

ANDRZEJ ŻARNECKI

Katedra Ogólnej Hodowli Zwierząt Wyższej Szkoły Rolniczej w Krakowie

ADDYTYWNE I DOMINACYJNE WSPÓŁCZYNNIKI SPOKREWNIENIA

Powszechnie znana metoda obliczania współczynników pokrewieństwa, jako współczynników korelacji między genotypami pochodzi od Wrighta (1921, 1922). Wzory Wrighta przedstawiają się następująco:

$$R_{xy} = \frac{\sum (1/2)^{n+n'} (1 + F_A)}{\sqrt{(1 + F_X)(1 + F_Y)}} \quad (1)$$

gdzie n i n' są liczbą pokoleń od osobników X i Y do ich wspólnego przodka, którego współczynnik inbrodu wynosi F_A . Współczynnik inbrodu osobnika A , jak również dla osobników X i Y , których inbredy występują w mianowniku wzoru (1) obliczamy następująco:

$$F = (1/2) \sum (1/2)^{n+n'} (1 + F_A) \quad (2)$$

gdzie n i n' są liczbami pokoleń liczonymi od ojca i matki osobnika, którego inbred badamy, do wspólnego przodka. Wright (1921) najpierw wykazał, że powyższe wzory mają zastosowanie przy regularnych systemach kojarzeń, następnie udowodnił (Wright 1922), że są one również użyteczne przy kojarzeniach o charakterze nieregularnym. Metoda Wrighta jest w zastosowaniach praktycznych pracochłonna i przy opracowywaniu skomplikowanych rodowodów łatwo można popełnić omyłkę. Dlatego dla bardzo licznych populacji Wright i McPhee (1925) wprowadzili metodę przybliżoną, polegającą na obliczaniu współczynników pokrewieństwa dla wylosowanych z całej populacji prób reprezentatywnych. W późniejszych latach skomplikowane metody obliczania pokrewieństw za pomocą macierzy podali Bartlett, Haldane (1934) oraz Fisher (1949). Uproszczone metody oparte o rachunek macierzowy, a uwzględniające różne sposoby działania genów, łącznie z interakcją, rozwinęli Li (1954) i Li, Sacks (1954).

Do zagadnienia pokrewieństwa można podejść zarówno od strony korelacji między genotypami, jak również od strony genów identycznych dzięki pochodzeniu (Malecot 1948). Identyczność dzięki pochodzeniu należy rozumieć, jako wystąpienie u dwóch osobników takich samych genów,

które ponadto otrzymali oni od wspólnego przodka. Na tej podstawie powstała procedura układania tablicy kowariancji pokrewieństw, gdzie kowariancja jest licznikiem ze wzoru (1). Metoda ta znana i stosowana przez Lusha oraz jego uczniów jeszcze przed rokiem 1940 (Dickerson 1959) została opisana w zastosowaniu do regularnych systemów kojarzeń przez Emik i Terril (1949) oraz przez Cruden (1949). Wprowadzenie do techniki obliczeniowej elektronicznych maszyn cyfrowych przynosi dalsze modyfikacje powyższych metod, przystosowane do kart perforowanych (Hazel, Lush — 1950; Li i Sacks — 1954). Sposób obliczania przeciętnego współczynnika spokrewnienia dla całego stada, bez konieczności obliczania współczynników między poszczególnymi osobnikami, podał Searle (1963).

Geny identyczne dzięki pochodzeniu

Geny identyczne, jak np. dwa geny a, a , jeżeli znalazły się u dwóch osobników, którzy otrzymali je od wspólnego przodka nazywamy genami identycznymi dzięki pochodzeniu. Prawdopodobieństwo identyczności genów dzięki pochodzeniu możemy ustalić porównując pochodzenie pierwszego genu w danym locusie u jednego osobnika z pochodzeniem pierwszego genu w tym samym locusie u drugiego osobnika, powtórnie pierwszego genu u pierwszego osobnika z pochodzeniem drugiego genu u drugiego osobnika itd., dopóki w danym locusie nie porównamy pochodzeń każdego genu z każdym w danym locusie.

Omówimy teraz na przykładzie obliczanie prawdopodobieństwa frakcji genów identycznych dzięki pochodzeniu u dwóch osobników, powiedzmy w locusie b . Jeżeli $b_i b_j$ oraz $b_m b_n$ oznaczać będą dwie pary genów w locusie b u osobników badanych, możemy dokonać porównania poszczególnych genów, używając w tym celu subskryptów. Subskrypty oznaczają pochodzenie genów. Geny z identycznym subskryptem są genami identycznymi dzięki pochodzeniu, geny z różnymi subskryptami mają różne pochodzenie. Porównujemy pierwszy gen pierwszego osobnika z pierwszym genem drugiego osobnika, jeżeli są takie same zapisujemy prawdopodobieństwo $P = 1$, jeżeli są różne zapisujemy prawdopodobieństwo $P = 0$ itd.

Prawdopodobieństwo $(b_i = b_m) = 0$ jeżeli $i \neq m$; jeżeli $i = m$ to $= 1$

Prawdopodobieństwo $(b_i = b_n) = 0$ jeżeli $i \neq n$; jeżeli $i = n$ to $= 1$

Prawdopodobieństwo $(b_j = b_m) = 0$ jeżeli $j \neq m$; jeżeli $j = m$ to $= 1$

Prawdopodobieństwo $(b_j = b_n) = 0$ jeżeli $j \neq n$; jeżeli $j = n$ to $= 1$

Prawdopodobieństwo, że geny w rozważanym locusie są u dwóch osobników identyczne jest średnią z 4 powyższych porównań. Dla przykładu

przeprowadzimy oszacowanie frakcji genów identycznych dzięki pochodzeniu u potomstwa pary niespokrewnionych i niezinbredowanych osobników pokolenia rodzicielskiego, które w F_1 mogą dać potomstwo z 4 rodzajami genotypów:

$$P : b_1b_2 \times b_3b_4$$

$$F_1 : b_1b_3, b_1b_4, b_2b_3, b_2b_4$$

Frację genów identycznych, np. między potomkiem b_1b_3 a jednym z rodziców b_1b_2 , obliczymy dokonując następujących porównań (oznaczymy prawdopodobieństwo jako P):

$$P(b_1 = b_1) = 1$$

$$P(b_1 = b_2) = 0$$

$$P(b_3 = b_1) = 0$$

$$P(b_3 = b_2) = 0$$

$$\text{suma} = 1$$

$$\text{średnia} = 1/4$$

Zdefiniujemy teraz współczynnik pokrewieństwa addytywnego jako podwojoną frację genów identycznych dzięki pochodzeniu. W podanym przykładzie wyniesie on $2(1/4) = 1/2$. Dogodniej jest czasem przedstawić tego rodzaju porównania w postaci tabelarycznej. Wypiszemy w nagłówkach kolumn geny występujące u potomstwa wraz z ich prawdopodobieństwami, a w wierszach geny interesującego nas przodka, również z odpowiednimi prawdopodobieństwami. Porównanie to przedstawia się następująco:

geny rodziców	geny potomstwa			
	$1/4 b_1$	$1/4 b_2$	$1/4 b_3$	$1/4 b_4$
$1/2 b_1$	$1/8 b_1b_1$	$1/8 b_1b_2$	$1/8 b_1b_3$	$1/8 b_1b_4$
$1/2 b_2$	$1/8 b_1b_2$	$1/8 b_2b_2$	$1/8 b_2b_3$	$1/8 b_2b_4$

Z tabelki tej można odczytać, że $1/4$ genów jest identyczna dzięki pochodzeniu $1/8 b_1b_1 + 1/8 b_2b_2 = 1/4$ oraz po pomnożeniu przez 2 frakcji genów identycznych dzięki pochodzeniu otrzymujemy współczynnik pokrewieństwa addytywnego wynoszący $1/2$. Zastosujemy tę samą metodę w celu obliczenia pokrewieństwa między pełnym rodzeństwem. Ponownie z kojarzenia pary: $b_1b_2 \times b_3b_4$ otrzymujemy potomstwo: $b_1b_3, b_1b_4, b_2b_3, b_2b_4$. Tabela będzie przedstawiać się następująco:

pierwszy potomek	drugi potomek			
	$1/4 b_1$	$1/4 b_2$	$1/4 b_3$	$1/4 b_4$
$1/4 b_1$	$1/16$	0	0	0
$1/4 b_2$	0	$1/16$	0	0
$1/4 b_3$	0	0	$1/16$	0
$1/4 b_4$	0	0	0	$1/16$

W tabelce od razu zaznaczono na przekątnej prawdopodobieństwa genów identycznych dzięki pochodzeniu oraz zerami wystąpienie genów różnych. W sumie $4 (1/16)$ genów okazała się identyczna dzięki pochodzeniu i współczynnik pokrewieństwa addytywnego wynosi $1/4$. Ten sam wynik można uzyskać porównując w formie tabelki dwóch potomków z wypisanymi częstościami genotypów, a nie genów:

pierwszy potomek	drugi potomek			
	$1/4 b_1 b_3$	$1/4 b_1 b_4$	$1/4 b_2 b_3$	$1/4 b_2 b_4$
$1/4 b_1 b_3$	$1/2$	$1/4$	$1/4$	0
$1/4 b_1 b_4$	$1/4$	$1/2$	0	$1/4$
$1/4 b_2 b_3$	$1/4$	0	$1/2$	$1/4$
$1/4 b_2 b_4$	0	$1/4$	$1/4$	$1/2$

Przeciętna wyniesie $1/16 [(4 \times 1/2) + (8 \times 1/4) + (4 \times 0)] = 1/4$. Warto zauważyć, że przy frakcji genów identycznych dzięki pochodzeniu wynoszącej $1/4$, w 4 przypadkach, tzn. w $1/4$ porównań, mamy $1/2$ genów identycznych dzięki pochodzeniu, czyli w $1/4$ przypadków mamy do czynienia z identycznymi genotypami. $1/4$ przypadków nie posiada w ogóle genów wspólnych. Wystąpienie genotypów identycznych (z prawdopodobieństwem $1/4$) jest, jak z dotychczasowych przykładów wynika, możliwe u pełnego rodzeństwa.

Zestawmy teraz parę często występujących pokrewieństw:

spokrewnienie	przeciętna frakcja genów identycznych	prawdopodobieństwo identycznych genotypów
rodzice — potomstwo	$1/4$	0
dziadkowie — wnuki	$1/8$	0
między pełnym rodzeństwem	$1/4$	$1/4$
między półrodzeństwem	$1/8$	0

Prawdopodobieństwo wystąpienia genotypu identycznego dzięki pochodzeniu w jednym locusie jest równoznaczne z prawdopodobieństwem posiadania dwóch genów identycznych dzięki pochodzeniu w jednym locusie.

Podane wyżej rozważania można rozszerzyć na dowolną liczbę locusów. Prawdopodobieństwo, że para genów pochodzących z różnych locusów będzie taka sama u dwóch osobników dzięki pochodzeniu wyniesie: P [gen w pierwszym locusie identyczny dzięki pochodzeniu] \times P [gen w drugim locusie identyczny dzięki pochodzeniu]. Rozwinięcie dla większej liczby locusów jest oczywiste.

Podane wyżej zasady obliczania frakcji genów identycznych dzięki pochodzeniu stosujemy do obliczania dwóch miar pokrewieństwa: współczynnika pokrewieństwa addytywnego i dominacyjnego. Współczynnik pokrewieństwa addytywnego jest podwojeniem frakcji genów identycznych dzięki pochodzeniu. Jego wyprowadzenie można przedstawić następująco (Van Vleck 1967): niech osobnik A (losowo wybrany z populacji) ma genotyp $b_i b_j$, ponadto wybieramy dwoje rodziców $B_{\text{samiec}} = b_k b_l$, $B_{\text{samica}} = b_m b_n$; ich potomstwo B może mieć następujące genotypy, każdy z prawdopodobieństwem $1/4$:

$$B : \frac{1}{4} [\underbrace{b_k b_m}_{B_1} + \underbrace{b_k b_n}_{B_2} + \underbrace{b_l b_m}_{B_3} + \underbrace{b_l b_n}_{B_4}]$$

Chcemy obliczyć współczynnik pokrewieństwa addytywnego a_{AB} między osobnikami A i B, porównując kolejno poszczególne osobniki B z osobnikami A i dodając otrzymane prawdopodobieństwa:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} a_{AB} = \frac{1}{4} \{ & \frac{1}{4} [P(i=k) + P(i=m) + P(j=k) + P(j=m)] + \\ & + \frac{1}{4} [P(i=k) + P(i=n) + P(j=k) + P(j=n)] + \frac{1}{4} [P(i=l) + \\ & + P(i=m) + P(j=l) + P(j=m)] + \frac{1}{4} [P(i=l) + P(i=n) + \\ & + P(j=l) + P(j=n)] \} \end{aligned}$$

$$\frac{1}{2} a_{AB} = \frac{1}{8} [P(i=k) + P(i=l) + P(i=m) + P(i=n) + P(j=k) + P(j=l) + P(j=m) + P(j=n)]$$

$$a_{AB} = \frac{1}{4} [P(i=k) + P(i=l) + P(i=m) + P(i=n) + P(j=k) + P(j=l) + P(j=m) + P(j=n)]$$

lub

$$a_{AB} = \frac{1}{2} a_{AB \text{ samiec}} + \frac{1}{2} a_{AB \text{ samica}}$$

Współczynnik pokrewieństwa dominacyjnego definiujemy jako:

$$d_{ij} = \frac{1}{4} [(a_{i_1 j_1} \times a_{i_2 j_2}) + (a_{i_2 j_1} \times a_{i_1 j_2})], \text{ gdzie:}$$

i_1 oraz i_2 są rodzicami osobnika i , j_1 oraz j_2 są rodzicami osobnika j . Do obliczania tego współczynnika powrócimy jeszcze przy omawianiu przy-

kładów. Tu określimy jeszcze co należy rozumieć przez dominację. Jeżeli wartość genotypu $b_i b_j$ nie jest równa przeciętnej wartości b_i plus przeciętna wartość b_j , wówczas mamy do czynienia z dominacją, czyli interakcją w obrębie pary alleli.

W związku ze współczynnikiem pokrewieństwa pozostaje współczynnik inbredu, który stanowi połowę współczynnika pokrewieństwa między rodzicami osobnika, którego inbred nas interesuje. Współczynnik ten określa prawdopodobieństwo wystąpienia w określonym locusie dwóch genów identycznych dzięki pochodzeniu. Inbred może więc mieć miejsce jedynie wtedy, gdy rodzice danego osobnika posiadają geny wspólne dzięki pochodzeniu. Oczekiwana frekwencja dwóch genów identycznych dzięki pochodzeniu w jednym locusie jest równa oczekiwanej frekwencji wystąpienia genów identycznych dzięki pochodzeniu przypadających na jeden locus u rodziców. Jeżeli inbred potomka oznaczymy F_p , to otrzymamy wzór $F_p = 1/2 a_{sd}$, gdzie s i d w subskrypcie oznaczają ojca i matkę. Uwzględniając współczynnik inbredu pokrewieństwo addytywne $a_{pp} = 1 + 1/2 a_{sd}$.

Tabelaryczna metoda obliczania współczynników pokrewieństwa addytywnego

Podane w poprzednim paragrafie podejście do zagadnień pokrewieństwa i inbredu umożliwia usystematyzowanie procedury obliczania współczynników pokrewieństwa i inbredu. W tym opracowaniu podamy metodę, stanowiącą uproszczoną wersję metody tabelarycznej i umożliwiającą nawet osobom nieprzygotowanym na praktycznie bezbłędne obliczanie współczynników pokrewieństwa i inbredu. Oto jak przedstawia się opis postępowania, przystosowany dla hodowców praktyków wg Van Vleeka (1966).

1. Decydujemy, które osobniki pragniemy włączyć do obliczeń. Branie pod uwagę wielu pokoleń wstecz nie wnosi dużo dodatkowych informacji, dlatego dla celów praktycznych wystarczają 3 pokolenia. Zamiast ustalania liczby pokoleń, możemy arbitralnie ustalić datę, od której rozpoczynamy włączanie osobników do obliczeń. Oba sposoby dają przeważnie bardzo zbliżone rezultaty. Po dokonaniu wyboru osobników sporządzamy ich listę wg dat urodzenia, od najstarszych do najmłodszych.

2. Przygotowujemy tabelę mającą liczbę kolumn i wierszy równą liczbie uwzględnianych zwierząt. Nagłówki kolumn zaopatrujemy w nazwy zwierząt (wygodniej jest zakodować je numerycznie lub alfabetycznie) i wpisujemy w kolejności od najstarszych (od lewej strony) do najmłodszych. W ten sam sposób symetrycznie oznaczamy wiersze tabeli. Nad każdym osobnikiem występującym w kolumnie wpisujemy nazwy jego rodziców lub jednego z rodziców, jeżeli są uwzględnieni na przygotowanej liście. Powtarzanie nazw rodziców w wierszach nie jest konieczne.

3. Na przecięciu kolumn i wierszy, gdzie występuje pole oznaczające pokrewieństwo osobnika samego ze sobą wpisujemy „jeden”. W ten spo-

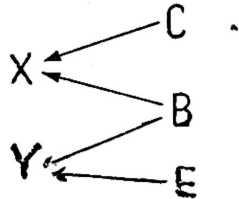
sób wypełniamy całą przekątną tabeli. Otrzymujemy tzw. pokrewieństwo podstawowe, występujące przy braku inbredu.

4. Rozpoczynamy obliczanie poszczególnych pól od pierwszego wiersza. Jeżeli osobnik w kolejnej kolumnie przecinającej pierwszy wiersz nie ma nad sobą wypisanych rodziców, wpisujemy zero. Jeżeli rodzice są wypisani (co zdarza się przy uporządkowaniu wg wieku zwykle w dalszych kolumnach), to odczytujemy z poprzednich pól tego wiersza pokrewieństwo danego osobnika z każdym z rodziców. Pokrewieństwa te dodajemy i dzielimy przez 2. Po ukończeniu każdego wiersza, przed przystąpieniem do następnego, otrzymane wyniki natychmiast symetrycznie wpisujemy do odpowiedniej kolumny.

5. Każdy następny wiersz rozpoczynamy od przekątnej, czyli od jedyńki. Odczytujemy czy rodzice osobnika występującego na przekątnej są spokrewnieni, a jeżeli tak, to do jedyńki dodajemy połowę współczynnika spokrewnienia między rodzicami. Wartość przekraczająca jeden, a więc połowa współczynnika spokrewnienia rodziców osobnika jest współczynnikiem inbredu.

6. Kontynuujemy postępowanie aż do ostatniego wiersza.

Podane zasady obliczania współczynnika pokrewieństwa addytywnego powtórzmy obecnie na niewielkim przykładzie. Obliczymy współczynnik pokrewieństwa addytywnego dla pary półrodzeństwa:



Po uszeregowaniu zwierząt od najstarszych do najmłodszych rodów przedstawiamy w formie tabeli:

	B	C	E	B—C X	B—E Y
B	1	0	0	$\frac{1 + 0}{2} = 1/2$	$\frac{1 + 0}{2} = 1/2$
C	0	1	0	$\frac{0 + 1}{2} = 1/2$	0
E	0	0	1	0	$\frac{0 + 1}{2} = 1/2$
X	1/2	1/2	0	1	$\frac{1/2 + 0}{2} = 1/4$
Y	1/2	0	1/2	1/4	1

Poszczególne pola tabeli, czyli współczynniki pokrewieństwa addytywnego między poszczególnymi osobnikami obliczano w następujący sposób:

$a_{BB} = 1$, inbred mógłby wystąpić, gdyby rodzice B byli spokrewnieni
 $a_{BC} = 0$, nie uwzględniamy rodziców osobnika C i w takim przypadku zawsze wpisujemy 0

$$a_{BE} = 0$$

$$a_{BX} = 1/2 (a_{BB} + a_{BC}) = 1/2 (1 + 0) = 1/2$$

$$a_{BY} = 1/2 (a_{BB} + a_{BE}) = 1/2 (1 + 0) = 1/2$$

Powyższe wartości wpisujemy symetrycznie do kolumny pierwszej i następny wiersz C rozpoczynamy od przekątnej.

$$a_{CC} = 1$$

$$a_{CE} = 0$$

$$a_{CX} = 1/2 (a_{CB} + a_{CC}) = 1/2 (0 + 1) = 1/2$$

$$a_{CY} = 1/2 (a_{CB} + a_{CE}) = 1/2 (0 + 0) = 0$$

Wpisujemy wyniki do kolumny C i rozpoczynamy kolumnę E od przekątnej:

$$a_{EE} = 1$$

$$a_{EX} = 1/2 (a_{EB} + a_{EC}) = 1/2 (0 + 0) = 0$$

$$a_{EY} = 1/2 (a_{EB} + a_{EE}) = 1/2 (0 + 1) = 1/2$$

Po wpisaniu do kolumny E rozpoczynamy wiersz X od przekątnej, ponieważ jednak osobnik ten ma wpisanych rodziców, musimy do jedynki na przekątnej dodać połowę ewentualnego spokrewnienia zachodzącego między jego rodzicami:

$$a_{XX} = 1 + 1/2 (a_{BC}) = 1 + 1/2 (0) = 1$$

$$a_{XY} = 1/2 (a_{XB} + a_{XE}) = 1/2 (1/2 + 0) = 1/4$$

Wreszcie ostatni wyraz na przekątnej:

$$a_{YY} = 1 + 1/2 (a_{BE}) = 1 + 1/2 (0) = 1$$

Zgodnie z uprzednio podanym wzorem, współczynnik pokrewieństwa dominacyjnego będzie wynosił:

$$a_{XY} = 1/4 [(a_{BB} \times a_{CE}) + (a_{CB} \times a_{BE})] = 1/4 [(1 \times 0) + (0 \times 0)] = 0$$

Rozpatrzmy jeszcze jeden nieco większy przykład oparty o nazwy zwierząt z obory RZD Okocim, jednak dla celów ilustracyjnych całkowicie zmieniony. Uwzględniono 15 zwierząt, które uporządkowano wg wieku:

A. Alladyna IW 1567?

B. Gelf I668K 26. I 1947

C. Ballada?

- D. Friso Anna's Adema 41638?
 E. Gdowiec IG 180 1950
 F. Bulder G 2858K 30. VIII. 1953
 G. Pytsje W 43, 267245 23. XII. 1953
 H. Ferma IW 21191 K 5, II. 1954
 I. Gama 40W 20. II. 1955
 J. Guza 1204K 5. X. 1955
 K. Gerard 771 K 9. XII. 1955
 L. Góra 555 W 16. III. 1959
 M. Gogiera 1179 Wst. 17. III. 1959
 N. Balaga 551 W 21. IV. 1959
 O. Guzarda 1202 Wst. 18. III. 1962

Rysunek podaje kompletny rodowód interesujących nas 4 najmłodszych krów powyższego zestawienia. Tabela ilustruje obliczone współczynniki pokrewieństwa addytywnego dla powyższych osobników. Na przekątnej można odczytać współczynniki inbredu, które wystąpiły u osobników M i N, tzn. Gogiery i Balagi.

Jak łatwo stwierdzić, po obliczeniu paru przykładów metoda tabelaryczna w miarę wzrostu liczebności populacji staje się coraz mniej dogodna. Jednak w stadach nawet średniej wielkości istnieje możliwość prowadzenia ciągłej rejestracji pokrewieństw przez uzupełnianie raz przygotowanej tabeli nowymi wierszami i kolumnami w miarę wchodzenia do stada młodych zwierząt. Ponadto łatwo przygotować program pozwalający na użycie kart perforowanych w obliczeniach.

Zastosowanie współczynników pokrewieństwa addytywnego i dominacyjnego do badania struktury genetycznej populacji

W losowo kojarzącej się populacji, przy braku sprzężeń, genetyczna kowariancja między osobnikami spokrewnionymi jest funkcją ich addytywnego i dominacyjnego spokrewnienia oraz genetycznych komponentów wariacji w populacji. Posługując się nomenklaturą Cockerhama (1954) i Hendersona (cyt. wg Van Vleck 1967), możemy podać zależności między sposobem działania genu a wariacjami genetycznymi.

Rodzaj działania genu		Wkład w wariację genetyczną
Pojedyncze geny a_1, a_2, b_1, b_{10} c_2, d_1 itd.	σ_{10}^2	wariancja addytywna
Pary alleli a_1a_2, b_4b_5 itd.	σ_{01}^2	wariancja dominacyjna
Pary niealleliczne $a_1b_1, a_3b_1,$ c_5d_2, c_1a_1 itd.	σ_{20}^2	wariancja addytywna \times addytywna
Pojedyncze geny i pary alleli $a_2b_2b_3, a_1a_2c_3$ itd.	σ_{11}^2	wariancja addytywna \times dominacyjna

Tabela

Tabelaryczne obliczenia współczynników pokrewieństwa addytywnego
dla krów rasy ncb z obory RZD Okocim

A	B	C	D	$\frac{B-A}{E}$	F	G	H	$\frac{B-C}{I}$	$\frac{F-H}{J}$	$\frac{D-G}{K}$	$\frac{K-J}{L}$	$\frac{E-I}{M}$	$\frac{E-I}{N}$	$\frac{K-J}{O}$
A	1	0	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0
B	0	1	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1+1}{2} = 1$	$\frac{1+1}{2} = 1$	0
C	0	0	1	0	0	0	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	0
D	0	0	0	1	0	0	0	0	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$
E	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	1	0	0	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1+1}{4} = \frac{1}{2}$	$\frac{1+1}{4} = \frac{1}{2}$	0
F	0	0	0	0	1	0	0	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$	0	0	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$
G	0	0	0	0	0	1	0	0	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$	0	0	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$

	A	B	C	D	$\frac{B-A}{E}$	F	G	H	$\frac{B-C}{I}$	$\frac{F-H}{J}$	$\frac{D-G}{K}$	$\frac{K-J}{L}$	$\frac{E-I}{M}$	$\frac{E-I}{N}$	$\frac{K-J}{O}$
H	0	0	0	0	0	0	0	1	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	0	$\frac{0+\frac{1}{2}}{2} = \frac{1}{4}$	0	0	$\frac{0+\frac{1}{2}}{2} = \frac{1}{4}$
I	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0	0	1	0	0	0	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$	0
J	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	1	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	$\frac{0+1}{2} = \frac{1}{2}$
K	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	1	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1+0}{2} = \frac{1}{2}$
L	0	0	0	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1	0	0	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$
M	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{5}{8}$	0	0	0	$\frac{5}{8}$	0	0	0	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{8} + \frac{5}{8} = \frac{5}{4}$	0
N	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{5}{8}$	0	0	0	$\frac{5}{8}$	0	0	0	$\frac{5}{8}$	$\frac{1}{8}$	0
O	0	0	0	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	1

Dwie pary alleli $a_1a_2b_3b_4$,
 $c_1c_2b_2b_3$, itd.
 Ogólnie

σ_{j2}^2 wariancja dominacyjna \times do-
 minacyjna
 σ_j^2 gdzie i odnosi się do liczby nie-
 allelicznie działających genów,
 j jest liczbą par alleli współ-
 działających z i genami.

Korzystając z tak zdefiniowanych wariancji możemy podać ich wkład w kowariancję między osobnikami, która będzie iloczynem odpowiednich komponentów wariancji oraz addytywnych i dominacyjnych współczynników pokrewieństwa.

Komponent wariancji

Udział w kowariancji między osobnikami
 X i Y

σ_{10}^2	$(a_{XY})^1 \sigma_{10}^2$
σ_{01}^2	$(d_{XY})^1 \sigma_{01}^2$
σ_{20}^2	$(a_{XY})^2 \sigma_{20}^2$
σ_{11}^2	$(a_{XY})^1 (d_{XY})^1 \sigma_{11}^2$
σ_{02}^2	$(d_{XY})^2 \sigma_{02}^2$
σ_{12}^2	$(a_{XY})^1 (d_{XY})^2 \sigma_{12}^2$
.
.
.
σ_{ij}^2	$(a_{XY})^i (d_{XY})^j \sigma_{ij}^2$

gdzie $i = \dots, n$
 $j = 0, \dots, n$ przy n lo-
 cusach oraz $i + j$
 musi być > 0 oraz
 $i + j < n$

Ogólnie kowariancję między dwoma osobnikami można zapisać w następującej formie:

$$\sigma_{XY} = (a_{XY})^1 \sigma_{10}^2 + (d_{XY})^1 \sigma_{01}^2 + (a_{XY})^2 \sigma_{20}^2 + (a_{XY})^1 (d_{XY})^1 \sigma_{11}^2 + (d_{XY})^2 \sigma_{02}^2 \dots \text{itd}$$

Na ogół wielkość poszczególnych komponentów nie jest dobrze znana. Można jednak zakładać, że dominacyjny współczynnik pokrewieństwa d_{ij} nie powinien być wysoki, skoro — jak już wskazywano — pojawia się on tylko w przypadkach, kiedy osobniki są ze sobą spokrewnione przynajmniej poprzez dwie ścieżki nie przechodzące przez tę samą gametę. Tak jest w przypadku pełnego rodzeństwa lub w przypadkach występowania znacznego inbredu. Współczynnik pokrewieństwa addytywnego bywa zwykle dość wysoki, może on dochodzić do 0.5, nawet bez wystąpienia inbredu. Niewielka liczba badań dotyczyła bezpośrednio udziału wariancji genetycznych różnego rodzaju i wielkości współczynników pokrewieństwa

addytywnego i dominacyjnego. Do prac bezpośrednio wykorzystujących metody wspomniane w tej pracy należy zaliczyć badania Freemana i in. (1959) oraz Lee i in. (1969), w których stwierdzono zarówno niskie współczynniki pokrewieństwa dominacyjnego, jak również bardzo niski udział wariancji nieaddytywnych w ogólnej wariancji genetycznej. Przy użyciu odmiennego podejścia wykonano szereg badań, które pozwalają wnioskować o udziale wariancji nieaddytywnych w populacjach zwierząt domowych i laboratoryjnych. Są one na ogół niskie w zakresie cech bezpośrednio produkcyjnych i wyższe w zakresie cech wiążących się z płodnością i żywotnością poszczególnych gatunków.

LITERATURA

1. Bartlett M. S., J. B. S. Saldane: 1934. The theory of inbreeding in autotetraploids. *J. Genetics* 29: 175—180.
2. Cockerham C. C.: 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859—882.
3. Cruden D.: 1949. The computation of inbreeding coefficients for closed populations. *Jour. Hered.* 40: 248—251.
4. Dickerson G. E.: 1959. Techniques for research in quantitative animal genetics. In *Techniques and Procedures in Animal Production Research*. ASAP.
5. Emik L., C. E. Terril.: 1949. Systematic procedures for calculating inbreeding coefficients. *Jour. Hered.* 40: 51—55.
6. Fisher R. A. 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver and Boyd. London.
7. Freeman A. E., C. R. Henderson.: 1959. Genetic structure of dairy cattle herds in terms of additive and dominance relationships. *Jour. Dairy Sci.* 42: 621—625.
8. Hazel L. N., J. L. Lush: 1950. Computing inbreeding and relationship coefficients from punched cards. *Jour. Hered.* 41: 301—306.
9. Lee A. J., C. R. Henderson: 1969. Components of genetic variance in milk yield. *J. of Dairy Sci.* 52: 780—789.
10. Li C. C.: 1954. *Population Genetics*. Univ. of Chicago Press.
11. Li C. C., Sacks L.: 1954. The derivation of joint distribution and correlation between relatives by the use of stochastic matrices. *Biometrics* 12: 190—210.
12. Malecot G.: 1948. *Les Mathematiques de l'heredite*. Paris. Masson Cie.
13. Searle S. R.: 1963. Average relationship within a herd. *Jour. Dairy Sci.* 46: 447—451.
14. Van Vleck L. D.: 1966. Here's how to compute dairy animal relationship by the tabular method. *November-Dairy Herd Management*.
15. Van Vleck L. D.: 1967. 420 Animal Breeding. *Lectures Notes*. Mimeo. Cornell University.
16. Wright S.: 1921. Systems of mating. *Genetics* 6: 111—178.
17. Wright S.: 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Amer. Nat.* 56: 330—338.
18. Wright S., McPhee H. C.: 1925. An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. *J. Agr. Res.* 31: 377—383.