

Dorota Fopp-Bayat
Mirosław Łuczyński
Małgorzata Jankun

Gospodarowanie stadami rozrodczymi naturalnych
i hodowlanych populacji ryb
– podstawy genetyki ilościowej



Publikację przygotowano w ramach projektu „Ichtiologiczna bioróżnorodność jezior – wypracowanie modelu rozwiązywania problemów na przykładzie zasobów naturalnych autochtonicznej sieci wędrownej w jeziorze Łebsko (sieci łebskiej)” (nr PL0468, akronim Fish-WILL,), działającego w ramach instrumentów finansowych: Mechanizmu Finansowego Europejskiego Obszaru Gospodarczego (EOG) oraz Norweskiego Mechanizmu Finansowego, obszaru priorytetowego „Promowanie zrównoważonego rozwoju poprzez lepsze wykorzystanie i zarządzanie zasobami”

Autorzy:

Dorota Fopp-Bayat¹,

Mirosław Łuczyński²,

Małgorzata Jankun¹

Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie

Wydział Ochrony Środowiska i Rybactwa

¹Katedra Ichtiologii

²Katedra Biotechnologii w Ochronie Środowiska

Recenzenci:

SPIS TREŚCI

Wprowadzenie	5
<i>Udomowienie a programy hodowlane.....</i>	<i>6</i>
Genetyczna i środowiskowa determinacja cech ilościowych	7
<i>Genotyp i środowisko jako składowe zmienności fenotypowej</i>	<i>10</i>
Genetyczne i środowiskowe składowe fenotypu osobnika	14
<i>Wartość genotypowa a wartość fenotypowa</i>	<i>14</i>
<i>Dostosowanie (przystosowanie)</i>	<i>20</i>
Składowe zmienności ilościowych cech fenotypowych w populacjach ryb	22
<i>Przykład obliczania parametrów zmienności ilościowej cechy fenotypowej.....</i>	<i>23</i>
<i>Genetyczny składnik zmienności ilościowej cechy fenotypowej populacji</i>	<i>27</i>
Wsobność.....	30
<i>definicja, podstawy genetyczne.....</i>	<i>30</i>
<i>Współczynnik wsobności.....</i>	<i>33</i>
<i>Zastosowania kojarzenia krewniczego</i>	<i>38</i>
<i>obliczanie zimbredowania.....</i>	<i>42</i>
Selekcja indywidualna (masowa).	49
<i>Odziedziczalność zrealizowana</i>	<i>52</i>
<i>Przykład obliczania postępu selekcyjnego</i>	<i>53</i>
Odziedziczalność.....	55
<i>Odziedziczalność h^2 jako wskaźnik prognostyczny.....</i>	<i>55</i>
<i>Odziedziczalność różnych grup cech fenotypowych.....</i>	<i>58</i>
<i>Odziedziczalność a warunki środowiskowe.....</i>	<i>60</i>
<i>Szacowanie odziedziczalności</i>	<i>61</i>
Selekcja „brak selekcji”	67
<i>Selekcja niezamierzona a udomowienie populacji ryb.....</i>	<i>71</i>
Selekcja kierunkowa	72

<i>Cel i plan programu hodowlanego</i>	72
<i>Zmienność doskonałej cechy fenotypowej</i>	74
<i>Intensywność selekcji</i>	76
<i>Selekcja tandemowa</i>	80
<i>Selekcja niezależnego odboru</i>	82
<i>Indeks selekcyjny</i>	86
Przykład obliczania indeksu selekcyjnego.....	87
Selekcja rodzinowa i wewnątrzrodzinowa	90
Hybrydyzacja	93
<i>Heterozja (wigor mieszańców)</i>	96
<i>Przykład szacowania heterozji</i>	96
<i>Przykłady zastosowań hybrydyzacji w programach hodowlanych</i>	98
Otrzymywanie nowych linii hodowlanych.....	98
<i>Planowanie programów hodowlanych wykorzystujących hybrydyzację</i>	99
<i>Rodzaje krzyżowań</i>	101
<i>Selekcja powrotna przemienne</i>	103

WPROWADZENIE

Zmienność genetyczna to cenny materiał, który jest przetwarzany przez przyrodę i hodowców. Utrata zmienności genetycznej jest nieodwracalna, najczęściej powoduje spadek produktywności stada i ujawnienie anomalii rozwojowych.

Mówiąc w tej książce o programach hodowlanych mamy na myśli zarówno zabiegi, których celem jest zmiana frekwencji alleli jak też zachowanie niezmienionej puli genetycznej. W obu przypadkach potrzebna jest dobra charakterystyka genetyczna stada oraz zrozumienie zasad genetyki populacyjnej¹. Należy też pamiętać, że dobór naturalny nie przestaje działać w ośrodku hodowlanym. Człowiek wpływa na pulę genetyczną ryb zarówno w sposób świadomy jak i nieświadomy. To co dzieje się z pulą genetyczną ryb (zarówno tych hodowlanych jak i tych ze środowiska naturalnego) jest wypadkową doboru naturalnego i działalności człowieka.

Genetyka wraz z całą gamą metod badawczych oferuje doskonale narzędzie do rozpoznawania bioróżnorodności zarówno międzygatunkowej jak i wewnątrzgatunkowej. Jest to niezmiernie ważne w zrozumieniu procesów zachodzących w puli genetycznej pod wpływem człowieka a co za tym idzie umożliwia planowanie i optymalizowanie zabiegów hodowlanych i ochronnych.

W następnych rozdziałach przedstawimy przykłady zastosowania wiedzy genetycznej w gospodarowaniu stadami ryb. O ile hodowcy ryby towarowej mogą korzystać z wieloletnich doświadczeń hodowców zwierząt gospodarskich (różne programy selekcyjne), o tyle ci, którzy pragną wspierać populacje dziko żyjące praktycznie nie znajdują żadnych wskazówek. Celem naszej książki jest przybliżenie problematyki genetyki ryb i zapoznanie osób związanych z szeroko pojętym gospodarowaniem populacjami ryb z podstawowymi zasadami pracy z pulą genetyczną.

¹ Więcej informacji na temat podstaw genetyki populacji ryb można znaleźć w książce „Rola genetyki populacyjnej w zachowaniu bioróżnorodności ryb” autorstwa Fopp, Łuczyński, Jankun 2011.

UDOMOWIENIE A PROGRAMY HODOWLANE

Udomowienie to proces naturalnej selekcji ryb na cechy, wpływające na przeżywalność i zdolność do rozrodu w środowisku kontrolowanym przez człowieka (czyli w warunkach „domowych”). Udomowienie zawsze występuje w stadach ryb przetrzymywanych w warunkach hodowlanych przez wiele pokoleń, ponieważ ryby ewoluują w sposób zwiększający ich przystosowanie do warunków panujących na farmie rybackiej. Może to być pożądane w odniesieniu do stad ryb utrzymywanych w celach produkcyjnych, jednak jest niemal zawsze szkodliwe w przypadku ryb przeznaczonych do zarybiania wód naturalnych.

Takie cechy jak tempo wzrostu, płodność, odporność na choroby, itp., nazywane są „cechami ilościowymi”, a w połączeniu z metodami ich ulepszania należą do obszaru „ilościowej genetyki ryb”. Można twierdzić, iż w żadnej populacji nie uda się znaleźć dwóch całkowicie identycznych ryb, gdyż każda cecha ilościowa jest wynikiem współdziałania genów organizmu i środowiska, w którym ryba wzrasta i przeżywa.

Hodowla ryb jest dziedziną bardzo młodą w porównaniu z hodowlą roślin uprawnych i zwierząt gospodarskich. Po udomowieniu danego gatunku następuje nieunikniona selekcja, w wyniku której zmienia się pula genetyczna hodowanego gatunku i wytwarzają się linie (stada, odmiany) zaadaptowane do życia w nowych warunkach środowiskowych. W procesie selekcji doskonalącej ekonomicznie ważne cechy wykorzystywany jest charakterystyczny dla ryb wysoki poziom zmienności wielu cech morfologicznych, fizjologicznych i biochemicznych. Znaczna część tej zmienności jest odziedziczalna, co stanowi gwarancję efektywności pracy hodowlanej.

W przypadku całkowicie udomowionego gatunku głównym celem selekcji jest zwiększenie produktywności istniejących i tworzonych linii hodowlanych. Wzrost produktywności można osiągnąć poprzez zwiększenie tempa wzrostu, przeżywalności oraz poprzez poprawienie wielu innych cech ilościowych.

Właściwie zorganizowana selekcja jest również konieczna w tych przypadkach, gdy celem programu jest podtrzymanie bogactwa zasobów ryb w wodach naturalnych. Jest to szczególnie ważne w przypadku ryb łososiowatych, rosnących w morzach i oceanach a odbywających rozród w wodach słodkich. Częściowa (a czasem całkowita) kontrola rozrodu takich ryb przez człowieka jest możliwa a często konieczna. Często jedynie nie-

które populacje danego gatunku dostarczają reproduktorów, co z kolei powoduje zmiany struktury genetycznej i może prowadzić do uszkodzenia puli genetycznej całego gatunku. Dlatego odpowiednie, starannie wyważone zasady selekcji są szczególnie ważne w przypadku pracy z anadromicznymi rybami łososiowatymi jak również rybami siejowatymi.

Zasady genetyki i selekcji są także istotne w przypadku tych gatunków ryb, których rozród nie jest kontrolowany przez człowieka — genetyka odgrywa istotną rolę w planowaniu wielkości połowów, zabezpieczaniu się przed szkodliwymi skutkami wynikającymi z selektywności narzędzi połowu (wyławianie najlepszych ryb z danej populacji) oraz przetowienia.

Nowoczesna praca selekcyjna musi mieć solidne podstawy genetyczne. Ichtiolodzy dysponują szerokim wachlarzem metod selekcji, których umiejętne stosowanie umożliwia osiągnięcie zamierzonych celów gospodarczych. Kolejne części książki stanowią przegląd metod selekcji oraz referują niektóre osiągnięcia hodowli w procesie poprawiania ilościowych cech ryb.

GENETYCZNA I ŚRODOWISKOWA DETERMINACJA CECH ILOŚCIOWYCH

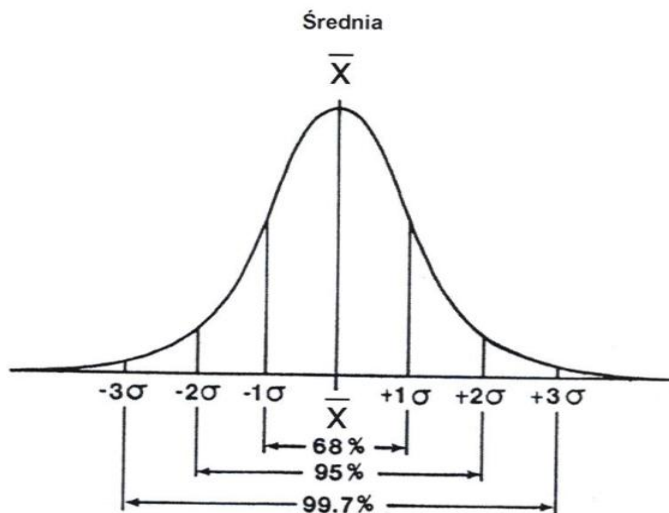
(Tave 1986, Kapuscinski i Jacobson 1987, Łuczyński i Rösch, 1993)

Cechy ilościowe wyrażają się liczebnością albo wymiarem. Cechy wyrażane jako liczebność, takie jak liczba promieni płetwy grzbietowej, liczba łusek w linii nabocznej czy liczba wyrostków filtracyjnych ryby, to *cechy merystyczne* (policzalne). Cechy ilościowe wyrażane jako wymiar, takie jak masa czy długość ciała, to *cechy biometryczne* (mieralne). Większość istotnych cech ilościowych to cechy biometryczne.

Genetyczna kontrola cech ilościowych różni się od genetycznej kontroli cech jakościowych co najmniej pod czterema względami: 1) pojedyncza cecha ilościowa jest kontrolowana przez liczne geny, 2) warunki środowiskowe wywierają znaczny wpływ na fenotyp ilościowy, 3) efekt działania pojedynczego genu jest zwykle niewielki i 4) pojedyncze geny mogą wpływać na więcej niż jedną cechę fenotypową

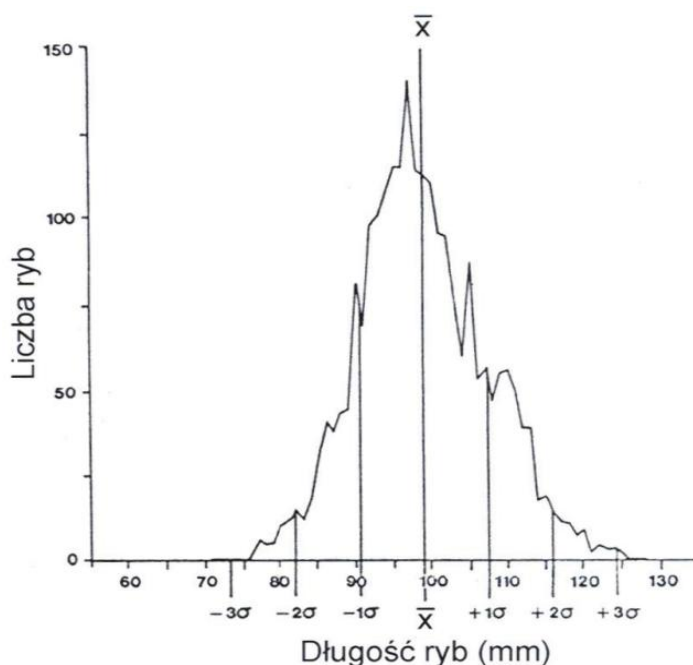
(plejotropia). Liczba genów kodujących daną cechę ilościową jest tak wielka, że nie jest możliwe rozpatrywanie indywidualnych efektów tych genów.

Fenotypy ilościowe obserwowane w populacji ryb opisywane są jako wielkości średnie danej cechy dla populacji oraz jako rozkład wartości danej cechy u poszczególnych osobników (wariancja, odchylenie standardowe, współczynnik wariancji) wokół wartości średniej.



Rysunek 1. Teoretyczny rozkład normalny (krzywa o kształcie dzwonu). Sześćdziesiąt osiem procent osobników danej populacji zawartych jest w przedziale $\pm 1\sigma$ (\pm jednego odchylenia standardowego) wokół wartości średniej x , 95 % populacji jest w przedziale $\pm 2\sigma$, a 99,7 % populacji w przedziale $\pm 3\sigma$ wokół średniej (Tave 1986, zmienione przez autorów).

W populacji frekwencja wartości cech fenotypowych zwykle układa się zgodnie z rozkładem normalnym. Teoretyczny rozkład normalny pokazano na Rysunku 1, a rzeczywisty rozkład frekwencji fenotypu ilościowego na Rysunku 2.



Rysunek 2. Rozkład częstotliwości (frekwencji) długości ciała 3-miesięcznych tilapii (*Tilapia nilotica*). Rozkład ściśle przypomina krzywą rozkładu normalnego (Tave 1986, zmienione przez autorów).

Z genetycznego punktu widzenia fenotypy ilościowe stanowią złożony problem. Inaczej niż fenotypy jakościowe, które mogą być determinowane przez pojedyncze geny, fenotypy ilościowe mogą być kontrolowane przez wiele genów, na przykład przez 20, 50 czy 100 (może nawet więcej niż 1000). Liczba genów kontrolująca dany fenotyp pozostaje nieznana, podobnie jak nieznane są mechanizmy genetycznego kontrolowania fenotypów ilościowych. Tymczasem to właśnie fenotypowe cechy ilościowe są najważniejsze dla hodowców i producentów ryb towarowych. Ponieważ cechy fenotypowe (mówiąc krótko: fenotypy) nie mogą być analizowane na podstawie prostych mechanizmów genetyki mendlowskiej, natykamy się na zasadniczą trudność w dążeniu do zbudowania populacji, która z pokolenia na pokolenie wiernie przekazywałaby dany fenotyp ilościowy.

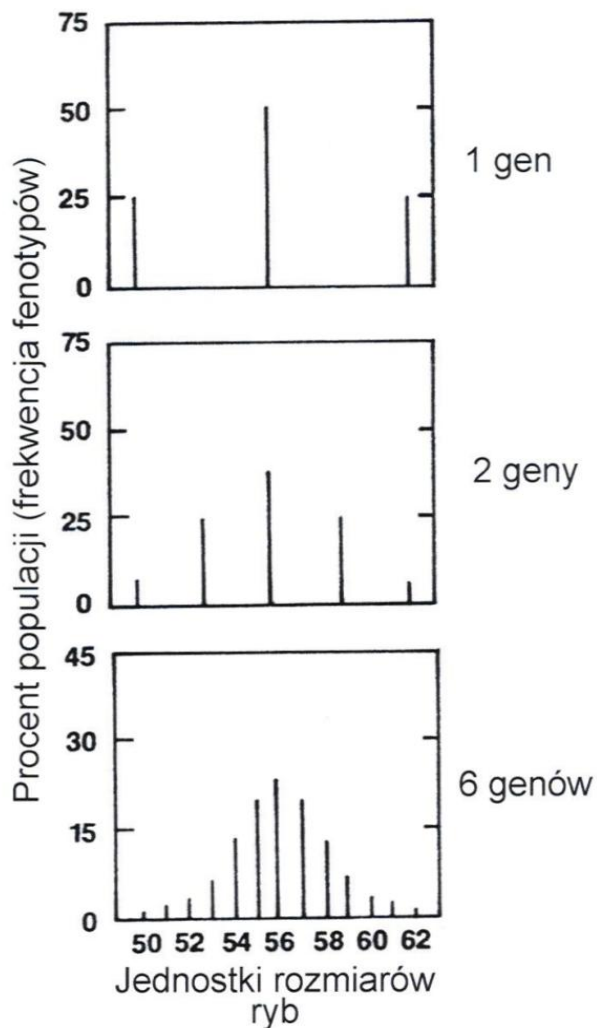
GENOTYP I ŚRODOWISKO JAKO SKŁADOWE ZMIENNOŚCI FENOTYPOWEJ

Każdy gen, który uczestniczy w determinacji fenotypu ilościowego, wykazuje tak zwaną nieciągłą (skokową) zmienność — po prostu każda gameta ma tylko jeden allel danego genu, na przykład albo A_1 albo A_2 , czyli „z gamety na gametę” gen zmienia się skokowo (nieciągle). Natomiast fenotypy ilościowe wykazują zmienność ciągłą, to znaczy iż organizmy populacji układają się w plejadę fenotypów o zmienności normalnej, nie można ich natomiast podzielić na dwie (lub więcej) odrębnych kategorii, takich jak fenotypy związane z A_1 i A_2 .

Jedną z przyczyn ciągłej zmienności fenotypów ilościowych jest to, iż są one determinowane przez liczne, współdziałające ze sobą geny. Każdy gen z osobna podlega wprawdzie segregacji mendlowskiej (dwa allele każdego locus rozdzielają się po jednym do różnych gamet), ale allele poszczególnych loci rozdzielają się do różnych gamet losowo (niezależnie od siebie), co w rezultacie powoduje iż poszczególne gamety mają rozmaity „potencjał genetyczny”.

By zilustrować ten proces posłużmy się przykładem. Jeśli cecha fenotypowa założmy długość 3-letniej ryby, byłaby determinowana przez jeden gen A , w którym segregowałyby dwa allele: A_1 oraz A_2 , wówczas homozygota A_1A_1 miałaby fenotyp (długość) 50 (cm), homozygota A_2A_2 miałaby fenotyp (długość) 62 (cm), a heterozygota A_1A_2 miałaby fenotyp (długość) pośredni równy 56 (cm) (Rysunek 3, przykład „1 gen”). Wszystkie ryby F_1 powstałe ze skrzyżowania pary rodzicielskiej (P) $A_1A_1 \times A_2A_2$ byłyby heterozygotami A_1A_2 (fenotyp 56 cm).

		Gamety - plemniki samca A_2A_2	
		A_2	A_2
Gamety – ikra samicy A_1A_1	A_1	A_1A_2	A_1A_2
	A_1	A_1A_2	A_1A_2



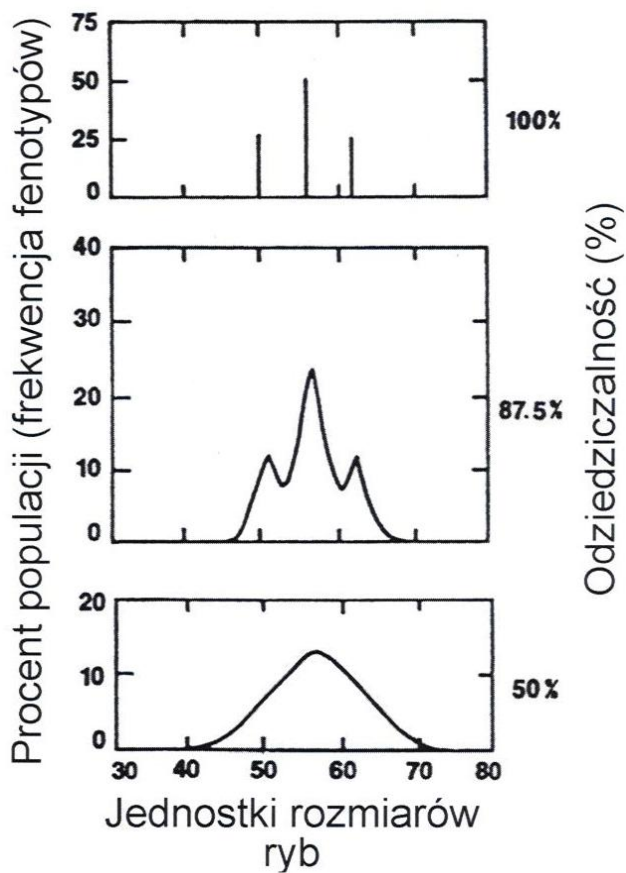
Rysunek 3. Teoretyczne rozkłady fenotypów w pokoleniu F_2 . Założenia: 1) odziedziczalność=1,0; 2) 12-jednostkowa różnica między fenotypami F_1 kodowana jest przez różną liczbę genów [1, 2, 6 genów]; 3) geny nie są sprzężone (Tave 1986, zmienione przez autorów).

Następne pokolenie, F_2 , powstałe ze skrzyżowania heterozygot F_1 : $A_1A_2 \times A_1A_2$ składałoby się z osobników A_1A_1 , A_1A_2 oraz A_2A_2 o frekwencjach: $1A_1A_1 : 2A_1A_2 : 1A_2A_2$, czyli wśród pokolenia F_2 byłyby trzy grupy ryb o fenotypach 50, 56 oraz 62, których frekwencje wynosiłyby

1(50) : 2(56) : 1(62), tak właśnie jak na Rysunku 3, przykład „1 gen”. W miarę jak dana cecha byłaby determinowana przez coraz większą liczbę genów (2 geny, 6 genów, 100 genów) zygoty coraz subtelniej różniłyby się genetycznie, co uwidacznia się w populacji jako zmienność fenotypowa o rozkładzie normalnym (Rysunek 3).

		Gamety - plemniki samca A_1A_2	
		A_1	A_2
Gamety – ikra samicy A_1A_2	A_1	A_1A_1	A_1A_2
	A_2	A_1A_2	A_2A_2

Jednocześnie wszystkie fenotypy ilościowe są w tak znacznym stopniu kontrolowane przez warunki środowiskowe, iż środowisko należy uznać za istotny (jeden z głównych) czynnik determinujący ostateczną wartość cechy fenotypowej. Oznacza to, że nawet ryby o identycznych genotypach różnią się między sobą fenotypowo, gdyż na przykład wykluły się w różnych terminach, wzrastały w różnych temperaturach, miały nieco inny pokarm, pozycję w strukturze socjalnej stada, itp. Gdyby założyć, iż dana cecha jest całkowicie determinowana genetycznie a czynniki środowiskowe nie mają żadnego wpływu na fenotyp, wówczas ryby o genotypach A_1A_1 , A_1A_2 oraz A_2A_2 podzieliłyby się na odpowiednie kategorie fenotypowe: 50, 56 i 62, jak na Rysunku 4 w przykładzie „odziedziczalność 100 %”. W miarę jak w naszym modelu odziedziczalność obniża się do wartości bliższych rzeczywistości, czyli w miarę wzrostu wpływu środowiska na wartość fenotypów, układają się one w populacji zgodnie z ciągłym rozkładem normalnym (Rysunek 4, „odziedziczalność 50 %”). Tak więc kombinacja oddziaływania środowiska i jednoczesnej segregacji alleli licznych genów objawiają się jako ciągła zmienność cech fenotypowych o frekwencjach zgodnych ze spodziewanymi dla rozkładu normalnego.



Rysunek 4. Teoretyczne rozkłady fenotypów w pokoleniu F_2 . Założenia: 1) fenotyp jest kontrolowany przez pojedynczy gen; 2) różnica między fenotypami rodziców = 12 jednostek; 3) wpływ środowiska zawiera się między 0 % (odziedziczalność = 100 %) a 50 % (odziedziczalność = 50 %) (Tave 1986, zmienione przez autorów).

GENETYCZNE I ŚRODOWISKOWE SKŁADOWE FENOTYPU OSOBNIKA

(Kapuscinski i Jacobson 1987)

WARTOŚĆ GENOTYPOWA A WARTOŚĆ FENOTYPOWA

Rozważając mechanizmy leżące u podstaw kształtowania się fenotypu osobnika zacznijmy od przypomnienia, iż o fenotypie ryby (kształcie, rozmiarach, właściwościach fizjologicznych itp.) oczywiście w znacznej mierze decydują geny osobnika. Zwykle nie jest możliwe określenie genotypu czy genotypów, kodujących daną cechę ilościową. Genotypy i fenotypy dla danych cech ilościowych są ze sobą powiązane w tak luźny sposób, iż genetycy wyróżniają *wartość genotypową* i *wartość fenotypową* osobnika.

Wartość fenotypowa osobnika określana jest poprzez dokonanie odpowiednich pomiarów. Wartość genotypowa osobnika to średnia wartość fenotypowa osobników o tym samym genotypie. Obliczenie średniej wartości danej cechy fenotypowej (czy średnich wartości danych cech fenotypowych) dla wielkiej liczby osobników o tym samym genotypie umożliwi określenie wpływów, jakie na fenotyp wywiera środowisko oraz zmienność genetyczna. Natomiast wartość genotypowa to oszacowanie przeciętnej wartości fenotypowej związanej z danym genotypem.

Sumując, wartość fenotypowa osobnika wobec danej cechy ilościowej określana jest przez geny, środowisko, oraz przez interakcję między genami i środowiskiem. Względna ważność tych czynników jest różna dla rozmaitych cech. Całkowita wartość fenotypowa osobnika może być przedstawiona jako suma wpływów, jakie podczas rozwoju i kształtowania się fenotypu osobnika wywarł jego genotyp, środowisko, oraz interakcja genotyp-środowisko (często słusznie, bo „bezkierunkowo”, zaznaczana jako genotyp X środowisko):

$$P = G + E + (G \times E),$$

gdzie P to wartość fenotypowa, G to wartość genotypowa, E to wpływ środowiska, a (G X E) to interakcja genotyp-środowisko. Termin „interakcja (G X E)” oznacza, iż to samo środowisko może wywierać różny wpływ na rozmaite genotypy, a jednocześnie ten sam genotyp może ulegać ekspresji w różny sposób w rozmaitych warunkach środowiskowych.

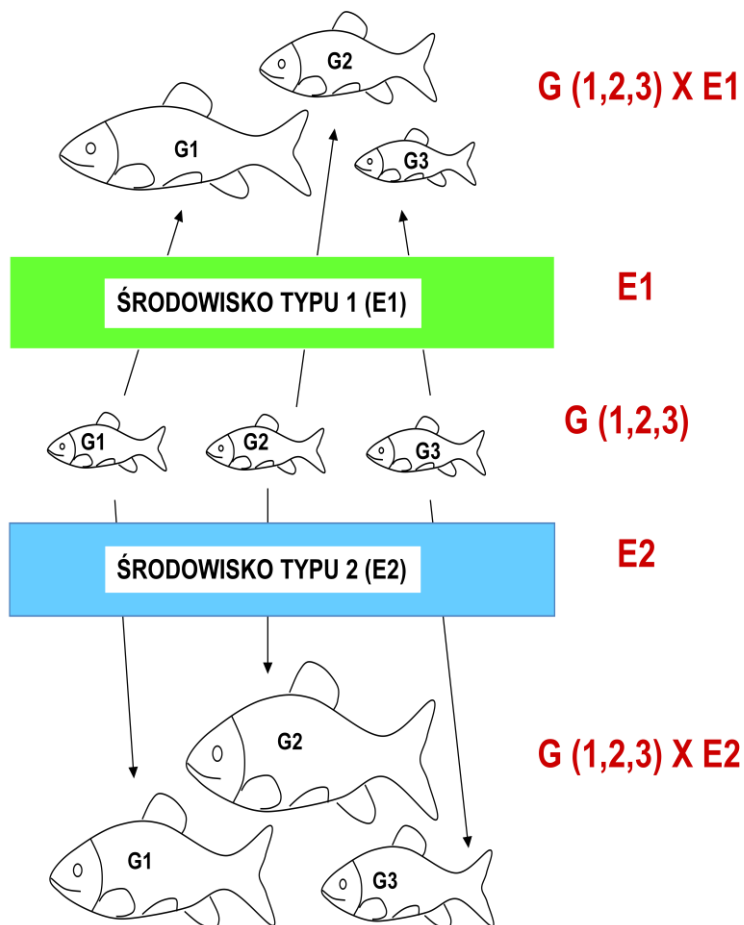
Wzajemne związki między fenotypem osobnika a jego genotypem i środowiskiem, w którym osobnik rozwijał się i wzrastał, przedstawiono schematycznie na Rysunku 5. Wyobraźmy sobie, iż rozważamy trzy osobniki należące do jakiegoś gatunku. Niech to będą trzy przypadkowo wybrane osobniki spośród grupy rodzeństwa. Chociaż na początku obserwacji osobniki te mają bardzo podobny fenotyp, to jednak rozumiemy iż mają one nieco różne genotypy, tu zaznaczone jako G1, G2 i G3 [G (1,2,3)]. Wiadomo, iż wzrost i rozwój ryb (jako organizmów zmiennocieplnych) podlegają bardzo silnym wpływom środowiskowym. Jeśli więc w naszym przykładzie narybek rozwija się w wodzie o temperaturze wprawdzie sprzyjającej ale niższej niż optymalna, a przy tym ryby żywione byłyby wystarczająco ale nie obficie [środowisko typu 1 (E1)], to w takich warunkach otrzyma się ryby o nieco mniejszej przeciętnej masie osobniczej (ryby u góry Rysunku 5) niż w przypadku ryb obficie żywionych [środowisko 2 (E2)] i przetrzymywanych w wodzie o temperaturze optymalnej (ryby u dołu Rysunku 5).

Tak więc generalny wpływ warunków środowiskowych (E, od ang. *environment*, środowisko) na fenotyp wychowywanych ryb objawił się w taki sposób, iż przeciętna masa ryb [czyli fenotypy G(1,2,3) x E2] chowanych w korzystniejszych warunkach (E2) była wyższa niż ryb chowanych w skromniejszych warunkach środowiskowych E1 [fenotypy G(1,2,3) X E1] [na Rysunku 5 ryby o fenotypach G(1,2,3) X E2 mają bardziej krępe ciało]. Na to wszystko nakłada się kolejne zjawisko: otóż ryby o niektórych genotypach (tutaj G1) radzą sobie lepiej w warunkach „skromniejszych”, a ryby o innych genotypach (tutaj G2) rosną lepiej w warunkach znakomitych. W rezultacie wśród stada chowanego w środowisku E1 największa jest ryba o genotypie G1, a jej fenotyp P można opisać jako sumę wpływów genów G, środowiska E oraz interakcji między genami a środowiskiem E X G:

$$P = G1 + E1 + (G1 \times E1)$$

WARTOŚĆ FENOTYPOWA

$$P = G (1,2,3) + E1 + [G (1,2,3) X E1]$$



$$P = G (1,2,3) + E2 + [G (1,2,3) X E2]$$

Rysunek 5. Schemat wzajemnych związków pomiędzy fenotypem osobnika, jego genotypem oraz właściwościami środowiska, w którym osobnik rozwijał się i wzrastał (szczegółowy opis w tekście).

Odpowiednio, w środowisku o znakomitych parametrach najlepiej rośla ryba o genotypie G2, a jej fenotyp to:

$$P = G2 + E2 + (G2 \times E2)$$

Wracając do rozważań podstawowych, trzeba z kolei stwierdzić iż wartość genotypowa (G) zawiera rozmaite składniki: tak zwane *addytywne* (A) i *nieaddytywne*. Z kolei składniki nieaddytywne to składniki dominacyjne (D) i epistatyczne (I). Czyli całkowita wartość genotypowa G to:

$$G = A + D + I$$

a w konsekwencji ogólna formuła wartości fenotypowej osobnika przybiera postać:

$$P = A + D + I + E + (G \times E)$$

Efekt składnika addytywnego polega na skumulowanym wkładzie alleli wszystkich loci determinujących daną cechę ilościową. Efekt składnika nieaddytywnego wynika z interakcji pomiędzy loci. Efekty addytywne poszczególnych alleli są ważne, ponieważ składają się one na wartość hodowlaną osobnika i są przekazywane jego potomstwu w przewidywalny sposób. *Wartość hodowlana* osobnika jest oszacowywana jako przeciętna wartość fenotypowa jego potomstwa. Nie można natomiast określić efektów składnika addytywnego danego allelu poprzez zbadanie pojedynczego osobnika, gdyż efekty te są zasłonięte przez inne czynniki, które mają swój wkład w determinację danego fenotypu.

Nieaddytywne składniki efektów genetycznych to efekty dominacyjne (oraz ewentualne efekty naddominacyjne) a także efekty epistatyczne. Efekty dominacyjne nie są przekazywane potomstwu przez rodziców, gdyż diploidalne genotypy rodziców są demontowane („rozrywane”) w trakcie wytwarzania haploidalnych gamet. Jedynie niewielka część rodzicielskich efektów epistatycznych może zostać przekazana przez rodziców ich potomstwu i wykorzystana w programie selekcyjnym. Uważa się, iż efekty epistatyczne mają małe znaczenie dla selekcji. Ujawnianie się efektów

nieaddytywnych u potomstwa zależy tylko od diploidalnego genotypu potomstwa oraz od warunków środowiskowych; efektów tych nie można przewidzieć na podstawie nieaddytywnych cech fenotypowych rodziców.

Naddominacja (inaczej: wigor heterozygot) występuje wówczas, gdy wartość fenotypowa heterozygot jest większa niż wartość fenotypowa homozygot.

Dla zilustrowania omówionych wyżej pojęć posłużmy się Rysunkiem 6. Załóżmy, że dana cecha fenotypowa determinowana jest przez cztery geny (loci genetyczne): K , B , C oraz F . Genetyczny składnik addytywny (A) rozważanego osobnika to suma (addytywny = sumaryczny) wszystkich alleli (kopii genów) obecnych we wszystkich loci, osobnika i kodujących daną cechę, a więc:

$$A = K_1 + K_1 + B + b + C_1 + C_2 + f + f.$$

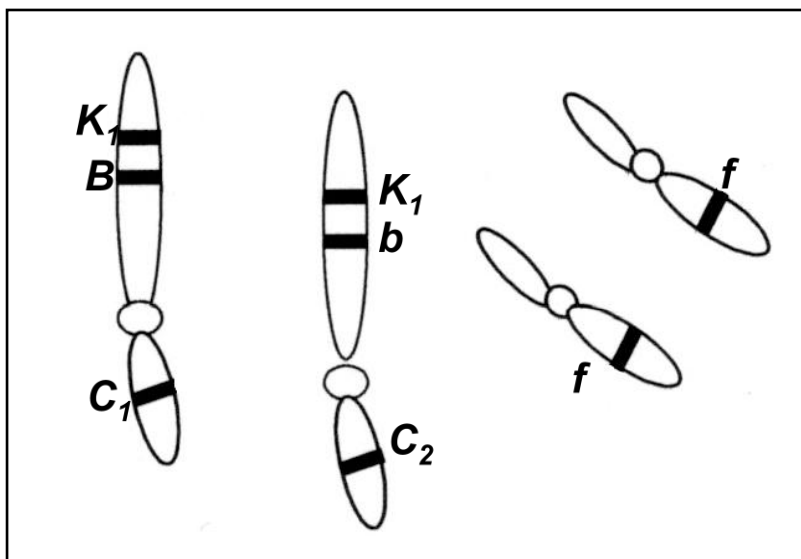
Genetyczny składnik dominacyjny to ta część wpływów genotypu osobnika na jego fenotyp, która zależy od interakcji alleli w poszczególnych loci, czyli od oddziaływania na siebie nawzajem alleli każdego genu. Oczywiście dla fenotypu osobnika nie jest obojętne, czy w locus są dwa identyczne allele jak w locus K , czy jeden allel jest dominujący a drugi recesywny (jak w locus B), czy są dwa różne allele kodominujące jak w locus C , czy też dwa identyczne allele recesywne ff . Można to wyrazić matematycznie w taki sposób, który podkreśli różnice fenotypowe powstające w rezultacie rozmaitych „wartości” genetycznego składnika dominacyjnego D na przykład w locus B :

$$D \rightarrow BB \neq Bb \neq bb$$

Wreszcie składnik epistatyczny E wynika z interakcji pomiędzy rozmaitymi loci genomu, czyli fenotyp osobnika zależy także od tego, jakie są allele w loci związanych ze sobą wzajemnym oddziaływaniem epistatycznym. Jeśli na przykład jakaś cecha fenotypowa jest w pewnym zakresie determinowana także przez epistatyczne oddziaływanie (interakcję) pomiędzy loci B oraz F , wówczas można by to wyrazić jako:

$$E \rightarrow BBff \neq Bbff \neq bbff \neq BBFF \neq BBFf \neq \dots$$

WARTOŚĆ GENOTYPOWA



A - składnik addytywny

$$A = K_1 + K_1 + B + b + C_1 + C_2 + \dots$$

Składniki nieaddytywne:

D - dominacyjny

$$D \Rightarrow BB \neq Bb \neq bb \neq \dots$$

E - epistatyczny

$$E \Rightarrow BBff \neq Bbff \neq bbff \neq \dots$$

Rysunek 6. Addytywne i nieaddytywne składniki wartości genotypowej osobnika (szczegółowy opis w tekście).

Trzeba tu dodać, że tylko addytywny składnik zmienności genetycznej jest w znacznym stopniu przekazywany w przewidywalny sposób potomstwu przez rodziców. Metodami odpowiednich programów hodowlanych (selekcji), można więc powodować przekazywanie tej części osobniczej zmienności fenotypowej (to znaczy część determinowaną przez genetyczny składnik addytywny) z pokolenia rodziców na pokolenie potomstwa. Zmienność genetyczna typu dominacyjnego, wynikająca z interakcji między parami alleli w poszczególnych loci genetycznych, jest niszczone („rozrywana”) podczas każdej mejozy, gdy poszczególne allele każdej pary trafiają do osobnych gamet. Tę część zmienności fenotypowej, wynikającą ze zmienności genetycznej typu dominacyjnego, można w programach hodowlanych eksploatować głównie poprzez krzyżowanie międzyliniowe (krzyżowanie ze sobą reproduktorów, należących do różnych linii hodowlanych). Najmniej wiemy o genach, które warunkują zmienność genetyczną typu epistatycznego; właściwie nie wiemy ani które geny pozostają w związkach epistatycznych determinujących określone cechy ilościowe, ani ile tych genów jest. Dlatego trudno mówić o konkretnych możliwościach eksploatowania składnika zmienności genetycznej typu epistatycznego w programach hodowlanych. Tymczasem musi wystarczyć „genetykom ilościowym” dowiedziona świadomość istnienia takiego genetycznego składnika osobniczej zmienności fenotypowej.

DOSTOSOWANIE (PRZYSTOSOWANIE)

Dostosowanie to miara sukcesu rozrodczego osobników danej populacji. [termin „dostosowanie” używany jest przez wielu autorów w odmiennym i węższym sensie niż termin „przystosowanie”. Nie widząc konieczności takiego rozróżniania, w tym opracowaniu używam obu terminów zamiennie.] Dostosowanie jest cechą ilościową, będącą efektem działania wielu genów oraz warunków środowiskowych, wpływających na osobnika podczas całego jego życia. **Cechy związane z przystosowaniem** to te, które wywierają istotny wpływ na sukces rozrodczy, na przykład przeżywalność, tempo wzrostu, rozmiary osobnika w czasie osiągnięcia dojrzałości płciowej, odporność na choroby, itp. Środowisko może wywierać bardzo istotny wpływ na przystosowanie. Przykładami czynników środowiskowych,

wpływających na dostosowanie dzikożyjących populacji ryb są zmienność dostępności odpowiedniego pokarmu, interakcje drapieżnik-ofiara, połowy ryb, itp. Również dostosowanie populacji hodowlanej pozostaje pod wpływem czynników środowiskowych, takich jak na przykład jakość wody, przebiegi temperatur, itp.

Dostosowanie osobnicze ryby można wyrażać jako liczebność jej potomstwa, które przeżywa do czasu przystąpienia do rozrodu. Osobniki danej populacji różnią się poziomem przystosowania wskutek różnic w ich żywotności, płodności, i innych cech.

Dostosowanie populacji jest określone dostosowaniem wszystkich organizmów danej populacji. Najczęściej stosowaną miarą przystosowania populacji jest średnia wartość przystosowań, obliczona dla wszystkich osobników populacji. Dostosowanie populacji jest zwykle wyrażane jako względna miara. W celu porównania żywotności dwóch populacji można porównywać rozkłady przystosowań, występujące w porównywanych populacjach. Przystosowanie populacji pozostaje pod wpływem warunków środowiskowych, tak więc przystosowanie populacji hodowlanej lub stada dzikożyjącego może się zmieniać w nowym środowisku (albo w wyniku zmiany metod połowu, itp.).

Depresja inbredowa to spadek dostosowania w wyniku krzyżowania wsobnego (krewniaczege, inbreedingu). Utrata części przystosowania następuje w wyniku spadku heterozygotyczności (wraz z redukcją naddominacji) oraz wskutek utrwalenia szkodliwych alleli. Allele szkodliwe (subletalne) wywierają negatywny wpływ na przystosowanie; allel jest utrwalony wtedy, gdy wszystkie osobniki populacji są homozygotyczne wobec tego allelu.

Najwyższe dostosowanie jest często obserwowane w populacjach o wysokim poziomie heterozygotyczności. Wysoka wartość dostosowania, wynikająca z heterozygotyczności, to tak zwana **heterozja** albo **wigor mieszańców**, będąca rezultatem efektu naddominacji w wielu loci. Wigor mieszańców przejawia się tym, iż hybrydowe potomstwo ma wyższą wartość jakiejś cechy ilościowej (na przykład tempa wzrostu) niż wartość obserwowana w obu liniach rodzicielskich.

SKŁADOWE ZMIENNOŚCI ILOŚCIOWYCH CECH FENOTYPOWYCH W POPULACJACH RYB

(Tave 1986)

Poszczególne ryby należące do jednego stada różnią się między sobą fenotypowo nawet wtedy, gdy stanowią grupę rodzeństwa—składowe tej zmienności osobniczej zostały omówione w poprzednim rozdziale. Tutaj podobne rozważania przeprowadzimy, dążąc do zrozumienia składowych zmienności fenotypowej obserwowanej w całym stadzie ryb, a więc w grupie składającej się z wielu osobników.

Ponieważ cechy fenotypowe charakteryzują się zmiennością ciągłą, jedynym sposobem badania tych cech jest analiza ich zmienności (analiza wariancji cech fenotypowych) występującej w populacji. To z kolei wymaga wyróżnienia składników zmienności cech fenotypowych. Dopiero gdy tego się dokona, można zrozumieć genetyczne podłoże zmienności danej cechy oraz sposoby jej wykorzystania w programach hodowlanych.

Jak wiemy, zmienność (oznaczana V od ang. *variance*) fenotypowa (V_P) (P od ang. *phenotype*) obserwowanej cechy ilościowej to suma zmienności genetycznej (V_G) (G od ang. *genetic*), zmienności środowiskowej (V_E) (E od ang. *environment*) oraz interakcji, zachodzących między zmiennością genetyczną i środowiskową ($V_{G \times E}$):

$$V_P = V_G + V_E + V_{G \times E}$$

Opis danej cechy ilościowej dla całej populacji uzyskuje się dzięki pomiarom danej cechy, które wykonuje się dla wszystkich ryb populacji albo dla reprezentatywnej próby osobników. Rozkład fenotypów w populacji można opisać jako wartość średnią oraz wariancję wartości danej cechy.

PRZYKŁAD OBLICZANIA PARAMETRÓW ZMIENNOŚCI ILOŚCIOWEJ CECHY
FENOTYPOWEJ

(Tave 1986)

Fenotyp ilościowy opisuje jego średnia, wariancja, odchylenie standardowe, współczynnik wariacji oraz zakres. Wielkości te wyrażają liczbowo: średnią wartość fenotypową danej cechy populacji, zmienność która istnieje w populacji, rozrzut fenotypów indywidualnych w stosunku do wartości średniej dla populacji, oraz różnicę pomiędzy wartościami skrajnymi. Należy obliczyć wszystkie te wielkości jeśli fenotyp ilościowy mamy prawidłowo opisać i wykorzystać w programie hodowlanym.

Przypomnijmy znaczenie powyższych parametrów oraz sposób ich obliczania. Załóżmy iż hodowca złowił w stawie losową próbę dziesięciu ryb w celu oszacowania ich długości (by zrobić to należycie powinien złowić próbę od 30 do 60 ryb, zależnie od wariacji cechy w próbie, ale tak duża próba niepotrzebnie skomplikowałaby ten przykład). Hodowca zmierzył z dokładnością do najbliższego centymetra długość całkowitą (l.t.) złowionych ryb:

12, 12, 13, 14, 14, 16, 16, 17, 17, 19

Średnia długość ryb w pobranej próbie to średnia arytmetyczna wyników wszystkich pomiarów. Otrzymuje się ją dodając wartości obserwowane (X) a następnie dzieląc sumę przez liczbę obserwacji (N):

$$\bar{X} = \frac{\sum X}{N}$$

gdzie \bar{X} to średnia, $\sum X$ to suma wszystkich pomiarów (\sum to symbol dodawania), a N to liczba pomiarów (liczba zmierzonych ryb). W tym przykładzie:

$$\sum X = 150 \text{ cm}, \quad N = 10, \quad \bar{X} = 150 \text{ cm} : 10 = 15 \text{ cm}$$

Zakres wartości to różnica między skrajnymi obserwowanymi wartościami, czyli:

$$\text{zakres} = \text{najwyższa wartość} - \text{najniższa wartość} = 19 - 12 = 7 \text{ cm}$$

Zakres nie dostarcza informacji o rozkładzie wartości danej cechy w populacji. Tymczasem badając populację trzeba uzyskać miarę zmienności fenotypowej. Rozkład fenotypów opiera się na średniej i na zmienności cechy. Zmienność cechy jest opisana jako wariancja i odchylenie standardowe. Ilościowe wyrażenie zmienności jest ważne, gdyż jest ona „surowcem” nad którym pracuje hodowca ryb i pomaga określić „wartości” czy „progi odboru” w programach selekcyjnych.

Wariancja (s^2) to przeciętne odchylenie od średniej podniesione do kwadratu, a odchylenie standardowe (s) to pierwiastek kwadratowy z wariancji. Symbole s^2 oraz s stosowane są gdy wariancja i odchylenie standardowe dotyczą badanej próby, gdyż są one oszacowaniami wariancji (σ^2) i odchylenia standardowego (σ) cechy w całej populacji (to znaczy, że gdybyśmy zmierzili wszystkie osobniki danej populacji, wówczas moglibyśmy użyć symboli σ^2 oraz σ).

Wariancję (s^2) czyli przeciętne odchylenie od średniej podniesione do kwadratu można oszacować według następującego wzoru:

$$s^2 = \frac{\sum X^2}{N - 1}$$

gdzie s^2 to wariancja, N to liczba pomiarów, a x to odchylenie każdej wartości pomiaru od średniej (czyli $X - \bar{X}$),

Wartości odchyień od średniej są podnoszone do kwadratu z dwóch powodów:

- (1) gdyby nie były podnoszone do kwadratu wówczas suma odchyień zawsze wynosiłaby zero,
- (2) podniesienie do kwadratu uwypukla pomiary skrajne, a to z kolei poma-

ga w rozróżnianiu rozkładów wartości ściśle lokujących się wokół średniej od tych, które są szeroko rozrzucone wokół średniej. W tym przykładzie wartości odchyłeń są podane poniżej.

Obliczanie odchyłeń od wartości średniej.

X	x (czyli $X - \bar{X}$),)	x^2
12	$(12 - 15) = -3$	9
12	$(12 - 15) = -3$	9
13	$(13 - 15) = -2$	4
14	$(14 - 15) = -1$	1
14	$(14 - 15) = -1$	1
16	$(16 - 15) = 1$	1
16	$(16 - 15) = 1$	1
17	$(17 - 15) = 2$	4
17	$(17 - 15) = 2$	4
19	$(19 - 15) = 4$	16
$\Sigma x = 0^b$		$\Sigma x^2 = 50$

- jak obliczyliśmy wcześniej, średnia w tym przykładzie wynosi 15,
- Σx musi wynosić zero; jeśli wartość sumy jest inna, w obliczeniu jest błąd.

Wariancję oblicza się następująco:

$$s^2 = \frac{50}{10 - 1} = 5,6$$

W tym przykładzie odchylenie standardowe to:

$$\sqrt{5,6} = 2,4$$

Wskaźnik ten, stosowany w połączeniu z wartością średnią danej cechy (\bar{X}), najlepiej opisuje badaną populację. Warto tu przypomnieć, iż jeśli rozkład zmienności danej cechy fenotypowej jest normalny, wówczas:

w przedziale $X \pm \sigma$ znajduje się **68 % osobników populacji**,

w przedziale $X \pm 2\sigma$ znajduje się **95 % osobników populacji**,

w przedziale $X \pm 3\sigma$ znajduje się **99,7 % osobników populacji**,

Odchylenie standardowe można znormalizować tak, że można je porównywać z odchyleniami obliczonymi dla innych populacji, albo z odchyleniami obliczonymi dla ryb w innym wieku, czy też z obliczonymi dla innych cech fenotypowych. Takie względne odchylenie standardowe oblicza się, dzieląc odchylenie standardowe przez średnią i mnożąc uzyskaną wartość przez 100. Jest to tak zwany współczynnik wariacji (CV):

$$CV = [(s) : \bar{X}] 100 = [(2,4) : 15] 100 = 16 \%$$

Wiadomo, iż wymienione w tym przykładzie parametry zmienności fenotypowej cechy ilościowej w populacji można obliczyć stosując inne wzory. Nie przytaczam tych przykładów z dwóch powodów: po pierwsze nie ułatwiłoby to zrozumienia najważniejszego, czyli znaczenia wyliczanych parametrów, a po drugie i tak zazwyczaj technicznie obliczenia te wykonuje się korzystając z odpowiednich kalkulatorów lub programów komputerowych.

GENETYCZNY SKŁADNIK ZMIENNOŚCI ILOŚCIOWEJ CECHY FENOTYPOWEJ POPULACJI

Najciekawszym składnikiem jest zmienność genetyczna, gdyż w każdym programie hodowlanym staramy się ją eksploatować, czyli inaczej mówiąc zmieniać pulę genetyczną populacji w taki sposób, by zwiększyć produktywność hodowanego stada oraz zyski przedsiębiorstwa. Żeby jednak móc pracować nad V_G , trzeba umieć wyróżnić jej składowe. Otóż całkowita zmienność genetyczna to suma zmienności genetycznej addytywnej (V_A), zmienności genetycznej dominacyjnej (V_D) oraz zmienności genetycznej epistatycznej (V_I):

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

Składniki V_G nie odnoszą się bezpośrednio do addytywnego, dominacyjnego i epistatycznego współdziałania genów, które znamy głównie z działu genetyki jakościowej. To niefortunne nadużycie terminologiczne jest historyczną konsekwencją procesu formułowania nomenklatury genetycznej. W genetyce ilościowej genetyczna zmienność addytywna (V_A), dominacyjna (V_D) i epistatyczna (V_I) oznaczają rodzaje genetycznych składników zmienności fenotypowej, a nie sposób działania poszczególnych genów.

Różnice pomiędzy V_A , V_D oraz V_I , wiedza o tym jak są odziedziczone, oraz znajomość ich proporcjonalnego znaczenia, należą do najważniejszych elementów wiedzy, na której buduje się programy hodowlane. Każdy z tych składników jest inny i każdy dziedziczy się w inny sposób, wskutek czego hodowlana eksploatacja każdego genetycznego składnika zmienności cech ilościowych wymaga zastosowania specyficznego programu hodowlanego.

Zmienność genetyczna dominacyjna to zmienność, wynikająca z interakcji alleli w poszczególnych loci genowych. Ponieważ pary alleli każdego locus są rozdzielane podczas mejozy, V_D nie jest przekazywana przez rodziców ich potomstwu, lecz jest tworzona od nowa w każdym pokoleniu. Fakt, iż jakieś właściwości genetyczne organizmów nie mogą być dziedziczone, zwykle dezorientuje czytelnika. Jednak wy tłumaczenie jest

stosunkowo proste: allele zaangażowane w tworzenie V_D oczywiście są przekazywane przez rodziców ich potomstwu. Jednak V_D to zmienność cechy ilościowej determinowana przez interakcje pomiędzy allelami w danym locus. A jako że pary alleli nie są przekazywane potomstwu (każdy rodzic przekazuje każdemu potomkowi 1 allel każdego genu), nie jest też możliwe dziedziczenie interakcji między parami alleli.

Epistatyczna zmienność genetyczna to zmienność wywołwana przez interakcje pomiędzy allelami dwóch lub większej liczby loci. Niezależna segregacja genów oraz alleli podczas mejozy „niszczy” większość V_I , tak że w zasadzie nie jest ona przekazywana przez rodziców ich potomstwu. W rezultacie w każdym kolejnym pokoleniu V_I jest wytwarzana na nowo (pewna część V_I jest dziedziczona, jednak potomstwo otrzymuje jedynie niewielką i przypadkową „próbkę” rodzicielskiego V_I).

Zmienność genetyczna addytywna jest składnikiem, który wynika z sumarycznego (addytywnego) działania genów. Zmienność genetyczna addytywna to suma wpływów wszystkich alleli we wszystkich loci genowych, które bierze się pod uwagę niezależnie od siebie. Oznacza to, iż genetyczna zmienność addytywna jest sumą wpływów każdego allelu, biorącego udział w wytwarzaniu danej cechy fenotypowej. Addytywna zmienność genetyczna nie zależy od szczególnych interakcji pomiędzy allelami ani od szczególnej kombinacji alleli. Ponieważ V_A nie zależy od interakcji pomiędzy allelami, nie jest ona niszczone podczas mejozy. W rezultacie, efekty addytywne są w przewidywalny sposób przekazywane przez rodziców ich potomstwu.

Cały powyższy tok myślenia ma znaczenie tylko w kontekście jego wykorzystania w takim manipulowaniu pulą genetyczną populacji hodowlanych ryb, by zwiększyć jej produktywność. Ilościowa ocena znaczenia V_A , V_D oraz V_I narzuca typ programu hodowlanego, który można zastosować w celu wykorzystania genetycznych składników zmienności fenotypu do zwiększenia produktywności stada. Kiedy już decydujemy się na pracę nad poprawą fenotypów ilościowych, musimy wiedzieć jaki jest zakres zmienności cechy fenotypowej (V_P) oraz jakie proporcjonalnie udziały w jej tworzeniu mają V_A , V_D oraz V_I . Dopiero wtedy można dokonać wyboru typu programu hodowlanego z nadzieją na osiągnięcie sukcesu.

Większość hodowców zakłada iż $V_I \sim 0$. Nie jest to ściśle, ale jest to praktycznie usprawiedliwione założenie. Powody są dwa. Po pierwsze,

trudno jest oszacować („zmierzyć”) V_I , gdyż potrzebny tu program hodowlany jest bardzo skomplikowany i w rezultacie podjęto zaledwie nieliczne próby ilościowego wyrażenia V_I . Po drugie, nie sposób maksymalizować wpływ kombinacji alleli gdy się po prostu nie wie, jakie kombinacje alleli są potrzebne. Próby maksymalizacji efektów interakcji pomiędzy tuzinami genów, nie wiedząc jakie dokładnie kombinacje chcemy otrzymać, są niesłychanie trudne. Często mawia się, że usiłowanie eksploatacji V_I przypomina budowanie „zamku” z suchego piasku. Można zbudować taki zamek tylko do pewnej wysokości, gdyż brakuje czynnika zlepiającego ziarenka piasku. Tak więc można eksploatować V_I do pewnego stopnia, ale wysiłki szybko osiągają maksymalny pułap powodzenia („plateau”) i dalszy postęp staje się niemożliwy.

Ponieważ trudno jest wykorzystać sensownie V_I , istotnymi dla hodowców genetycznymi składnikami fenotypu ilościowego są V_D i V_A . Są to diametralnie różne genetyczne składniki zmienności cechy fenotypowej: V_D nie może być dziedziczone, podczas gdy V_A jest odziedziczane; V_D jest tworzone od nowa w każdym pokoleniu, podczas gdy V_A nie jest niszczone podczas mejozy; V_D zależy od interakcji alleli, podczas gdy V_A wynika z sumy działania zaangażowanych alleli. W rezultacie, te dwie formy zmienności genetycznej wymagają stosowania różnych programów hodowlanych, jeśli chcemy skorzystać z tkwiących w nich możliwościach zwiększania produktywności stada: V_A jest eksploatowane metodami selekcji, natomiast V_D jest eksploatowane poprzez hybrydyzację (Tave 1986).

WSOBNOŚĆ

DEFINICJA, PODSTAWY GENETYCZNE.

Wsobność (*ang.* inbreeding) (synonimowo także: krzyżowanie wsobne, kojarzenie krewniacze, kojarzenie w pokrewieństwie, hodowla krewniacza, inbredowanie) jest wynikiem kojarzenia między krewnymi, a krańcowym przypadkiem wsobności jest samozapłodnienie u hermafrodytów. Celowe krzyżowanie osobników spokrewnionych jest jednym z kilku najważniejszych programów hodowlanych, mających wielki wpływ na podnoszenie produktywności roślin uprawnych i zwierząt gospodarskich.

Inbredowanie jest jednym z tych pojęć, które nieomal każdy zna ze słyszenia ale niewiele osób rozumie, jakie są założenia wsobności, jej przebieg i konsekwencje. Zazwyczaj intuicyjne pojmowanie kojarzenia krewniaczego ogranicza się do uznawania go za przyczynę wszelkich osobniczych deformacji i wad behawioralnych, podczas gdy w rzeczywistości inbredowanie nie miało zazwyczaj nic wspólnego z powstaniem tych przypadków. Większość osób po prostu słyszała o kojarzeniu krewniaczym jako o małżeństwie niemoralnym i zabronionym przez prawo.

Jeszcze 200 lat temu istniały systemy etyczne i prawne, zabraniające krzyżowania wsobnego zwierząt gospodarskich. Jednak hodowcy szybko zorientowali się, że inbredowanie jest jedną z najbardziej efektywnych technik krzyżowania. Gdyby nie programy hodowlane oparte na wsobności, wydajność dzisiejszej produkcji roślinnej i zwierzęcej uległaby drastycznemu, skokowemu obniżeniu.

Definicja: inbredowanie to po prostu krzyżowanie osobników ze sobą spokrewnionych. Taka definicja nie narzuca (ani nie wspomina) niczego o żywotności uzyskanego potomstwa, o jego tempie wzrostu czy produktywności. W hodowli roślin i zwierząt krzyżowanie krewniacze nie jest więc ani dobre ani złe. Jak każdy program hodowlany może jedynie być stosowane albo w sposób rozsądny albo w sposób niemądry (Tave 1986).

Podstawy genetyczne: jedynym genetycznym skutkiem krzyżowania krewniaczego jest wzrost homozygotyczności pokolenia potomnego w sto-

sunku do pokolenia rodzicielskiego. Osobniki ze sobą spokrewnione zawierają wśród swych genów pewną liczbę identycznych alleli, które są identyczne dlatego iż zostały przez te osobniki odziedziczone po wspólnym przodku (lub po wspólnych przodkach). Gdy kojarzy się osobniki ze sobą spokrewnione, w niektórych loci genetycznych ich potomstwa „spotykają się” pary alleli, które są identyczne, gdyż zostały odziedziczone po wspólnym przodku (lub wspólnych przodkach). Wskutek tego powstaje potomstwo homozygotyczne wobec takich alleli (w jednym lub więcej loci), a więc jest to już potomstwo zinbredowane.

Oczywiście skrzyżowanie dwóch osobników ze sobą nie spokrewnionych również może spowodować powstanie potomstwa homozygotycznego w jednym lub więcej loci. Powstaje tu pytanie: jak odróżnić homozygotyczność spowodowaną wsobnością od homozygotyczności wytworzonej wskutek skrzyżowania osobników ze sobą nie spokrewnionych (bez udziału inbredowania). Otóż nie można rozróżnić tych dwóch przypadków homozygotyczności, gdyż genetycznie są one nierozróżnialne. Są takie same. Jedyną różnicą jest to, że zinbredowane osobniki są homozygotyczne dlatego że w danych loci mają allele identyczne wskutek ich odziedziczenia po wspólnym przodku (lub wspólnych przodkach), podczas gdy nie zinbredowane osobniki są w danych loci homozygotyczne, ponieważ mają w nich pary alleli które przypadkiem są takie same. Nie ma więc żadnej chemicznej ani fizycznej możliwości rozróżnienia pomiędzy homozygotami zinbredowanymi i nie zinbredowanymi; jedynym sposobem na to jest poznanie dróg, którymi allele te zostały odziedziczone przez dany organizm.

Jeśli więc pomiędzy homozygotycznością osobników zinbredowanych i niezinbredowanych nie ma różnic, to czemu mielibyśmy starać się odróżnić od siebie te dwie sytuacje? Otóż spokrewnione ze sobą dwa osobniki są oczywiście genetycznie bardziej do siebie podobne niż osobniki nie spokrewnione. Para reproduktorów spokrewnionych ze sobą ma więcej wspólnych (identycznych) alleli niż reproduktory nie spokrewnione. W rezultacie krzyżowania krewniaczego uzyskamy więc przeciętnie bardziej homozygotyczne potomstwo niż w wyniku krzyżowania reproduktorów nie spokrewnionych. Kojarzenie krewniacze zazwyczaj zwiększa więc homozygotyczność potomstwa w stosunku do tej, która powstałaby wśród potomstwa uzyskanego w wyniku kojarzenia osobników ze sobą nie spokrewnionych.

Pokolenie	Frekwencja genotypów			Frekwencja alleli	
	$f(AA)$	$f(Aa)$	$f(aa)$	$f(A)$	$f(a)$
P_1	0,25	0,5	0,25	0,5	0,5
F_1	0,375	0,25	0,375	0,5	0,5
A F_2	0,4375	0,125	0,4375	0,5	0,5
F_3	0,46875	0,0625	0,46875	0,5	0,5
F_4	0,48437	0,03125	0,48437	0,5	0,5
F_5	0,49218	0,015625	0,49218	0,5	0,5
...
F_9	0,49951	0,000976	0,49951	0,5	0,5
F_∞	0,5	0,0	0,5	0,5	0,5

**Schemat krzyżowania dwóch diploidalnych ryb
heterozygotycznych w locus A**

Bsamica Aa X samiec Aa

		plemniki	
		A	a
komórki jajowe	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

Rysunek 7. Wpływ krzyżowania wsobnego hipotetycznej populacji diploidalnych ryb na frekwencję alleli oraz genotypów występujących w danym locus.

- A. W każdym pokoleniu tego modelowego krzyżowania zestawiane były następujące pary reproduktorów: samice AA krzyżowano z samcami AA ($AA \times AA$); sami-

ce Aa z samcami Aa ; oraz $aa \times aa$. Zwróćmy uwagę na to, jak szybko kosztem frekwencji heterozygot [$f(Aa)$] zwiększają się frekwencje obu rodzajów homozygot [$f(AA)$ oraz $f(aa)$], natomiast zupełnie nie zmieniają się frekwencje obu alleli w populacji: $f(A)$ oraz $f(a)$. Krzyżowanie wsobne nie powoduje więc utraty alleli z inbredowanej populacji, a jedynie zmienia ich uporządkowanie: z układów heterozygotycznych (tutaj Aa) w układy homozygotyczne (AA oraz aa).

- B. Szachownica genetyczna wyjaśniająca mechanizm powstawania w krzyżowaniu wsobnym homozygot kosztem heterozygot. Zgodnie z prawami Mendla, w wyniku skrzyżowania dwóch osobników heterozygotycznych (Aa) uzyskujemy stado potomstwa, w którym tylko połowa osobników to heterozygoty (Aa), podczas gdy druga połowa osobników to homozygoty: AA (jedna czwarta) albo aa (jedna czwarta potomstwa) (Według Tave 1986, zmienione przez autorów).

I to właśnie jest jedyny skutek krzyżowania wsobnego. Inbredowanie nie zmienia częstości występowania poszczególnych alleli w puli genowej stada, co zawsze obserwuje się podczas realizacji programów selekcji. Ponieważ jednak inbredowanie zwiększa homozygotyczność stada, zmienia ono frekwencje występowania genotypów w populacji: kosztem zmniejszającej się liczby heterozygot zwiększa się frekwencja homozygot. Zjawisko to ilustruje to Rysunek 7.

WSPÓŁCZYNNIK WSOBNOŚCI

(Hartl 1980)

Wsobność (krzyżowanie krewniacze, inbreeding) to krzyżowanie się ze sobą organizmów spokrewnionych. Inbreeding ma wpływ na wszystkie loci genetyczne powstających w ten sposób organizmów. Ten wpływ wyraża się zazwyczaj jako tak zwany **współczynnik (wskaznik) wsobności** (*ang. inbreeding coefficient*). Aby zdefiniować współczynnik wsobności, wyobraźmy sobie dwa allele w którymś z loci zinbredowanego osobnika. Takie dwa allele mogą być identyczne dzięki ich wspólnemu pochodzeniu, to znaczy wskutek tego, iż powstały w akcie replikacji pojedynczego allelu w populacji przodków organizmu. Jeśli obydwa allele danego locus są identyczne dzięki ich wspólnemu pochodzeniu, to posiadający je osobnik jest autozygotyczny w danym locus (Rysunek 8). Z drugiej strony dwa identyczne allele w danym locus mogą nie być replikami wyjściowego allelu

przodka, a wtedy takie allele są wprawdzie identyczne ale nie dzięki ich wspólnemu pochodzeniu, a posiadający je osobnik jest allozygotyczny w takim locus.

Współczynnik zinbredowania, oznaczany symbolem F , to prawdopodobieństwo tego, iż dwa allele w danym locus genetycznym są identyczne dzięki ich wspólnemu pochodzeniu. Współczynnik zinbredowania to wskaźnik względny; wyraża on ilościowo autozygotyczność rozważanej populacji w stosunku do populacji jej przodków. Arbitralnie zakładamy, iż wszystkie allele w populacji przodków są unikalne (niepowtarzalne), czyli nie są identyczne wskutek ich wspólnego pochodzenia. Współczynnik zinbredowania osobnika rozważanej populacji jest więc prawdopodobieństwem tego, że u przodka danego osobnika podczas wytwarzania gamet nastąpiła replikacja pojedynczego allelu i powstały w danym locus dwa identyczne allele. Populacja przodków osobnika wcale nie musi być odległa w czasie; w rzeczywistości za populację przodków, co do której zakłada się iż była niezinbredowana ($F = 0$), uważa się populację sprzed kilku pokoleń w stosunku do populacji rozważanej, a F wyraża zinbredowanie, które nastąpiło podczas tych właśnie kilku pokoleń.

Ponieważ czas kilku pokoleń jest stosunkowo krótki, możemy zaniedbać (skrajnie małą) możliwość wystąpienia mutacji. Stosownie do tego, osobniki autozygotyczne muszą być w danym locus homozygotyczne, podczas gdy osobniki allozygotyczne mogą być homozygotyczne lub heterozygotyczne. Tak więc przedstawione na Rysunku 8 osobniki posiadające dwa identyczne allele (A lub a) mogą być homozygotami dlatego że dwa allele są identyczne dzięki wspólnemu pochodzeniu (homozygoty autozygotyczne) albo dlatego, iż dwa allele są identyczne choć nie mają wspólnego pochodzenia (homozygoty allozygotyczne). Z drugiej strony osobniki heterozygotyczne muszą być allozygotyczne (oczywiście wykluczamy mutacje). Te stwierdzenia mają fundamentalne znaczenie dla zrozumienia skutków zinbredowania.

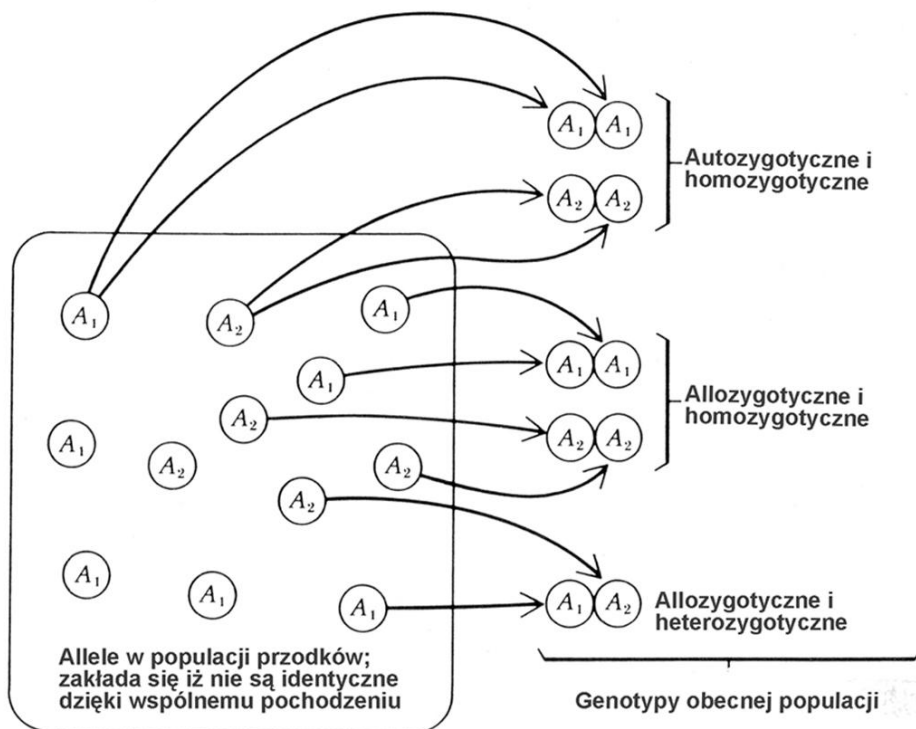
Chociaż współczynnik zinbredowania (F) to prawdopodobieństwo tego, że dwa allele w danym locus osobnika są identyczne dzięki ich wspólnemu pochodzeniu, to rozumowanie takie możemy rozszerzyć na allele, które niekoniecznie muszą należeć do jednego osobnika.

Można by na przykład zdefiniować nieco inny „współczynnik zinbredowania” jako prawdopodobieństwo tego, że **jakiegokolwiek** losowo wybrane

dwa allele w populacji (niekoniecznie należące do tego samego osobnika) są identyczne dzięki wspólnemu pochodzeniu. Takie rozumowanie dotyczące serii kolejnych pokoleń populacji przydaje się gdy chcemy wyciągać wnioski na przykład co do zależności genetycznych pomiędzy populacjami. Jednak w kontekście niniejszych rozważań wystarczy definicja omówiona powyżej: współczynnik zimbredowania F to prawdopodobieństwo tego, że dwa allele w locus genetycznym osobnika są identyczne dzięki ich wspólnemu pochodzeniu.

W przypadku gatunków, których normalną strategią rozrodu jest unikanie krzyżowań krewniaczych (gatunki o systemie kojarzenie krzyżowego), skutki zimbredowania są generalnie niekorzystne. Szkodliwe konsekwencje inbrodu, zwane **depresją wsobną**, są tym poważniejsze im większy jest stopień zimbredowania. Główną bezpośrednią przyczyną depresji wsobnej jest zwiększona homozygotyczność wobec rzadkich recesywnych alleli szkodliwych. Takie allele normalnie występują w populacjach wszystkich gatunków, lecz ich istnienie jest ukryte wskutek ujawniania się prawidłowych (czyli nie wywołujących schorzeń i wad rozwojowych) alleli dominujących. Dominujące allele prawidłowe (nie zmutowane) znajdują się wówczas w loci genetycznych obok (czyli w stanie heterozygotycznym) szkodliwych alleli recesywnych. Allele dominujące uniemożliwiają ujawnianie się szkodliwych alleli recesywnych, dzięki czemu organizm posiadający allel szkodliwy jest wprawdzie nosicielem tego allelu, ale nie doświadcza z tego powodu niekorzystnych skutków rozwojowych czy fizjologicznych.

Krzyżowanie krewniacze bardzo zwiększa prawdopodobieństwo tego, iż obie gamety tworzące zygotę będą zawierały allele identyczne dzięki ich wspólnemu pochodzeniu, gdyż obydwaj kojarzący się osobniki mają wspólne geny odziedziczone po wspólnych rodzicach. Niektóre z par alleli identycznych dzięki ich wspólnemu pochodzeniu będą parami szkodliwych alleli recesywnych, a te ujawnią się (ulegną ekspresji) gdyż nie występują wtedy „maskujące” ich istnienie poprawne allele dominujące. Kumulowanie się wad rozwojowych powodowanych przez nagromadzające się pary identycznych szkodliwych alleli recesywnych jest główną i najpowszechniejszą przyczyną depresji wsobnej.



Rysunek 8. Osobnik autozygotyczny to taki, którego dwa identyczne allele (A_1A_1 albo A_2A_2) rozważanego locus (A) są identyczne dlatego, że powstały w rezultacie replikacji DNA pojedynczego allelu (A_1 albo A_2) osobnika populacji przodków. Takie allele osobnika autozygotycznego nazywa się allelami identycznymi wskutek ich wspólnego pochodzenia. Przeciwnie, osobnik allozygotyczny to taki, którego allele nie mają wspólnego pochodzenia. Osobniki allozygotyczne mogą być heterozygotyczne (A_1A_2) albo homozygotyczne (A_1A_1 oraz A_2A_2). Oczywiście osobniki autozygotyczne są zawsze homozygotami (z wyjątkiem bardzo rzadkich przypadków wystąpienia mutacji w danym locus) (Hartl 1980, zmienione przez MŁ).

nie-rodzeństwo	rodzeństwo	
<i>AA</i>	<i>*Aa</i>	<i>*Aa</i>
<i>*Bb</i>	<i>BB</i>	<i>BB</i>
<i>*Cc</i>	<i>CC</i>	<i>CC</i>
<i>DD</i>	<i>*Dd</i>	<i>DD</i>
<i>*Ee</i>	<i>EE</i>	<i>EE</i>
<i>FF</i>	<i>*Ff</i>	<i>*Ff</i>
<i>*Gg</i>	<i>GG</i>	<i>GG</i>
4	3	2
0 homozygot recesywnych	mogą powstać nawet 2 homozygoty recesywne (<i>aa</i> i <i>ff</i>)	

Rysunek 9. Poglądowy schemat związku między krzyżowaniem krewniaczym i depresją wsobną. Trzy kolumny alleli symbolizują genotypy trzech osobników: dwa z nich (środkowa i prawa kolumna) są genotypami rodzeństwa. Szkodliwe allele recesywne są oznaczone małymi literami. Wszystkie allele recesywne występują w stanie heterozygotycznym (oznaczonym gwiazdką). Zygota powstała ze skrzyżowania dwóch osobników nie spokrewnionych może posiadać nawet 7 szkodliwych alleli recesywnych (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* oraz *g*), jednak w żadnym z tych loci allele recesywne nie mogą wystąpić w stanie homozygotycznym. W przypadku skrzyżowania pary osobników które są rodzeństwem powstaje niebezpieczeństwo homozygotyczności dwóch loci (*A* oraz *F*) wobec alleli recesywnych (*aa* oraz *ff*), chociaż w genomach tej pary osobników są jedynie 3 loci zawierają szkodliwe allele recesywne (*a*, *d* oraz *f*). W rezultacie wystąpi zjawisko depresji inbredowej potomstwa pary spokrewnionych osobników rodzicielskich, mimo iż żaden z nich nie doświadczył niekorzystnych skutków posiadania pojedynczych kopii szkodliwych alleli recesywnych.

Rysunek 9 został zaprojektowany dla zilustrowania związku między krzyżowaniem krewniaczym a depresją wsobną. Trzy kolumny alleli symbolizują genotypy trzech osobników: dwa z nich (środkowa i prawa kolumna) to genotypy rodzeństwa. Wszystkie osobniki są nosicielami szkodliwych alleli recesywnych (oznaczonych małymi literami), jednak wszystkie allele recesywne występują w stanie heterozygotycznym (oznaczonym

gwiazdką), więc ich nosiciele nie doświadczają niekorzystnych skutków posiadania tych alleli. Jeśli wyobrazimy sobie skrzyżowanie dwóch osobników nie spokrewnionych, to chociaż ogółem taka para ma 7 szkodliwych alleli recesywnych (a , b , c , d , e , f oraz g) ich potomstwo nie może być homozygotyczne w żadnym z tych 7 loci, gdyż w każdym przypadku obecność szkodliwego allelu recesywnego zostanie „zamaskowana” przez poprawny allel dominujący. Sytuacja jest odmienna w przypadku skrzyżowania pary reproduktorów, które są rodzeństwem. Tutaj tylko 3 loci zawierają szkodliwe allele recesywne (a , d oraz f), jednak aż dwa z nich zawierają taki sam szkodliwy allel recesywny (a oraz f). Powstaje tu niebezpieczeństwo rozwinięcia się homozygot recesywnych (aa oraz ff), które doświadczą ujemnych skutków ujawniania się szkodliwych alleli recesywnych, takich jak wszelkiego rodzaju ułomności rozwojowe, metaboliczne, i temu podobne. Ogólnie biorąc, takie potomstwo ujawni skutki depresji wsobnej (depresji inbredowej).

ZASTOSOWANIA KOJARZENIA KREWNIACZEGO

(Tave 1986)

Krzyżowanie osobników spokrewnionych nie oznacza, że całe ich potomstwo będzie ułomne. Oznacza to jednak, że wraz ze wzrostem stopnia spokrewnienia rodziców zwiększa się prawdopodobieństwo uzyskania potomstwa chorego (lub martwego).

Wzrost homozygotyczności wobec szkodliwych alleli recesywnych ujawnia się jako trend obniżającej się żywotności, tempa wzrostu i płodności, z jednoczesnym pojawieniem się licznych anomalii rozwojowych. Ogólnie, im silniejsze zinbredowanie stada tym mocniej wyrażona jest depresja jego produktywności. Badania wykonane na szeregu gatunków ryb dowiodły, iż krzyżowanie krewniacze objawia się depresją cech użytkowych, takich jak tempo wzrostu, żywotność i przeżywalność, jednocześnie zwiększając częstotliwość pojawiania się wszelkiego typu anomalii rozwojowych. Jedne z najczęściej cytowanych badań wykonał Kincaid (1976a, b; 1983), który obserwował liczne cechy stad pstrąga tęczowego poddanych zinbredowaniu o różnym stopniu intensywności (Tabela 2). Okazało się że pewien umiarkowany stopień zinbredowania w istocie poprawił liczne

wskaźniki produkcyjne. Na podstawie przywołanych wyników badań można stwierdzić, że krytyczną wartością zimbredowania pstrąga tęczowego jest około 18 %. Poniżej 18 % zimbredowanie nie powoduje wyraźnych problemów hodowlanych, natomiast zimbredowanie wyższe niż 18 % znacznie obniża produktywność.

Ogólnie rzecz biorąc, zimbredowanie stada ryb zazwyczaj powoduje jednak spadek jego produktywności. Z drugiej strony istnieją programy hodowlane, w których stosuje się zimbredowanie i oczekuje się wzrostu produktywności stada. Jednym z takich programów jest tak zwane krzyżowanie wsobne liniowe.

Tabela 2. Depresja wsobna stad pstrąga tęczowego, które poddano krzyżowaniu krewniaczemu o różnym stopniu intensywności F (Kincaid 1976a, b; 1983).

Cecha fenotypowa	Intensywność zimbredowania (F , %)					
	12,5	18,5	25,0	37,5	50,0	59,4
Wykluwalność	-4,5	1,7	10,1	-5,5	9,0	
Przeżywalność	-2,5	-14,4	-7,7	-4,0	-11,0	
Masa w wieku 77 dni	0,0	-15,4	-16,7	-23,0	-29,0	
Masa w wieku 91 dni	4,4	-16,3	-17,5	-33,0	-30,0	
Masa w wieku 105 dni	6,8	-14,2	-15,6	-32,0	-30,0	
Masa w wieku 126 dni	3,8	-7,9	-15,7	-23,0	-20,0	
Masa w wieku 150 dni	8,5	-1,8	-11,6	-21,0	-21,7	
Masa w wieku 1 roku—samce			-23,3	-16,4	-12,8	-34,8
Masa w wieku 1 roku—samice			-20,9	-27,2	-21,9	-41,8
Masa w wieku 2 lat—samce			-26,2	-32,2	-33,7	-41,8
Masa w wieku 2 lat—samice			-18,0	-31,8	-28,8	-51,2
Długość w wieku 2 lat—samce			-9,2	-13,0	-15,2	-19,0
Długość w wieku 2 lat—samice			-9,1	-16,8	-13,9	-21,8
Masa jaj samicy			-18,1	-33,9	-40,3	57,0
Procent ryb zdeformowanych			-2,9	-10,0		

Depresja wsobna jest tu wyrażona w procentach, obliczonych w odniesieniu do populacji kontrolnej, której zimbredowanie przyjęto za równe zero ($F = 0$). Wartości dodatnie oznaczają że ryby były fenotypowo lepsze niż ryby kontrolne (oczywiście wartości ujemne dotyczą ryb, których odpowiednie cechy fenotypowe wykazywały depresję inbredową) (Tave 1986).

Linia hodowlana jest jednostką zootechniczną; tworzy ją grupa zwierząt wykazujących wspólne pochodzenie i tym samym większe genetyczne

i fenotypowe podobieństwo niż obserwowane pomiędzy osobnikami całej populacji. W wyniku wyodrębnienia w dużym stadzie linii hodowlanych zostaje zmieniona struktura genetyczna stada, gdyż między liniami hodowlanymi stwierdza się istotne różnice w wartościach cech użytkowych. Nie ustalono, jak wysoki ma być stopień spokrewnienia grupy ryb o wspólnym pochodzeniu, żeby upoważniał do nazwania tej grupy linią hodowlaną (Nowicki i Kosowska 1995).

Wsobne krzyżowanie liniowe występuje wówczas, gdy rekordowy tarlak (zwykle samiec) jest kojarzony ponownie z linią w taki sposób, że jest on krzyżowany z własnym potomstwem. Robi się to w nadziei zwiększenia udziału genów tego wyjątkowego osobnika w puli genowej linii hodowlanej. Dwa rodzaje takiego krzyżowania ilustruje Rysunek 10.

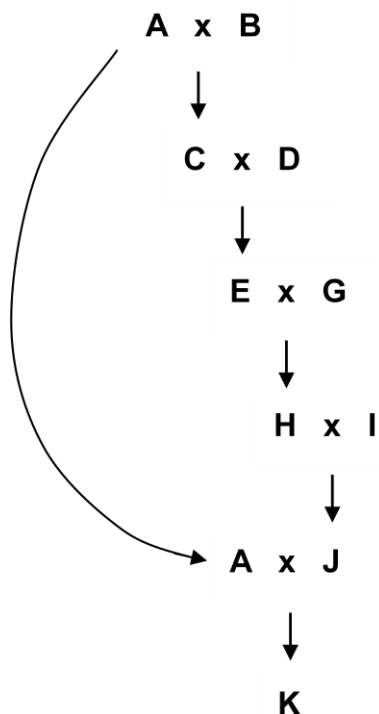
Drugim zastosowaniem krzyżowania krewniaczego jest wytwarzanie zinbredowanych linii, które w kolejnych sezonach produkcyjnych są krzyżowane ze sobą, a uzyskane hybrydy F_1 są chowane w celu uzyskania z nich ryb towarowych. W takim przypadku inbredowanie dwóch (lub więcej) linii hodowlanych powoduje utrwalenie w nich licznych alleli. Gdy takie zinbredowane linie zostaną ze sobą skrzyżowane, hybrydy będą miały identyczne heterozygotyczne genotypy w szeregu loci i w wyniku tego będą też jednorodnie fenotypowo. Takie programy, polegające na inbredowaniu dwóch (lub więcej) linii a następnie na ich krzyżowaniu ze sobą w celu uzyskania hybryd przeznaczonych na wychów wyrównanych fenotypowo ryb towarowych, są stosunkowo często realizowane.

Nawet jeśli w zinbredowanym stadzie obserwuje się zwiększoną śmiertelność oraz podwyższoną częstotliwość anomalii rozwojowych, to obserwowana depresja inbredowa dotyczy oczywiście wartości średnich dla danych populacji czy stad. Jednak także i wtedy gdy obniżają się średnie parametry zinbredowanego stada, mogą w nim występować osobniki rekordowe o wyjątkowo korzystnym genotypie i cechach użytkowych. Takie osobniki mogą być cennymi tarlakami, gdyż zazwyczaj wiernie przekazują one potomstwu swoje najlepsze cechy użytkowe.

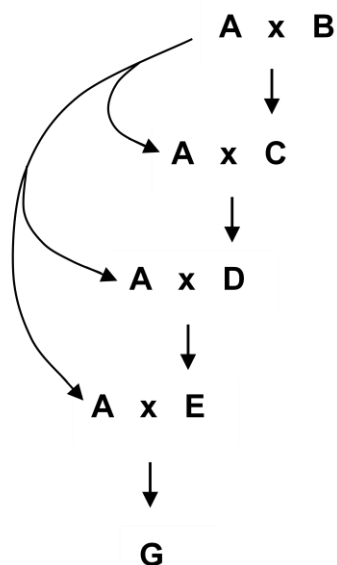
Genetyczne podstawy inbredu są podobne jak w przypadku kojarzenia międzyliniowego czy, ogólniej, hybrydyzacji (międzyliniowej, międzygatunkowej). Wyniki obydwu rodzajów krzyżowań zależą od interakcji pomiędzy allelami danych loci. Zinbredowanie wywołuje depresję cech użytkowych wskutek parowania (występowania w stanie homozygotycz-

nym) szkodliwych alleli recesywnych. W rezultacie zimbredowanie jest funkcją zmienności typu dominacyjnego (V_D).

**Kojarzenie krewniacze
umiarkowane
(ang: mild inbreeding)**



**Kojarzenie krewniacze
właściwe
(ang: intense inbreeding)**

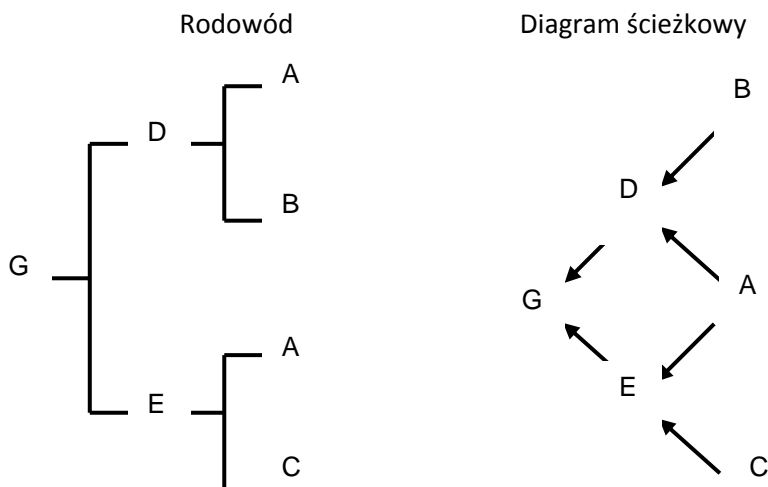


Rysunek 10. Schemat dwóch typów krzyżowania krewniaczego (inbredowania). W obu przypadkach celem jest zwiększenie udziału genów osobnika A w puli genów jego potomstwa. W przypadku kojarzenia krewniaczego umiarkowanego, geny osobnika A stanowią 53,12 % genów osobnika K. W przypadku kojarzenia krewniaczego intensywnego (właściwego), geny osobnika A stanowią 93,75 % genów osobnika G (Tave 1986).

OBLICZANIE ZINBREDOWANIA

Wartości indywidualnego zinbredowania można obliczyć techniką tak zwaną „analizę ścieżek”. W analizie ścieżek rodowód osobnika przekształca się w diagram ścieżkowy i określa zinbredowanie rozważanego osobnika poprzez dodawanie rozmaitych możliwych ścieżek prowadzących do wspólnego przodka (lub wspólnych przodków).

Przykład:



Każda strzałka w diagramie ścieżkowym przedstawia gametę i jednocześnie reprezentuje 50 % genomu osobnika. Zauważmy, że symbol F nie został użyty dla oznaczenia osobnika; nigdy nie używa się w takich analizach symbolu F gdyż jest on zarezerwowany do oznaczania stopnia zinbredowania.

Wartość zinbredowania osobnika określa się według wzoru:

$$F_X = \Sigma[(0,5)^N (1 + F_A)]$$

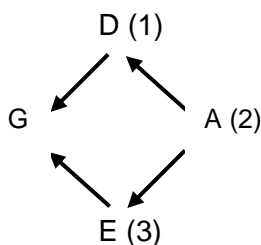
gdzie F_X to zinbredowanie osobnika, Σ to „suma” (lub: „dodaj”), N to liczba osobników w danej ścieżce, a F_A to zinbredowanie wspólnego przodka. Jeśli $F_A = 0$, wówczas powyższe równanie przybiera postać:

$$F_x = \Sigma[(0,5)^N]$$

Osobnik G w schemacie rodowodowym jest zimbredowany, ponieważ jeden z jego przodków zjawia się zarówno po matczynej jak i po ojcowskiej stronie rodowodu (to jest właśnie definicja wspólnego przodka). Osobnik A jest wspólnym przodkiem G. Zimbredowanie G jest określane dzięki prześledzeniu ścieżki od G do A. Gdy śledzi się taką ścieżkę, wówczas określa się w jaki sposób geny przodka A znalazły się w genomie osobnika G. By tego dokonać, zaczynamy od jednego z rodziców G, śledzimy ścieżkę do A, a następnie wytyczamy ścieżkę od A do drugiego osobnika rodzicielskiego G.

Aby obliczyć F_G wytyczamy ścieżkę od D do E, prowadzącą poprzez wspólnego przodka G. Wspólny przodek G to A.

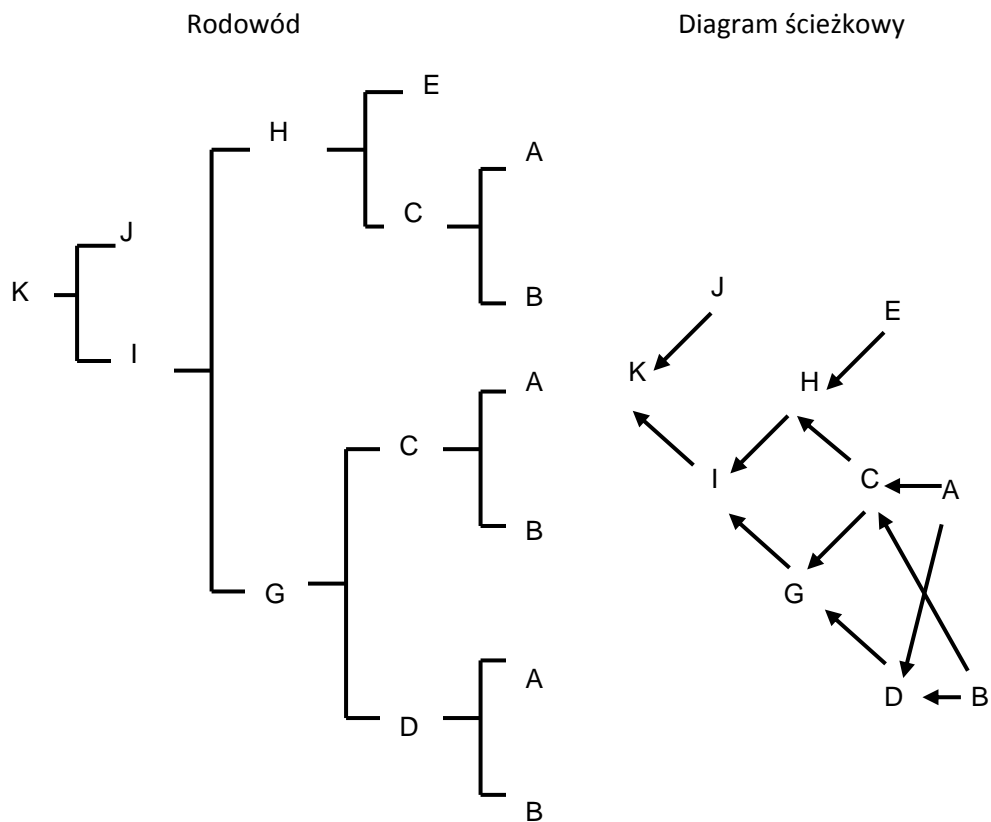
Ścieżka od G do A: D-A-E



W ścieżce tej są trzy osobniki, a więc $N = 3$. Osobnik A nie jest zimbredowany, więc obliczamy F_G jako:

$$F_G = (0,5)^3 = 0,125$$

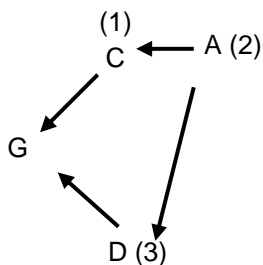
W przypadku więcej niż jednego wspólnego przodka po prostu dodaje się do siebie wyniki uzyskane dla poszczególnych ścieżek. Na przykład:



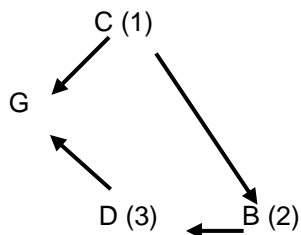
Osobniki G oraz I są zimbredowane, ponieważ obydwa mają wspólnych przodków. Aby obliczyć FG należy prześledzić ścieżki od C do D, poprzez wspólnych przodków G:

Wspólni przodkowie G: A oraz B

Ścieżka od G do A: C-A-D



Ścieżka od G do B: C-B-D



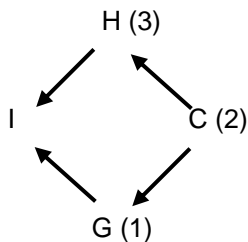
Są więc dwie ścieżki, a w każdej ścieżce są trzy osobniki; w obu ścieżkach $N = 3$. Osobniki A oraz B nie są zimbredowane, a więc by obliczyć F_G dodajemy do siebie wyniki otrzymane dla dwóch osobnych ścieżek:

$$F_G = (0,5)^3 + (0,5)^3 = 0,25$$

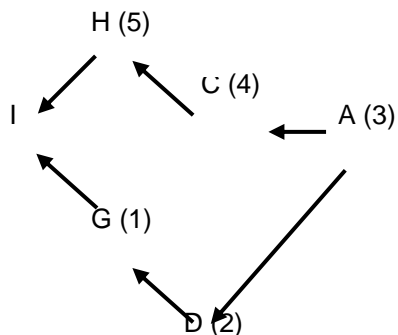
By obliczyć F_I należy odtworzyć trzy ścieżki od G do H, prowadzące przez wspólnych przodków osobnika I.

Wspólni przodkowie I: C, A oraz B

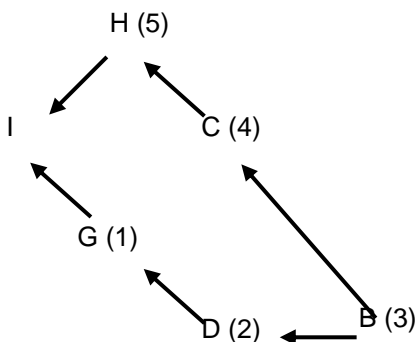
Ścieżka od I do C: G-C-H



Ścieżka od I do A: G-D-A-C-H



Ścieżka od I do B: G-D-B-C-H



Są więc trzy ścieżki. W ścieżce od I do C znajdują się trzy osobniki, a w ścieżce od I do A oraz w ścieżce od I do B znajduje się po pięć osobników. W rezultacie dla trzech wytyczanych ścieżek N wynosi, odpowiednio: 3, 5 oraz 5. Jak poprzednio, żaden ze wspólnych przodków nie jest zimbredowany, tak więc obliczamy F_I dodając do siebie wyniki otrzymane dla trzech badanych ścieżek:

$$F_I = (0,5)^3 + (0,5)^5 + (0,5)^5 = 0,1875$$

Może też się zdarzyć, iż będzie więcej niż jedna ścieżka między rozważanym osobnikiem a jego wspólnym przodkiem. Jeśli istnieje taka druga ścieżka, po prostu obliczamy ją, a uzyskany wynik dodajemy do całości.

W określaniu ścieżki między osobnikiem a jego wspólnym przodkiem obowiązuje jedna reguła: nie wolno powtórnie wkroczyć na tę samą ścieżkę, czyli przemierzając ścieżkę nie wolno „przechodzić” dwa razy przez tego samego osobnika. W powyższym przykładzie nie można więc było zaakceptować ścieżki G-D-A-C-G od osobnika I do osobnika A, gdyż prowadziła ona dwukrotnie przez osobnika G.

Drugi diagram ścieżkowy ilustruje ważną myśl: inbreeding może zostać zredukowany do zera jeśli krzyżują się ze sobą dwa niespokrewnione osobniki. Osobnik K nie jest zimbredowany, ponieważ K nie ma wspólnego przodka. Obydwa osobniki rodzicielskie osobnika K to osobniki zimbredowane, ale ponieważ rodzice K nie są spokrewnieni, to $F_K = 0$. Kontynuując tę myśl: jeśli można zidentyfikować daną rybę i odtworzyć jej rodowód, wówczas można powstrzymać dalszy inbred po prostu krzyżując ze sobą osobniki niespokrewnione. Klasycznym sposobem eliminowania inbredu spośród zwierząt, które mają być przedmiotem chowu (jako ryby towarowe, ang. *grow-out*) jest wytwarzanie hybryd. Jeśli linie hodowlane utrzymywane są w stanie czystości genetycznej, wówczas hybrydy F1 zawsze będą miały $F = 0$.

W tym miejscu trzeba postawić pytanie: co oznaczają wartości F? Otóż F to miara wzrostu homozygotyczności w rezultacie krzyżowania krewniaczego. Ryba o $F = 25\%$ jest o 25% bardziej homozygotyczna od przeciętnej ryby w populacji. F nie dostarcza informacji o bezwzględnym poziomie homozygotyczności albo o średniej homozygotyczności populacji. F jest jedynie wielkością względną, oszacowaną wobec w stosunku do wartości średniej dla danej populacji.

W przypadku hodowli ryb obliczanie F osobnika wiąże się z jedną poważną trudnością: aby tego dokonać trzeba znać rodowód danego osobnika. Tej informacji zazwyczaj niestety nie posiadamy, gdyż przeciętny rybacki zakład hodowlano-produkcyjny nie jest w stanie poznać indywidualnie wszystkich ryb. W większości przypadków nie jest więc możliwe obliczenie poziomów zimbredowania poszczególnych osobników.

Czy to znaczy że zinbredowania nie można oszacować albo że powinno się je zignorować? Oczywiście nie. Nawet w sytuacji, gdy nie jesteśmy w stanie określić indywidualnych rodowodów i w konsekwencji nie możemy obliczyć wielkości zinbredowania pojedynczych ryb, to nadal możliwie jest oszacowanie przeciętnego zinbredowania osobników danej populacji. Takie oszacowanie jest wręcz konieczne, jeśli zamierzamy poprawnie gospodarować zasobami puli genetycznej populacji rozrodczej (Tave 1986).

SELEKCJA INDYWIDUALNA (MASOWA).

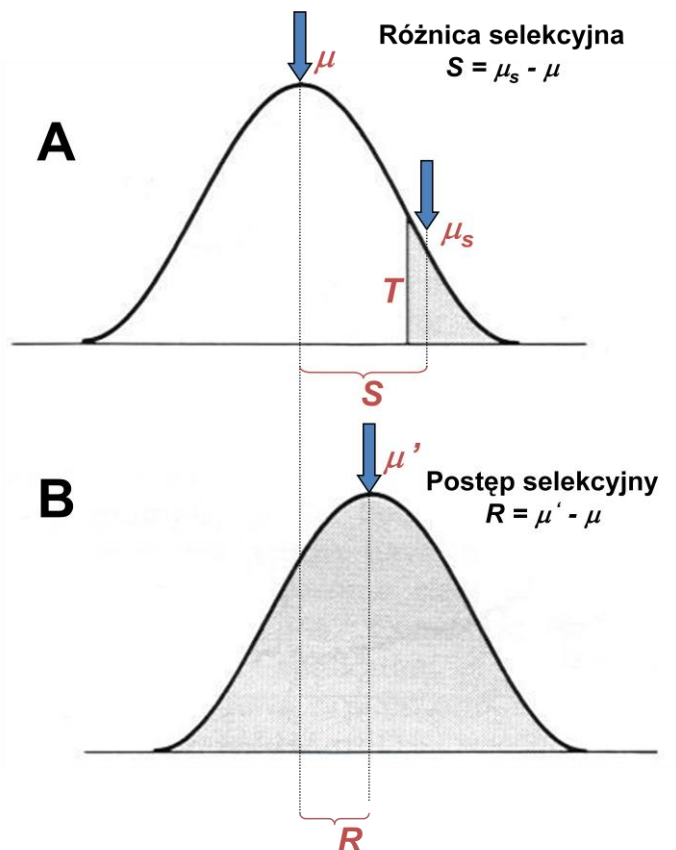
(Hartl 1980)

Selekcja (ściślej: sztuczna selekcja) to celowy wybór do rozrodu grupy osobników (selektów), które zostaną rodzicami następnego pokolenia ryb. Najpowszechniej stosowana jest sztuczna selekcja typu selekcji kierunkowej, w której do rozrodu wybierane są osobniki o wyróżniających się fenotypach (zespołach cech morfologicznych, użytkowych, itp.). Choć sztuczna selekcja praktykowana jest od setek lat (w przypadku zwierząt gospodarskich nawet od tysięcy lat), dopiero ostatnio, w dwudziestym wieku, poznano i sformułowano genetyczne zasady leżące u podstaw programów selekcyjnych. Zastosowanie tych zasad umożliwia przewidywanie tempa i zakresu zmian fenotypowych cech populacji, którą poddano sztucznej selekcji z określoną intensywnością i przez określoną liczbę pokoleń hodowanych ryb. Sztuczna selekcja zastosowana wobec heterogenetycznej populacji outbredowej niemal zawsze prowadzi do sukcesu. Oznacza to, że średnia wartość cechy fenotypowej populacji zmienia się na przestrzeni pokoleń ryb w kierunku wyznaczonym przez program selekcyjny. W ten sposób człowiek z łatwością zmieniał i zmienia niezliczone, najróżniejsze cechy fenotypowe hodowlanych i eksperymentalnych roślin i zwierząt.

Z drugiej strony, gdy linia hodowlana (populacja) jest zimbredowana i zasadniczo homozygotyczna, sztuczna selekcja kończy się niepowodzeniem. W takim przypadku średnia wartość cechy fenotypowej nie może ulec zmianie, gdyż selekcja nie może działać w populacji jednorodnej genetycznie (wobec braku różnorodności genetycznej oraz fenotypowej po prostu „nie ma z czego wybierać”, czyli selekcjonować). Obserwowane powszechnie powodzenie sztucznej selekcji w populacjach outbredowych oznacza, iż zawierają one bogactwo zmienności genetycznej, warunkującej zmienność cech fenotypowych osobników populacji.

Rysunek 11 ilustruje typ sztucznej selekcji, którą można nazwać selekcją odcinającą lub selekcją odboru (ang. *truncation selection*). Krzywa A przedstawia rozkład normalny zmienności cechy ilościowej, zazwyczaj obserwowany w każdej populacji. Zacieniowana część pola ograniczonego krzywą A na prawo od punktu „odcicia” T (T to punkt odboru; ang.

truncation point) to osobniki, które zostały wybrane do rozrodu (selekty). Wybierając selekty z całego stada hodowca kierował się tym, iż selekty miały „najlepszą” wartość cechy fenotypowej: wyższą od wartości cechy w punkcie odboru T . Średnia wartość cechy fenotypowej dla całego stada to μ , a średnia wartość tej samej cechy fenotypowej dla wyselekcjonowanych rodziców następnego pokolenia (selektów) to μ_s . Gdy wyselekcjonowani rodzice zostaną skrzyżowani ze sobą losowo (czyli nie dobierając w sposób celowy par rozrodczych), wówczas rozkład zmienności danej cechy fenotypowej u ich potomstwa ułoży się tak jak krzywa B . Tutaj średnia wartość cechy fenotypowej („na którą” prowadzi się selekcję) wyniesie μ' . Zauważmy, iż μ' jest większe niż μ ale mniejsze niż μ_s , co jest typowe dla selekcji odboru. Przyczyną dla której μ' jest większe niż μ jest to, że niektóre spośród wyselekcjonowanych ryb rodzicielskich miały szczególnie korzystne geny, więc przekazały one liczne korzystne allele swemu potomstwu. Jednocześnie μ' jest ogólnie niższe niż μ_s z dwóch powodów. Po pierwsze dlatego, że niektóre selekty nie miały szczególnie korzystnych genów, a ich „rekordowe” fenotypy powstały w wyniku przypadkowej ekspozycji osobników na wyjątkowo znakomite warunki środowiskowe. Drugim powodem jest to, iż poszczególne selekty nie przekazują potomstwu „całych” diploidalnych genotypów lecz poszczególne allele, gdyż genotypy (czyli pary alleli w poszczególnych loci genowych) są rozrywane w procesie rekombinacji oraz segregacji mendlowskiej.



Rysunek 11. Schemat indywidualnej (masowej) selekcji odcinającej (selekcji odboru).

(A) Rozkład cechy fenotypowej w populacji rodzicielskiej, w której średnia wartość cechy wynosi μ . Ryby których wartość danej cechy fenotypowej jest równa lub wyższa niż wartość odcięcia (odboru) T , są zachowywane do rozrodu (dalszej hodowli) i stają się rodzicami następnego pokolenia hodowanego stada. Wybrane (wyselekcjonowane) reproduktory zaznaczone są jako zacieniowane pole, a średnia wartość danej cechy fenotypowej wśród selektów wynosi μ_s .

(B) Rozkład fenotypów w pokoleniu potomstwa selektów. Średnia wartość fenotypów to μ' . Zauważmy, iż μ' jest większe niż μ , a różnica stanowi tak zwany postęp selekcyjny R , uzyskany w wyniku programu, w którym zastosowano różnicę selekcyjną $S = \mu_s - \mu$. Jednocześnie μ' jest mniejsze niż μ_s , a o wielkości różnic między μ' a μ oraz μ_s decyduje odziedziczalność danej cechy (tak zwana odziedziczalność zrealizowana; szczegóły w tekście) (Hartl 1980, zmienione przez autorów).

Różnica średniej dla cechy fenotypowej pomiędzy wyselekcjonowanymi rodzicami a całą populacją, z której wzięto selekty, to tak zwana różnica selekcyjna S ; tak więc $S = \mu_s - \mu$. Różnica średniej dla cechy fenotypowej („poprawianej” w programie hodowlanym) pomiędzy pokoleniem potomnym a populacją, z której wyselekcjonowano rodziców tego pokolenia, to tak zwany postęp selekcyjny R . W rezultacie $R = \mu' - \mu$ (Rysunek 11). Można powiedzieć iż różnica selekcyjna odzwierciedla „zamyśl” hodowcy, na przykład jego chęć zwiększenia (poprzez wybór rekordowo dużych reproduktorów) rozmiarów osiąganych przez 3-letnie ryby jego linii hodowlanej. Natomiast postęp selekcyjny byłby „osiągnięciem” hodowcy, wykazującym na ile rzeczywiście udało się podczas jednego pokolenia selekcji zwiększyć rozmiary 3-letnich ryb tej linii hodowlanej.

Omówione wyżej podejście hodowlane nazywane jest selekcją „indywidualną” lub „masową”. To dziwne zestawienie dwóch różnych terminów jest nieco zastanawiające, ale można to objaśnić w następujący sposób. Mówimy o selekcji indywidualnej, gdyż hodowca wybiera do rozrodu osobniki, z których każdy („pojedynczo”) jest oceniany czy spełnia kryterium wyboru, czyli czy wartość cechy fenotypowej danego osobnika jest większa niż założona wartość graniczna (punkt odбору T na Rysunku 11). Jednocześnie często mówimy o takiej selekcji „masowa”, gdyż do rozrodu należy wybrać stosunkowo dużą liczbę ryb-selektów. Stąd w programie selekcji indywidualnej czyli masowej następane pokolenie poprawianej linii hodowlanej „zakładane” jest przez dużą liczbę (masę) selektów, z których każdy był przedmiotem indywidualnej (pojedynczej) oceny hodowcy, decydującego czy ryba zostanie przeznaczona do rozrodu (selekt) czy do sprzedaży.

ODZIEDZICZALNOŚĆ ZREALIZOWANA

W genetyce ilościowej każde równanie, opisujące zależność między różnicą selekcyjną S i postępem selekcyjnym R , to tak zwane równanie prognostyczne. Ponieważ populacja może być poddana selekcji na wiele sposobów (kilka rodzajów programów selekcyjnych będzie przedmiotem kolejnych rozdziałów), istnieje też wiele równań prognostycznych, odpowiadających poszczególnym rodzajom programów selekcyjnych. W przy-

padku selekcji odcinającej (odboru), przedstawionej schematycznie na Rysunku 11, równaniem prognostycznym jest:

$$R = S h^2$$

gdzie h^2 to ilościowy wskaźnik tak zwanej odziedziczalności danej cechy. (Z powodów historycznych odziedziczalność oznaczana jest h^2 a nie h , nie ma to jednak nic wspólnego na przykład z pierwiastkowaniem wskaźnika, itp.). Odziedziczalność może być definiowana na wiele sposobów i ściśle biorąc ma równie wiele znaczeń praktycznych. Jednak w nieskomplikowanym przypadku selekcji odboru jest to po prostu wskaźnik opisujący skutki selekcji, czyli liczbowe wyrażenie wyniku programu selekcyjnego. Jeśli raz hodowca oszacuje h^2 dla danej cechy fenotypowej hodowanego stada ryb, wówczas równanie takie może być przez niego stosowane do przewidywania rezultatów, które można osiągnąć na drodze selekcji zastosowanej wobec następnego pokolenia ryb hodowanego stada.

PRZYKŁAD OBLICZANIA POSTĘPU SELEKCYJNEGO

(Tave 1986)

Gdy znamy już h^2 danego fenotypu ilościowego, możemy przewidzieć postęp selekcyjny R w reakcji na różnicę selekcyjną S :

$$R = S h^2$$

gdzie R to postęp (wzrost lub spadek wartości cechy) selekcyjny, S to różnica selekcyjna (różnica wartości cechy między stadem reproduktorów a populacją, z której wybrano tarlaki), a h^2 to oszacowana wcześniej odziedziczalność zrealizowana. Wynika z tego że h^2 to najważniejszy składnik, określający szanse powodzenia programu selekcyjnego: jeśli $h^2 = 1,0$ to

$R = S$; jeśli $h^2 = 0$ to $R = 0$. Czyli odziedziczalności zawierające się między 0,0 a 1,0 decydują o proporcjonalnej wartości postępu selekcyjnego w stosunku do zastosowanej różnicy selekcyjnej.

W tym przykładzie hodowca chce zwiększyć tempo wzrostu linii sumy kanałowego, której ryby obecnie osiągają 454 g w wieku 18 miesięcy. Wprowadzając program w życie, hodowca wybrał 50 samic o średniej masie 604 g oraz 40 samców o średniej masie 692 g.

Pytanie: jaka będzie przeciętna masa ryb w następnym pokoleniu?

Krok 1. Stwierdzono doświadczalnie, że h^2 dla wzrostu tej linii wynosi 0,50 (Dunham i Smitherman 1983).

Krok 2. Różnica selekcyjna S wynosi:

$$S = \frac{\text{średnia masa wybranych } \text{♀} + \text{średnia masa wybranych } \text{♂}}{2} - 454 \text{ g} = 194 \text{ g}$$

Krok 3. Obliczanie przewidywanego postępu hodowlanego R :

$$R = Sh^2 = (194 \text{ g})(0,5) = 97 \text{ g}$$

a więc następne pokolenie (F1) tej linii suma kanałowego powinno osiągnąć średnią masę o 97 g wyższą niż pokolenie ich rodziców (P1):

$$F1 = \text{średnia masa P1} + \text{postęp selekcyjny} = 454 \text{ g} + 97 \text{ g} = 551 \text{ g}.$$

ODZIEDZICZALNOŚĆ

(Tave 1986)

Opisana w poprzednim rozdziale „odziedziczalność zrealizowana” (h^2) nie zawiera w sobie żadnej informacji genetycznej, to znaczy nie objaśnia ile i jakich genów determinuje daną cechę. Tym bardziej nie wiemy w jaki sposób współdziałają ze sobą geny kodujące daną cechę ilościową, ani w jaki sposób cecha ta jest „ilościowo” przekazywana przez rodziców potomstwu, czyli w sposób na tyle przewidywalny, iż można by ilościowo oszacować przebieg tego procesu. Odziedziczalność zrealizowana to wskaźnik, który po prostu syntetycznie opisuje zaobserwowany wynik przedsięwzięcia selekcyjnego (Hartl 1980).

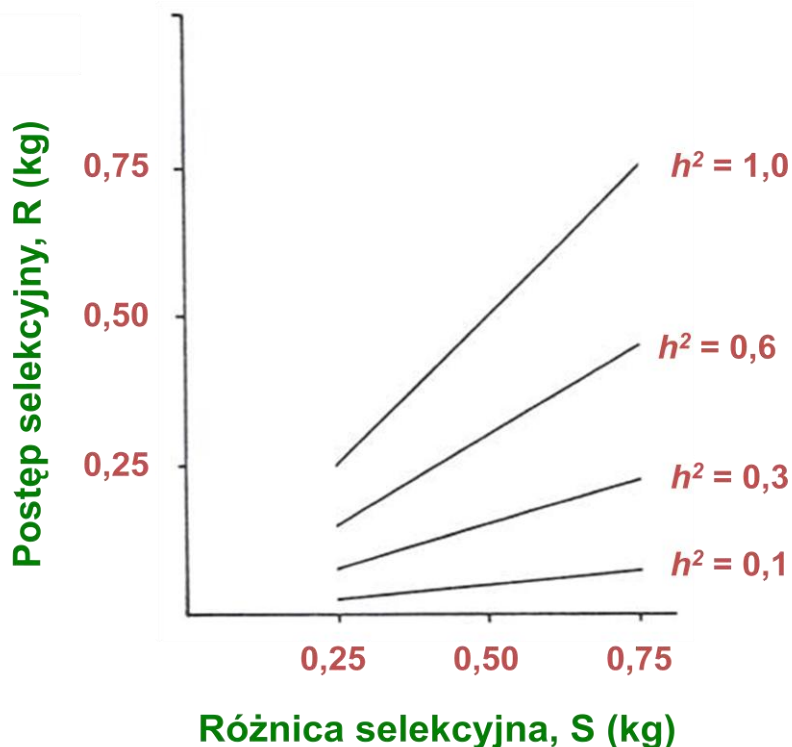
ODZIEDZICZALNOŚĆ h^2 JAKO WSKAŹNIK PROGNOSTYCZNY

Równanie $R = h^2 S$ (gdzie h^2 to odziedziczalność zrealizowana) nie jest, mówiąc ściśle, równaniem prognostycznym, gdyż zaledwie opisuje to co się już wydarzyło podczas jednego pokolenia selekcji. Oczywiście równanie to może zostać użyte do prognozowania tego, co wydarzy się w następnym pokoleniu selekcji. Jednak sztuczna selekcja wielu roślin uprawnych i zwierząt hodowlanych jest czasochłonna i kosztowna, byłoby więc korzystnym gdyby można było oszacować odziedziczalność nie przeprowadzając w tym celu selekcji. Gdyby odziedziczalność, h^2 , mogła zostać w taki sposób oszacowana, wówczas równanie $R = h^2 S$ byłoby prawdziwie równaniem prognostycznym, w takim sensie że można by przewidzieć postęp selekcyjny, R , dla każdej różnicy selekcyjnej, S , na podstawie oszacowanej wielkości h^2 . W rzeczywistości takie oszacowanie h^2 jest możliwe, lecz wymaga zrozumienia odziedziczalności na takim poziomie, który doty-

czy genetycznego podłoża wartości cechy ilościowej w populacji organizmów. Wymaga to znajomości trzech spraw: (1) wiedzy o tym, jak allele w pojedynczym locus wpływają na cechę ilościową, (2) określenia jak selekcja zmienia frekwencję alleli w danym locus, i (3) obliczenia o ile średnia wartość danej cechy wzrasta w wyniku zmian frekwencji alleli w danym locus i w danej populacji (Hartl 1980). Ponieważ szczegółowe omówienie tych zagadnień znacznie przekracza zakres niniejszego opracowania, zostaną tu one zreferowane raczej w sposób opisowy.

W przykładzie z poprzedniego rozdziału przewidywaliśmy (na podstawie prognostycznego równania $R = h^2 S$), że średnia masa osobników populacji F_1 będzie o 97 g większa niż osobników populacji P_1 . W rzeczywistości prawdziwy wzrost masy może być większy albo mniejszy niż przewidywane 97 g (średnia masa osobników F_1 może być nawet niższa niż osobników populacji P_1). Odchylenia od przewidywanego wyniku selekcji zależą od wpływów V_D oraz V_I , od zmian parametrów środowiska (V_E albo V_{G-E}), a także mogą wynikać z błędu, którego przyczyną jest praca z populacją o stosunkowo niewielkiej liczbie osobników.

Mimo tych zastrzeżeń, w znacznej liczbie przypadków można z dużą pewnością przewidzieć wyniki planowanej selekcji o ile znana jest wartość odziedziczalności h^2 danej cechy ilościowej. Fenotypy o $h^2 \geq 0,25$ mogą być dość łatwo zmieniane metodą selekcji indywidualnej (masowej). Natomiast cechy ilościowe o $h^2 \leq 0,15$ nie są łatwe do doskonalenia przy zastosowaniu tej metody hodowlanej. Nie istnieje jakaś stanowczo określona wartość h^2 , powyżej której selekcja staje się bezwzględnie efektywna, ale im większa wartość h^2 tym łatwiej będzie zmienić daną cechę ilościową metodą selekcji (Rysunek 12).



Rysunek 12. Postęp selekcyjny w przypadku czterech populacji ryb, które mają taką samą średnią masę osobników (1,0 kg) ale różnią się wielkościami odziedziczalności tej cechy (h^2). Gdyby h^2 tej cechy ryb (masa ciała po danym okresie chowu) miała wartość maksymalną = 1,0, wówczas postęp selekcyjny (R) w każdym pokoleniu równałby się różnicy selekcyjnej (S). Oznacza to, iż jeśli średnia masa selektów (μ_s) byłaby na przykład wyższa o 0,5 kg (różnica selekcyjna) od średniej masy (μ) populacji ryb (P_1), z których wzięto selekty, wówczas średnia masa (μ') potomstwa selektów (F_1) również byłaby wyższa o 0,5 kg (postęp selekcyjny R) od średniej masy pokolenia P_1 (μ).

Rozważając drugą skrajność, to znaczy bardzo niską wartość $h^2 = 0,1$ widzimy, iż tak samo wielki wysiłek hodowcy, to znaczy wybranie do rozrodu selektów o przeciętnej masie wyższej o 0,5 kg od średniej masy ryb w całej populacji P_1 (różnica selekcyjna $S = 0,5$ kg) zaowocuje miernym, nieopłacalnym (i niepewnym, proszę porównać z odpowiednim fragmentem tekstu) wynikiem równym parę dekagramów (R rzędu 2,5 dekagrama) (Tave 1986, zmienione przez autorów).

ODZIEDZICZALNOŚĆ RÓŻNYCH GRUP CECH FENOTYPOWYCH

Przyczyną, dla której trudno jest zmienić na drodze selekcji cechę fenotypową o niskiej wartości odziedziczalności h^2 może być to, że prawie wszystkie „rezerwy” gatunku zostały tu już „wyeksploatowane” przez selekcję naturalną (inaczej zwaną dobozem naturalnym). Odziedziczalność danej cechy zależy bowiem przede wszystkim od frekwencji występowania w populacji poszczególnych alleli (genów), warunkujących tę cechę. Jeśli selekcja naturalna dokonała już niemal całego „postępu” w doskonaleniu danej cechy fenotypowej, wówczas niemal cała odziedziczalna zmienność tej cechy została już wykorzystana (mówimy: wyeksploatowana). A więc w populacji zostało już bardzo mało zmienności danej cechy fenotypowej, gdyż warunkujące ją geny (i ich allele) zostały starannie „przesiane” przez dobór naturalny, działający przez dziesiątki i setki pokoleń. Ponieważ dobór naturalny pozostawił w populacji niemal wyłącznie najlepsze allele genów warunkujących taką cechę, więc niemal wszystkie osobniki populacji są znakomicie dostosowane pod tym względem. W takim razie hodowca niewiele już może tu zdziałać: ponieważ niemal wszystkie osobniki są rekordowo dostosowane (niemal wszystkie mają znakomite geny i ich allele, kodujące daną cechę), nie ma możliwości dokonania wyboru selektów (gdyż wszystkie ryby stada P_1 są tak samo znakomicie dostosowane).

Przykładem takich fenotypów o niskich wartościach odziedziczalności są cechy związane z rozrodem ryb. Ich znaczenie w procesie ewolucji gatunku jest bezspornie kluczowe. Już samo przetrwanie gatunku jest zależne przede wszystkim od powodzenia rozrodu. Nawet najmniejszy błąd w przebiegu rozrodu eliminuje nosiciela niefortunnych genów w takim sensie, iż nie przekaze on swej puli genetycznej kolejnym pokoleniom gatunku lub przekaze ją w stopniu mniejszym (posiadając mniej liczne potomstwo) niż współplemieńcy lepiej od niego dostosowani, to znaczy sprawniej produkujący potomstwo i wobec tego sprawniej przekazujący swoje geny kolejnym pokoleniom. W rezultacie dobór naturalny wyeksploatował już większość odziedziczalnej zmienności genetycznej (V_A) związanej z reproduk-

cją, a wartości odziedziczalności cech reprodukcyjnych organizmów są z reguły niewielkie, rzędu 0,1-0,2.

Z drugiej strony cechy merystyczne mają generalnie wysokie h^2 ($h^2 \geq 0,3$). Na przykład liczba kręgów albo liczba promieni w płetwie grzbietowej, choć ważne dla organizmu, nie są jednak cechami tak kluczowymi jak cechy związane z powodzeniem procesu rozrodu, a wartości ich odziedziczalności są zwykle rzędu 0,3 i więcej.

Odziedziczalności tempa wzrostu i innych cech o dużym znaczeniu ekonomicznym zazwyczaj mieszczą się pomiędzy wartościami charakterystycznymi dla cech związanych z rozrodem a tymi, które są typowe dla cech merystycznych. Przykłady wartości h^2 zawiera Tabela 1.

Tabela 1. Oszacowane odziedziczalności (h^2) niektórych cech fenotypowych pstrąga tęczowego. Dane zebrane przez Tave (1986), wybrane przez autorów.

Cecha	h^2	+ SE
Cechy metryczne (mieralne)		
Masa ciała 150-dniowych ryb	0,09	0,10
	0,50	0,07
Masa ciała 334-dniowych ryb	0,82	0,30
Masa ciała 1-rocznych ryb	0,38	0,25
	0,20	0,11
Cechy związane z rozrodem		
Wiek osiągnięcia dojrzałości płciowej	0,21	0,14
Liczba wytwarzanych jaj	0,19	0,06
	0,16	0,10
Cechy merystyczne (policzalne)		
Liczba wyrostków odźwiernikowych (pylorycznych)	0,75	0,34
	0,68	0,08

Liczba promieni w płetwie odbytowej	0,93	0,50
Liczba promieni płetwie grzbietowej	0,90	0,27
Liczba wyrostków na górnej części łuku skrzelowego	0,37	0,21
Liczba wyrostków na dolnej części łuku skrzelowego	0,67	0,11

ODZIEDZICZALNOŚĆ A WARUNKI ŚRODOWISKOWE

Odziedziczalność może się zmieniać pod wpływem zmian środowiskowych warunków rozwoju ryb. Jedną z definicji odziedziczalności określa h^2 jako tę część całkowitej zmienności fenotypowej V_P , która przekazywana jest przez rodziców potomstwu jako genetyczny składnik zmienności fenotypowej typu addytywnego V_A , w rezultacie czego h^2 definiujemy jako proporcję V_A do V_P :

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P} = \frac{V_A}{V_A + V_D + V_I + V_E + V_{G-E}}$$

W rozmaitych badaniach wykazano, że różne warunki środowiskowe zmieniają h^2 danej cechy lub danych cech. Na przykład Tave (1984) dowiódł, że h^2 liczby promieni płetwy grzbietowej gupika wynosiła 0,41 w 19 °C i 0,77 w 25 °C. Takie badania wykazują, iż należy obliczać h^2 danej cechy w takich samych warunkach środowiskowych, w jakich ma się odbywać zaplanowana selekcja. Czyli na przykład odziedziczalność dla tempa wzrostu pstrąga tęczowego chowanego w stawach ziemnych może dostarczyć niedokładnych oszacowań prognostycznych dla pstrąga tęczowego hodowanego w stawach betonowych.

Nawet takie (wewnętrzne) warunki środowiskowe jak wiek ryb, w którym dokonuje się pomiaru danej cechy fenotypowej, mogą wpływać na wartości h^2 . Wykazano iż wiek ryb zmienia wartości odziedziczalności dla

długości oraz masy ryb (a także dla szeregu fenotypowych cech merystycznych).

Takie fakty, dowodzące że h^2 danej cechy fenotypowej nie jest wielkością niezmienną, należy brać pod uwagę przy podejmowaniu decyzji hodowlanych. W praktyce oznacza to, iż h^2 obliczona dla populacji innej niż ta, która znajduje się w danym ośrodku hodowlanym, może być użyta w układaniu programu selekcji tylko jako wskazówka, a nie bezwzględnie ściśle założenie.

Oczywiście nie istnieje obowiązek określania zrealizowanej h^2 przed rozpoczęciem programu selekcji, ale trzeba takie podejście stanowczo doradzać. Pozwoli to ocenić, czy planowana selekcja jest warta nakładu pracy i pieniędzy. Takim przykładem jest program selekcyjny tilapii, którego realizację zaplanowano w Auburn University. Program ten był odradzany (Tave i Smitherman 1980) ze względu na niską wartość h^2 ($h^2 \leq 0,1$) dla cechy „tempo wzrostu we wczesnej ontogenezie *Tilapia nilotica*”, chowanej w tym ośrodku hodowlanym. Ponieważ szereg hodowców zakwestionowało informację o niskiej wartości h^2 , program został wdrożony; po czym okazało się że przewidywania co do niskiej h^2 były słuszne i program zarzucono.

SZACOWANIE ODZIEDZICZALNOŚCI

Podstawą powodzenia programów doskonalenia cech użytkowych ryb jest zrozumienie głównych prawideł genetyki ilościowej, w szczególności zasad odpowiedzialnego szacowania tej części zmienności fenotypowej stada ryb, która jest determinowana przez genetyczny składnik typu addytywnego. Inaczej mówiąc, najważniejsze jest zrozumienie znaczenia tak zwanej odziedziczalności w szczegółowym znaczeniu tego słowa (ang: *narrow-sense heritability*). Pozwala to hodowcom oszacować spodziewaną efektywność rozmaitych rodzajów programów hodowlanych, czyli przewidywać reakcję populacji na dany rodzaj selekcji (Hallerman 2003). Odziedziczalność można szacować na kilka różnych sposobów; temu właśnie poświęcimy niniejsze rozważania.

Odziedziczalność zrealizowaną h^2 określa się na podstawie przeprowadzonego programu selekcji indywidualnej, zwanej też selekcją ma-

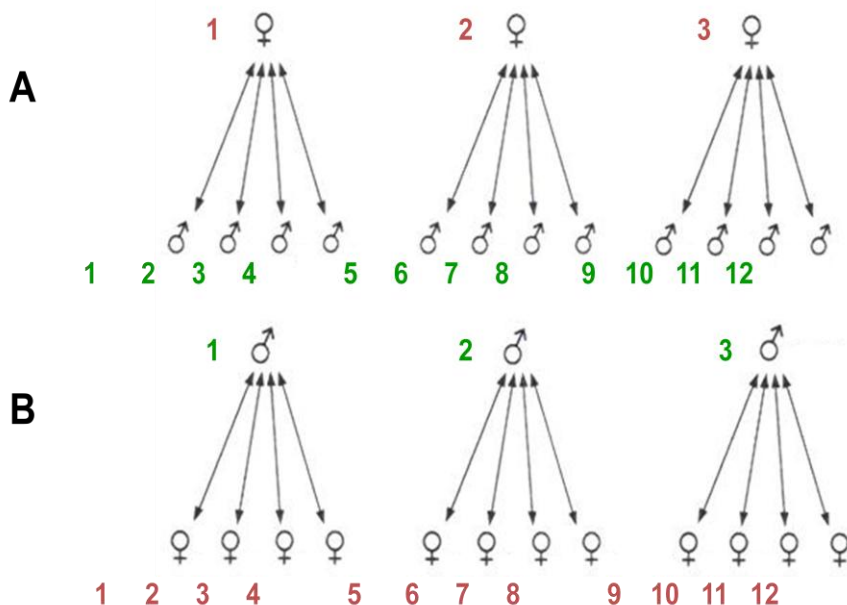
sową (patrz str. 49). Wartość odziedziczalności zrealizowanej h^2 informuje o całkowitej zmienności, która była możliwa do „wyeksploatowania” podczas danego pokolenia ryb, w którym stado poddano selekcji.

Prowadzenie specjalnych programów hodowlanych w celu oszacowania odziedziczalności najczęściej bywa zbyt kosztowne (albo wręcz niemożliwe, jak w przypadku człowieka). Alternatywą jest szacowanie odziedziczalności na podstawie obserwacji podobieństwa między osobnikami spokrewnionymi.

Główne techniki obliczania h^2 to analiza rodzeństwa (ang: *sib analysis*) oraz analiza regresji (i trzecia technika: omówione już szacowanie odziedziczalności zrealizowanej patrz str. 52) (Tave 1986).

W **analizie rodzeństwa** całkowita zmienność fenotypowa V_P jest dzielona na jej składowe poprzez analizę danych zebranych dla szeregu rodzin. W **analizie pełnego rodzeństwa** (ang: *full-sib analysis*) grupy (rodziny) ryb nie są ze sobą spokrewnione. W **analizie półrodzeństwa** serie rodzin (grup ryb) pełnego rodzeństwa (ang: *full-sib families*) są zagnieżdżone w seriach rodzin półrodzeństwa (ang: *half-sib families*). Oznacza to, że każdy samiec jest krzyżowany z dwiema lub więcej samicami, albo odwrotnie, każdą samicę krzyżuje się z dwoma lub więcej samcami. Zazwyczaj jednak korzysta się z tego pierwszego schematu i tworzy się właśnie ojcowskie rodziny półrodzeństwa (ang: *paternal half-sib families*) (Rysunek 13).

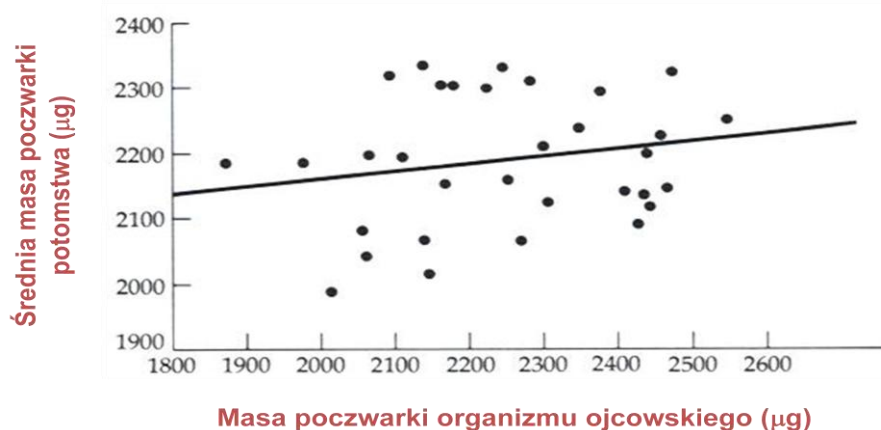
W **analizie diallelicznej** (ang: *diallele analysis*) grupy samców i samic są ze sobą kojarzone w taki sposób, że w ramach danej grupy każdy samiec jest krzyżowany ze wszystkimi samicami oraz każda samica jest kojarzona ze wszystkimi samcami; w ten sposób powstaje seria zazębiających się ojcowskich i matczyńskich rodzin półrodzeństwa.



Rysunek 13. Schemat hierarchicznego krzyżowania z wytworzeniem gniazd rodzin pełnego rodzeństwa i półrodzeństwa: (A) samce „zagnieżdżone” wokół poszczególnych samic, (B) samice zagnieżdżone wokół poszczególnych samców (Hallerman 2003, zmienione przez autorów).

W regresji rodzic-potomstwo (ang: *parent-offspring*) średnia wartość potomstwa każdej rodziny w serii rodzin jest zestawiana z wartością tej cechy rodzica danej rodziny: ojca albo matki. Regresja tak sparowanych danych jest stosowana do obliczenia h^2 . Nawet intuicyjnie wiemy, iż między rodzicami a ich potomstwem istnieje duże podobieństwo fenotypowe. Pytanie brzmi, jako to podobieństwo „zmierzyć” i wyrazić liczbowo. Na Rysunku 14 wartości cechy fenotypowej samczego potomstwa (wartości y) naniesiono wobec wartości tej samej cechy fenotypowej ojców danych grup potomstwa (wartości x). Przedstawiony przykład dotyczy mączniaka, owada o pełnym przeobrażeniu, gdyż sytuacja ta umożliwia precyzyjne porównanie wartości cechy fenotypowej (masy) organizmu rodzicielskiego w określonym stadium jego rozwoju (poczwarce) z wartością tej samej cechy u osobników jego potomstwa (też poczwarek); wiele innych organizmów nie zapewnia takiej możliwości. Prosta regresji to linia najlepszego dopasowania do zestawionych danych ekspe-

rymentalnych. Pomińmy analizę kowariancji, leżącą u podstaw tego rozumowania. Po prostu przyjmijmy do wiadomości, iż nachylenie prostej regresji b to tak zwany współczynnik regresji wartości cechy fenotypowej potomstwa wobec wartości tej cechy u jednego rodzica. Procedura określania współczynnika regresji b jest związana z procedurą szacowania odziedziczalności zrealizowanej h^2 , gdyż użyto w niej danych dotyczących rodziców oraz ich potomstwa. Współczynnik regresji b między potomstwem i jednym z rodziców można wyliczyć dla każdej populacji rozradzającej się losowo, a odziedziczalność danej cechy h^2 można oszacować z zależności $b = h^2/2$. Wielkość $1/2$ pojawia się tu dlatego, że regresja dotyczy tylko jednego z rodziców, ojca, a więc każdy organizm potomny otrzymał od ojca tylko połowę swoich genów. Na Rysunku 14 $b = 0,11$, a więc $h^2 = 0,22$. Zwróćmy uwagę na poważny rozrzut punktów reprezentujących dane dla 32 rodzin. Jest on typowy dla tego typu obserwacji, dlatego też oszacowane wielkości odziedziczalności bywają zwykle mało precyzyjne, chyba że są oparte na danych dla kilkuset rodzin. Kolejną sprawą jest to, iż taką regresję lepiej opierać na badaniu podobieństw między ojcem a jego potomstwem, gdyż unika się w ten sposób możliwego zafałszowania uzyskanych oszacowań, wynikających z różnic między poszczególnymi samicami co do ich zdolności odżywiania potomstwa (u ryb przede wszystkim wytwarzania jaj rozmaicie zaopatrzonych w żółtko itp.) (Hartl i Clark 1989).



Rysunek 14. Średnia masa poczwarek, z których wylęły się samce mączniaków *Tribolium castaneum*, naniesiona wobec masy poczwarek ich ojców. Każdy punkt to średnia z ośmiu

samczych potomków. Współczynnik regresji masy samczego potomstwa wobec masy ojca wynosi $b = 0,11$, a h^2 oszacowano jako $2b$ (Hartl i Clark 1989).



Rysunek 15. Oszacowanie odziedziczalności liczby wyrostków odźwiernikowych u łosia *Oncorhynchus gorboscha* metodą regresji wartości cechy u potomstwa wobec wartości cechy u rodziców. Prosta regresji wyrażona jest wzorem: **liczba wyrostków u potomstwa = 0,2642 (średnia dla rodziców) + 92,753**. Oszacowane $h^2 = 0,26 \pm 0,13$, $r^2 = 0,044$, a $P = 0,038$ (Hallerman 2003).

Regresja średnio-rodzicielska-potomstwo (ang: *mid-parent-offspring*) różni się od regresji rodzic-potomstwo tylko tym, że średnia wartość cechy każdej rodziny potomstwa jest zestawiana ze średnią wartością tej cechy wyliczoną dla obojga rodziców rodziny (Rysunek 15).

Analiza półrodzeństwa, dialleliczna, rodzic-potomstwo i średnio-rodzicielska-potomstwo dostarczają dokładnych oszacowań h^2 . Analiza pełnego rodzeństwa w rzeczywistości nie dostarcza dokładnej informacji o wielkości h^2 , gdyż w analizie tej nie można odróżnić V_A od V_D . Odziedziczalność zrealizowana h^2 dostarcza danych o procencie V_P wykorzystanym w danym pokoleniu. Tabela 2 zestawia rozmaite techniki szacowania odziedziczalności oraz składniki V_P możliwe do obliczenia w rezultacie przeprowadzenia właściwie zaprojektowanych eksperymentów (Tave 1986).

Tabela 2. Porównawcze zestawienie parametrów mierzonych przez h^2 oszacowanej przy użyciu sześciu głównych technik (Tave 1986)

Technika	Parametry mierzone przez h^2	Składowe V_P , które można wyrazić ilościowo
Pełne rodzeństwo (ang: <i>full-sib</i>)	$(V_A + V_D) : V_P$	$(V_A + V_D), V_E$
Półrodzeństwo (ang: <i>half-sib</i>)	$V_A : V_P$	V_A, V_D, V_E
Dialeliczne (ang: <i>diallele</i>)	$V_A : V_P$	V_A, V_D, V_E
Rodzic-potomstwo (ang: <i>parent-offspring</i>)	$V_A : V_P$	V_A
Średnio-rodzicielska-potomstwo (ang: <i>mid-parent-offspring</i>)	$V_A : V_P$	V_A
Zrealizowana h^2 (ang: <i>realised h^2</i>)	$R : S$	przypuszczalnie V_A

Rzeczywiście, problematyka odpowiedzialnego szacowania oraz interpretacji znaczenia uzyskanych wartości odziedziczalności jest raczej skomplikowana. Z drugiej strony teoria zagadnienia jest dobrze rozpracowana i dostępna w literaturze naukowej (patrz źródła zestawione przez: Tave 1986, Hartl i Clark 1989, Hallerman 2003).

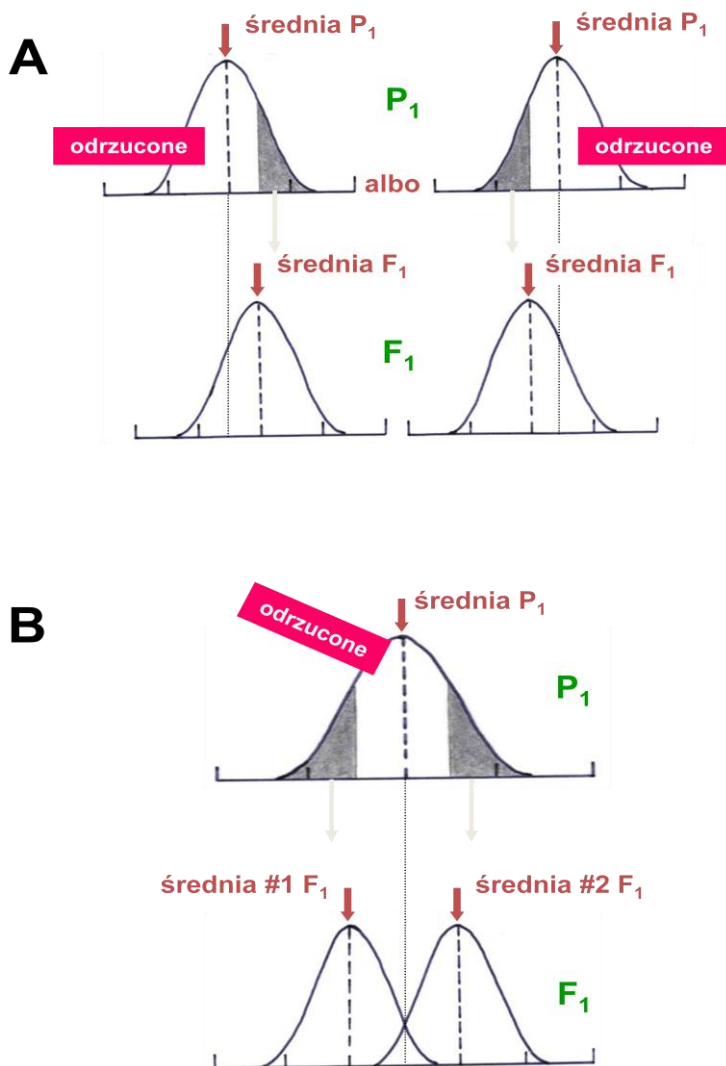
SELEKCJA „BRAK SELEKCJI”

(Tave 1986)

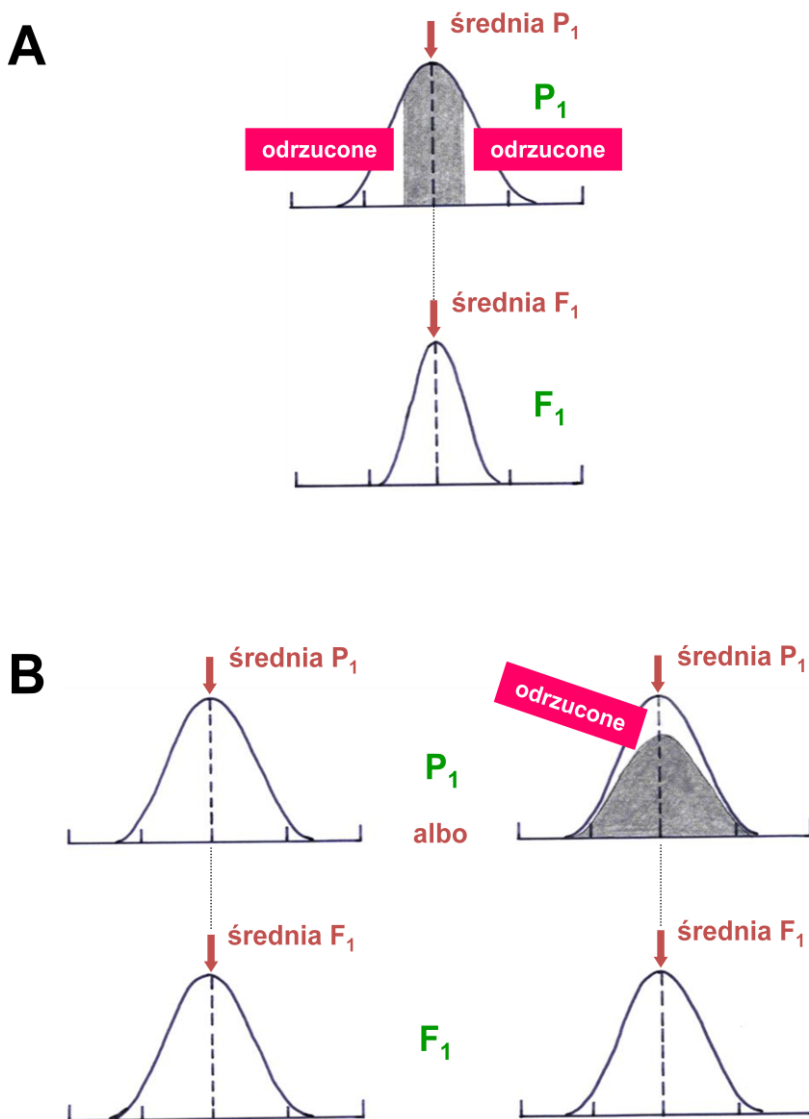
Jak wspomniano wcześniej, programy selekcyjne są typem programów hodowlanych, eksploatujących zmienność genetyczną typu addytywnego (to znaczy tę część zmienności genetycznej, która w sposób addytywny determinuje zmienność cechy fenotypowej, doskonalonej przez hodowcę w danej populacji ryb). Oczywiście, każdy kto zamierza poprawiać produktywność populacji ryb musi przedtem wybrać konkretny typ programu selekcyjnego, który zamierza zastosować w hodowli. Wyróżnia się cztery podstawowe typy programów selekcyjnych (Rysunek 16 oraz Rysunek 17), z których najważniejszymi w praktyce rybackiej są: selekcja „brak selekcji” oraz selekcja kierunkowa.

Unikanie selekcji jest często najlepszym programem hodowlanym, jaki hodowca może zastosować. Tu trzeba przede wszystkim przywołać tak zwaną selekcję niezamierzoną (albo mimowolną). Niezamierzona selekcja (ang. *unintentional selection*) może zmienić pulę genową populacji ryb w taki sposób, że potomstwo takiej populacji nie będzie w stanie przeżyć i przystąpić do rozrodu w warunkach naturalnych. Taka selekcja może też zmienić pulę genową populacji ryb chowanych na sprzedaż, pozbawiając stado ryb alleli potencjalnie ważnych dla wzrostu czy odporności ryb na choroby; w ten sposób mogą zostać uszkodzone szanse powodzenia przyszłych programów hodowlanych.

Niezamierzona selekcja zdarza się zawsze wtedy, gdy hodowca dokonuje jakichś operacji z rybami. Podświadomie hodowcy mają skłonność wybierania do rozrodu ryb większych, bardziej dorodnych, o wyrazistych drugorzędnych cechach płciowych i dojrzałych do rozrodu w dniu, w którym hodowca zamierza pozyskać zapłodnioną ikrę.



Rysunek 16. Schemat podstawowych typów programów selekcyjnych. Zaznaczone na szaro obszary pod krzywą rozkładu zmienności cechy fenotypowej oznaczają selekty wzięte do rozrodu z populacji wyjściowej P_1 . A - selekcja kierunkowa przesuwająca średnią wartość cechy fenotypowej „w prawo” (zwiększając wartość cechy) albo „w lewo” (zmniejszając wartość średnią danej cechy w populacji ryb). B – selekcja rozrywająca (rozszczepiająca) prowadzi do uzyskania dwóch populacji, jednej o średniej danej cechy przesuniętej w prawo i drugiej, o średniej cechy przesuniętej w lewo w porównaniu z wartością średnią tej cechy w populacji rodzicielskiej P_1 (ciąg dalszy na Rysunku 17) (Tave 1986, zmienione autorów).



Rysunek 17. Schemat podstawowych typów programów selekcyjnych A - selekcja stabilizująca zmniejsza zmienność danej cechy w populacji, podczas gdy średnia wartość tej cechy pozostaje niezmienną. B - program „brak selekcji” nie zmienia ani wartości średniej danej cechy fenotypowej ani jej zmienności. (Tave 1986, zmienione autorów).

Również sam ośrodek hodowlany „dokonuje” niezamierzonej selekcji ryb. Jeśli w gospodarstwie prowadzi się chów ryb przeznaczonych na dorybianie populacji dzikożyjących, wówczas może wystąpić zawężenie puli genowej takiej populacji, gdyż gospodarstwo „selekcjonuje” ryby które radzą sobie najlepiej w stawach (czy innych urządzeniach) oraz te, które dojrzewają i przystępują do rozrodu w warunkach hodowlanych. Tymczasem to właśnie ryby, które nie są w stanie żyć i rozradzać się w gospodarstwie hodowlanym mogą być tymi, które najlepiej radziłyby sobie w środowisku naturalnym.

Jak widać, program brak selekcji może być jednym z najważniejszych aspektów gospodarowania stadami rozrodczymi ryb, które są hodowane w celu uzyskiwania materiału zarybieniowego, przeznaczonego do podtrzymania liczebności populacji dzikożyjących. Ponieważ niezamierzona selekcja może „zrujnować” pulę genową populacji ryb albo uczynić zabieg dorybiania bardzo kosztownym (lub wręcz niemożliwym), warto sformułować następujące zalecenie: jeśli nie wiemy dlaczego odrzucamy ryby o pewnych fenotypach, nie róbmy tego! Niezamierzona selekcja może tłumaczyć niepowodzenie zabiegów odtwarzania samopodtrzymujących się populacji ryb dzikożyjących, w których populacje te były dorybiane materiałem pochodzącym z ośrodków hodowlanych. Hodowcy oraz gospodarstwa hodowlane mogły w takich przypadkach usunąć z populacji ryb allele, które w naturze na przykład umożliwiają populacji ryb przetrwanie okresów ekstremalnych warunków środowiskowych.

Aby zabezpieczyć się przed skutkami niezamierzonej selekcji, powinno się:

1. pobierać produkty płciowe od ryb podczas całego okresu rozrodczego,
2. dokonywać tarła („wycierać”) ryb o wszystkich rozmiarach ciała, występujących w stadzie tarlaków,
3. wycierać tak wiele ryb jak to tylko możliwe (można przecież zatrzymać tylko część każdej zapłodnionej porcji ikry),
4. nie odrzucać ryb o dowolnym tempie wzrostu ani tych o słabo wyrażonych wtórnych cechach płciowych, i temu podobnych. Nie trzeba dążyć do wytarcia każdej ryby w populacji, wystarczy zadbać o to, by wziąć do tarła reprezentatywną próbę ryb o różnych parametrach (rozmiary ciała, termin gotowości do rozrodu, i tak dalej) (Rysunek 17B).

Powyższe rozważania dowodzą, że prowadzenie programu brak selekcji jest trudne, pracochłonne, i wymaga od hodowcy znajomości wielu parametrów stada ryb, którym gospodaruje. Trzeba bowiem niemałej wiedzy o stadzie, by wziąć do rozrodu rozmaite kategorie tarlaków i to w stosownej proporcji, wyrównanej dla wszystkich kategorii wieku, rozmiarów ryb, terminu ich gotowości rozrodowej, itp. Trzeba też gromadzić dane dla wielu pokoleń ryb, aby mieć pewność iż charakterystyka trzymanego stada nie zmienia się także w długich okresach czasu.

SELEKCJA NIEZAMIERZONA A UDOMOWIENIE POPULACJI RYB

Mimo że niezamierzona selekcja może wyeliminować z populacji niektóre potencjalnie cenne allele, to jednak nie jest ona wyłącznie niekorzystna. Trzeba przyznać, że istotnym aspektem udomowienia jest wyeliminowanie ryb, które nie przystępują do rozrodu w warunkach hodowlanych, które nie akceptują pasz granulowanych, są nerwowe i łatwo ulegają spłoszeniu, które trudno złowić albo na przykład kiepsko rosną w niewoli, itp. W rezultacie hodowcy selekcionują takie populacje, które dobrze sprawdzają się w warunkach hodowlanego ośrodka rybackiego.

Właśnie selekcja ryb konsumpcyjnych, odbywająca się w warunkach farm hodowlanych (udomowienie) jest przyczyną tego, że w warunkach panujących na farmie ryby hodowlane osiągają lepsze parametry wzrostu, przeżywalności itd. niż ryby wzięte z populacji dzikożyjących. Oszacowano, że proces udomowienia powodował zwiększenie tempa wzrostu suma kanałowego chowanego w farmach rybackich o 2-6 % na pokolenie.

Wykazano też, iż udomowienie jest korzystne gdy dostosowanie (zdolność przeżycia i pozostawienia potomstwa) jest dodatnio skorelowane z cechami pożądanymi w akwakulturze. Jeśli jednak dostosowanie jest negatywnie skorelowane z cechami pożądanymi w akwakulturze lub też gdy dostosowanie jest pozytywnie skorelowane z cechami niepożądanymi w akwakulturze, wówczas udomowienie może prowadzić do spadku produktywności. Na przykład jeśli dostosowanie jest dodatnio skorelowane z tempem wzrostu, wówczas udomowienie zwiększy wydajność chowu, tak jak obserwowano to w przypadku suma kanałowego. Jeśli jednak dosto-

sowanie jest ujemnie skorelowane z wiekiem osiągnięcia dojrzałości płciowej, wtedy udomowienie obniży tempo wzrostu ryb, gdyż ryby dojrzeją płciowo w młodszym wieku, a u wielu gatunków, na przykład u pstrąga tęczowego, tempo wzrostu wyraźnie spada po osiągnięciu przez ryby dojrzałości płciowej.

SELEKCJA KIERUNKOWA

(Tave 1986)

CEL I PLAN PROGRAMU HODOWLANEGO

Dążąc do zwiększenia produktywności stada ryb, zazwyczaj pragniemy zmienić średnią wartość danej cechy (lub cech) użytkowej. Jeśli określimy pożądany cel i utworzymy plan, który ma umożliwić jego osiągnięcie, wówczas najczęściej zastosujemy metodę selekcji kierunkowej. Na przykład chcąc zwiększyć przeciętną masę ciała osiąganą przez ryby po danym okresie chowu (albo zmniejszyć przeciętną zawartość tłuszczu w ciele ryb towarowych), zazwyczaj stosujemy masową (inaczej: indywidualną) selekcję kierunkową.

Zamierzając prowadzenie selekcji, najpierw należy klarownie określić cel pracy hodowlanej. Cele mogą być najrozmaitsze. Hodowca ryb, które miałyby uatrakcyjnić łowisko rekreacyjne, może dążyć do uzyskania ryb agresywnie chwytających przynętę, a hodowca ryb towarowych może na przykład chcieć by ryby szybciej rosły lub były odporne na określone choroby. Najważniejsze by cel był realistyczny pod względem biologicznym a także możliwy do osiągnięcia w danych warunkach technologicznych i finansowych.

Po zdefiniowaniu celu pracy hodowlanej należy ułożyć program selekcji. Realizacja programów hodowlanych jest kosztowna, gdyż operuje się w nich pokoleniami ryb a nie sezonami produkcyjnymi. Brak porządnego planu właściwie musi doprowadzić do niepowodzenia, a więc znacznych strat czasu i środków finansowych. Plan hodowlany jest zestawem instrukcji oraz metod, które zostaną zastosowane w trakcie hodowli ryb. Należą do nich, między innymi, dokonywanie odpowiednich pomiarów cech fenoty-

powych, podejmowanie decyzji co do ustalania wartości odcięcia (punktu odboru „T”; (porównaj Selekcja indywidualna (masowa).), matematycznego szacowania postępów programu, itp.

Tave (1986) podaje przykład planu programu hodowlanego, którego celem było zwiększenie procentu wykluwalności zarodków suma kanałowego. Aby to osiągnąć, należało:

1. przeprowadzić tarło 300 par czteroletnich samic i samców, które winny być dorodne i w dobrej kondycji,
2. inkubować masy zapłodnionych jaj w osobnych pojemnikach, tak aby zachować integralność genetyczną każdej rodziny,
3. usunąć wszystkie niezapłodnione jaja,
4. określić liczbę jaj zapłodnionych w każdej masie ikry,
5. policzyć jaja które obumarły podczas inkubacji oraz te, z których nie wykłuły się zarodki,
6. odrzucić z dalszej hodowli wszystkie te rodziny, w których wykluwalność była niższa niż 95 %,
7. wziąć 100 sztuk wylęgu z każdej rodziny, zarówno z rodzin odrzuconych z programu jak i z rodzin wyselekcjonowanych, po czym zmieszać wzięty wylęg w jedno stado, tak by utworzyć populację kontrolną, umożliwiającą oszacowanie postępu hodowlanego.

Taki plan to zaledwie „szkieletowy” zarys tego wszystkiego, co faktycznie składało się na kompletny plan hodowlany. W rzeczywistości szczegółowy plan pracy selekcyjnej jest obszernym opracowaniem, zawierającym wszystkie informacje o technice inkubacji i chowu, liczbie powtórzeń, zagęszczeniu obsad, intensywności żywienia, itp. Profesjonalny program hodowlany może być realizowany w rybackich gospodarstwach doświadczalnych, dysponujących odpowiednim zapleczem produkcyjnym oraz wykwalifikowaną kadrą naukową. Natomiast gospodarze ośrodków produkcyjnych, którzy pragną ułożyć plan pracy hodowlanej, muszą zasięgnąć opinii konsultantów, specjalistów z zakresu ilościowej genetyki ryb. W przeciwnym razie można niewłaściwie określić cel pracy hodowlanej i jej metodologię, co w najlepszym razie skończy się stratą czasu i pieniędzy. W tym miejscu tylko jeden przykład niewłaściwego dobrania metody do celu programu hodowlanego. Jeśli celem hodowcy suma kanałowego było

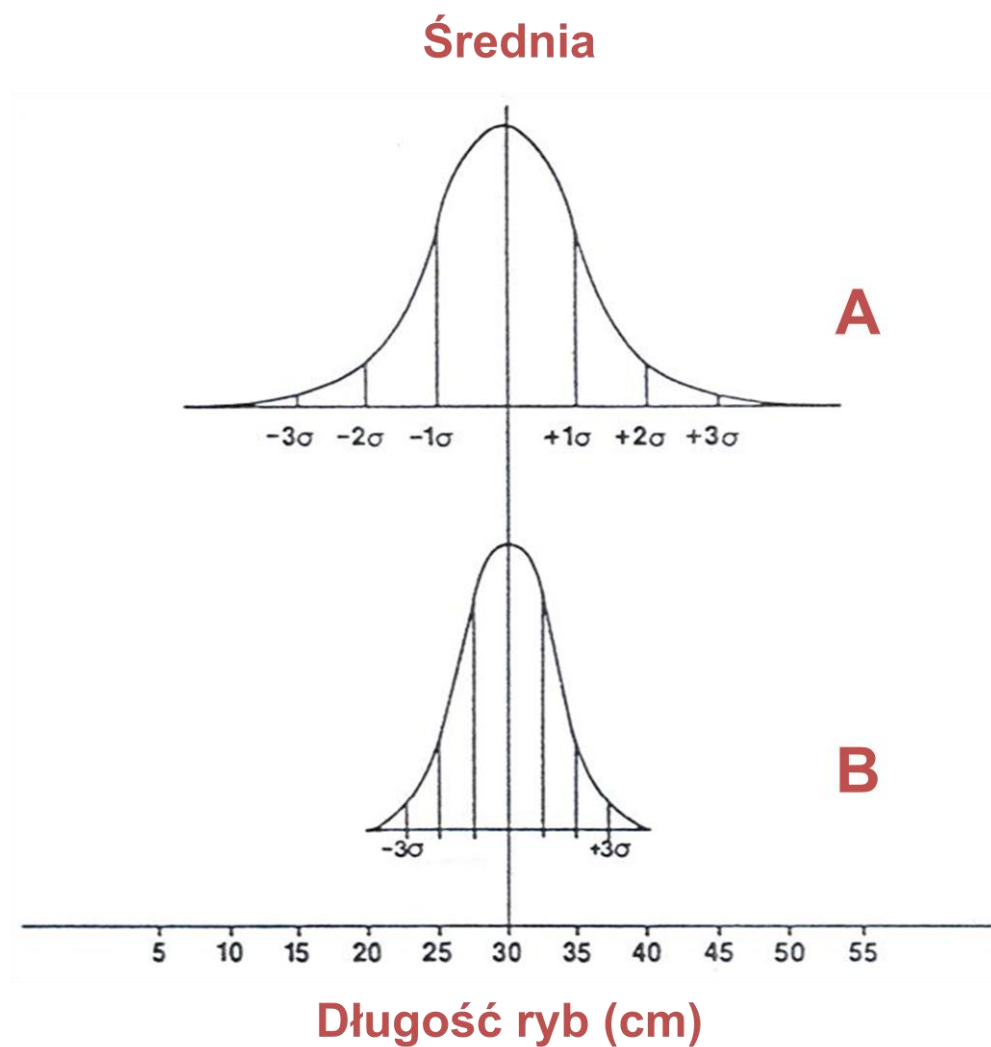
zwiększenie wykluwalności, nie powinno się w tym przypadku definiować wykluwalności jako procentu jaj, z których wykluły się zarodki. Jeśli tak zdefiniujemy wykluwalność, wówczas zrealizowany program nie doprowadzi do osiągnięcia celu, gdyż procent zapłodnienia, na który wpływają także genetyczne i fizjologiczne cechy samców, zostanie pomieszany z wykluwalnością. (Wykluwalność powinno się definiować jako procent jaj zapłodnionych, z których wykluły się zarodki).

Z drugiej strony, gdy hodowca zamierza poprawić drogą selekcji cechę trudną do zmierzenia, wówczas specjaliści mają szansę tak ułożyć program, by selekcjonować „na cechę” łatwą do zmierzenia, a jednocześnie silnie skorelowaną z cechą, którą hodowca pragnie poprawić (na przykład korelacja długości ciała z masą ryb jest zazwyczaj rzędu 1,0).

ZMIENNOŚĆ DOSKONALONEJ CECHY FENOTYPOWEJ

Oczywiście najważniejszym wskaźnikiem, który decyduje o szansach powodzenia programu selekcyjnego, jest odziedziczalność (h^2) doskonałej cechy fenotypowej. Jednocześnie odchylenie standardowe (SD) wartości tej cechy w stadzie ryb oraz współczynnik wariacji (CV) [czyli (SD / średnia wartość cechy) 100] umożliwiają stwierdzenie, czy zmienność cechy w populacji jest wystarczająco wysoka by umożliwić poprawienie cechy fenotypowej metodą selekcji. SD umożliwia również prawidłowe wyznaczenie punktu odboru, inaczej zwanego wartością progową doskonałej cechy fenotypowej.

Jeśli cecha fenotypowa charakteryzuje się dużą zmiennością (wysokie SD i CV), wówczas hodowca może przyjąć znaczną wartość różnicy selekcyjnej. Populacje o niskich SD i CV stwarzają mierne szanse powodzenia selekcji, gdyż hodowca dysponuje niewielkimi zasobami zmienności, które mógłby eksploatować (mówiąc wprost: nie ma z czego wybierać, czyli selekcjonować). Na przykład porównajmy dwie populacje ryb o identycznych średnich wartościach masy ciała dwuletnich ryb (= 400 g), z tym że jedna populacja ma SD równe 10 g (CV = 2,5 %), a w drugiej SD wynosi 100 g (CV = 25,0 %). W takiej sytuacji selekcja na zwiększenie masy ciała dwuletnich ryb będzie znacznie skuteczniejsza w przypadku populacji drugiej (SD = 100 g), gdyż zasoby zmienności selek-



Rysunek 18. Dwuletnie ryby dwóch populacji mają taką samą średnią długość (30 cm), ale zmienność tej cechy (odchylenie standardowe σ) w populacji A jest znacznie większa niż w populacji B. Jeśli wszystkie inne warunki hodowli byłyby w obu przypadkach identyczne, osiągnięcie sukcesu w programie selekcyjnym będzie znacznie łatwiejsze w przypadku populacji A, gdyż charakteryzuje się ona znacznie większymi zasobami zmienności doskonałej cechy fenotypowej (Tave 1986, zmienione autorów).

cjonowanej cechy są w niej znacznie wyższe. Rysunek 18 ilustruje podobny przykład dwóch populacji ryb o takich samych wartościach średnich długości ciała lecz o różnych SD tej cechy.

INTENSYWNOŚĆ SELEKCJI

Wielkość SD stanowi także podstawę do określania intensywności selekcji, którą należy przyjąć by osiągnąć założony cel programu hodowlanego. Określając wartość odboru podejmuje się w rzeczywistości decyzję co do tego, o ile (o jaką „krotność”) SD powyżej średniej wartości cechy zostanie ustalona wartość progowa (w przypadku selekcji na zmniejszanie wartości cechy: o ile SD wartość progowa będzie niższa od wartości średniej). Nawet jeśli progową wartość odboru wyznaczymy tak, by selekty (ryby o najlepszych wartościach poprawianej cechy) stanowiły 1 % albo 10 % populacji wszystkich ryb, to w rzeczywistości ustalone zostaną progowe wartości odboru w punkcie 2,33 (dla 1 %) albo odpowiednio w punkcie 1,28 SD powyżej (albo w programie zmniejszającym wartość cechy—poniżej) wartości średniej.

Tak więc znajomość SD ma kluczowe znaczenie w ustalaniu intensywności selekcji, gdyż umożliwia takie dopasowanie intensywności selekcji, które zmaksymalizuje postęp hodowlany. Różnica selekcyjna (S) to iloczyn intensywności selekcji (i) oraz odchylenia standardowego (σ_P) cechy fenotypowej:

$$S = i \sigma_P$$

Intensywność selekcji jest więc różnicą selekcyjną wyrażoną jako „krotność” SD; w Tabeli 3 zestawione są intensywności selekcji dla różnych poziomów programów selekcyjnych.

Znajomość σ_P populacji umożliwia takie dopasowanie i , które utworzy wartość S niezbędną do osiągnięcia pożądanego postępu selekcyjnego R , obserwowanego podczas jednego pokolenia ryb:

$$R = i \sigma_p h^2$$

Jednocześnie informacja ta umożliwia zorientowanie się, czy pożądany postęp selekcyjny nie narzuca zbyt wielkiej różnicy selekcyjnej. Jeśli zakładany postęp wymagałby $i \geq 2,67$ (albo $\leq -2,67$) oznaczałoby to, że z programu hodowlanego należałoby odrzucić ≥ 99 % ryb (czyli selekty stanowiłyby zaledwie ≤ 1 % całej populacji ryb). Z tego wniosek, że zmienność cechy fenotypowej w populacji jest zbyt mała by można było prowadzić program hodowlany z zakładaną intensywnością, jednocześnie unikając ryzyka zmniejszenia efektywnej liczebności populacji rozrodczej do wielkości, która spowodowałaby wystąpienie szkodliwych skutków zimbredowania i dryfu genetycznego.

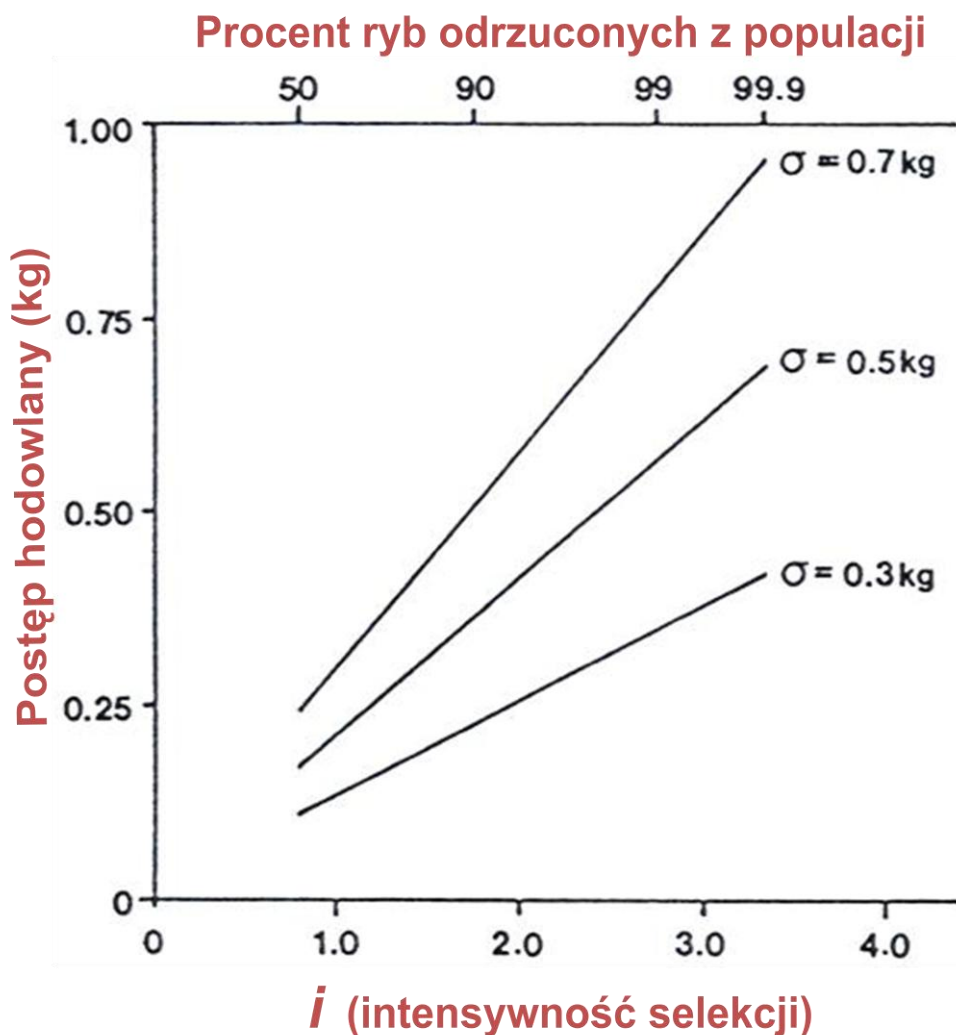
Związki między SD (i CV) a reakcją populacji na program selekcyjny zilustrowano na Rysunku 19. Selekcja prowadzona w populacji o niskim SD (i CV) musi być wysoce intensywna jeśli hodowca ma uzyskać zamierzony postęp hodowlany. W populacji o wyższym SD (i CV) ten sam postęp hodowlany można uzyskać przy znacznie niższej intensywności selekcji. Na przykład by osiągnąć postęp hodowlany 0,25 kg można przeznaczyć do rozrodu (wyselekcjonować) niemal 50 % populacji wyjściowej jeśli jej SD (σ na Rys. 2) wynosi 0,7 kg (CV = 70 %). Jednak w populacji, w której zmienność doskonałej cechy jest niska (SD = 0,3 kg; CV = 30 %), osiągnięcie tego samego postępu hodowlanego ($R = 0,25$ kg) wymaga odrzucenia ogromnej większości ryb, czyli wyselekcjonowania do rozrodu zaledwie 5 % osobników.

Gdy hodowca zbierze już podstawowe informacje i zdecyduje się na wdrożenie programu hodowlanego, trzeba jeszcze dokonać wyboru wariantu programu selekcyjnego. Jeśli celem jest udoskonalenie jednej cechy fenotypowej w populacji ryb, sprawa jest stosunkowo prosta. Należy ustalić wartość odboru T , odrzucić wszystkie ryby których wartość poprawianej cechy jest niższa niż T (albo wyższa niż T jeśli doskonalenie cechy polega na zmniejszaniu jej wartości) i powtarzać tę procedurę w każdym pokoleniu aż do osiągnięcia satysfakcjonującej wartości doskonałej cechy. Programy takiego typu były z powodzeniem stosowane w akwakulturze i zostały opisane w licznych publikacjach (na przykład: Kirpichnikov 1972,

Kincaid i in. 1977, Gjedrem 1979, Dunham i Smitherman 1983, i wiele innych).

Tabela 3. Intensywności selekcji (i) przy różnych wartościach procentów ryb przeznaczonych do rozrodu (selektów) (Tave 1986)

Selekcja na zwiększenie wartości cechy		Selekcja na zmniejszenie wartości cechy	
procent selektów	i	procent selektów	i
50	0,798	50	-0,798
40	0,966	40	-0,966
30	1,159	30	-1,159
25	1,271	25	-1,271
20	1,400	20	-1,400
15	1,554	15	-1,554
10	1,755	10	-1,755
9	1,804	9	-1,804
8	1,858	8	-1,858
7	1,918	7	-1,918
6	1,985	6	-1,985
5	2,063	5	-2,063
4	2,154	4	-2,154
3	2,268	3	-2,268
2	2,421	2	-2,421
1	2,665	1	-2,665
0,5	2,982	0,5	-2,982
0,1	3,367	0,1	-3,367



Rysunek 19. Związek między intensywnością selekcji i oraz odsetkiem ryb, które należy odrzucić z programu hodowlanego aby osiągnąć zakładany postęp hodowlany. Przedstawiono trzy populacje, których ryby mają taką samą średnią wartość doskonałej cechy fenotypowej (średnia masa ryby = 1,0 kg), taką samą odziedziczalność cechy ($h^2 = 0,4$), lecz różne odchylenia standardowe ($\sigma = 0,3; 0,5; 0,7$ kg). Obserwując przebieg linii regresji spostrzegamy, że im niższe jest odchylenie standardowe tym intensywniejsza musi być selekcja, jeśli mamy osiągnąć zamierzony postęp hodowlany (Tave 1986, zmienione autorów).

SELEKCJA TANDEMOWA

(Tave 1986)

Hodowca, który chce zmienić dwie (lub więcej) cechy fenotypowe ryb ma do wyboru kilka różnych typów selekcyjnych programów hodowlanych. Najprostszym jest selekcja tandemowa. W tym programie najpierw przez kilka pokoleń selekcjonujemy ryby tak, by udoskonalić ich jedną, wybraną cechę fenotypową. Gdy cel zostanie osiągnięty, zaczynamy selekcjonowanie ryb ukierunkowane na poprawę drugiej cechy fenotypowej i prowadzimy je tak długo, aż osiągniemy także i ten drugi cel. Następnie można byłoby się zabrać za poprawianie trzeciej cechy fenotypowej, i tak dalej.

Niestety, selekcja tandemowa jest mało efektywna, a to z dwóch powodów:

1) poprawienie jednej lub więcej cech trwa bardzo długo,
2) selekcjonując na jedną cechę automatycznie selekcjonujemy także na inne cechy, chyba że korelacja pomiędzy cechami fenotypowymi wynosi zero. Często jednak będzie się zdarzać tak, że zamiast jednej będziemy mimowolnie zmieniać dwie (i więcej) cechy fenotypowe, które są ze sobą skorelowane. Jeśli korelacja pomiędzy cechami będzie ujemna, wówczas prowadząc selekcję na zwiększenie wartości jednej cechy będziemy mimowolnie selekcjonowali ryby tak, że wartość drugiej cechy będzie się zmniejszała. W rezultacie wszystko co osiągnęliśmy w jednej fazie selekcji tandemowej zostanie utracone podczas drugiej fazy (czyli selekcji na drugą cechę). Na przykład Millenbach (1950) selekcjonując pstrągi tęczowe na wcześniejsze osiągnięcie dojrzałości płciowej (w wieku 2 lat zamiast 3-4) zaobserwował, że ryby selekcjonowanej linii wykazywały jednocześnie spadek płodności i tempa wzrostu.

Powyższy przykład dowodzi, jak ważna jest znajomość korelacji pomiędzy różnymi cechami fenotypowymi. Najważniejsza jest oczywiście wiedza na temat korelacji pomiędzy tymi cechami, które mają znaczenie ekonomiczne. Takie korelacje informują o ewentualności wystąpienia selekcji pośredniej (niezamierzonej), która może mieć konsekwencje gospodarcze. Chodzi tu o sytuacje, w których wbrew zamiarom hodowcy selekcjonowanie ryb w celu poprawienia jednej cechy fenotypowej wpływa jednocześnie na zmiany wartości innych cech fenotypowych ryb. Korelacje

fenotypowe zestawione w Tabeli 4 wskazują przykłady tego rodzaju sytuacji.

Tabela 4. Kilka przykładów korelacji, występujących pomiędzy wartościami par rozmaitych cech fenotypowych ryb (Tave 1986, wybór dokonany przez autorów).

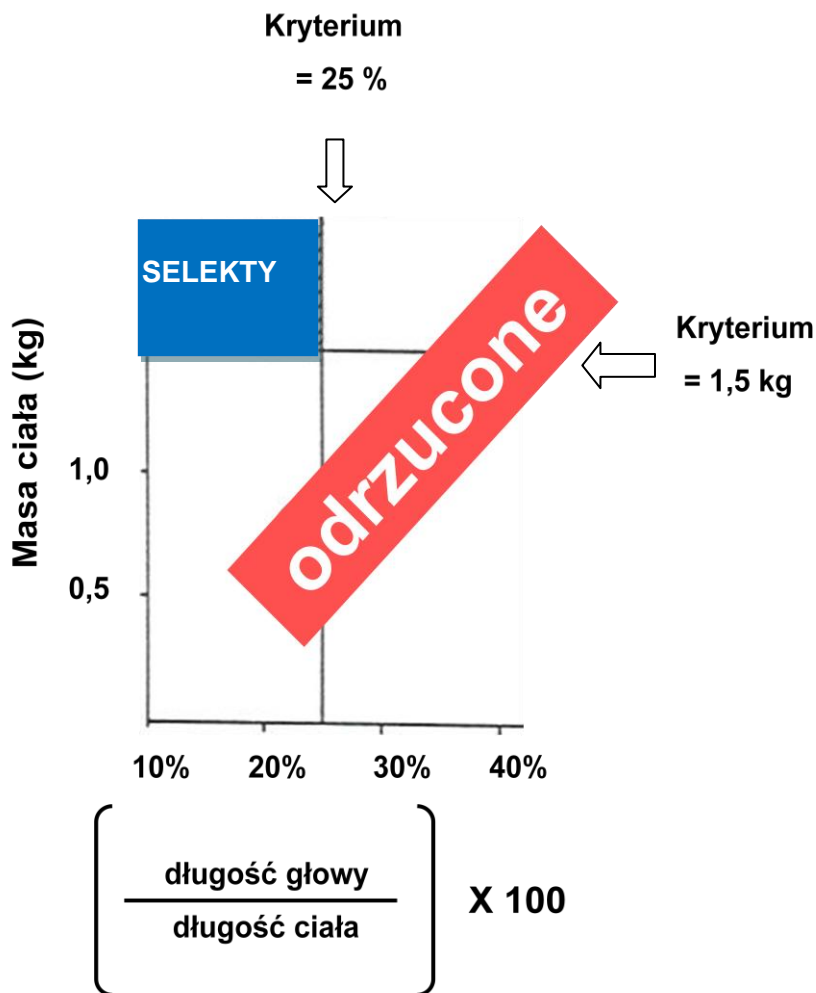
Gatunek	Pary cech fenotypowych	Współczynnik korelacji
Sum kanałowy	długość—masa w wieku 1 miesiąca	0,96
	masa w wieku 4 tygodni—masa w wieku 12 tygodni	0,92
	masa w wieku 4 tygodni—przeżywalność 16-40 tygodni	-0,22
Pstrąg tęczowy	długość—masa w wieku 9 miesięcy	0,92
	rozmiary jaj—liczba jaj/kg samicy	0,26
	masa samicy—liczba jaj/kg samicy	-0,50
Łosoś atlantycki	długość—masa w wieku 7 miesięcy	0,96
	długość w wieku 2 lat—masa tuszy	0,90
	długość w wieku 42 miesięcy—dojrzałość płciowa	-0,49
<i>Tilapia nilotica</i>	długość—masa w wieku 45 dni	0,94
	liczba promieni płetwy grzbietowej—liczba promieni płetwy odbytovej	0,23
<i>Tilapia aurea</i>	samice: długość—masa w wieku 48 tygodni	0,92
	samce: długość—masa w wieku 48 tygodni	0,82

SELEKCJA NIEZALEŻNEGO ODBORU

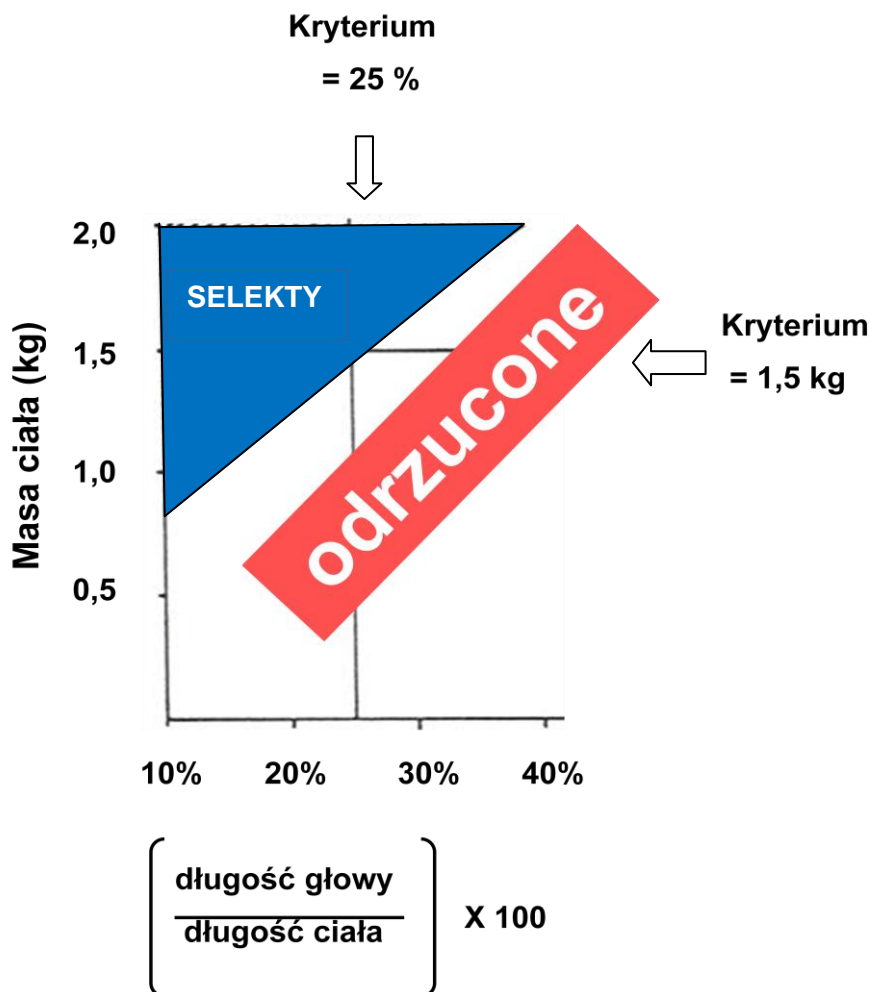
Jest to program selekcyjny, który można stosować gdy zamierzamy selekcjonować jednocześnie na dwie lub więcej cech fenotypowych. W takim przypadku ustala się najniższą akceptowalną wartość dla każdej cechy, a każda ryba musi spełnić wszystkie te minimalne wymagania by zostać wybraną do rozrodu. Na Rysunku 20 podany jest przykład schematu selekcji niezależnego odboru.

Selekcja niezależnego odboru jest bardziej efektywna niż selekcja tandemowa, ale ma dwie niedogodności. Po pierwsze, selekty muszą być wyjątkowe pod względem wszystkich doskonalonych cech. Oznacza to, że z hodowli zostanie usunięta ryba, która jest wspaniała pod względem jednej cechy ale przeciętna pod względem innej cechy. Jednocześnie wraz z odrzuconym osobnikiem mogą zostać bezpowrotnie utracone jakieś wyjątkowo cenne allele. Z problemem tym można się uporać (przynajmniej częściowo), modyfikując schemat selekcji niezależnego odboru, tak jak to przedstawiono na Rysunku 21. Druga niedogodność wynika z tego, że selekcjonując jednocześnie na kilka cech fenotypowych jednocześnie ustala się wartość progową dla każdej cechy niezależnie od wartości progowych innych cech. W rezultacie jako selekty zostają zatrzymane jedynie te nieliczne ryby, które spełniają wszystkie wymagania jednocześnie (Tabela 5).

Jak widać, całkowity odsetek ryb przeznaczanych do dalszej hodowli szybko się zmniejsza w miarę prowadzenia selekcji na coraz większą liczbę cech oraz w miarę intensyfikowania selekcji. Jeśli kryteria selekcji ustanawia się tak, by ze względu na każdą doskonaloną cechę do rozrodu przeznaczać 50 % ryb z populacji i jednocześnie selekcjonuje się na cztery cechy, to spośród ryb takiej populacji do rozrodu wybierze się tylko 6,25 % populacji. A przecież nie można uznać za intensywną selekcji, w której wartość progowa każdej cechy umożliwia spełnienie tego kryterium przez 50 % osobników populacji. Z drugiej strony w takim przypadku do rozrodu kierujemy znaczną liczbę ryb przeciętnych po względem poszczególnych cech fenotypowych. Gamety takich ryb będą zawierały zarówno allele nieco „lepsze” jak i nieco „gorsze” niż przeciętne (to znaczy warunkujące wartość doskonalonej cechy nieco wyższą i nieco niższą niż przeciętna wartość danej cechy fenotypowej w populacji). Tak więc mimo niskiej inten-



Rysunek 20. Schemat selekcji niezależnego odboru na masę ciała oraz na względną wielkość (%) głowy (względna wielkość głowy w przybliżeniu dobrze odzwierciedla wskaźnik rzeźny). Progowe wartości doskonalonych cech to 1,5 kg (w rozumieniu: 1,5 kg lub więcej) w przypadku masy ciała oraz 25% (lub mniej) w przypadku względnej wielkości głowy. Selektami mogą więc zostać tylko te ryby, których masa wynosi co najmniej 1,5 kg, a długość ich głowy jest nie większa niż 25% długości ciała. Ryby które nie spełniają jednocześnie obu tych progowych kryteriów są usuwane z dalszej hodowli (Tave 1986, zmienione autorów).



Rysunek 21. Schemat zmodyfikowanej selekcji niezależnego odboru na masę ciała oraz na względną wielkość głowy. Progowe wartości doskonalonych cech to 1,5 kg dla masy ciała oraz 25 % dla względnej wielkości głowy. Odmiennie niż na Rysunku 20, tutaj ryby które były wyjątkowe pod względem jednej z doskonalonych cech zostały zatrzymane jako reproduktory, nawet jeśli pod względem drugiej doskonalonej cechy były przeciętne (Tave 1986, zmienione autorów).

sywności programu selekcyjnego, jednoczesne doskonalenie wielu cech prowadzi do ostrego ograniczenia liczebności populacji. Z kolei drastyczna redukcja liczebności populacji efektywnej może spowodować wystąpienie dryfu genetycznego i w rezultacie doprowadzić do zubożenia puli genetycznej populacji.

Tabela 5. Procent ryb zatrzymanych jako reproduktory w programie selekcji niezależnego odboru względem różnej liczby cech. Progowe wartości cech fenotypowych ustalono tak, że każde kryterium spełniane jest przez 50 % albo 10 % ryb selekcyjonowanej populacji (Tave 1986, zmienione przez autorów).

Liczba fenotypów	Procent ryb z populacji przeznaczonych na reproduktory gdy kryterium odboru spełniane jest przez:	
	50 % ryb	10 % ryb
1	50,0	10,0
2	25,0	1,0
3	12,5	0,1
4	6,25	0,01
5	3,12	0,001
6	1,56	0,0001
7	0,78	0,00001

INDEKS SELEKCYJNY

(Tave 1986)

Jeśli selekcję prowadzi się równocześnie wobec dwóch lub więcej fenotypów, wówczas najbardziej efektywnym programem hodowlanym jest tak zwany „Indeks selekcyjny”. W tym programie wartości wszystkich interesujących hodowcę cech fenotypowych wprowadzane są do wzoru, który umożliwia obliczenie ogólnej wartości hodowlanej każdej ryby. Ryby są selekcjonowane według ich indywidualnych wskaźników wartości, na przykład do rozrodu wybierane są osobniki, których wskaźniki wartości plasują się w górnych 10 % zakresu tych wartości obserwowanych wśród osobników danej populacji. Liczbowy wskaźnik wartości ryby obliczany jest następująco:

$$I = b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 + \dots + b_nX_n$$

gdzie: „ I ” to liczbowo wartość wskaźnika danego osobnika,

„ b ” to współczynnik regresji wielokrotnej,

„ X ” to fenotyp osobnika.

Wartości b otrzymuje się z wartości odziedziczalności h^2 oraz z odpowiednich korelacji, a ponadto wynikają one także z ekonomicznej wartości poszczególnych fenotypów. Jednym z ostatecznych celów programu hodowlanego jest określenie indeksu selekcyjnego, gdyż jest to skuteczny sposób poprawienia produktywności. Na przykład indeks selekcyjny opracowany przez Reagana i in. (1976) dla suma kanałowego został skonstruowany tak, by prowadzić selekcję na zwiększenie długości i masy ciała ryb w wieku 5 oraz 15 miesięcy. Indeks ten został oparty na wartościach h^2 dla długości oraz masy ciała ryb 5- i 15-miesięcznych, a także na wartościach korelacji pomiędzy tymi cechami zmierzonymi u osobników konkretnej populacji suma kanałowego:

$I = 1,578$ (masa 5-miesięcznych ryb) – $4,6135$ (długość 5-miesięcznych ryb) + $0,2122$ (długość 15-miesięcznych ryb) + $26,5624$ (masa 15-miesięcznych ryb)

Ten indeks selekcyjny nie powinien być uważany za obowiązujący dla wszystkich populacji sumy kanałowego, gdyż może się on okazać precyzyjny jedynie dla danej, zbadanej i opisanej populacji (Reagan i in. 1976).

Mimo że „indeks selekcyjny” jest najbardziej efektywnym programem hodowlanym, nadal brakuje danych potrzebnych do obliczenia wartości **b** w przypadku większości ryb hodowlanych. Hodowca może jednak oszacować indeks selekcyjny, przypisując cechom oszacowane przez siebie wartości **b**. Wartości te, tak zwane wskaźniki ważności, wynikają z opinii hodowcy co do istotności każdego fenotypu oraz jego względnej „cenneści”.

PRZYKŁAD OBLICZANIA INDEKSU SELEKCYJNEGO

Jeśli hodowca zamierza prowadzić selekcję na zwiększenie masy ciała sumów kanałowych w wieku 18 miesięcy, na zmniejszenie ilości odpadów rzeźnych (na podstawie stosunku rozmiarów głowy do rozmiarów ciała), oraz na zwiększenie dziennych przyrostów masy ciała obserwowanych podczas sierpnia, to pierwszym krokiem jest przypisanie względnych wartości cenności poszczególnym fenotypom. I tak, hodowca założył następujące wartości:

Fenotyp (po 18 miesiącach)	Średnia dla populacji	Względna cenność
masa	454 g	50 %
ilość odpadów rzeźnych	60 %	30 %
przyrosty dzienne w sierpniu	3 g/dzień	20 %

Wskaźniki ważności zostały określone na podstawie następującego wzoru:

$$\text{wskaźnik ważności (I)} = \frac{\text{względna cenność}}{\text{średnia dla populacji}}$$

Wskaźniki ważności dla masy, ilości odpadów rzeźnych oraz dziennych przyrostów masy ryb w sierpniu wynosiły:

$$I \text{ masa ciała (Iw)} = \frac{50 \%}{454 \text{ g}} = 0,1101322$$

$$I \text{ odpady rzeźne \% (ID)} = \frac{30 \%}{60 \%} = 0,5$$

$$I \text{ przyrosty/dzień (IG)} = \frac{20 \%}{3 \text{ g/dzień}} = 6,6666667$$

Oszacowany indeks selekcyjny w tym programie hodowlanym to:

$$I = (Iw)(\text{masa ciała}) + (ID) (\% \text{ odpadów rzeźnych}) + (IG) (\text{przyrosty/dzień})$$

Ryba, której wartości wszystkich fenotypów są średnie dla populacji (średnie) będzie miała $I = 100,0$. Czyli idealnie przeciętna ryba to:

$$I \text{ średnie} = (0,1101322)(454 \text{ g}) + (0,5)(60 \%) + (6,6666667)(3\text{g/dzień}) = 100,0$$

Po utworzeniu własnego przybliżonego indeksu selekcyjnego danego stada ryb, należy obliczyć wartość I dla każdego suma w populacji hodowlanej. Te osobniki, których wartości I będą wyższe od 100 to ryby bardziej wartościowe niż przeciętne, podczas gdy te o wartościach I mniejszych od 100 to ryby poniżej przeciętnej. Jeśli hodowca zamierza zatrzymać do rozrodu 10 % ryb, po prostu przeznacza na tarlaki te osobniki, których wartości I plasują się wśród najlepszych 10 % ryb całej populacji.

Możliwe jest także zastosowanie wskaźnika I w celu rozstrzygnięcia, która z dwóch porównywanych ryb jest potencjalnie bardziej wartościowa jako reproduktor. Na przykład, który sum jest bardziej wartościowym tarlakiem: AU-23 czy AL-22?

cecha	ryba AU-23	ryba AL-22
masa	544 g	589 g
odpady rzeźne %	63 %	62 %
przyrosty/dzień	4,0 g/dzień	3,2 g/dzień

Obliczamy indeks selekcyjny obu reproduktorów:

$$IAU-23 = (0,1101322)(544 \text{ g}) + (0,5)(63 \%) + (6,6666667)(4,0 \text{ g/dzień}) = 118,079$$

$$IAL-22 = (0,1101322)(589 \text{ g}) + (0,5)(62 \%) + (6,6666667)(3,2 \text{ g/dzień}) = 117,201$$

Wniosek: AU-23 jest bardziej wartościowym tarlakiem niż AL-22.

Opisany program hodowlany typu „Indeks selekcyjny” należy do grupy tych programów, w których bierze się pod uwagę indywidualną wartość każdego osobnika. Ta grupa programów to tak zwana selekcja masowa lub selekcja indywidualna. Każdy osobnik, niezależnie od tego do której należy rodziny, jest porównywany ze wszystkimi innymi, a najlepsze z nich są wybierane do stada reproduktorów, których potomstwo utworzy następne pokolenie ryb. Selekcja indywidualna (masowa) jest skuteczna wtedy, gdy wartości odziedziczalności h^2 są wysokie.

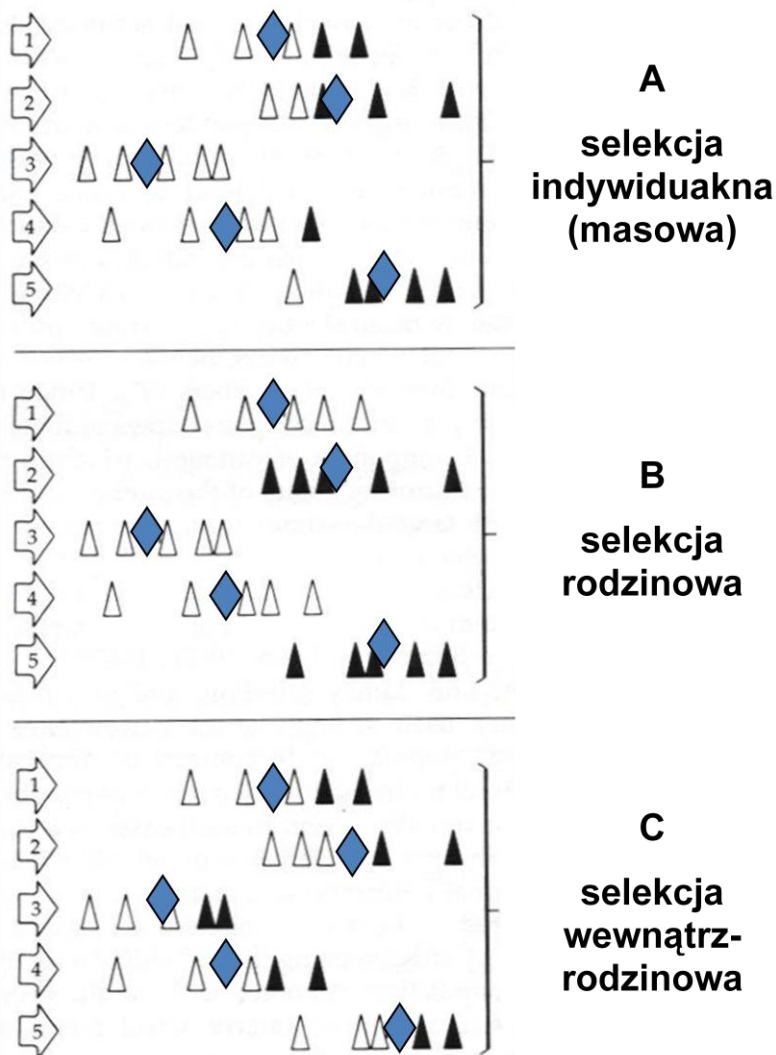
SELEKCJA RODZINOWA I WEWNĄTRZRODZINOWA

(Hartl 1980)

W szeregu poprzednich rozdziałów przekonaliśmy się, że hodowca ma do dyspozycji rozmaite programy hodowlane, które może stosować w celu poprawiania cech użytkowych hodowanych ryb. Oczywiście, znajomość odziedziczalności (h^2) poprawianych cech ma kluczowe znaczenie w procesie dobierania odpowiednich metod hodowlanych.

Jak dotąd poznawaliśmy przede wszystkim zasady selekcji indywidualnej (ang. *individual selection*) zwanej też selekcją masową (ang. *mass selection*), w której poszczególne osobniki były selekcionowane (przeznaczane) do rozrodu na podstawie wartości ich cech fenotypowych. Selekcja indywidualna jest najbardziej skuteczna wtedy, gdy odziedziczalność poprawianej cechy fenotypowej jest równa lub wyższa niż $h^2 = 0,20$. W przypadku cech fenotypowych o niższej odziedziczalności, należy stosować inne programy selekcyjne, spośród których tutaj pokrótce omówione zostaną dwa: selekcja rodzinowa oraz selekcja wewnątrzrodzinowa.

Rysunek 22A przypomina ogólną zasadę selekcji indywidualnej (masowej): niezależnie od tego, do której rodziny należą oceniane ryby, hodowca wybrał i przeznaczył do rozrodu 10 osobników (selektów) o największej (najbardziej korzystnej) wartości doskonałej cechy fenotypowej (lub zespołu cech fenotypowych, jak w programie „Indeks selekcyjny”).



wartość cechy fenotypowej

Rysunek 22. Układ pięciu osobników (trójkąty) z pięciu rodzin (strzałki) ilustruje selekcję (A) indywidualną, (B) rodzinną i (C) wewnątrzrodzinową. W każdym przypadku oś odciętych (X) to wartość cechy fenotypowej, a każdy osobnik jest umieszczony nad nią w miejscu wynikającym z jego wartości fenotypowej. Niebieski romb wewnątrz każdej rodziny to średnia wartość danej cechy fenotypowej, obliczona dla rodziny na podstawie wartości cechy

zmierzonej u wszystkich członków rodziny. W każdym przypadku hodowca chce wybrać do rozrodu 10 osobników. W selekcji indywidualnej (A) wybierze dziesięć najlepszych ryb (zaczerzone trójkąty), nie zważając na to, z której pochodzą one rodziny. W selekcji rodzinowej (B) wybrane zostaną dwie najlepsze rodziny, przy czym hodowca kieruje się tu średnią wartością cechy, wyliczoną na podstawie pomiarów dokonanych dla wszystkich członków danej rodziny. W tym przypadku wybrane zostały rodziny numer 2 i 5, gdyż ich średnie wartości fenotypowe były najwyższe. W selekcji wewnątrzrodzinowej (C) z każdej rodziny wyselekcjonowano dwie najlepsze ryby, nie zważając na to, iż fenotyp niektórych wyselekcjonowanych ryb (na przykład z rodziny 3) był gorszy od fenotypu niektórych ryb odrzuconych (na przykład z rodziny 5) (Hartl 1980, zmienione przez MŁ).

Selekcja rodzinowa (ang. *family selection*) (Rysunek 22B) to program hodowlany, w którym osobniki przeznaczane do rozrodu to te, które są członkami rodzin o najwyższej średniej wartości doskonałej cechy fenotypowej. W takim programie do rozrodu przeznacza się całe rodziny, to znaczy wszystkie osobniki tych rodzin, które uważa się za najlepsze pod względem doskonałej cechy fenotypowej (lub zespołu cech). Selekcja rodzinowa powinna być stosowana wtedy, gdy doskonałe cechy charakteryzuje niska wartość odziedziczalności h^2 , czyli gdy wpływ środowiska na wartość cechy fenotypowej jest duży. Wybierając do dalszej hodowli całe rodziny można zakładać, iż warunki środowiskowe wpływają w taki sam sposób na wszystkie osobniki danej rodziny ryb. Przy wyborze (selekcji) rodziny posługujemy się średnią wartością danej cechy wyliczoną z danych zebranych dla wszystkich jej członków. Skuteczność selekcji rodzinowej opiera się więc na tym, że odchylenia wartości fenotypowej cech poszczególnych członków rodziny od wartości średniej znoszą się, zatem średnia wartość fenotypowa cechy selekcjonowanej jest bliska jej wartości genetycznej. Zatrzymując do dalszej hodowli wyróżniające się fenotypowo rodziny hodowca automatycznie preferuje rodziny genetycznie bardziej wartościowe („lepsze”). Korzyści ze stosowania selekcji rodzinowej są więc tym większe, im większy udział w kształtowaniu ogólnej wariancji fenotypowej można przypisać odchyleniom spowodowanym zróżnicowaniem warunków środowiskowych (czyli gdy wartość wskaźnika odziedziczalności cechy h^2 jest mała). Dlatego stosowanie selekcji rodzinowej jest szczególnie uzasadnione przy doskonaleniu cech nisko odziedziczalnych; w takich przypadkach selekcja rodzinowa jest skuteczniejsza od selekcji indywidualnej (Nowicki i Kosowska 1995).

Selekcja wewnątrzrodzinowa (ang. *within-family selection*) (Rysunek 22C) to procedura, w której do rozrodu wybierane są osobniki (selekty) najwybitniejsze w każdej rodzinie. A więc jako selekty zachowywane są na przykład dwa najlepsze pod względem poprawianej cechy osobniki z każdej rodziny, mimo że porównując ze sobą osobniki wszystkich rodzin wyraźnie widać (Rysunek 22C), iż odrzucone z dalszej hodowli osobniki rodziny piątej są „lepsze” niż zachowane do rozrodu osobniki rodziny trzeciej. Selekcję wewnątrzrodzinową stosuje się wtedy, gdy środowiskowy składnik zmienności fenotypowej jest wyjątkowo duży ale identyczny dla wszystkich osobników poszczególnych rodzin (w celach poglądowych można rozważyć rodziny ryb, z których każda jest oczywiście potomstwem jednej pary reproduktorów i każda jest chowana w osobnym stawie). W ten sposób wybieranie do dalszej hodowli osobników wyjątkowo korzystnie odbiegających od osobników przeciętnych w danej rodzinie eliminuje pozagenetyczne wpływy rodzinne, jako że selekcji dokonuje się wśród osobników o wspólnych właściwościach genetycznych, właściwych dla danej rodziny.

Jak już wspomniano, selekcja indywidualna umożliwia poprawę wartości hodowlanej „czystych” populacji; to samo można powiedzieć o selekcji rodzinowej i wewnątrzrodzinowej. Wiele komercyjnych programów hodowlanych opiera się jednak na schemacie rozmaitych krzyżowań pomiędzy czystymi populacjami, w których selekcji dokonuje się nie na podstawie wartości cech fenotypowych osobników danej rodziny, ale na podstawie wartości fenotypowych ich potomstwa, powstałego w wyniku skrzyżowania reproduktorów z osobnikami pochodzącymi z innej czystej populacji. Programy takie układa się w oczekiwaniu uzyskania efektów heterozji, czyli wybujałości mieszańców pod względem cech ilościowych.

HYBRYDYZACJA

(Tave 1986)

Hybrydyzacja jako program hodowlany (ang. *hybridisation* albo *crossbreeding*) wykorzystywana jest wtedy, gdy zasoby zmienności fenotypowej zależne od zmienności genetycznej typu addytywnego V_A są znikome lub niemożliwe do eksploatacji (patrz: str. 22). Stosując hybrydyzację poprawiamy produktywność populacji dzięki eksploatacji V_D , czyli zmienności fenotypowej wynikającej ze zmienności genetycznej typu domi-

nacyjnego (oczywiście, można stosować hybrydyzację także w tych przypadkach, gdy V_A jest wysokie).

Przypomnijmy, że V_D to zmienność genetyczna wynikająca z interakcji pomiędzy allelami danego locus. Ponieważ ta forma zmienności genetycznej wynika z interakcji pomiędzy parami alleli (odmianami) poszczególnych genów, a pary alleli są „rozrywane” podczas mejozy, w rezultacie V_D nie może być przekazana potomstwu przez organizm rodzicielski. W każdym pokoleniu zmienność genetyczna typu dominacyjnego jest tworzona na nowo, a jej skutki zasadniczo zależą od „szczęścia”. Ryby, których znakomity fenotyp wynika ze szczególnych interakcji alleli są znakomite gdyż są nosicielami szczęśliwych układów („konstelacji”) alleli. Niestety, ryby te nie mogą przekazać tej „wyjątkowości” swemu potomstwu, gdyż konstelacje alleli danych loci zostaną rozerwane podczas produkcji gamet w procesie mejozy. Tak więc celem programu wykorzystującego hybrydyzację jest ustalenie, które kombinacje ryb rodzicielskich zapewniają takie kombinacje alleli, które tworząc pożądane interakcje u ryb potomnych poprawiają ich cechy fenotypowe.

Addytywna zmienność genetyczna (V_A) oraz zmienność genetyczna typu dominacyjnego (V_D) są diametralnie różne; w rezultacie programy hodowlane oparte na selekcji i hybrydyzacji także różnią się diametralnie. W programach selekcyjnych wybiera się reproduktory na podstawie cech indywidualnych czy rodzinowych, spodziewając się że następne pokolenie będzie podobne do selektów. W hybrydyzacji następne pokolenie może nie być podobne do reproduktorów, i jeśli przedtem nie wykonaliśmy krzyżowań próbnych, nie można nawet przewidzieć wyniku krzyżowania. Używanie znakomitych hybrydów przypomina sytuację „chybił/trafił”. Czasem mamy szczęście, czasem nie. Można skrzyżować dwa znakomite osobniki i uzyskać bezwartościowe potomstwo, można skrzyżować dwie mierne ryby i otrzymać rekordowe potomstwo. Zasadniczo to co próbujemy zrobić to znaleźć taką krzyżówkę (czyli kombinację reproduktorów), która zagwarantuje otrzymanie jej znakomitego potomstwa. Gdy już znajdzie się właściwą kombinację tarlaków, wówczas jej konsekwentne stosowanie może poprawić produktywność gospodarstwa.

Istnieje wiele sposobów wykorzystania hybrydyzacji w programach hodowlanych. Na przykład można stosować hybrydyzację:

1. jako „zgrubną” metodę podniesienia produktywności stada, nierzadko stosowaną przed rozpoczęciem programu selekcyjnego. Eksploatacja V_D jest procesem niezależnym od V_A , tak więc można zastosować hybrydyzację zarówno gdy wartość odziedziczalności cechy h^2 jest wysoka, jak i wtedy gdy jest niska. Gdy h^2 jest niska hybrydyzacja jest zazwyczaj jedyną praktyczną drogą podniesienia produktywności, gdyż selekcja jest w takich warunkach nieskuteczna,
2. jako ostatni element programu selekcyjnego, gdy celem takiego krzyżowania jest uzyskanie materiału zarybieniowego do wychowania ryb towarowych. W takim przypadku selekcjonuje się ryby dwóch linii, o których wiadomo że ich skrzyżowanie umożliwi uzyskanie wartościowych hybryd. Wtedy właśnie po zakończeniu programu selekcji obie linie krzyżuje się ze sobą, uzyskując materiał zarybieniowy do wychowania szczególnie wartościowych ryb towarowych,
3. do wyhodowania nowych linii hodowlanych albo ras ryb,
4. do uzyskania fenotypowo wyrównanego, końcowego produktu chowu (czyli ryb towarowych). Często przetwórci i konsumenci chcą sobie ryb wyrównanych pod względem ich fenotypu (na przykład ryb o pożądanej wielkości). W takim przypadku hybrydyzacja jest najskuteczniejszą metodą uzyskiwania fenotypowo wyrównanego potomstwa,
5. do uzyskiwania jedнопłciowych stad ryb,
6. do uzyskiwania bezpłodnych hybryd międzygatunkowych, które mają zostać wpuszczone do wód naturalnych. Tak utworzone stado jest funkcjonalnie bezpłodne i nigdy nie wytworzy samopodtrzymującej się (czyli płodnej i plennej) populacji.

Na pewno nie można drogą hybrydyzacji utworzyć dobrego stada reproduktorów, czyli takiego stada, w którym ryby wytwarzałyby w kolejnych pokoleniach znakomite potomstwo. Hybrydy F_1 nie wytworzą potomstwa o cechach fenotypowych doskonalszych niż przeciętne, gdyż ta spodziewana „nadprzeciętność” może być jedynie wynikiem V_D , a ta wynika z konstelacji alleli poszczególnych genów, która jest rozrywana podczas gametogenezy (gamety zawierają po jednym allelu danego genu i łączą się w zygoty, które mają przypadkowe układy par alleli danych genów). Dlatego hybrydyzacja jest głównie stosowana do uzyskiwania materiału obsadowego do wypro-

dukowania ryb towarowych, podczas gdy selekcja jest stosowana wtedy, gdy dąży się do zbudowania wartościowego stada rozrodczego.

Ponieważ hybrydyzacja jest podejściem typu „chybił/trafił”, jej wyniki są oczywiście nieprzewidywalne: czasem są znakomite, czasem wręcz odwrotnie. Literatura przedmiotu donosi o mnóstwie powodzeń i niepowodzeń hybrydyzacji. Powszechnie jest oczekiwanie hodowców, iż hybrydy będą miały doskonalsze fenotypy od krzyżowanych gatunków lub różnych linii hodowlanych tego samego gatunku. W tym kontekście mówi się o wybujałości mieszańców (hybryd) czyli o tak zwanym efekcie heterozji. Ponieważ zdarzają się przypadki wątpliwości co jest a co nie jest heterozją, warto uściślić definicję tego pojęcia posługując się poniższym przykładem.

HETEROZJA (WIGOR MIESZAŃCÓW)

Heterozja jest miarą tego, czy hybrydy mają lepsze czy gorsze cechy użytkowe niż obserwowane w stadach rodzicielskich (w liniach hodowlanych tego samego gatunku albo w różnych gatunkach). Heterozję (H) określa się, korzystając z następującego wzoru:

$$H = \frac{\text{średnia dwukierunkowych hybryd } F_1 - \text{średnia rodziców}}{\text{średnia rodziców}} \cdot 100$$

PRZYKŁAD SZACOWANIA HETEROZJI

Przyjmijmy, że hodowca rozradza i produkuje sumy kanałowe (*Ictalurus punctatus*, ang. *channel catfish*), sumy błękitne (*Ictalurus furcatus*, ang. *blue catfish*), oraz ich dwukierunkowe hybrydy (czyli krzyżówki samic suma kanałowego z samcami suma błękitnego oraz samic suma błękitnego z samcami suma kanałowego). Gdy ryby mają 18 miesięcy odławia próby wszystkich czterech kombinacji ryb i odnotowuje następujące średnie masy ciała:

Grupa ryb	Średnia masa ciała (g)
sumy kanałowe	460
sumy błękit	440
samice suma kanałowego X samce suma błękitnego	600
samice suma błękitnego X samce suma kanałowego	462

Pytanie: Czy i jak duża jest heterozja w tym eksperymencie?

Krok 1. Obliczamy średnią masę ciała grup rodzicielskich:

$$\text{średnia masa ciała grup rodzicielskich} = \frac{460 \text{ g} + 440 \text{ g}}{2} = 450 \text{ g}$$

Krok 2. Obliczamy średnią masę ciała hybryd:

$$\text{średnia masa ciała hybryd} = \frac{462 \text{ g} + 600 \text{ g}}{2} = 531 \text{ g}$$

Krok 3. Obliczamy heterozję:

$$H = \frac{531 \text{ g} - 450 \text{ g}}{450 \text{ g}} \cdot 100 = 18 \%$$

Czyli w tym typie krzyżowania uzyskuje się efekt heterozji: hybrydy rosną przeciętnie o 18 % szybciej niż gatunki wyjściowe. Trzeba tu podkreślić, iż do obliczenia heterozji konieczne są dane dotyczące obu grup

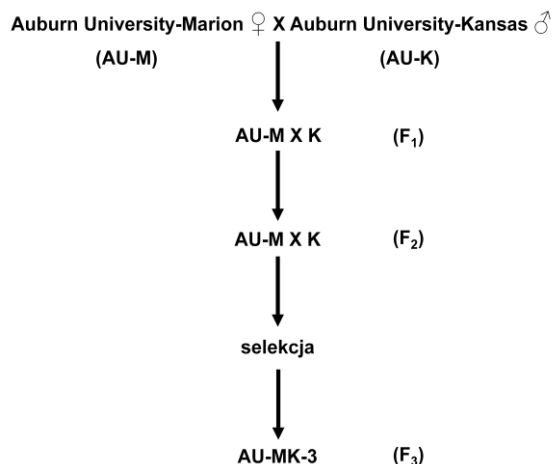
rodzicielskich oraz obu grup (dwukierunkowych) hybrydowych. Jeśli nie zostały dokonane pomiary wszystkich tych czterech grup ryb, nie ma mowy o obliczeniu heterozji. Można wtedy powiedzieć iż jedna lub obie grupy hybrydów są lepsze czy gorsze od jednej lub obu grup rodzicielskich, ale nie można obliczyć heterozji.

PRZYKŁADY ZASTOSOWAŃ HYBRYDYZACJI W PROGRAMACH HODOWLANYCH

(Tave 1986)

OTRZYMYWANIE NOWYCH LINII HODOWLANYCH

Wśród rozmaitych możliwych zastosowań hybrydyzacji w hodowli ryb, trzeba wymienić otrzymywanie nowych linii hodowlanych. Na przykład Dunham i Smitherman (1985) utworzyli nową linię hodowlaną (AU-MK-3) suma kanałowego w wyniku zhybrydowania dwóch istniejących linii: Marion i Kansas (Rysunek 23). Najpierw skrzyżowano linię Marion (samice linii Auburn University-Marion; AU-M) z linią Kansas (samce linii Auburn University-Kansas; AU-K). Następnie, po wychowaniu reproduktorów pokolenia F_1 , przeprowadzono ich tarło i utworzono pokolenie F_2 (AU-MxK). Hybrydy F_2 poddano selekcji na szybsze tempo wzrostu masy ciała. W rezultacie pokolenie F_3 (AU-MK-3) miało już szybsze tempo wzrostu, większy odsetek ryb przystępujących do tarła w wieku 3 lat oraz charakteryzowało się większą plennością (liczbą sztuk wychowanego narybku przeliczoną na 1 kg masy ciała samicy) niż inne linie hodowlane suma kanałowego.



Rysunek 23. Rodowód linii hodowlanej suma kanałowego AU-MK-3, utworzonej w wyniku hybrydyzacji linii Marion i Kansas (według Dunham i Smitherman 1985).

PLANOWANIE PROGRAMÓW HODOWLANYCH WYKORZYSTUJĄCYCH HYBRYDYZACJĘ

Zewnętrzne zapłodnienie charakterystyczne dla większości gatunków ryb, opanowywane metody kriokonserwacji nasienia oraz hormonalnej stymulacji rozrodu skłaniają do stwierdzenia, iż przed hodowcami otwierają się niemal nieograniczone możliwości uzyskiwana najrozmaitszych hybryd o potencjalnie interesujących właściwościach biologicznych i hodowlanych. Hybrydyzacja może być znakomitym narzędziem do uzyskiwania nowych, atrakcyjnych obiektów chowu i hodowli ryb. Jednak zanim „zabierzemy się” za stosowanie w tym celu metod inżynierii genomowej i genetycznej, powinniśmy bardziej systematycznie zbadać możliwości oferowane przez hybrydyzację międzygatunkową i wewnątrzgatunkową.

Hybrydyzacja jest wprawdzie metodą działającą na zasadzie „chybiił-trafił”, ale to nie znaczy że w ogóle nie jesteśmy w stanie przewidywać prawdopodobieństwa powodzenia hybrydyzacji ani jej wyników. Niektóre krzyżówki, na przykład między gatunkami bardzo od siebie odległymi filogenetycznie, można z góry wykluczyć jako kombinacje nie rokujące nadziei na osiągnięcie powodzenia. Inne, gdy krzyżowane gatunki należą do tej samej rodziny, a jeszcze lepiej do tego samego rodzaju, mogą zaowocować uzyskaniem potomstwa o ciekawych właściwościach, a w rezultacie być może dostarczą reproduktorów umożliwiających na przykład krzyżówki trójdrożne itp. W takich razach ważną informacją jest między innymi diploidalna liczba chromosomów poszczególnych gatunków: przypadki powodzenia hybrydyzacji gatunków znacznie różniących się diploidalną liczbą chromosomów są bardzo rzadkie. Wreszcie największe prawdopodobieństwo osiągnięcia sukcesu powstaje wówczas, gdy krzyżujemy ryby różnych linii (czy stad) hodowlanych tego samego gatunku.

Wiele osób mylnie zakłada, iż największe osiągnięcia można uzyskać dzięki hybrydyzacji międzygatunkowej. Tymczasem nierozpoznane pozostają możliwości uzyskania postępów hodowlanych w wyniku dobrze zaplanowanej wewnątrzgatunkowej hybrydyzacji międzyliniowej. W takich przypadkach najlepsze wyniki osiągnano wówczas, gdy krzyżowano ze sobą udomowione stada danego gatunku; jeśli jednym z partnerów hybrydyzacji było stado dzikie, wyniki zazwyczaj były dużo gorsze. Koniecznym jest też jednoczesne zbadanie wszystkich kombinacji krzyżowań, to znaczy należy

poddać obserwacji zarówno potomstwo obu linii wyjściowych jak też obie krzyżówki międzyliniowe (na przykład samice linii A x samce linii B oraz samice B x samce A). I na koniec uwaga bardzo praktyczna: do hybrydyzacji należy wybierać pełnowartościowe reproduktory. Tymczasem zdarza się, że hodowca wybiera okazałe reproduktory i przeprowadza ich tarło w celu uzyskania takiej ilości zapłodnionej kry, która zapewni normalne funkcjonowanie przedsiębiorstwa. Dopiero pozostałe reproduktory, często kiepskiej jakości, są używane do „próby” hybrydyzacji. Oczywiście niepowodzenie takiego zabiegu jest interpretowane na niekorzyść kombinacji hybrydyzacyjnej, podczas gdy prawdziwą przyczyną może być po prostu zła jakość użytych reproduktorów.

RODZAJE KRZYŻOWAŃ

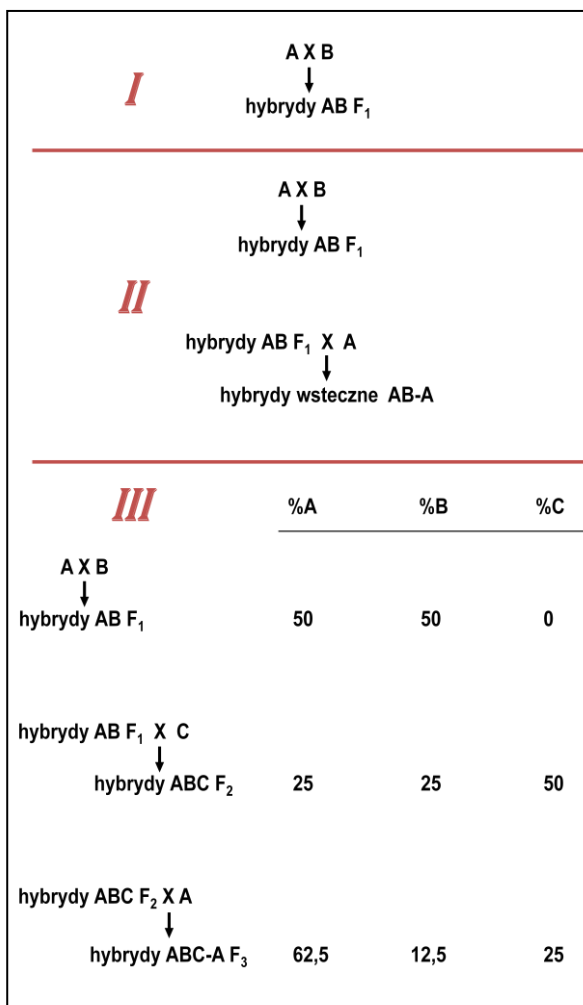
Istnieje wiele typów krzyżowań, wśród których najbardziej rozpowszechnione jest krzyżowanie dwóch gatunków albo linii ryb, czyli proste krzyżowanie międzygatunkowe, międzyliniowe, itp. W takim przypadku ryby dwóch gatunków czy linii są krzyżowane ze sobą z wytworzeniem hybrydów F_1 , które stają się materiałem do produkcji ryb towarowych (Rysunek 24).

Wytwarzanie hybrydów F_1 do produkcji towarowej to tak zwane krzyżowanie końcowe (ang. *terminal cross*). Staramy się tu wykorzystać zasoby zmienności genetycznej typu V_D i ten rodzaj programu był stosowany w większości opisanych krzyżowań międzygatunkowych i międzyliniowych. Jeśli natomiast hybrydujemy dwie linie, które poddano uprzedniej selekcji, wówczas eksploatujemy zarówno V_A jak i V_D .

Krzyżowanie szczytowe (ang. *topcrossing*) to odmiana krzyżowania końcowego, w którym linia zimbredowana kojarzona jest z linią niezimbredowaną. Niektóre doniesienia opisują powodzenie takich hybrydyzacji, dzięki którym na przykład pstrągi tęczowe, potokowe i źródlane rosły szybciej niż ryby linii wyjściowych (Davis 1976).

W krzyżowaniu wstecznym (ang. *backcrossing*) hybrydy F_1 są kojarzone z powrotem z jedną z linii rodzicielskich. Dzięki temu w konstruowanej puli genowej linii hodowlanej osiąga się większy udział genów jednej z linii wyjściowych (Rysunek 24). Tutaj pula genowa linii hybrydów wstecznych AB-A składa się w 75 % z genomu linii A i w 25 % z genomu linii B. Technika ta umożliwia również transfer pożądaných alleli z jednej linii hodowlanej (albo gatunku) do drugiej.

Krzyżowanie trójliniowe (trójdrożne) (ang. *three breed cross*) jest stosowane do wytwarzania rozmaitych kombinacji genomów trzech różnych grup (Rysunek 24). Gdy jedna grupa jest krzyżowana wstecznie z hybrydami F_2 (w tym przypadku grupa A została skojarzona z hybrydami F_2), wówczas program taki bywa nazywany krzyżowaniem rotacyjnym (ang. *rotational cross*).



Rysunek 24. Kilka rodzajów krzyżowań: (2-I) – krzyżowanie końcowe dwóch gatunków lub linii, A i B; (2-II) – krzyżowanie wsteczne hybrydów AB F₁ z linią A; (2-III) - krzyżowanie trójliniowe (trójdrożne) rotacyjne, w którym linia hybrydowa F₂ została wstecznie skrzyżowana z linią A.

SELEKCJA POWROTNA PRZEMIENNA

(Tave 1986; Nowicki i Kosowska 1995)

Metoda **selekcji powrotnej** (ang. *recurrent selection*) została opracowana na przełomie lat 1940-tych i 1950-tych przez amerykańskich hodowców kukurydzy, po czym w latach 1960-tych została dostosowana do wymogów hodowli drobiu mięsnego i bydła opasowego i rozwinięta jako **selekcja powrotna przemienne** (ang. *reciprocal recurrent selection*) (Nowicki i Kosowska 1995).

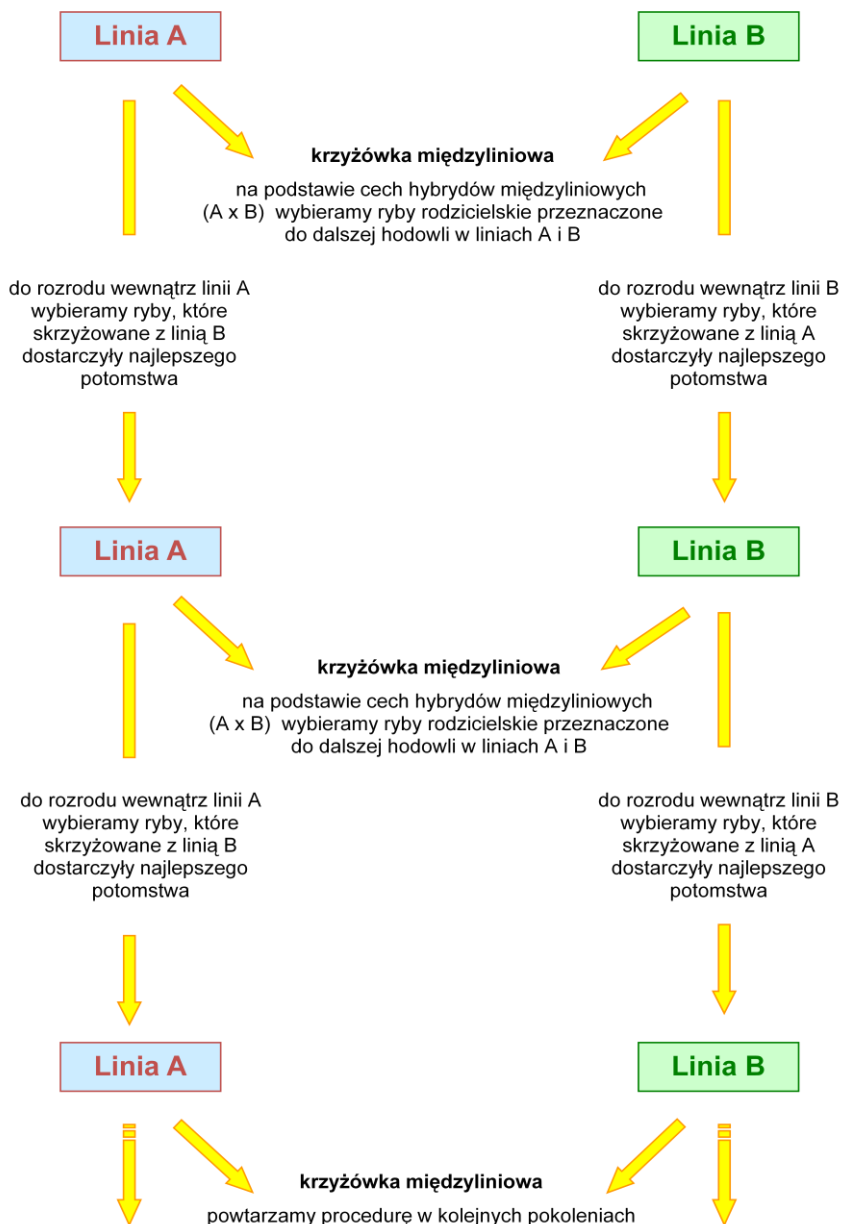
Mimo że nie ma możliwości selekcjonowania na heterozję (wigor mieszańców), można selekcjonować na pewną kompleksową zdolność do osiągania przez hybrydy założonego zespołu cech fenotypowych. Jeśli okazuje się, że w danej populacji niektóre osobniki łatwiej niż pozostałe hybrydują z osobnikami innej populacji, wówczas dążąc do zwiększenia efektywności procesu hybrydyzacji można uruchomić program hodowlany zwany selekcją powrotną. Należy po prostu wybrać osobniki gotowe do tarła i skrzyżować je z innymi osobnikami ich własnej grupy (stada, linii hodowlanej czy gatunku), a ich potomstwo skrzyżować w celu uzyskania hybryd następnego pokolenia. Takie postępowanie powinno poprawić efektywność rozrodu podczas procesu hybrydyzacji. Powtarzając to poprzez pokolenia osiągniemy pożądaną efektywność hybrydyzacji. Selekcja powrotna przedstawiona jest schematycznie na Rysunku 25. Jeśli selekcję powrotną stosuje się wobec ryb obu płci oraz obu linii, wówczas taki program hodowlany nazywa się selekcją powrotną przemienne.

W programie selekcji powrotnej przemiennej dwie populacje (na przykład linie hodowlane) są jednocześnie selekcjonowane w taki sposób, by doskonałe były cechy ich mieszańców (w tym przypadku hybryd międzyliniowych). W dążeniu do osiągnięcia tego celu krzyżujemy więc zwierzęta dwóch linii (lub ras), tak że w zygotach dochodzi do współdziałania między genami allelicznymi (naddominacja) albo do współdziałania między genami nieallelicznymi (epistaza). Ryby dwóch linii **A** i **B** są ze sobą krzyżowane (samice linii A z samcami linii B oraz samice linii B z samcami linii A). Uzyskane potomstwo poddaje się kontroli. Te samice i samce linii A, które w krzyżowaniu z rybami linii B dały najlepsze potomstwo zostają zatrzymane w celu podtrzymania istnienia linii A. Podobnie samice i samce

linii B, które z partnerami linii A dały najlepsze potomstwo zostają zatrzymane i są kojarzone między sobą w celu rozmnożenia tych osobników w linii B. W ten sposób uzyskuje się w liniach A i B pokolenia potomne, które znowu krzyżuje się między sobą a ich potomstwo poddaje się kontroli. Taki cykl powtarza się wiele razy — selekcja powrotna przemienna prowadzi w konsekwencji do homozygotyczności linii wyjściowych, ale homozygotyczność ta jest spowodowana kojarzeniem osobników najlepiej do siebie pasujących (umożliwiających uzyskanie efektu heterozji u ich potomstwa).

Przykładem selekcji powtarzającej przemiennej może być hodowla tilapii. Jednym z ważnych celów w chowie tilapii jest wytworzenie samczych stad jednopłciowych, co uniemożliwia ich rozród w okresie odchowu na ryby towarowe. Międzygatunkowa hybrydyzacja tilapii zwykle powoduje powstanie w stadzie od 5 do 15 % samic, co w oczywisty sposób niweluje wysiłki zmierzające do uzyskania jednopłciowego stada ryb. Tarlaki tilapii, których hybrydowe potomstwo jest w 100 % samcze, powinny zostać włączone do programu przemiennej selekcji powtarzającej w dążeniu do wyeliminowania powstawania samic hybrydowego pochodzenia (Hulata i inni 1983).

Tak więc w programie przemiennej selekcji powtarzającej hodowca dąży do wyprowadzenia dwóch linii hodowlanych, które w wyniku selekcji są tak do siebie nawzajem „dopasowane”, że ich hybrydyzacja staje się w kolejnych pokolenia coraz bardziej efektywna zarówno co do przeżywalności potomstwa hybrydowego jak i co do jego wartości jako ryb towarowych. Można sądzić, iż taki program hodowlany jest zarówno potencjalnie wysoce efektywny, a jednocześnie możliwy do realizacji w warunkach wielu komercyjnych ośrodków chowu ryb.



Rysunek 25. Schemat organizacji programu selekcji powrotnej. Taki program realizowany tylko wobec linii A albo tylko wobec linii B to selekcja powrotna. Jeśli jednak program taki jest realizowany jednocześnie wobec linii A oraz linii B, wówczas jest to selekcja powrotna przemienna (według Tave 1986, zmienione przez autorów).

Literatura (zbiorcza)

Davis, R.H., Jr. 1976. Evaluation of growth of inbred lines and their F₁ hybrids in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, brown trout, *Salmo trutta*, and rainbow trout, *Salmo gairdneri*. Doctoral Dissertation, Pennsylvania State University, University Park, PA, USA.

Dunham, R.A., R.O. Smitherman. 1983. Response to selection and realized heritability for body weight in three strains of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. *Aquaculture* 33: 89-96.

Dunham, R.A., R.O. Smitherman. 1985. Improved growth rate, reproductive performance, and disease resistance of crossbred and selected catfish from AU-M and AU-K lines. Circular 279. Alabama Agricultural Experimental Station, Auburn University, Alabama, U.S.A.

Gjedrem, T. 1979. Selection for growth rate and domestication in Atlantic salmon. *Z. Tierz. Züchtungsbiol.* 96: 56-59.

Hallerman, E.M. [editor]. 2003. Population Genetics: Principles and Applications for Fisheries Scientists. American Fisheries Society; Bethesda, Maryland. 458 stron.

Hartl, D.L. 1980. Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 488 stron.

Hartl, D.L., A.G. Clark. 1989. Principles of Population Genetics. Sinauer Association, Inc., Sunderland, Massachusetts. 682 strony.

Hulata, G., G. Wohlfarth, S. Rothbard. 1983. Progeny-testing selection of tilapia broodstocks producing all-male hybrid progenies – preliminary results. *Aquaculture* 33: 263-268.

Kapuscinski, A.R., L.D. Jacobson. 1987. Genetic guidelines for fisheries management. Minnesota Sea Grant. Minneapolis, University of Minnesota, 66 stron.

Kincaid, H.L., W.R. Bridges, B. von Limbach. 1977. Three generations of selection for growth rate in fall-spawning rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 106: 621-628.

Kincaid, H.L. 1976a. Effects of inbreeding of rainbow trout populations. Transactions of the American Fisheries Society 105: 273-280.

Kincaid, H.L. 1976b. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada 33: 2420-2426.

Kincaid, 1983. Inbreeding in fish populations used for aquaculture. Aquaculture 33: 215-227.

King, R.C. 1968. A Dictionary of Genetics. Oxford University Press, New York, London, Toronto, 283 strony.

Kirpichnikov, V.S. 1972. Methods and effectiveness of breeding the Ropshian karp. Communication I. Purposes of breeding, initial forms, and system of crosses. Sov. Genet. 8: 996-1001.

Luczynski, M., R. Rösch. 1993. Genetics in trout culture: Present state and nearest development [Genetik in der Forellenzucht: Stand der Technik und Entwicklungen. Arbeiten aus der Fischereiforschungsstelle Baden-Württemberg, 48 p.

Millenbach, C. 1950. Rainbow brood-stock selection and observations on its application to fishery management. Progressive Fish-Culturist 12: 151-152.

Nowicki, B., B. Kosowska. 1995. Genetyka i podstawy hodowli zwierząt. PWRiL Warszawa, 408 stron.

Reagan, R.E., G.B. Pardue, E.J. Eisen. 1976. Predicting selection response for growth of channel catfish. Journal of Heredity 67: 49-53.

Tave, D., R.O. Smitherman. 1980. Predicted response to selection for early growth in *Tilapia nilotica*. Transactions of the American Fisheries Society 109: 439-445.

Tave, D. 1984. Genetics of dorsal fin ray number in the guppy, *Poecilia reticulata*. Copeia 1984: 140-144.

Tave, D. 1986. Genetics for Fish Hatchery Managers. AVI Publishing Company, Inc. Westport, Connecticut, 299 stron.