwierząt w klasach wiekowych".
    Jaką przeżywalność zadeklarowałeś dla każdej z płci by uzyskać maksymalnie zbliżone liczebności zwierząt w klasach wiekowych do tych podanych w treści zadania?
11. Zmiana długości okresu użytkowania rozpłodowego zwierząt obu płci wpływa na reakcję na selekcję i tym samym zmienia kąt nachylenia niebieskiej linii. Najbardziej stroma linia niebieska oznacza maksymalną reakcję na selekcję. Dokonaj takich zmian w okresie użytkowania rozpłodowego by kąt nachylenia (reakcja na selekcję) była maksymalna (dokonuj zmian tylko momentu zakończenia okresu użytkowania). Jakich ustawień dokonałeś? Dlaczego nie można skrócić użytkowania rozpłodowego samic do 2-3 lat? Wyjaśnij, dlaczego maksymalnej reakcji na selekcję nie uzyskuje się przy maksymalnym wydłużeniu lub skróceniu okresu użytkowania rozpłodowego?

12. Porównaj ustawienia początkowe programu z tymi dla maksymalnej reakcji na selekcję. Wyjaśnij, jakie praktyczne aspekty mogą hamować hodowcę przed taką organizacją pracy hodowlanej by uzyskać tę maksymalną reakcję na selekcję.
13. Dokonaj zmian wskaźnika odchowu i wyjaśnij, w jaki sposób wpływa on na uzyskiwany postęp hodowlany? Jakie praktyczne wnioski dla hodowcy-praktyka nasuwają się z tej obserwacji? Podaj, na jakiej podstawie wysunąłeś podane wnioski. Wskazówka: zwróć uwagę jaki element wzoru na reakcję na selekcję jest bezpośrednim skutkiem zmiany wskaźnika odchowu.
14. Dokonaj zmian wskaźników przeżywalności samców i samic. Wyjaśnij, w jaki sposób zmiany wpływają na uzyskiwany postęp hodowlany? Jakie praktyczne wnioski dla hodowcy-praktyka nasuwają się z tej obserwacji?

Ćwiczenia z programem GENUP – formularz odpowiedzi.
Moduł Sel

1. Ustawienia początkowe:

Frakcja wyselekcjonowana	.....	Wielkość populacji	.....
Odziedziczalność	.....	Średnia	.....
Odchylenie standardowe	.....	Efekt roku – odchyl. standardowe	.....

   Przy tworzeniu pierwszego pokolenia generator korzysta z rozkładu _____ o parametrach: _____ .
   Średnia wartość cechy w populacji w pierwszym pokoleniu nie musi dokładnie wynosić 5 ponieważ _____
   _____
   _____.
2. Reakcja na selekcję w piątym pokoleniu (w stosunku do pierwszego) wyniosła _____. Po przeprowadzeniu kolejnej symulacji reakcja na selekcję w piątym pokoleniu wyniosła _____. Inny wynik uzyskany przy kolejnej symulacji mimo, że wyjściowe założenia nie zmieniły się, w praktyce odzwierciedla rzeczywistość, w której _____
   _____
   _____
   _____.
3. Różnica selekcyjna w pierwszym pokoleniu wynosiła _____ , została ona przekazana do następnego pokolenia w stopniu wynoszącym _____%. Wielkość tą określa się mianem _____. Skumulowana różnica selekcyjna wyniosła _____, natomiast skumulowana reakcja na selekcję _____ , co po podzieleniu przez siebie daje _____ , wielkość określaną mianem _____.
4. Reakcję na selekcję w pokoleniu piątym można obliczyć na podstawie przyjętych początkowych założeń w następujący sposób: R = _____=_____. Średnia reakcja na selekcję obliczona z 10 rund w programie wyniosła: _____. Różnica między obiema wartościami jest stosunkowo duża/niewielka (wybierz właściwe) i wyniosła _____ . Wynika ona z faktu, że _____
   _____.
5. Po zmianie frakcji różnica selekcyjna w pierwszym pokoleniu wynosi _____. Reakcja na selekcję za 5 pokoleń wynosi: _____. Po zmianie frakcji na 0.02 różnica selekcyjna _____ w stosunku do poprzedniej sytuacji. Spodziewana – wyliczona na podstawie danych wyjściowych reakcja na selekcję do piątego pokolenia wynosi teraz _____ natomiast w module Sel uzyskano _____. Po zmniejszeniu selekcjonowanej frakcji różnica selekcyjna wrosoła/zmniejszyła się (wybierz jedną odpowiedź). Stabilność trendu genetycznego w stosunku do tego obserwowanego w przy frakcjo f=-.25 jest _____.
   Zmiana stabilności trendu wynika z _____
   _____
   _____.
6. Gdy h^2 wynosi 0 _____ natomiast gdy wynosi 1 wtedy _____. Dzieje się tak ponieważ h^2=0 oznacza _____ konsekwencją tego _____; natomiast w sytuacji gdy h^2=1 to _____i w konsekwencji _____
   _____.
7. Po zmianie wielkości odchylenia standardowego reakcja na selekcję do piątego pokolenia wynosi _____ w stosunku do punktu 1 nastąpiła _____
   _____. W porównaniu do wyników uzyskanych w ustawieniach wyjściowych (punkt 1) różnica selekcyjna i reakcja na selekcję _____. Powodem tego jest_____
   _____
   _____.
8. Po dodaniu do symulacji efektu roku _____
   _____. Dla hodowcy oznacza

to, że _____
_____
_____
_____.

9. Maksymalna intensywność selekcji jaką można zadeklarować to _____. W takim układzie reakacja na selekcję wynosi _____. Przy tak prowadzonej pracy hodowlanej
_____
_____
_____.

Moduł wiek

10. Ustawienia modułu odzwierciedlające najlepiej przyjęte założenia dotyczące doskonalenia populacji przedstawiają się następująco.

Odziedziczalność		Samce początek użytkowania rozrodczego		Przeżywalność samców	
Odchylenie standardowe		Samce koniec użytkowania rozrodczego		Przeżywalność samic	
Wskaźnik odchowu		Samice początek użytkowania rozrodczego		Matki hodowlane	
Stosunek płci – kojarzenia		Samice koniec użytkowania rozrodczego		Stosunek płci przy urodzeniu	

Reakcja na selekcję w przeliczeniu na rok wynosi: _____.

11. Maksymalna reakcja na selekcję jaką można uzyskać przy przyjętych wcześniej założeniach modyfikując jedynie okres rozrodczego użytkowania zwierząt wynosi _____ w przeliczeniu na rok. Taką wielkość postępu można uzyskać przy następujących ustawieniach:

Samce koniec użytkowania rozrodczego	
Samice koniec użytkowania rozrodczego	

Brak prostoliniowej zależności między okresem użytkowania rozpłodowego a reakcją na selekcję w przeliczeniu na rok wynika z faktu _____
_____ .
Okresu użytkowania rozpłodowego samic nie można skrócić poniżej 2-3 lat gdyż _____
_____ .
Maksymalną reakcję na selekcję uzyskuje się przy innych niż krańcowe ustawienia okresu użytkowania ponieważ wtedy _____
_____ .

12. Przed tak zaplanowaną pracą hodowlaną hodowcę mogą hamować względy natury: _____
_____
_____
_____.

13. Zmniejszenie wskaźnika odchowu powoduje: _____ reakcji na selekcję natomiast zwiększenie wskaźnika odchowu powoduje, że reakcja na selekcję _____. Dla hodowcy płynie z tego wniosek, że: _____
_____ wynika to z faktu, iż:
_____
_____.

14. Zwiększenie przeżywalności powoduje _____, natomiast zmniejszenie _____ . Hodowca powinien zatem
_____
_____
_____ .

Imię nazwisko: _____
Grupa: _____
Data wypełnienia formularza: _____

13. Dodatek WZ

Zestaw wzorów

Tabela analizy wariancji dla klasyfikacji pojedynczej

Źródło zmienności	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średni kwadrat	Wartość oczekiwana średniego kwadratu
Między grupami	N-1	SS_a	MS_a	$\sigma_e^2 + k\sigma_a^2$
Wewnątrz grup	n. – N	Ss_e	Ms_e	σ_e^2

$$k = \frac{1}{N-1}\left[n_\bullet - \frac{1}{n_\bullet}\sum_i n_i^2 \right]$$

$$SS_e = \sum_i \frac{a_i b_i}{n_i} \qquad SS_s = \frac{a_\bullet b_\bullet}{n_\bullet} - SS_e \qquad h_B^2 = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_e^2} \qquad h^2 = h_B^2 \frac{p(1-p)}{Z^2} \qquad p = \frac{a_\bullet}{n_\bullet}$$

Frakcja	0,001	0,002	0,003	0,004	0,005	0,006	0,007	0,008	0,009
i	*3,364*	*3,167*	*3,047*	*2,959*	*2,889*	*2,831*	*2,781*	*2,737*	*2,698*
Frakcja	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09
i	*2,663*	*2,419*	*2,266*	*2,153*	*2,061*	*1,984*	*1,917*	*1,858*	*1,804*
Frakcja	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
i	*1,755*	*1,400*	*1,159*	*0,966*	*0,798*	*0,644*	*0,497*	*0,350*	*0,195*

$$F_x = \frac{1}{2}\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n (1+F_a)\right] \qquad R_{xy} = \frac{\sum\left[\left(\frac{1}{2}\right)^n (1+F_a)\right]}{\sqrt{(1+F_x)(1+F_y)}}$$

$$\alpha = \sigma_e^2 / \sigma_a^2 \qquad b_1 = \frac{2n}{n+a} \quad a = \frac{4-h^2}{h^2}$$

$$\sqrt{\frac{nh^2}{1+(n-1)r}} \quad \sqrt{\frac{\frac{1}{4}mh^2}{4+(m-1)h^2}} \quad \sqrt{\frac{\frac{1}{2}mh^2}{2+(m-1)(h^2+2c^2}} \quad \sqrt{\frac{ph^2}{4+(p-1)h^2}}$$

$$r_j = \sqrt{1-d_j\alpha} \qquad \%H = \frac{\overline{P}_{F_1} - \overline{\overline{P}}_P}{\overline{\overline{P}}_P} \times 100$$

$$r_E = \frac{\mathrm{cov}_e - 3\mathrm{cov}_s}{\sqrt{(\sigma_{eX}^2 - 3\sigma_{sX}^2)(\sigma_{eY}^2 - 3\sigma_{sY}^2)}} \qquad r_P = \frac{\mathrm{cov}_e + \mathrm{cov}_s}{\sqrt{(\sigma_{eX}^2 + \sigma_{sX}^2)(\sigma_{eY}^2 + \sigma_{sY}^2)}}$$

$$b_1 = \frac{a_1}{\sigma_1} \qquad b_2 = \frac{a_2}{\sigma_2} \qquad R_{G1} = h_1(d_1 + d_2 r_G) \qquad R_{G2} = h_2(d_1 r_G + d_2)$$

$$h_1 = \sqrt{h_1^2} \qquad h_2 = \sqrt{h_2^2} \qquad d_1 = v_1\sigma_1 h_1 \qquad d_2 = v_2\sigma_2 h_2$$

14. Literatura

Podręczniki i skrypty

1. Bourdon R.M. 2000. Understanding Animal Breeding. Prentice Hall. USA.
2. Filistowicz A. – Planowanie i organizacja pracy hodowlanej. Skrypty Akademii Rolniczej we Wrocławiu, nr 311, Wrocław 1986.
3. Falconer D.S. – Dziedziczenie cech ilościowych.
4. Lush J.L. - Doskonalenie zwierząt. PWRiL
5. Kulisewicz Z., Wierzbicki H., Zwolińska-Bartczak I., Żuk B. -Metody hodowlane: przewodnik do ćwiczeń. Wrocław, Akad. Roln., 2002
6. Nowicki B. – Genetyka i metody doskonalenia zwierząt.
7. Nowicki B. – Ogólna hodowla zwierząt.
8. Nowicki B., Kosowska B. - Genetyka i podstawy hodowli zwierząt. PWRiL, Warszawa
9. Żuk B. – Biometria stosowana. PWN Warszawa 1989.
10. Żuk B. – Metody genetyki populacji w hodowli zwierząt. PWN Warszawa 1989.

Artykuły popularno-naukowe

1. Jamrozik J., 2003 – Ocena wartości hodowlanej bydła mlecznego w Kanadzie. Przegląd Hodowlany 11, 2-3.
2. Krencik D. 1996 - Który lepszy? Indeksy selekcyjne w hodowli bydła mlecznego. Przegląd Hodowlany, 12 3-6.
3. Liu Z., 2003 – Ocena wartości hodowlanej bydła mlecznego w Niemczech. Przegląd Hodowlany 11, 3-4.
4. Reklewski Z., Dymnicki E., Łukaszewicz M. 2000 - Krajowy program doskonalenia bydła rasy czarno-białej. Przegląd Hodowlany 8, 33-36.
5. Strabel T. 1993 (1993). Znaczenie przenoszenia zarodków w programach hodowlanych. Przegląd Hodowlany 9, 11-14.
6. Szablewski P., Torzyński G., Szwaczkowski T. 2001 Efekty inbredu w populacjach zwierząt gospodarskich i nieudomowionych. Przegląd Hodowlany 6: 13-15.
7. Szwaczkowski T., Wężyk S. 1999 Globalizacja programów hodowlanych kur nieśnych. Przegląd Hodowlany, 4:24-26.
8. Torzyński G., Sosnowski J., Szwaczkowski T. 1998 Wpływy mateczne u zwierząt gospodarskich. Przegląd Hodowlany, 4:1-3.
9. Żarnecki A., Jagusiak W. 2003 – Ocena wartości hodowlanej bydła mlecznego w Polsce. Przegląd Hodowlany 11, 1-2.
10. Z. Liu, F. Reinhardt, J. Szyda, H. Thomsen, R. Reents. 2004. A marker assisted genetic evaluation system for dairy cattle using a random QTL model. Interbull Bulletin 32: 170-174

Artykuły naukowe

1. Cunningham E.P. The genetic improvement of the Irish cattle population. J.Stat.Soc.Inquiry 1966, 26, 99.

Internet

1. http://www.gparm.csiro.au/ AAABG Genetic Parameters – parametry genetyczne
2. http://jay.au.poznan.pl/Link1.html - Odwiedzane miejsca - lista adresów stron hodowlanych.
3. http://www.icar.org International Committee for Animal Recording

15. Spis treści

Od autora 2

1. ZMIENNOŚĆ CECH 3

Wstęp 3
Rodzaje cech 3
Zmienność 4
Typy zmienności 5
Interakcja genotyp środowisko 5
Odziedziczalność (heritability) 9
Powtarzalność 10
✍ Zadania 10

2. SZACOWANIE KOMPONENTÓW WARIANCJI 11

Szacowanie odziedziczalności 11
Szacowanie odziedziczalności cech progowych 12
✍ Zadania 15

3. PODSTAWY SELEKCJI 16

Selekcja (selection) 16
Wartość hodowlana (breeding value) 16
Indeks rodzinowy (family index) 17
Kontrola użytkowości 19
Dokładność oceny 19
Różnica selekcyjna i intensywność selekcji 19
Postęp hodowlany (genetic gain) 21
Reakcja na selekcje (selection response) 23
Odziedziczalność zrealizowana 23
Odstęp pokoleń (generation interval) 23
Doskonalenie cech ilościowych 25
Wartość genotypowa, addytywna i dominacyjna 26
Efekt pojedynczego genu 27
Wartość hodowlana dla jednej pary alleli 27
Wartość genotypowa a wartość hodowlana 28
✍ Zadania 28

4. GENETYCZNE PODOBIEŃSTWO MIĘDZY ZWIERZĘTAMI 30

Rodowody 30
Inbred (inbreeding) 30
Spokrewnienie addytywne 32
Depresja inbredowa 34
Macierz spokrewnień 36
✍ Zadania 38

5. OCENA WARTOŚCI HODOWLANEJ I JEJ DOKŁADNOŚĆ 40

OCENA WARTOŚCI HODOWLANEJ 40
DOKŁADNOŚĆ SELEKCJI 40
WYKORZYSTANIE INFORMACJI RODZINOWEJ 41
INDEKS SELEKCYJNY (SELECTON INDEX) 42
OBLICZANIE WAG INDEKSU SELEKCYJNEGO 43
DOKŁADNOŚĆ SELEKCJI NA PODSTAWIE INDEKSU 45
OCENA NA PODSTAWIE POTOMSTWA (PROGENY TESTING) 46
DOKŁADNOŚĆ OCENY NA PODSTAWIE RÓŻNYCH ŹRÓDEŁ INFORMACJI 46
GRUPY JEDNOCZESNEGO PORÓWNANIA (CONTEMPORARY GROUPS) 47
BLUP – NAJLEPSZA LINIOWA NIEOBCIĄŻONA PREDYKCJA - BEST LINEAR UNBIASED PREDICTION 49
✍ ZADANIA 52

6. KOJARZENIE I KRZYŻOWANIE 54

DOBÓR OSOBNIKÓW DO KOJARZEŃ (MATING) 54
HETEROZJA – SZACOWANIE EFEKTU 56
SELEKCJA PAR (MATE SELECTION) 56
✍ ZADANIA 58

7. JEDNOCZESNE DOSKONALENIE WIĘCEJ NIŻ JEDNEJ CECHY 59

SELEKCJA JEDNO- A WIELOCECHOWA 59
KORELACJA GENETYCZNA 59
SKORELOWANA REAKCJA NA SELEKCJĘ (CORRELATED RESPONSE TO SELECTION) 60
SZACOWANIE KORELACJI GENETYCZNEJ 61
SELEKCJA TANDEMOWA (TANDEM SELECTION) 61
NIEZALEŻNE KRYTERIA SELEKCYJNE 62
EKONOMICZNY INDEKS SELEKCYJNY 63
INDEKSY EKONOMICZNE W PRAKTYCY HODOWLANEJ BYDŁA MLECZNEGO 64
✍ ZADANIA 65

8. NAJCZĘŚCIEJ POPEŁNIANE BŁĘDY 66

9. DODATEK MATLAB 67

PROGRAM MATLAB DO OBLICZEŃ Z WYKORZYSTANIEM RACHUNKU MACIERZOWEGO. 67

10. DODATEK BLUP 70

ZASTOSOWANIE PROGRAMU MATLAB DO OBLICZANIA WARTOŚCI HODOWLANEJ METODĄ BLUP – ANIMAL MODEL - PRZYKŁAD 70

11. PARAMETRY 73

PRZYKŁADY ODZIEDZICZALNOŚCI, WARTOŚCI ŚREDNICH, ODCHYLEŃ STANDARDOWYCH I POWTARZALNOŚCI DLA WYBRANYCH CECH I GATUNKÓW ZWIERZĄT. 73

12. DODATEK GENUP 75

GENUP POBRANIE, INSTALACJA I URUCHAMIANIE 75
MODUŁ SEL 75
MODUŁ WIEK 76

MODUŁ WIEK 78
ĆWICZENIA Z PROGRAMEM GENUP – FORMULARZ ODPOWIEDZI. 80
13. DODATEK WZ 82
ZESTAW WZORÓW 82
14. LITERATURA 83
PODRĘCZNIKI I SKRYPTY 83
ARTYKUŁY POPULARNO-NAUKOWE 83
ARTYKUŁY NAUKOWE 83
INTERNET 83
15. SPIS TREŚCI 84