

ZBIGNIEW KABAT
Instytut Zootechniki w Krakowie

POLIMORFIZM GENETYCZNY KRWI A DOSKONALENIE ZWIERZĄT

Od wielu lat wiadomo, że każdą cechę ilościową u zwierząt determinują geny znajdujące się w dużej liczbie różnych loci, które nie są odzielnie wykrywalne. Stąd też genetyka ilościowa z konieczności posługuje się metodami statystycznymi, przy czym zakłada się, że różnice w wydajności produkcyjnej i reprodukcyjnej interesujących nas zwierząt gospodarskich, są częściowo wynikiem różnic między genotypami poszczególnych osobników, częściowo zaś wynikiem odmiennych wpływów środowiskowych. Dalej przyjmuje się, że geny z poszczególnych loci dziedziczą się w sposób prosty, zgodnie z prawami Mendla. Przyjęcie wymienionych założeń wydaje się konieczne w celu zbudowania teorii, której wartość jest następnie sprawdzana w praktyce.

Z powyższego wynika, że przydatność pojedynczych loci w doskonaleniu zwierząt — jak dotychczas — jest znikoma, poza przypadkiem loci zawierających geny letalne, których poznanie prowadzi raczej do uniknięcia szkód w hodowanym pogłowie, niż do jego doskonalenia w ścisłym tego słowa znaczeniu.

Wykrycie w ostatnich trzydziestu latach dużej ilości układów polimorficznych krwi, a przede wszystkim układów grupowych krwi i białek surowicy krwi, ożywiło zainteresowanie możliwością wykorzystania w praktyce hodowlanej pojedynczych, łatwo wykrywalnych loci. Wiadomo, że układy grupowe krwi, a w niektórych krajach także transferyny surowicy krwi, znalazły zastosowanie przy ustalaniu tożsamości zwierząt i potwierdzaniu pochodzenia. Pragmatyzm hodowcy idzie znacznie dalej i prowadzi do pytania, czy układy polimorficzne krwi mogą być wykorzystane w doskonaleniu przede wszystkim takich cech gospodarczo użytecznych jak: wydajność mleka u bydła, płodność i plenność czy ciężar ciała zwierząt gospodarskich. Duża liczba, przeprowadzonych przede wszystkim w ostatnich latach prac [5] wskazuje na istnienie związków między układami polimorficznymi krwi a wymienionymi cechami gospodarczo użytecznymi. Samo stwierdzenie faktu istnienia takich związków nie jest oczywiście równoznaczne z możliwością ich wykorzystania w doskonaleniu zwierząt. Przedtem pozostają do rozwiązania zagadnienia, natury bądź to teoretycznej bądź praktycznej, a mianowicie:

1. Jak duży jest wpływ poszczególnych układów na cechy produkcyjne i reprodukcyjne zwierząt i czy ten wpływ jest na tyle duży, że wykorzystanie go w doskonaleniu zwierząt jest ekonomicznie uzasadnione (mogłoby się tak np. zdarzyć, że koszty badania zwierząt na układy polimorficzne krwi przekroczyłyby uzyskane efekty ekonomiczne);

2. W jaki sposób wykorzystać związek układów polimorficznych z cechami produkcyjnymi w pracy hodowlanej.

W artykule analizowane są postawione dwa zagadnienia, ze szczególnym uwzględnieniem sposobu wykorzystania w pracy hodowlanej związków układów polimorficznych krwi z cechami produkcyjnymi i reprodukcyjnymi zwierząt. Zagadnienia te rozważono w drugiej części artykułu, przedtem jednak w pierwszej omówiono potrzebne w tym celu takie wielkości jak: liczbę poznanych układów polimorficznych krwi (oznaczoną dalej literą *m*) i liczbę zajmowanych przez nie par chromosomów, liczbę alleli w poszczególnych układach oraz wielkość części addytywnej wariacji genetycznej cech gospodarczo użytecznych zwierząt, determinowanej przez te układy (oznaczoną literą *R*).

O bogactwie polimorfizmu genetycznego krwi

Dotychczasowe badania nad polimorfizmem krwi u zwierząt gospodarskich doprowadziły do wykrycia dużej liczby układów grupowych krwi i białek krwi (ostatnio prowadzi się badania nad antygenami surowicy krwi — allotypami — a ponieważ uzyskane wyniki są skąpe, nie zostały one tu uwzględnione). Dlatego mówi się, że polimorfizm krwi jest bogaty u zwierząt gospodarskich. Potwierdzeniem tej opinii może być tabela 1, w której podano liczbę układów grupowych krwi i białek krwi oraz par chromosomów posiadanych i prawdopodobnie zajmowanych przez te układy u następujących pięciu gatunków zwierząt gospodarskich: bydła, świń, owiec, koni i kur. Ponieważ są to wyniki dotychczas przeprowadzonych badań, a istnienia innych dotychczas nie wykrytych układów nie można oczywiście wykluczyć, zatem można mówić o bogactwie poznanych układów grupowych. Jeśli więc u owiec i koni poznano najmniej układów grupowych krwi (odpowiednio 7 i 8), mimo że posiadają one znacznie większą liczbę par chromosomów niż trzoda chlewna, u której poznano tych układów najwięcej — 16, to może to być wynikiem mniejszego zainteresowania badaczy dwoma pierwszymi gatunkami. U bydła i kur wykryto po 12 układów grupowych krwi.

Niemniej bogaty jest polimorfizm białek krwi. Tutaj również największą liczbę układów grupowych poznano u świń — 16, a najmniejszą u kur — 6 (tab. 1). U bydła, owiec i koni znane jest odpowiednio 12, 8 i 14 układów grupowych białek krwi.

Tabela 1

Liczba znanych układów grupowych krwi i białek krwi oraz liczba par chromosomów posiadanych i zajmowanych przez te układy u pięciu gatunków zwierząt gospodarskich (różne źródła)

Gatunek	Liczba układów grupowych		Liczba par chromosomów	
	krwi	białek krwi	posiadanych	zajmowanych przez układy grupowe
Bydło	12	12	30	20
Świnie	16	16	20	19
Owce	7	8	27	13
Konie	8	14	33	14
Kury	12	6	39	17

O bogactwie polimorfizmu krwi świadczy nie tylko ilość układów wykrytych u danego gatunku, ale także liczba alleli w poszczególnych układach. Liczbę alleli w znanych układach grupowych krwi i białek krwi pięciu gatunków zwierząt gospodarskich podano w tabelach 2 i 3. Wszystkie omawiane gatunki posiadają po kilka układów alleli wielokrotnych; większość jednak stanowią układy dwualleliczne, np. L i Pa u bydła, C i Pr u świń, P i F u kur. Najwięcej, bo ponad 300 alleli stwierdzono dotychczas w układzie grupowym krwi B u bydła. Ponadto układy C i SU u bydła oraz B u kur, posiadają odpowiednio ponad 35, 20 oraz 21 alleli, a układ B u owiec ponad 50 cech antygenowych (tab. 2). Największą liczbę alleli w układach grupowych białek krwi stwierdzono u owiec — 10 (tab. 3). Ogólnie można stwierdzić, że najwięcej alleli wykryto w układzie transferyn, a pozostałe układy grupowe białek krwi mają na ogół po dwa lub trzy allele.

Obecnie omówimy liczbę par chromosomów zajmowanych przez poznane układy polimorficzne u poszczególnych gatunków zwierząt, a zatem wielkość części garnituru chromosomowego, kontrolowanej przez te układy. Przy obliczaniu liczby tych par korzystano z wielu różnych publikacji i dlatego nie zostały one przytoczone (tab. 1). Liczbę par chromosomów zajmowaną przez układy polimorficzne obliczono przez odjęcie od liczby znanych układów grupowych znanej liczby par układów sprzężonych. Ponieważ nie wszystkie sprzężenia zostały dotychczas wykryte, zatem obliczone ilości zajmowanych przez układy grupowe par chromosomów należy uznać za maksymalne dla dotychczas poznanych układów grupowych krwi i białek krwi. I tak u świń stwierdzono 30 polimorficznych układów grupowych, a ponieważ dotychczas nie stwierdzono sprzężenia któregoś z układów z płcią, to mogą one znajdować się najwyżej na

Liczba alleli w znanych układach grupowych krwi

Lp.	Bydło [11]		Świnie [11]		Owce [10]		Konie [13]		Kury [8]	
	Układ	l.a.	Układ	l.a.	Układ	l.a.	Układ	l.a.	Układ	l.a.
1	A	10	A	2	A	2	A	5	A	9
2	B	p. 300	B	2	B	p. 50	C	2	B	21
						cech antyg.				
3	C	p. 35	C	2	C	3	D	6	C	4
4	FV	4	D	2	D	2	K	2	D	4
5	J	p. 3	E	p. 10	M	3	P	3	E	4
6	L	2	F	2	R-O	2	Q	6	H	2
7	M	3	G	2	X-Z	2	T	2	I	2
8	N	2	H	5			U	2	J	2
9	SU	20	I	2					K	2
10	Z	3	J	2					L	2
11	R'S'	2	K	5					P	2
12	T'	2	L	p. 6					Hi	2
13			M	6						
14			N	3						
15			O	2						
16			S	2						

l.a. — liczba alleli

p — ponad

19 spośród 20 posiadanych par chromosomów. Ponieważ u trzody znane są trzy pary układów sprzężonych, można stąd wnosić, że istnieje sprzężenie co najmniej ośmiu innych par układów polimorficznych. U tego także gatunku liczba par chromosomów kontrolowanych przez układy polimorficzne jest największa (19 na 20), a najmniejsza u kur (17 na 39). Zatem ilość par chromosomów kontrolowanych przez te układy waha się w granicach od około 44% u kur do 95% u świń. Tak więc układy polimorficzne mogłyby być markerami takiej samej części ogólnej liczby loci determinujących cechy ilościowe tych zwierząt, w przypadku ścisłego sprzężenia układów polimorficznych z układami determinującymi te cechy

Na podstawie dotychczas przeprowadzanych prac można stwierdzić, że wielkość części addytywnej wariancji genetycznej cech produkcyjnych i reprodukcyjnych zwierząt gospodarskich, determinowanej przez układy polimorficzne krwi zawiera się w przedziale od zera do kilku procent.

Tabela 3

Polimorfizm białek krwi zwierząt gospodarskich [7, 11, 17]

Białko	Symbol	Liczba alleli w locus				
		bydło	świnie	owce	konie	kury
Transferyna	Tf	8	4	10	7	3
Hemoglobina	Hb	5		3	2	2
Albumina	Al	3	3	2	3	2
Pre-albumina	Pr		2	3	10	4
Post-albumina	Pa	2	2		2	
Hemopeksyna	Hp		7			
Alfa-2-globulina	S α	2	3			
Ceruloplazmina	Cp	3	2		2	
Amylaza	Am	5	5	X	2	
Karoanhydraza	Ca	2	2	2	6	
Esteraza	Es		5	3	7	3
Fosfataza alkaliczna	F	2	5	2	2	3
Haptoglobina	Hg		4			2
Lipoproteina	LDLpp	2				
Gammaglobulina	IgG	2	2			
Dehydrogenaza	G-6-PD		2			
Izomeraza	PGI		2			
Katalaza	—	2	2		2	

X — polimorfizm występuje, lecz liczba alleli nie jest znana

I tak Neimann Sørensen i Robertson [9] zakładając, że zawartość tłuszczu w mleku krów rasy duńskiej czerwonej (RDM) jest w 50% uwarunkowana genetycznie, stwierdzili że około 8% wariacji genetycznej dla tej cechy jest uwarunkowane grupami krwi. Natomiast przyjmując, że odziedziczalność wydajności mleka za laktację wynosi 25%, obliczyli oni, że wydajność mleka jest około 5% determinowana przez loci grup krwi. Jensen i wsp. [4] oszacowali, że u trzody chlewnej ras Duroc i Hampshire mniej niż 2% wariacji dla cech produkcyjnych uwarunkowane jest łącznie przez 12 układów grupowych krwi i 4 układy białek krwi. Natomiast Parker [cyt. 5] udowodnił, że układ transferyn nie wnosi nic do całkowitej wariacji ciężaru ciała przy urodzeniu i odłączeniu oraz w wieku jednego roku, badanych przez niego ras mięsnych bydła.

Obecnie po zapoznaniu się z polimorfizmem krwi, przejdziemy do omówienia możliwości jego wykorzystania w doskonaleniu zwierząt, a szczególnie w selekcji.

Wykorzystanie układów polimorficznych krwi w doskonaleniu zwierząt

Omawiając zagadnienie wykorzystania układów polimorficznych krwi w doskonaleniu zwierząt, rozważmy najpierw wielkość części addytywnej wariacji genetycznej, jaką one determinują, która posłuży następnie do rozważenia postępu genetycznego, uzyskiwanego w wyniku selekcji przy wykorzystaniu układów polimorficznych. W tej części pracy będziemy często korzystać z wyników pracy Smitha [15]. Za tym autorem przyjmujemy termin „znane loci” na określenie układów polimorficznych ze względu na to, że dają się one łatwo indentyfikować metodami immunologicznymi i elektroforetycznymi.

Wielkość części addytywnej wariacji genetycznej determinowanej przez znane loci

Użyteczność znanych loci w doskonaleniu zwierząt, a szczególnie w selekcji zależy od wielkości informacji jaką one dają o wartości hodowlanej zwierząt oraz od dokładności tej informacji. Wielkości te określamy przy użyciu metod genetyki ilościowej. Są to wartość genotypowa i wartość hodowlana, a odpowiednie wzory na te wielkości podano za Falconerem [2] w tabeli 4. Natomiast wariacje podanych w tej tabeli wartości genotypowych i hodowlanych, jako miary dokładności tych dwóch wartości zgodnie z przyjętymi w tabeli 4 oznaczeniami, wynoszą odpowiednio: $2pq^2 + (2pqd)^2$ oraz $2pq^2$ [2].

Tabela 4

Wartości genotypowe układu dwuallelicznego, mierzone jako odchylenia od średniej populacji (przy założeniu losowego kojarzenia)

Gentyipy	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Częstotliwości	p^2	$2pq$	q^2
Wartości przypisane genotypom	a	d	$-a$
Odchylenia od średniej populacji:			
Wartość genotypowa	$\left\{ \begin{array}{l} 2q(a-pd) \\ 2q(\alpha-qd) \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} a(q-p)+d(1-2pq) \\ (q-p)\alpha+2pqd \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} -2p(a-qd) \\ -2p(\alpha+pd) \end{array} \right.$
Wartość hodowlana	$2q\alpha$	$(q-p)\alpha$	$-2p\alpha$
Odchlenie spowodowane dominacją	$-2q^2d$	$2pqd$	$-2p^2d$

Średnia populacji: $M = a(p-q) + 2pqd$

Średni efekt zastąpienia genu: $\alpha = a + d(q-p)$

Na ogół parametry podane w tabeli 4 nie są znane, lecz muszą być szacowane z danych o wydajności zwierząt. Otrzymane oceny wartości genotypowych i hodowlanych są nieobciążone, ale są niedokładne na skutek tego, że są liczone z próby. Smith (1967) obliczył, że ocena nieobciążona tej części addytywnej wariancji genetycznej, która jest determinowana przez znane loci i może być wykorzystana w selekcji, wyraża się wzorem:

$$2pq\alpha^2 - \sigma^2/N,$$

gdzie σ^2 oznacza wariancję rozważanej cechy metrycznej a N jest liczbą badanych zwierząt. Dla m niezależnych loci, np. niesprzężonych układów polimorficznych krwi, ocena ta wyraża się wzorem:

$$\sum_{i=1}^m 2p_i q_i \alpha_i^2 - m\sigma^2/N$$

Stosunek tej wielkości do całej addytywnej wariancji genetycznej — oznaczony symbolem R — zostanie użyty w dalszej części pracy jako wskaźnik przydatności znanych loci w selekcji. Ocena R, otrzymywana w praktyce z pewnego zbioru danych jest obarczona błędem próby. Według Neimanna-Sørensen i Robertsona [9] wariancja wartości R wynosi:

$$\frac{2}{Nh^2} - \left(2R + \frac{m}{Nh^2} \right),$$

gdzie h^2 oznacza odziedziczalność rozważanej cechy.

Dotychczasowe rozważania dotyczą loci dwuallelowych. W części I tej pracy stwierdzono, że pewna część loci układów polimorficznych krwi posiada allele wielokrotne. Wydaje się, że takie loci będą najbardziej przydatne w doskonaleniu zwierząt w przypadku, gdy efekty alleli są addytywne, a allele te można ustawić kolejno według wielkości ich wpływu na daną cechę ilościową. Oczywiście najbardziej przydatnym z nich byłby allel mający największy dodatni wpływ na daną cechę. Zatem szereg alleli wielokrotnych danego locus można podzielić na dwie grupy: allel o największym efekcie dodatnim i grupę alleli pozostałych. Tak więc w naszych rozważaniach przypadek alleli wielokrotnych nie różni się od przypadku dwóch alleli w locus.

Mówiliśmy dotąd o addytywnym działaniu genów z szeregu niezależnych znanych loci. Jednakże możliwe są inne sytuacje, gdy niektóre loci są zależne (np. sprzężone) lub też gdy oddziaływanie alleli z jednego locus na daną cechę metryczną nie jest addytywne, lecz wykazują one efekt naddominacji. Cockerham [1] stwierdził, że sprzężenie między loci nie ma wpływu na addytywną wariancję genetyczną, gdy wszystkie loci są

w równowadze. Natomiast Smith [15] doszedł do wniosku, że selekcja oparta na loci zawierających geny wykazujące efekt naddominacji, może być traktowana w taki sam sposób jak selekcja oparta na loci zawierających geny o addytywnym sposobie działania.

Postęp genetyczny uzyskiwany w wyniku selekcji przy wykorzystaniu znanych loci

W tabeli 5 podajemy za Smithem [15] wielkości oczekiwanych postępów genetycznych, uzyskiwanych w wyniku zastosowania różnych metod selekcji, przy znajomości części R addytywnej wariacji genetycznej, determinowanej przez znane loci. Pierwsze cztery to metody selekcji bezpośredniej, a dwie ostatnie — selekcji pośredniej. Podane wzory celowo napisano w takiej postaci, by uwidocznic zależność oczekiwanego postępu genetycznego od wielkości ilorazu R/h^2 . Iloraz ten występuje wszędzie, gdzie selekcja oparta jest — pośrednio lub bezpośrednio — na znanych loci. Ogólnie rzecz biorąc, oczekiwany postęp genetyczny rośnie wraz ze wzrostem R , lub też gdy maleje odziedziczalność h^2 . Zależy on także od intensywności selekcji i odstepu między pokoleniami; obie te wielkości mogą być różne dla różnych metod selekcji. Tak np. selekcję opartą jedynie na znanych loci genetycznych (metoda [2] z tabeli 5), można przeprowadzić wcześniej niż selekcję masową, opartą na wydajności indywidualnej. Dlatego też także te czynniki należy uwzględniać przy porównywaniu różnych metod selekcji. Jednakże dla uproszczenia rozumowania założymy dalej, że dla większości omawianych metod selekcji, intensywność selekcji i odstep między pokoleniami są takie same.

Przy omawianiu i porównywaniu różnych metod selekcji, wykorzystujących informację o znanych loci genetycznych, posłużymy się pojęciem względnej efektywności selekcji lub wprost efektywności selekcji. Ogólnie powiemy, że bardziej efektywna jest ta metoda, która daje większy postęp genetyczny. Wskaźnikiem efektywności jednej z metod selekcji na tle drugiej będzie iloraz odpowiednich postępów genetycznych; jeżeli ten iloraz jest większy od 1 to efektywniejsza jest metoda pierwsza, a jeśli mniejszy od 1 — to druga.

Selekcja oparta (jedynie) na znanych loci genetycznych. Jeśli założymy, że intensywność selekcji i odstep między pokoleniami dla selekcji opartej na znanych loci są takie same jak dla selekcji masowej, to efektywność tej pierwszej metody w porównaniu z drugą wynosi $\sqrt{R/h^2}$. Zależności tej względnej efektywności od wielkości części R addytywnej wariacji genetycznej, determinowanej przez znane loci, przy

Tabela 5

Oczekiwane postępy genetyczne przy zastosowaniu różnych metod selekcji
[15]

Metoda selekcji	Oczekiwany postęp genetyczny
1) Masowa (oparta na wydajności indywidualnej)	$i_1 c_1 h^2 \sigma$
(2) Oparta na znanych loci genetycznych	$i_2 c_2 \sqrt{R/h^2} h^2 \sigma$
(3) Indeks selekcyjny oparty na wydajności indywidualnej i znanych loci genet.	$i_1 c_1 \left(1 + \frac{1}{2} R/h^2 \right) h^2 \sigma$
(4) Dwustopniowa, najpierw metodą (2) a potem (1)	$i_1 c_1 [1 + (i_4/i_1) R/h^2] h^2 \sigma$
(5) Pośrednia, oparta na danych o krewnych	$i_5 c_5 h^2 r \sigma / w$
(6) Indeks selekcyjny oparty na danych o krewnych i znanych loci genetycznych	$\left(i_5 c_5 r / w \right) \left[1 + \frac{1}{2} \left(R/h^2 \right) \left(w^2 / r^2 \right) \right] h^2 \sigma$

R — część addytywnej wariancji genetycznej, determinowana przez znane loci

i — różnica selekcyjna wyrażona w jednostkach odchylenia standardowego (intensywność selekcji)

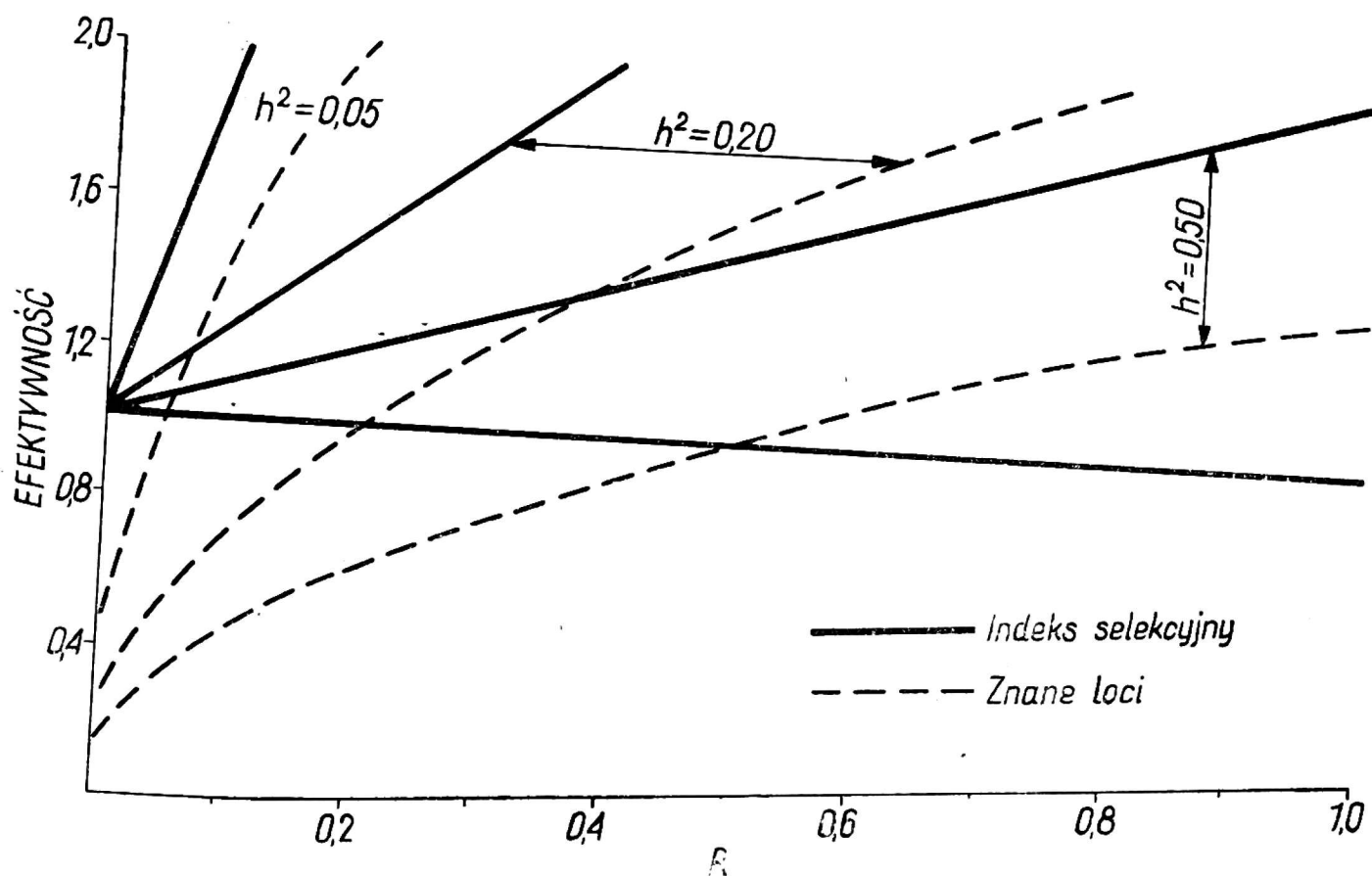
c — odwrotność odstępów czasu między pokoleniami

n — liczba osobników spokrewnionych, na podstawie których przeprowadzono selekcję

r — średni współczynnik spokrewnienia każdego z wyselekcjonowanych osobników z jego badanymi krewnymi

$w^2 = [1 + (n-1)t]/n$, gdzie t jest współczynnikiem korelacji między badanymi osobnikami spokrewnionymi

różnych poziomach odziedziczalności przedstawiono linią przerywaną na rys. 1. Efektywność ta jest wprost proporcjonalna do pierwiastka z R a odwrotnie proporcjonalna do pierwiastka z odziedziczalności h^2 . Ogólnie można stwierdzić, że efektywność selekcji opartej na znanych loci w porównaniu z selekcją masową jest większa od 1, gdy R jest większe od h^2 . Ponieważ R jest nieduże (część I) zatem taka sytuacja wydaje się najbardziej możliwa dla cech nisko odziedziczalnych do których — jak wiadomo — najczęściej zaliczają się cechy reprodukcyjne.



Rys. 1. Efektywność selekcji opartej jedynie na znanych loci genetycznych oraz selekcji indeksowej (metoda 3 — tabela 5), w porównaniu z selekcją masową R — część addytywnej wariacji genetycznej, determinowana przez znane loci

Indeks selekcyjny oparty na danych o wydajności indywidualnej i na znanych loci genetycznych. Dane o wydajności indywidualnej i informacje o znanych loci genetycznych mogą być połączone, celem utworzenia indeksu selekcyjnego, jak to uczynili Neimann-Sørensen i Robertson (1961). Taką metodę (metodę 3 z tabeli 5) nazwaliśmy krótko — jedynie dla łatwości posługiwania się jej nazwą — indeksem selekcyjnym skombinowanym z (1) i (2). Nawet intuicyjnie jest oczywiste, że selekcja oparta na takim indeksie powinna być bardziej efektywna od selekcji masowej (rys. 1). Istotne jest o ile wykorzystanie w tym indeksie znanych loci, powiększy tę efektywność. Można powiedzieć, że selekcja wskaźnikowa daje oczekiwany postęp genetyczny, który jest większy od oczekiwanego postępu genetycznego dla selekcji masowej o $1/2 R/h^2$ tego postępu genetycznego, który oczekujemy przy selekcji masowej. Efektywność selekcji wskaźnikowej rośnie wraz z wzrostem części addytywnej wariacji genetycznej, determinowanej przez znane loci, a maleje wraz ze wzrostem odziedziczalności. Zauważmy, że nawet w przypadku, gdy znaczna część wariacji genetycznej jest determinowana przez znane loci (czego nie należy raczej oczekiwać części I), to przy cechach wysoko odziedziczalnych, efektywność selekcji wskaźnikowej wzrasta nieznacznie. Także w przypadku tej metody, jedynie dla cech nisko

odziedziczalnych jej efektywność jest na tyle duża, by opłacało się wykorzystywać w selekcji znane loci genetyczne.

Selekcja dwustopniowa najpierw oparta na znanych loci genetycznych a potem na wydajności indywidualnej. Rozważając tę metodę i jej efektywność w porównaniu z selekcją masową, przyjmujemy jedynie założenie, że odstęp między pokoleniami jest taki sam dla obu metod. Przyjęcie założenia jednakowej intensywności selekcji byłoby niesłuszne, gdyż oba kroki selekcji dwustopniowej nie mogą być tak samo intensywne jak wówczas gdy prowadzimy jedynie selekcję masową.

Selekcja dwustopniowa (metoda [4] — tabela 5) będzie bardziej intensywna od selekcji masowej w każdym przypadku, co łatwo zauważyć porównując oczekiwane postępy genetyczne, uzyskiwane przy zastosowaniu obu tych metod. Ciekawe wydaje się natomiast porównanie omawianej metody z indeksem selekcyjnym (tabela 5), który również oparty jest zarówno na danych o wydajności indywidualnej jak również na znanych loci genetycznych. Selekcja dwustopniowa będzie bardziej efektywna niż indeks selekcyjny, gdy

$$(2i_4/i_1)^2 > R/h^2 .$$

Taka ewentualność jest możliwa, gdy R jest małe w porównaniu z odziedziczoną h^2 (czego raczej najczęściej należy się spodziewać), lub też gdy selekcja dwustopniowa jest znacznie intensywniejsza od selekcji wskaźnikowej. Zatem omiawiana metoda może być użyteczna przede wszystkim dla cech wysoko odziedziczalnych.

Metody selekcji pośredniej. Do tych metod należą: metoda selekcji pośredniej opartej na wydajnościach krewnych oraz indeks selekcyjny oparty na danych o znanych loci oraz wydajnościach krewnych osobników, na których prowadzona jest selekcja (metody (5) i (6) — tabela 5). Ocena przydatności tych metod i ich efektywności w porównaniu z selekcją masową jest nieco trudniejsza i wydaje się ona tutaj mniej celowa, gdyż metody te mogą znaleźć zastosowanie w pewnych specjalnych przypadkach. Biorąc pod uwagę to, że informacja o znanych loci może być otrzymana dla wszystkich zwierząt, przydatność metod selekcji pośredniej w niektórych przypadkach trafie oceniła Knothe [6]: „Istnienie korelacji między pojedynczymi genami, których dziedziczenie jest łatwe do prześledzenia a cechami ilościowymi pozwoliłoby na skuteczniejsze stosowanie selekcji do cech nie ujawniających się u osobników męskich oraz cech, których nie można mierzyć przeżyciowo. Takie korelacje mogłyby być również wykorzystane przy testowaniu mieszańców z linii wsobnych”.

Dyskusja

Ewentualne zastosowanie układów polimorficznych w selekcji i ogólnie w doskonaleniu zwierząt, wymaga uprzedniego stwierdzenia związku tych układów z cechami produkcyjnymi i reprodukcyjnymi. Ostatnio ukazały się prace związane z badaniem związków między znanymi loci (loci markerami), a cechami ilościowymi [3 i 16]. Jednakże przydatność praktyczna zaproponowanych przez tych autorów metod do oceny wymienionych związków nie jest dotychczas znana. Natomiast należy sobie zdać sprawę z trudności na jakie napotyka się przy badaniu związku układów polimorficznych z cechami ilościowymi. Kabat i Duniec [5] wskazali na następujące trudności:

1. Trudności doboru odpowiedniej metody statystycznej;
2. Brak odpowiedniego materiału;
3. Częstotliwość genów i liczebność badanej populacji mogą znacznie wpłynąć na istotność różnic statystycznych;
4. Obserwowany w danej populacji efekt, może zależeć od wielu genetycznych powiązań różnego rodzaju innych, niż związek układów polimorficznych krwi z genami determinującymi daną cechę;
5. Jeżeli liczba loci oddziałujących na daną cechę ilościową jest stosunkowo niewielka, to można spodziewać się określonych efektów, jednakże jeżeli liczba tych loci jest duża, to efekt pojedynczego genu może być niewielki a obserwowane różnice statystyczne nieistotne.

Odnośnie trudności wymienionej w punkcie 5 nasuwa się pewna uwaga. Liczba loci determinujących daną cechę ilościową może być duża, ale niektóre z tych loci mogą wywierać znaczny wpływ na tę cechę. Przyjęło się nazywać geny wywierające duży wpływ na daną cechę metryczną genami dużymi. Można zatem postawić pytanie, jaka liczba genów determinuje daną cechę. Allard [za 12] prowadząc doświadczenie z pszenicą — a zatem używając innych metod eksperymentalnych niż przy badaniu zwierząt — doszedł do wniosku, że na ponad 95% różnicy w wydajności między dwoma skrajnie różnymi liniami pszenicy, mogą wpływać jedynie 3 loci. Należy jednak zdać sobie sprawę, że zwierzęta gospodarskie są wyżej zorganizowane i przeprowadzenie na nich podobnych eksperymentów jest bardzo trudne. Chociaż w latach dwudziestych i trzydziestych naszego stulecia ukazywały się prace, w których starano się dowieść, że całą zmiennością genetyczną np. w wydajności mleka u bydła, rządzi kilka par genów. Z rozważań Falconera [2], przeprowadzonych odnośnie liczby loci determinujących np. liczbę szczecinek u *Drosophila Melanogaster* lub ciężar ciała u mysz, wynika, że cechy ilościowe zwierząt są określone przez kilkadziesiąt a nawet kilkaset loci.

Wydaje się, że najprostszą metodą doskonalenia danej populacji zwierzęcej jest uczynienie jej homozygotyczną ze względu na dany gen duży.

(Z tym łączy się pytanie, jak ocenić pod względem hodowlanym istotne zmiany w częstotliwości niektórych genów układu grupowego krwi B u bydła, zaobserwowane przez Żurkowskiego i Bouwa [18]. Taka zmiana wymaga niewielu pokoleń, szczególnie gdy częstotliwość rozważanego genu w populacji jest duża. Jest rzeczą oczywistą, że postęp genetyczny uzyskany tą drogą będzie mniejszy niż postęp genetyczny uzyskany przez użycie dotychczas stosowanych metod selekcji.

Informacja o znanych loci jest najbardziej waraościowa, gdy tradycyjne metody selekcji nie są efektywne, a szczególnie gdy odziedziczalność danej cechy jest niska, lub gdy zachodzi konieczność prowadzenia selekcji pośredniej (część II). Zatem ta informacja może się okazać przydatna przede wszystkim przy doskonaleniu cech związanych z przystosowalnością jak wylegowość u drobiu czy wielkość miotu u trzody chlewnej. Wartość metod selekcji wykorzystujących informację o znanych loci zależy od tego jak duża jest ta część addytywnej wariancji genetycznej która jest determinowana przez znane loci w porównaniu z odziedziczalnością rozważanej cechy.

Jaką metodę zatem wybrać i zastosować w praktyce? Wiadomo, że najbardziej efektywna jest omawiana metoda wskaźnikowa (metoda 3), gdy część addytywnej wariancji genetycznej determinowana przez znane loci jest większa od dziedziczalności rozważanej cechy ilościowej, a w przeciwnym przypadku metoda dwustopniowa. Powiedziano również, że metody selekcji pośredniej mają specjalne zastosowanie. Zatem wybór metody selekcji zależy od wielu diskutowanych tutaj czynników. Zdaniem Searlego [14] należy także uwzględnić wielkość wariancji oczekiwanego postępu genetycznego. Większą dokładność oszacowania wartości części addytywnej wariancji genetycznej, tederminowanej przez znane loci otrzymamy, gdy Nh^2 jest duże, a zatem cechy nisko odziedziczalne wymagają użycia w badaniach większej ilości materiału, szczególnie gdy liczba loci branych pod uwagę jest mała. Wydaje się, że istnieje optimum, przy którym omawiane metody opłaca się stosować, a uzyskana dokładność oceny oczekiwanego postępu genetycznego jest wystarczająca dla celów praktycznych.

Podsumowanie

Omówiono bogactwo polimorfizmu krwi i te aspekty tego zagadnienia, które mają szczególne znaczenie przy badaniu związku układów polimorficznych krwi z cechami produkcyjnymi i reprodukcyjnymi zwierząt. Przedyskutowano przydatność układów polimorficznych krwi w doskonaleniu zwierząt, a szczególnie w selekcji.

Informacja o znanych loci genetycznych (układach polimorficznych

krwi) może być przydatna przy powiększaniu efektywności selekcji masowej. Najbardziej przydatna jest selekcja wskaźnikowa oparta na danych o wydajności indywidualnej i na znanych loci genetycznych, wtedy gdy część addytywnej wariancji genetycznej, determinowana przez te loci jest większa od dziedziczalności danej cechy ilościowej. W przeciwnym przypadku najbardziej efektywna jest selekcja dwustopniowa, przeprowadzona najpierw w oparciu o znane loci genetyczne a potem o wydajność indywidualną.

Metody selekcji pośredniej, wykorzystujące informacje o wielkości efektu znanych loci na daną cechę ilościową, mogą być szczególnie przydatne w przypadku cech nie dających się mierzyć przyżyciowo, bądź przy testowaniu mieszańców z linii wsobnych. Ta uwaga odnosi się także do cech nisko odziedziczalnych. Przydatność praktyczna, omówionych w pracy metod selekcji, zależy w dużym stopniu od dokładności oszacowania części addytywnej wariancji genetycznej, determinowanej przez znane loci.

LITERATURA

1. Cockerham C. C.: *Genetics* 41, 138, 1956.
2. Falconer D. S.: *Introduction to quantitative genetics*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1960.
3. Jayakar S. D.: *Biometrics* 25, 451, 1970.
4. Jensen E. L., Smith C., Baker L. N., Cox D. F.: *J. Anim. Sci.* 27, 856, 1968.
5. Kabat Z., Duniec M.: *Biuletyn Informacyjny Instytutu Zootechniki* 4, 39, 1971.
6. Knothe A.: *Zesz. Probl. PNR* 104, 21, 1970.
7. Makaveev N.: *Geneticzen polimorfizm na serumnite proteiny pri selkstopandeite životni*. Sofia, 1970.
8. Mc Dermid E. M.: *Vox Sang.* 9, 249 1964.
9. Neimann-Sørensen A., Robertson A.: *Acta Agric. Scand.* 11, 163 1961.
10. Rasmusen B.: *Annals N.Y. Acad. Sci.*, Art. I, 306 1962.
11. Rendel J.: *Blood groups and other biochemical polymorphisms in farm animals, basic results and applications*. Wykład na Sympozjum Genetyki Zwierząt, Warszawa, 8—14. IX. 1969.
12. Robertson A.: *Proc. Xth Eur. Conf. Anim. Blood Grps Biochem. Polymorphisms*, Paris, 35, 1966.
13. Sandberg K.: *Proc. XIth Eur. Conf. Anim. Blood Grps Biochem Polymorphism*, Warsaw, 447, 1970.
14. Searle S. R.: *Biometrics* 21, 682, 1966.
15. Smith C.: *Anim. Prod.* 9, 349, 1967.
16. Soller M.: *Ist World Congress on Population Genetics Applied to Animal Breeding*, Madrid 1974.
17. Tomaszewska-Guszkiewicz K. 1976. Komunikat prywatny.
18. Żurkowski M. and Bouw J.: *Genetica Polonica* 7, 197, 1976.