

KIERUNKI BADAŃ W ZAKRESIE GENETYKI POPULACJI I ZASTOSOWANIE GENETYKI POPULACJI W PRAKTYCE

Aleksandra Knothe

Katedra Hodowli Ogólnej WSR w Krakowie

Poszczególne gałęzie nauk biologicznych przeżywają, podobnie jak organizmy żywe, różne fazy wzrostu i rozwoju. Początkowy okres formowania się każdej nowej dyscypliny wiedzy charakteryzuje mała liczba prac badawczych, mających jednak fundamentalne znaczenie. Po pewnym, dłuższym lub krótszym okresie następuje „Sturm und Drang Periode” — zainteresowanie nowo rozwijającą się dziedziną badań szybko wzrasta, wiele nowych problemów jest skutecznie rozwiązywanych, a liczba publikowanych prac powiększa się gwałtownie. W tym okresie pracownicy bezpośrednio związani z nową dyscypliną naukową są bardzo często przekonani, że dzięki niej uda się rozwiązać większość dotąd nierozwiązanych problemów, uważają ją więc za najważniejszą, ze wszystkich pokrewnych jej dziedzin wiedzy. Z czasem ukazujące się prace nie wnoszą nic specjalnie nowego, gdyż tematem ich jest drobne analizowanie problemów poprzednio już rozwiązanych; w wyniku tego zjawiska zainteresowanie daną gałęzią nauki stopniowo maleje, a rozpoczyna się natomiast okres przekazywania jej osiągnięć do praktyki.

W odniesieniu do genetyki populacji możemy już dziś powiedzieć, że wkroczyła ona w ostatnią fazę swego rozwoju, o czym świadczą następujące fakty:

1) genetyka populacji nie jest nauką młodą, gdyż powstała w osiem lat po powtórnym odkryciu praw Mendla, przyjmując za jej początek ogłoszenie prawa Hardy’ego-Weinberga;

2) wiele problemów, którymi zajmowała się genetyka populacji nie zostało przez nią skutecznie rozwiązanych, a równocześnie daje się zauważyć brak nowych koncepcji;

3) ostatnio zmieniły się dość radykalnie poglądy światłych genetyków populacji na uprawianą przez nich dziedzinę wiedzy, można się o tym przekonać, porównując wypowiedzi I. M. Lerner’a z dawniejszych jego książek — z poglądami wyrażonymi przez niego w książce opublikowanej w 1966 r. (Lerner i Donald, 12);

4) osiągnięcia genetyki populacji są coraz szerzej i skuteczniej stosowane w praktyce, przede wszystkim w hodowli zwierząt domowych.

Genetyka populacji stawia sobie za zadanie określenie zmian zachodzących w częstotliwości genów i genotypów w populacji pod wpływem selekcji, migracji, mutacji, genetycznego dryftu i różnych metod kojarzeń. Głównym narzędziem pracy twórców genetyki populacji były modele matematyczne, a więc papier i atrament, a nie organizmy żywe. Modele matematyczne nie odzwierciedlają jednak całokształtu skomplikowanych stosunków panujących w świecie organizmów żywych, dlatego konieczna okazała się konfrontacja teoretycznych rozważań z biologiczną rzeczywistością. Aby mogła ona być przeprowadzona trzeba było jednak opracować metody określania właściwości genetycznych populacji występujących w przyrodzie. Obecnie znanych jest kilka stosunkowo łatwych metod określania addytywnej zmienności genetycznej oraz korelacji genetycznych, występujących między cechami. Opracowane metody szacowania zmienności wywołanej nieaddytywnym działaniem genów są natomiast bardzo skomplikowane i wymagają przeprowadzania specjalnych prac- i czasochłonnych doświadczeń.

Parametry genetyczne populacji są szacowane zawsze z pewnym błędem, wynikającym z liczebności próby, na podstawie której się je oblicza. Celem jego zmniejszenia łączy się zwykle dane z kilku lub kilkunastu podgrup razem (np. stad), otrzymując w ten sposób zmienność genetyczną i korelacje genetyczne obarczone mniejszym błędem, ale nie odzwierciedlające dokładnie genetycznych właściwości każdej poszczególnej podgrupy. Metody szacowania addytywnej zmienności genetycznej nie zawsze umożliwiają jej precyzyjne oddzielenie od zmienności spowodowanej wpływami środowiska, a niektóre z nich nie oddzielają dokładnie zmienności addytywnej od zmienności wywołanej dominacją i epistazą. W związku z tym parametry genetyczne populacji są określane tylko z pewnym przybliżeniem, podczas gdy opracowane w ramach genetyki populacji modele matematyczne opierają się na bardzo ściśle sprecyzowanych założeniach. Dlatego można przypuszczać, że między zmianami przewidzianymi na podstawie teoretycznych rozważań, a zmianami zachodzącymi w populacji mogą istnieć pewne różnice.

Zdając sobie z tego sprawę, zaczęto prowadzić badania nad zgodnością teoretycznych rozważań z faktycznymi zmianami genetycznymi, zachodzącymi w populacji pod wpływem działania różnych czynników. Badania takie są prowadzone na całym świecie, w wielu ośrodkach, zarówno na zwierzętach domowych jak i laboratoryjnych, o czym świadczy m. in. fakt, że na zjeździe Amerykańskiego Towarzystwa Zootechnicznego, który odbył się w 1965 r. dwadzieścia procent spośród referowanych prac genetycznych stanowiły doświadczenia selekcyjne.

Na podstawie dostępnej nam literatury można powiedzieć, że na ogół wyniki selekcji, prowadzonej przez parę pokoleń są zgodne z przewi-

dzianymi na podstawie teoretycznych rozważań, jako przykład może służyć znana praca Dettmersa i współpr. (5) nad otrzymaniem miniaturowej świni laboratoryjnej.

Wśród naukowców budzą jednak szczególne zainteresowanie doświadczenia selekcyjne, których wyniki nie w zupełności są zgodne z przewidywaniami. Do tego rodzaju prac można by chyba zaliczyć doświadczenie Lerner'a i Dempster'a (11) nad zwiększeniem długości podudzia u kur. W wyniku ujemnego skorelowania badanej cechy z płodnością i żywotnością, autor po paru pokoleniach przestał otrzymywać postęp hodowlany w linii selekcyjonowanej na wydłużenie podudzia. Ciekawa jest również praca Daltona (4) nad przyrostami wagi żywej u myszy przy różnym poziomie żywienia. Przy skąnym żywieniu postęp hodowlany uzyskiwano tylko przez parę pokoleń. Brak postępu hodowlanego w dalszych pokoleniach był trudny do wytłumaczenia, ponieważ płodność i żywotność zwierząt utrzymywała się na niezmiennym poziomie.

Wyniki otrzymane przez Wallace'a (18) w pracy nad zwiększeniem płodności owiec rasy Kent oraz przez Turnera i współpr. (17), w pracy nad zwiększeniem plenności owiec rasy merynos, okazały się niezgodne z poglądami wyciągniętymi na podstawie dotychczasowych badań nad odziedziczalnością tej cechy. Zarówno Wallace jak i Turner i współpr. otrzymali już w pierwszych pokoleniach dość duży postęp hodowlany, co stoi w rażącej sprzeczności z niską odziedziczalnością tej cechy. Możliwe, że dokładniejsze poznanie biologicznej specyfiki poszczególnych gatunków zwierząt przyczyni się w przyszłości do wytłumaczenia niezrozumiałych dla nas obecnie niezgodności.

Doświadczenia selekcyjne wykonywane na zwierzętach domowych mają tę zasadniczą wadę, że prowadzone są bez powtórzeń. Fakt ten utrudnia ustalenie prawdopodobieństwa, z jakim należy oczekiwać otrzymania takiego samego wyniku przy prowadzeniu selekcji w ten sam sposób na innej próbie, należącej do tej samej populacji. Brak powtórzeń utrudnia również porównywanie między sobą różnych, stosowanych metod selekcji. Dlatego wielu badaczy nawołuje do prowadzenia doświadczeń selekcyjnych z powtórzeniami co pozwoliłoby na szersze uogólnianie wniosków, wyciąganych z tego rodzaju doświadczeń.

Hodowcy, a przede wszystkim osoby odpowiedzialne za politykę hodowlaną, powinny wiedzieć jakie zmiany genetyczne zachodzą w populacjach zwierząt domowych pod wpływem stosowania różnych metod pracy. Aby zmiany te móc obliczyć, trzeba umieć oddzielić zmiany zachodzące pod wpływem środowiska od zmian genetycznych. Dlatego w wielu ośrodkach badawczych: w Ameryce, Anglii, Holandii i innych zajęto się opracowaniem metod, pozwalających na oddzielenie tych dwóch rodzajów zmian od siebie. Jak dotąd najszersze zastosowanie znalazła metoda prowadzenia nieselekcyjonowanych grup kontrolnych, natomiast mniejsze znaczenie mają metody oparte na specjalnych schematach

kojarzeń, podane przez Dickersona (7) i Smitha (14). Nieselekcjonowane grupy kontrolne prowadzone są w Ameryce w różnych ośrodkach hodowli drobiu. W Anglii hodowcy świń, należący do zrzeszenia PIDA podjęli uchwałę utrzymywania nieselekcjonowanych stad, z których zwierzęta będą co parę lat wysyłane na stacje kontroli użytkowości. Porównując co pewien czas w tych samych warunkach środowiskowych wydajności zwierząt ze stad selekcjonowanych z ich rówieśnikami ze stad nieselekcjonowanych będzie można ustalić wielkość zmian genetycznych, które zaszły w badanej populacji świń pod wpływem stosowania doboru sztucznego. Prowadzenie nieselekcjonowanych grup kontrolnych może również znaleźć zastosowanie w badaniach nad zbliżaniem się populacji do granicy selekcyjnej. Nawet najlepszy system selekcji nie może dawać rezultatów przez nieograniczony przeciąg czasu; prędzej czy później zaczyna się zmniejszać otrzymywany postęp hodowlany, a w końcowym efekcie osiąga się w populacji granicę jej genetycznie uwarunkowanej wydajności. Ponieważ nie udało się opracować w ramach genetyki populacji metody pozwalającej na uchwycenie momentu zmniejszania się efektów selekcji, prowadzenie więc grup kontrolnych daje możliwość stwierdzenia tego zjawiska w stosunkowo łatwy sposób. Możliwe, że w przyszłości problem ten zostanie inaczej rozwiązany, na przykład za pomocą markierów biochemicznych.

Na podstawie długotrwałych doświadczeń selekcyjnych prowadzonych na zwierzętach laboratoryjnych możemy już dziś powiedzieć, że zjawisko osiągnięcia granicy selekcyjnej nie zawsze przebiega w jednaki sposób. Robertson i Reeve (13) selekcjonując populację *Drosophila* otrzymali granicę selekcyjną już w 20 pokoleniu. W dalszych pokoleniach selekcja prowadzona w przeciwnym kierunku dała jednak pozytywne rezultaty, co świadczyło o niewyczerpaniu addytywnej zmienności genetycznej w populacji. W doświadczeniu Falconera (10) nad wielkością miotów u myszy w linii „minusowej” osiągnięto granicę selekcyjną w wyniku działania genów letalnych, powodujących zamieranie płodów.

Badania nad stosowaniem skutecznej selekcji masowej po osiągnięciu granicy selekcyjnej poszły w kilku kierunkach, a mianowicie: wywoływania zmian genetycznych czynnikami mutagennymi, poddawaniu populacji stressowi celem ujawnienia ukrytej zmienności genetycznej, łączeniu ze sobą grup zwierząt selekcjonowanych w tym samym kierunku. Ten ostatni sposób ma chyba największe możliwości praktycznego zastosowania w hodowli; związany jest on jednak z zagadnieniem właściwej struktury pogłowia, wymaga bowiem jego podziału na odizolowane podgrupy, selekcjonowane w tym samym kierunku. Taka struktura pogłowia stoi jednak w pewnej sprzeczności z obliczeniami opartymi na genetyce populacji, wg których najszybszy postęp hodowlany uzyskuje się przez objęcie jednolitym planem selekcji jak największej liczby zwierząt, a więc całej rasy lub całego pogłowia jednego gatunku

(Skjervold, Langholz, 16). Przedstawione zagadnienia łączą się z wpływem efektywnej liczebności populacji na zmianę frekwencji genów oraz na wyniki selekcji.

Mała addytywna zmienność genetyczna w populacji, podlegającej przez długi okres naturalnej lub sztucznej selekcji, zmusza hodowców do wykorzystania zmienności dominacji lub epistazy. W hodowli zwierząt zjawisko heterozji nie znalazło tak szerokiego zastosowania jak w hodowli roślin, co łączy się z trudnościami technicznymi związanymi z testowaniem mieszańców otrzymanych przez krzyżowanie linii wsobnych. Znalezienie korelacji między właściwościami linii wsobnych, a właściwościami ich krzyżówek lub między krzyżówkami linii o niskim stopniu zimbredowania (na początku ich wytwarzania), a krzyżówkami tych samych linii po osiągnięciu przez nie większego stopnia zimbredowania, ułatwiałoby wykorzystywanie heterozji w praktyce hodowlanej. Zagadnieniu temu poświęcono wiele doświadczeń, m. in. Craiga i Chapmana (3), Eisena i współpr. (8). W niektórych doświadczeniach znaleziono pewną współzależność między właściwościami linii a ich krzyżówkami. Mogą również istnieć korelacje między właściwościami mieszańców z linii o niskim stopniu zimbredowania, a między właściwościami krzyżówek z tych samych linii po ich dalszym inbredowaniu w odniesieniu do pewnych cech, przy braku takich korelacji między innymi cechami u tych samych zwierząt.

Metoda dwukierunkowej selekcji zwrotnej została stworzona przez Comstocka i współpr. (2) celem racjonalniejszego wykorzystania zjawiska heterozji. Bell i współpr. (1) porównali tę metodę z innymi znanymi wcześniej. W przeprowadzonym przez nich doświadczeniu dwukierunkowa selekcja zwrotna nie zapewniła osiągnięcia maksymalnej heterozji, gdyż mieszańce dwóch linii wsobnych, wyprowadzonych z tej samej populacji, dały lepsze wyniki.

Zagadnienie, którym w sposób naukowy zajęto się dopiero w ramach genetyki populacji, stanowi sprawa interakcji między genotypem a środowiskiem. W występowaniu tego zjawiska nie można się jak dotąd doszukać żadnej prawidłowości. Wartym odnotowania jest fakt, że wyniki otrzymane przez Daltona (4) w doświadczeniach prowadzonych na myszach w identyczny sposób jak Falconera (9) niezupełnie się ze sobą pokrywają. Falconer wyciągnął na podstawie swoich doświadczeń wniosek, że selekcję na zwiększone przyrosty wagi żywej u myszy należy prowadzić raczej w niesprzyjających warunkach środowiskowych, wtedy wybiera się bowiem genotypy, które w sprzyjających warunkach środowiskowych dają największe przyrosty wagi żywej. Wyniki otrzymane przez Daltona nie potwierdzają wniosków wyciągniętych przez Falconera. Z dotychczasowych badań nad interakcją wynika dla praktyki wniosek, że licząc się z możliwością jej wystąpienia należy stwierdzić czy istnieje ona faktycznie, np. przy testowaniu rozplodników na sta-

cjach oceny wg potomstwa lub przy stałym zakupie materiału hodowlanego z innego kraju.

Istnienie korelacji między pojedynczymi genami, których dziedziczenie jest łatwe do prześledzenia a cechami ilościowymi pozwoliłoby na skuteczniejsze stosowanie selekcji w odniesieniu do cech nie ujawniających się u osobników męskich oraz cech, których nie można mierzyć przyżyciowo. Takie korelacje mogłyby być również wykorzystywane przy testowaniu mieszańców z linii wsobnych. Nie można się więc dziwić, że korelacje między grupami krwi, a gospodarczo ważnymi cechami ilościowymi zwierząt stały się przedmiotem licznych badań. Teoretycznej stronie tego zagadnienia została poświęcona praca Smitha (15). W swych rozważaniach uwzględniał on częstotliwość genu warunkującego cechę jakościową, odziedziczalność cechy ilościowej oraz korelacje istniejące między tymi dwoma rodzajami cech. Z teoretycznych wyliczeń Smitha wynika, że najlepsze wyniki dałaby selekcja prowadzona na podstawie indeksu selekcyjnego, który uwzględniałby zarówno wiadomości o cesze jakościowej jak i poziom cechy ilościowej. Istnienie korelacji między pewną cechą ilościową a większą liczbą cech jakościowych, których dziedziczenie jest łatwe do prześledzenia, zwiększyłoby prawdopodobieństwo skutecznego posługiwania się nimi przy selekcji. W odniesieniu do cechy ilościowej Smith zestawiał również wyniki dotychczasowych badań nad korelacjami między grupami krwi a cechami użytkowymi zwierząt. Z zestawienia tego wynika, że dotychczas nie został znaleziony *locus*, którym można by się z całym spokojem posługiwać przy poprawie cech ilościowych jakiegokolwiek gatunku zwierząt. Możliwe, że badania nad dziedziczeniem poszczególnych białek dadzą w przyszłości klucz do rozwiązania tego zagadnienia.

Genetyka populacji stworzyła w ciągu swego 60-letniego istnienia podstawy współczesnych teorii hodowlanych, których słuszności nikt nie może negować. Ich zastosowanie w praktycznej hodowli napotyka jednak na liczne trudności, na co składa się wiele mniej lub bardziej obiektywnych przyczyn. Współczesne teorie hodowlane wymagają od hodowców myślenia kategoriami przedsiębiorstwa a nie indywidualnego, małego warsztatu pracy. Równocześnie wymagają one ścisłej współpracy praktyków z naukowcami. Hodowca musi bowiem zbierać wiele danych w odniesieniu do hodowanych przez siebie zwierząt domowych. Naukowcy dane te powinni w mądry sposób wykorzystać aby dać odpowiednie wskazówki hodowcom w zakresie prowadzonego przez nich doskonalenia zwierząt. Wydaje się, że jedną z przyczyn stosunkowo powolnego przenikania wskazań genetyki populacji do praktyki hodowlanej jest brak odpowiednich naukowców, którzy nadawaliby się do współpracy z hodowcami. Naukowcy podejmujący się bowiem takiej współpracy muszą być bardzo dobrze obznajmieni nie tylko z genetyką, lecz również z chowem zwierząt, ekonomiką produkcji, teorią informacji i decyzji

oraz z psychologią. Poczynania naukowców muszą bowiem przynieść praktykom realne korzyści, w przeciwnym przypadku żaden hodowca nie zgodzi się stosować do ich wskazówek. Aby jednak praktycy mogli korzystać z wiedzy naukowców muszą mieć podstawowe wiadomości z genetyki populacji, genetyki stosowanej oraz ze współczesnych teorii hodowlanych.

STRESZCZENIE

W referacie podano przegląd teorii z zakresu genetyki populacji oraz wyniki badań, opartych na tych teoriach, a prowadzonych na populacjach organizmów żywych. Przedstawiono również wyniki doświadczeń selekcyjnych, prowadzonych na różnych gatunkach zwierząt domowych. Przedyskutowano wyniki badań nad możliwością prowadzenia selekcji w odniesieniu do cech ilościowych na podstawie znanych genów, których dziedziczenie jest łatwe do prześledzenia.

LITERATURA

1. Bell A. E., More M. H.: Proc. X Intern. Congr. Gen. Vol. II, 1958.
2. Comstock R. E., Robinson H. F., Harvey P. G.: Agron. Journ. 41, 1949, 360—367.
3. Craig J. V., Chapman A. B.: J. Anim. Sci., 12, 1953, 123—139.
4. Dalton D. C.: Anim. Prod. 9, 1967, 425—434.
5. Dettmers A. E., Rempel W. E., Comstock R. E.: J. Anim. Sci., 24, 1965, 216—220.
7. Dickerson G. E.: Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology. 20, 1955, 213—225.
8. Eisen E. J., Bohren B. B., McKean H. E., King S. C.: Brit. Poultry Sci., 8, 1967, 231—250.
9. Falconer D. S.: J. Genet. 51, 1953, 470—501.
10. Falconer D. S.: Amer. Naturalist, 86, 1952.
11. Lerner I. M., Dempster E. R.: Heredity 5, 1951, 75—94.
12. Lerner I. M., Donald H. P.: Modern Development in Animal Breeding Acad. Press. 1966.
13. Robertson F. W., Reeve E. C. R.: J. Genet. 50, 1952, 414—448.
14. Smith C.: Anim. Prod. Vol. 4, 1962, 239—242.
15. Smith C.: Anim. Prod. 9, 1967, 349—353.
16. Skjervold H., Langholz H. J.: Z. Tierzucht. Zuchtgsbiol. 80, 1964, 25—40.
17. Turner H. N., Hayman R. H., Triffit L. K., Prunster R. W.: Anim. Prod. 4, 1962, 165—176.
18. Wallace L. R.: N. Z. Agric. J. 97, 1958, 545—550.

Александра Кноте

НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИИ И ПРИМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИИ НА ПРАКТИКЕ

Резюме

В докладе заключено обзор теорий в области популяции и итоги исследований, основанных на этих теориях, а проводимых на популяциях живых организмов. Представлены также результаты селекционных опытов, проводи-

мых на различных домашних животных. Обсуждены результаты исследований над возможностью проведения селекции относительно количественных признаков на основе известных генов, наследование которых можно легко проследить.

Aleksandra Knothe

LINES OF DEVELOPMENT IN POPULATION GENETICS AND ITS PRACTICAL APPLICATION

Summary

The paper gives a survey of population genetics theories as well as the results of experiments based on them and conducted on populations of living organisms. Latest selection experiments concerning domestic animals have been presented. The author discusses also the possibility of applying selection in quantitative traits by utilizing information about genes which modus of inheritance is known and easy to follow.