

ALEKSANDRA KNOTHE

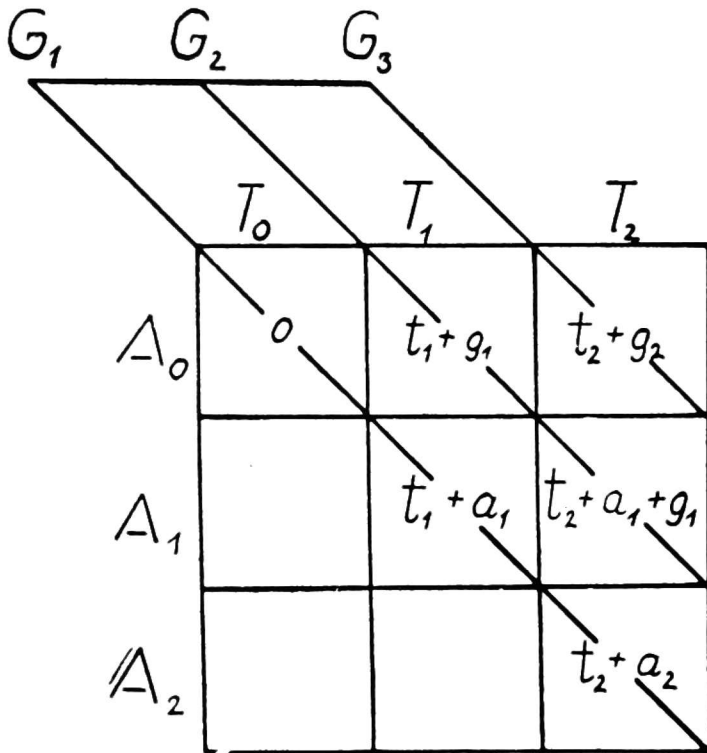
## METODY SZACOWANIA I MIERZENIA ZMIAN GENETYCZNYCH W POPULACJACH ZWIERZĄT DOMOWYCH

W produktywności zwierząt domowych zaszły ogromne zmiany w ciągu naszego stulecia. Wśród zootechników panuje słuszny pogląd, że obserwowany wzrost wydajności zwierząt powodowany jest kilkoma czynnikami równocześnie, a mianowicie poprawą żywienia i pielęgnacji, zwalczaniem chorób oraz systematycznie prowadzoną pracą hodowlaną. Wszystkie te czynniki działają w tym samym czasie, trudno jest więc ustalić jak duży udział w tej poprawie ma praca hodowlana.

Dokładna znajomość wpływu pracy hodowlanej na wydajność zwierząt jest dla hodowcy bardzo ważna, gdyż znając wyniki swej pracy mógłby on określić, czy są one proporcjonalne do podejmowanych wysiłków i nakładów finansowych. Wiemy też, że nie wszyscy hodowcy posługują się tymi samymi metodami: w Danii na przykład ocenia się wartość hodowlaną buhajów według ich potomstwa na specjalnych stacjach, w Anglii, USA i Norwegii ocenia się natomiast rozplodniki w stadach produkcyjnych. W wielu krajach wprowadza się coraz to nowe schematy oceny wartości hodowlanej zwierząt oraz nowe metody selekcji, bez poprzedniego przetestowania ich efektywności w praktyce hodowlanej. Porównanie różnych metod między sobą opiera się, jak dotąd, wyłącznie na teoretycznych obliczeniach. Szereg badaczy zajęło się więc ostatnio sprawą opracowania metody, która pozwoliłaby na obliczenie zmian genetycznych zachodzących w populacji zwierząt pod wpływem selekcji oraz na ich oddzielenie od zmian powstałych pod wpływem środowiska.

Miarą efektywności selekcji jest tak zwany postęp hodowlany, czyli różnica genetyczna, jaka istnieje między następującymi po sobie pokoleniami. Wydawałoby się, że najprościej można go ustalić przez odjęcie od siebie średniej wydajności dwóch pokoleń. Niestety, ten sposób postępowania nie byłby słuszny, gdyż następujące po sobie pokolenia znajdują się zawsze w różnych warunkach środowiskowych; równocześnie ze zmianami genetycznymi zachodzą bardzo trudne do uchwycenia zmiany nie genetyczne, co ilustruje podany przez Smith'a rys. 1.

Zdając sobie sprawę z tego, że środowisko uniemożliwia bezpośrednie obliczenie postępu hodowlanego, opracowano metodę jego oszacowania na podstawie danych o populacji.



Rys. 1.  $G_3$ ,  $G_1$ ,  $G_2$  — grupy zwierząt o różnych genotypach, np. kolejne pokolenia;  $A_0$ ,  $A_1$ ,  $A_2$  — wiek osobników;  $T_0$ ,  $T_1$ ,  $T_2$  — różne środowiska

Jeżeli dwie grupy zwierząt, różniące się swymi właściwościami genetycznymi ( $G_1$  i  $G_2$ ), znajdują się w tych samych warunkach środowiskowych ( $T_1$ ), to różnią się wiekiem ( $A_0$ ,  $A_1$ ). Jeżeli te dwie grupy ( $G_1$  i  $G_2$ ) są w tym samym wieku ( $A_0$ ), to znajdują się w różnych warunkach środowiskowych ( $T_1$  i  $T_2$ ).

Jeżeli selekcja prowadzona jest na podstawie własnej wydajności zwierząt i przy uwzględnieniu tylko jednej cechy, zmiany genetyczne przypadające na jedno pokolenie zależą:

1) od różnicy, jaka istnieje między wydajnością zwierząt wybranych na rodziców następnego pokolenia a wszystkimi zwierzętami, spośród których dokonuje się tego wyboru;

2) od tego, w jakim stopniu różnice istniejące między zwierzętami są przenoszone z rodziców na potomstwo, a więc w jakim procencie różnice te są pochodzenia genetycznego.

Przedstawia to następujące równanie:

$$PH = (\bar{x}_w - \bar{x}_p) h^2$$

gdzie:  $PH$  — postęp hodowlany;

$\bar{x}_p$  — średnia wydajność wszystkich zwierząt w jednym pokoleniu;

$\bar{x}_w$  — średnia wydajność zwierząt wybranych na rodziców następnego pokolenia;

$(\bar{x}_w - \bar{x}_p)$  — różnica selekcyjna;

$h^2$  — współczynnik obrazujący, w jakim stopniu różnice w wydajności zwierząt są pochodzenia genetycznego, a więc są odziedziczalne.

Maksymalną różnicę selekcyjną, osiąganą w wyniku selekcji, można z góry ustalić znając zmienność cechy oraz wiedząc, jaki procent spośród urodzonych osobników musi być przeznaczony do remontu stada. (Ustalenie maksymalnych różnic selekcyjnych przedstawił J. Lush w podręczniku: „Doskonalenie zwierząt domowych”). Współczynnik odziedzi-

czalności szacuje się natomiast za pomocą metod statystycznych w oparciu o zasady genetyki populacji.

Z poprzednio podanego równania, uwzględniającego współzależność między postępem hodowlanym a różnicą selekcyjną, wynikają dwa ważne dla hodowców wnioski:

1) jeżeli zwierzęta wybrane na rodziców następnego pokolenia nie są lepsze od wszystkich zwierząt, spośród których dokonuje się wyboru, to selekcja nie przyczyniła się do zmian w wydajności dwóch następujących po sobie pokoleń;

2) postęp hodowlany osiągniany w wyniku selekcji nie może być większy od różnicy selekcyjnej (musi być zawarty w jej granicach).

Pierwszym etapem badań nad prowadzoną selekcją jest ustalenie różnic selekcyjnych dla poszczególnych cech.

Dla szeregu stad i gatunków zwierząt ustalono faktycznie osiągnane różnice selekcyjne. Jako przykład niech posłuży praca opublikowana przez Bernarda i wsp., odnosząca się do selekcji loszek w stadach świń w Wisconsin, USA. Hodowcy wybierając loszki do stada brali pod uwagę następujące cechy: 1) liczbę prosiąt w miocie przy urodzeniu; 2) liczbę prosiąt w miocie przy odsadzaniu; 3) wagę miotu w wieku 5 miesięcy; 4) wagę loszki w wieku 5 miesięcy.

Bernard i wsp. obliczyli dla każdej cechy, jaka różnica istniała między wszystkimi urodzonymi loszkami a tymi, które zostały przeznaczone do rozrodu (tabela 1). Następnie obliczyli, jak duże byłyby różnice selekcyjne w badanych stadach, gdyby właściciele stad stosowali się do wskázówek selekcjonera. Okazało się, że teoretyczne różnice były dwukrotnie większe dla wagi loszek w wieku 5 miesięcy oraz 1,5-krotnie większe dla liczby prosiąt urodzonych i odchowanych. Nie wszystkie możliwości selekcyjne były więc wykorzystywane przez hodowców.

Tabela 1

*Dyferencjały selekcyjne dla cech branych pod uwagę przy selekcji loszek w stanie Wisconsin (na podstawie danych z pracy Bernarda i wsp.)*

Cecha	Wszystkie loszki	Loszki wybrane do rozrodu	Dyferencjał selekcyjny
Wielkość miotów, z których pochodziły loszki:			
1) przy urodzeniu (szt.)	8,8	9,3	0,5
2) w wieku 5 mies. (szt.)	6,7	7,5	0,8
Waga miotów, z których pochodziły loszki, w wieku 5 mies. (kg)			
	401,8	461,8	60,0
Waga żywa w wieku 5 mies.	60,7	66,9	6,2

Tabela 2

Wydajność mleczna 2905 pierwiastek rasy fryzyjskiej uszeregowanych według długości ich użytkowania w stadzie (Robertson)

Okres przebywania w stadzie	% krów	Średnia wydajność w pierwszej laktacji 1b	Odchylenie od wydajności wszystkich pierwiastek
Wszystkie pierwiastki	100	8583	—
Krowy, które pozostawiono w stadzie po:			
I laktacji	80	8987	+ 404
II laktacji	59	9266	+ 683
III laktacji	44	9382	+ 799
IV laktacji	32	9429	+ 846
V laktacji	23	9437	+ 854

Tabela 3

Wydajność mleczna pierwiastek podzielonych na grupy według wieku matek w chwili ich rodzenia (Robertson)

Kolejne ocielenie krowy przy urodzeniu córki	Liczba córek	Odchylenie średniej wydajności córek od średniej wydajności rówieśnic w stadzie (1b)
Pierwsze	422	— 32
Drugie	437	— 27
Trzecie	329	— 53
Czwarte i dalsze	812	+ 117

Selekcję prowadzi się również wśród zwierząt, które znajdują się już w stadzie podstawowym. Na przykład krowy selekcjonuje się na podstawie ich wydajności własnej. Robertson obliczył różnice selekcyjne dla 2909 krów rasy fryzyjskiej w Anglii (tab. 2) oraz porównał ze sobą mleczności pierwiastek pochodzących po matkach w różnym wieku (tab. 3). Z tych dwóch tabel wynika, że krowy o lepszej mleczności przebywały dłużej w stadach niż krowy o gorszej mleczności oraz że potomstwo po starszych, a więc i bardziej mlecznych matkach, było lepsze od potomstwa po młodszych krowach o mniejszej mleczności.

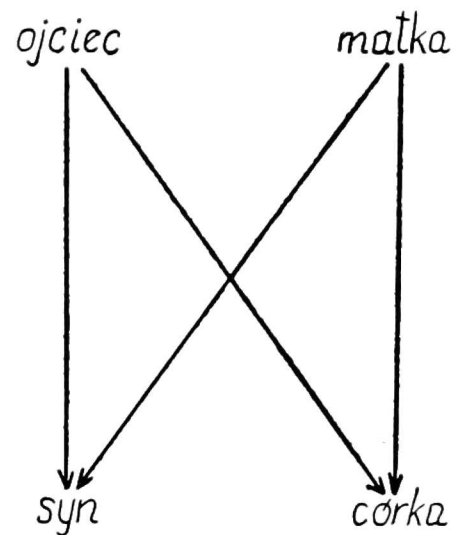
W podobny sposób zostały w Polsce obliczone przez Knothe i Krupińskiego dyferencjały selekcyjne dla macierek rasy merynos.

Trochę odmienne podejście do obliczenia różnic selekcyjnych można znaleźć w pracy Syrstada nad bydłem w Norwegii. Podstawę do jego obliczeń stanowił fakt przekazywania właściwości dziedzicznych z pokolenia na pokolenie czterema drogami: z ojców na synów (OS), z ojców na córki (OC), z matek na synów (MS), oraz z matek na córki (MC), co ilustruje rys. 2.



Rys. 2. Drogi przekazywania właściwości genetycznych z pokolenia na pokolenie

Genetyczną poprawę pogłowia zwierząt domowych otrzymuje się przez odpowiedni wybór ojców i matek przyszłych rozplodników oraz przez odpowiedni wybór ojców i matek przyszłych matek.



Genetyczna poprawa uzyskiwana w ciągu jednego roku w wyniku prowadzonej selekcji może być określona następującym równaniem (Rendel i Robertson):

$$\Delta G = \frac{I_{OS} + I_{OC} + I_{MS} + I_{MC}}{L_{OS} + L_{OC} + L_{MS} + L_{MC}} - \frac{\Sigma I}{\Sigma L}$$

gdzie:  $\Delta G$  — genetyczna poprawa uzyskiwana w ciągu jednego roku;  
 $I$  — genetyczna przewaga rodziców następnego pokolenia nad osobnikami tej samej płci i tego samego wieku;  
 $L$  — odstęp między pokoleniami.

W Norwegii wszystkie młode buhaje używane w zakładach unasiwienia są oceniane według potomstwa a następnie na tej podstawie selekcjonowane. Syrstad obliczał genetyczną przewagę rozplodnika, pozostawionego po testowaniu do dalszego użytkowania, jako podwójne odchylenie wydajności jego córek od średniej wydajności wszystkich córek. Genetyczną przewagę matek buhajów oszacował on na podstawie różnic między własną wydajnością matki a wydajnością stada, do którego należały poszczególne matki. Posługiwał się przy tym średnią wydajnością matek z kilku laktacji oraz uwzględniał współczynnik odziedziczalności cechy i wielkość różnic genetycznych między stadami. Genetyczną poprawę, uzyskaną na drodze powiązań między matkami a ich córkami — pierwiastkami, oszacował obliczając różnice między średnią wydajnością matek z kilku laktacji a wydajnością ich rówieśnic w obrębie stad i w obrębie tego samego roku urodzenia.

Tabela 4 ilustruje oszacowane przez Syrstada zmiany genetyczne, które zaszły w norweskim bydle mlecznym w okresie od 1957 do 1961 r. oraz od 1962 do 1964 r. Oszacowany roczny postęp hodowlany wynosił w badanej populacji 34 kg mleka w latach 1957—1961 oraz 47 kg mleka w latach 1962—1964. Z tabeli 4 wynika, że nie było selekcji w odniesieniu do procentu tłuszczu w mleku, co zgadza się z założeniami prowadzonej w tym kraju polityki hodowlanej.

Tabela 4

*Genetyczne różnice selekcyjne i odstęp między pokoleniami w bydło mlecznym w Norwegii (Ol Syrstad)*

Różnice między grupami	1957—1961			1962—1964		
	genetyczna różnica selekcyjna		odstęp między pokoleniami	genetyczna różnica selekcyjna		odstęp między pokoleniami
	mleko kg	% tłuszczu w mleku		mleko kg	% tłuszczu w mleku	
Między wszystkimi buhajami a ojcami synów używanych na stacjach unasienniania	+ 287	+ 0,03	6,5	+ 479	— 0,11	7,8
Między wszystkimi buhajami a ojcami córek, które weszły do stad	+ 93	+ 0,01	5,7	+ 120	— 0,03	5,6
Między wszystkimi krowami a matkami buhajów używanych na stacjach unasienniania	+ 406	+ 0,05	7,1	+ 525	+ 0,04	6,5
Między wszystkimi krowami a matkami córek, które weszły do stad	+ 41	± 0,00	4,8	+ 41	± 0,00	4,8*
	+ 827	+ 0,09	24,1	+ 1165	— 0,10	24,7

\* Ccena wspólna dla 2 okresów.

W badanym pogłowie względny wpływ czterech dróg selekcji na oszacowany ogólny postęp hodowlany w wydajności mleka przedstawiał się następująco:

Rok	$I_{OS}$	$I_{OC}$	$I_{MS}$	$I_{MC}$
1957—1961	35 %	11 %	49 %	5 %
1962—1964	41 %	10 %	45 %	4 %

Zarówno według obliczeń Robertsona i Rendla jak i Skjervolda względny wpływ wyboru ojców pierwiastek, które weszły do stad, powinien być znacznie większy przy optymalnym sposobie prowadzenia selekcji.

Dickerson a także Falconer na podstawie przeprowadzonych doświadczeń zwrócili uwagę, że zmiany genetyczne, których można się spodziewać w wyniku pracy hodowlanej, nie zawsze są osiągnięte w praktyce. Dlatego szereg badaczy zajęło się mierzaniem faktycznie zachodzących zmian genetycznych w populacjach zwierząt.

W hodowli drobiu i zwierząt laboratoryjnych zmiany genetyczne zaczęto obliczać przy pomocy grupy kontrolnej, nieselkjonowanej, o losowym systemie kojarzeń i przebywającej w tych samych warunkach środowiskowych (Gowe i wsp., Falconer, McCartney). Metodą tą trudno się jednak posługiwać w hodowli bydła i owiec, gdyż utrzymanie dostatecznie dużej, nieselkjonowanej grupy kontrolnej, w której nie wzrastałby współczynnik spokrewnienia, jest zbyt kosztowne.

Ciekawy schemat kojarzeń nadający się do zastosowania w hodowli drobiu przedstawili Goodwin i wsp. Schemat ten pozwala na równoczesne otrzymanie po rodzicach, będących w tym samym wieku, potomstwa należącego do różnych pokoleń. Wymaga to jednak powtórzenia identycznych kojarzeń przez dwa lata w każdym z trzech następujących po sobie pokoleń. Ten sposób obliczania różnic genetycznych jest raczej trudny do zastosowania w hodowli dużych zwierząt, ze względu na znaczny odstęp między pokoleniami.

Najprostszy sposób obliczania postępu hodowlanego w stadach krów mlecznych został podany przez Politieka. Założył on, że warunki środowiskowe są z roku na rok identyczne w pierwszym okresie przebywania krów na pastwisku. Według tego autora, w Holandii warunki żywienia bydła na pastwiskach w okresie wiosny nie zmieniły się przez wiele lat. Badania nad zmianami genetycznymi, które zaszły w wydajności bydła mlecznego w okresie 20 lat, oparł on na porównaniu mleczności z lat 1934—1940 i 1954—1960 w jednym z okręgów Holandii, biorąc pod uwagę krowy w tym samym wieku, tej samej laktacji i ocielone w tym samym czasie. Do metody tej można jednak mieć pewne zastrzeżenia i nie należy jej stosować w krajach, gdzie zmienia się technika wypasu oraz uprawa pastwisk ulega stałej poprawie.

Porównanie między sobą różnych pokoleń w tych samych warunkach środowiskowych daje podstawę do obliczenia zmian genetycznych zachodzących w populacji. Fakt ten został wykorzystany między innymi w pracach Brinksa i wsp. oraz Avare i wsp. Badając postęp hodowlany w stadzie bydła mlecznego w Kalifornii, Avare i wsp. przyjęli, że krowy, z których stado zostało utworzone, należą do pokolenia zerowego, ich córki do pokolenia pierwszego, a ich wnuczki do drugiego. W ten sposób wyróżniono ogółem 10 pokoleń w okresie 30 lat, które upłynęły od założenia stada. Opierając się na danych o 538 krowach pochodzących po 38 ojcach, obliczono wewnątrz ojców regresję wydajności grup córek na kolejny numer pokolenia, do którego one należały. Podwojony współczynnik regresji, czyli 56 lb, został podany przez autorów jako roczny postęp hodowlany w badanym stadzie. Wielkość tę Avare i wsp. porównali z postępem hodowlanym wynoszącym 60 lb, obliczonym na liczniejszym materiale z 12 stad, przy zastosowaniu metody podanej przez Hendersona

i wsp. Polega ona na obliczeniu zmian środowiskowych, zachodzących z roku na rok, przy pomocy statystycznej metody największej wiarygodności. Znajomość zmian, które zaszły pod wpływem środowiska, pozwala na skorygowanie ogólnych zmian w wydajności zwierząt i obliczenie na tej podstawie postępu hodowlanego. Metoda podana przez Hendersona i wsp. wymaga jednak dokładnej znajomości powtarzalności cechy oraz zastosowania poprawek na wiek zwierząt. Używanie do obliczeń niewłaściwego współczynnika powtarzalności i niewłaściwych poprawek na wiek daje wynik obarczony systematycznym błędem.

Ustalanie postępu hodowlanego przez porównanie różnych pokoleń w tych samych warunkach środowiskowych ma dużą przyszłość przed sobą w związku ze stosowaniem mrożonego nasienia przy unasiemianiu. Przechowywanie mrożonego nasienia umożliwia otrzymanie potomstwa po buhajach w wiele lat po ich wybrakowaniu, a więc wtedy, gdy rodzą się już osobniki należące do pokolenia ich wnuków lub prawnuków. Zmiany genetyczne przypadające na jeden rok w pewnym okresie czasu (w ciągu „ $m$ ” lat), który upłynął między pierwszym a powtórny użyciem buhaja do rozplodu, określa wzór podany przez Dickersona:

$$\Delta G = \frac{[(\bar{x}_{Pm} - \bar{x}_{Rm}) - (\bar{x}_{Po} - \bar{x}_{Ro})]}{m}$$

gdzie:  $\bar{x}_P$  — średnia wydajność osobników w populacji;

$\bar{x}_R$  — średnia wydajność córek buhajów używanych do powtórnego krycia;

$m$  — odstęp czasu między używaniem buhaja do rozplodu po raz pierwszy a jego powtórnym użyciem.

Aby metoda ta obrazowała zmiany genetyczne, należy powtarzalne krycie przeprowadzać przez parę lat, celem uniknięcia interakcji typu „rozplodnik-rok” oraz unasiemniać spermą buhajów krowy, które cdzwierciedlają faktyczną jakość całego pogłowia. Buhaje wybrane do powtórnego krycia spośród wszystkich używanych do rozplodu osobników nie mogą być selekcjonowane na podstawie ich poprzedniej oceny według potomstwa.

Bardzo ciekawe są badania Smitha nad postępowaniem hodowlanym w jednym ze stad świń w Anglii. Smith badania swe przeprowadził dwoma metodami, a mianowicie: 1) porównując ze sobą potomstwo po tych samych rodzicach, ale urodzone w różnych latach; 2) ustalając wewnątrz ojców regresję wydajności córek na różne lata. Pierwsza metoda zakłada, że średnia wydajności potomstwa po tych samych rodzicach nie zmienia się z wiekiem rodziców, co może prowadzić do niewłaściwych wniosków przy istnieniu wpływu wieku matki na cechy potomstwa. Druga metoda opiera się na założeniu, że przy losowym kojarzeniu zmiany, które się obserwuje w wydajności urodzonego w różnych latach potomstwa po tym



samym rozplodniku, zawierają w sobie całe zmiany środowiskowe oraz połowę zmian genetycznych zachodzących w populacji. Dlatego zmianę genetycznych właściwości można ustalić na podstawie następującego wzoru:

$$\Delta G = 2b_{(P-S)T}$$

gdzie:  $b$  — jest regresją na czas ( $T$ ) różnicy między średnią populacji ( $P$ ) a średnią potomstwa rozplodnika ( $S$ ) (obliczoną wewnątrz ojca).

Metoda ta stawia wymaganie losowego doboru matek do rozplodników w różnym wieku. Różny stopień brakowania wśród potomstwa po młodszych i starszych rozplodnikach, jak również selekcja ojców na podstawie jakości ich potomstwa, wpływa na otrzymanie wyniku obarczonego systematycznym błędem.

Z szeregu metod, którymi posługiwano się jak dotąd przy obliczaniu zmian genetycznych w populacjach zwierząt domowych, żadna nie może być uważana za idealną, każda z nich ma bowiem swoje wady i zalety. Badacz zajmujący się tym zagadnieniem powinien dobrać metodę najlepiej pasującą do rozpatrywanego przez niego gatunku zwierząt oraz do informacji, które można zebrać o badanym pogłowie.

#### LITERATURA

1. Avare C., R. C. Laben, S. W. Mead: J. Dairy Sci. vol. XLVII, nr 3, 278, 1964.
2. Bernard C. S., A. B. Chapman, R. H. Grummer: J. An. Sci. 1954.
3. Brinks J. S., Clark R. T., Rice F. J.: J. An. Sci. 20, 903, 1961.
4. Dickerson G. E.: Genetic slippage in response to selection for multiple objectives. Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology, vol. 20, 213, 1955.
5. Falconer D. S.: Pattern of response in selection experiments with mice. Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology, vol. 20, 213, 1955.
6. Goodwin K., G. E. Dickerson, W. F. Lamoreux: Poultry Sci., vol. 34, 1197, 1955.
7. Gowe R. S., A. S. Johnson: Poultry Sci. vol., 35: 1146, 1965.
8. Handerson C. R., Kempthorne, S. R. Searle, C. M. von Krosigk: Biometrics, vol. 15, nr 2, 192, 1959.
9. Knothe A., Krupiński: Selekcja maciorek w stadach zarodowych merynosy polskiego. Oddano do druku w 1966 r.
10. Lush J.: Doskonalenie zwierząt domowych. PWRiL, Warszawa, 1961.
11. McCartney M. G.: Poultry Sci., vol, 43, 2, 738, 1964.

12. Politiek R. D.: Estimating genetic change in a cattle population. Paper presented at the 8th study meeting of European Association of Animal Production (Mimeographed) 1965.
13. Robertson K. L.: *Animal Prod.*, vol. 7, 3, 1965.
14. Robertson A., J. M. Rendel: *J. of Genetics*, vol. 50, 21, 1950.
15. Skrejevold H.: *Acta Agr. Scand.*, vol. 13, 131, 1963.
16. Smith C.: *Animal Prod.*, vol. 4, 239, 1962.
17. Syrstad O.: *Acta Agr. Scand.*, vol. 16, 2, 1966.