

Selekcja

Warunki selekcji

Rodzi się więcej osobników niż może przeżyć i rozmnażać się.

Osobniki różnią się między sobą zdolnością przeżycia i rozmnażania.

Zmienność między osobnikami jest częściowo odziedziczalna.

Selekcja naturalna

Selekcja sztuczna

Selekcja naturalna

- Proces przetrwania i rozmnażania populacji
- Doskonali przystosowanie
- Podstawowy mechanizm ewolucji
- Nie można jej ignorować przy przewidywaniu skutków selekcji sztucznej

Positive selection (directional selection, Darwinian, dobór kierunkowy)

Rozpowszechnianie allelu zwiększającego przystosowanie

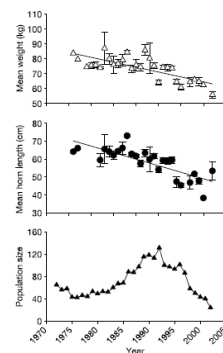
Np. oporność na antybiotyki

Dobór płciowy jest szczególnym przypadkiem doboru kierunkowego, gdzie o dostosowaniu decyduje postrzegana atrakcyjność dla płci przeciwnej. Co zyskują samice po za atrakcyjnym potomstwem - tego nie wiadomo?



Owca *Ovis canadensis*

Człowiek może wpływać na dobór kierunkowy. Ponieważ myśliwi wolą duże osobniki z dużymi rogami, selekcja preferuje teraz osobniki mniejsze z krótszymi rogami.



NATURE VOL 420 | 11 DECEMBER 2007 | www.nature.com/news

Purifying selection (negative, stabilizing)

Usuwa szkodliwe mutacje

Prawdopodobnie najbardziej powszechna selekcja

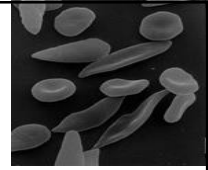
Balancing selection (disruptive)

Faworyzuje (utrzymuje) zmienność w populacji

Allel nigdy nie osiąga minimalnej albo maksymalnej frekwencji, ale raczej 50%.

Nie można mówić, że allel jest korzystny lub szkodliwy

Może być spowodowana naddominacją, Naddominacja może się pojawić, kiedy heterozygota jest odporna na pasożyty (np. anemia sierpowata)



Normalne i sierpowate czerwone ciała krwi

Mutacja w genie hemoglobiny skraca życie, ale w układzie heterozygotycznym zwiększa odporność na malarię

Dlaczego złe allele dokonują inwazji?**Tego nie wyjaśnia selekcja!**

Uzupełnia teorii ewolucji:

- Dziedziczenie pozamendelowskie
- Gen autostopowicz
- Zależność tych samych genów w różnych genomach

Dziedziczenie mendelowskie

AA cechuje się pewną korzyścią dla adaptacji (s) nad aa
Aa ma przewagę $h \times s$, gdzie h oznacza dominację A nad a

Częstość allelu A w następnym pokoleniu to
 $p' = [p^2(1+s) + pg(1+hs)] / [p^2(1+s) + 2pg(1+hs) + q^2]$

$p = P(A)$, $q = 1 - p$

Przypuśćmy, że wszystkie osobniki to aa. Nagle mutuje jeden gen $a \rightarrow A$ ($p \approx 0$). Jaka jest szansa, że A się upowszechni?

Gen może się upowszechnić, gdy $hs > 0$, czyli gdy Aa ma jaką przewagę nad a.

Przy dziedziczeniu mendelowskim ważne jest tylko przewaga w adaptacji!

Dziedziczenie pozamendelowskie

Przypuśćmy, że Aa przekazuje allele A z częstością k i allel a z częstością $1 - k$ (wg. Mendla $k = 0,5$).
Przystosowanie

AA	1 - t
Aa	1 - s
aa	1

Aby zły gen A się upowszechnił $2 \times k \times (1 - s) > 1$

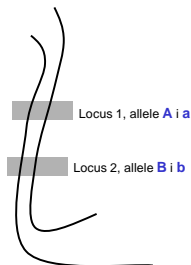
Przy dziedziczeniu pozamendelowskim ważna jest nie tylko nie tylko przystosowanie (s), ale częstość przekazywania genu (k).

Zły gen może obniżyć przystosowanie o niemal 50% i wciąż się szerzyć!

Gen samolub to zły gen z $k > 0,5$.

Nierównowaga sprzężeniowa

Geny z różnych loci nie są niezależne. Miarą korelacji między allelami z różnych loci jest nierównowaga sprzężeniowa (gametyczna, linkage disequilibrium, LD)



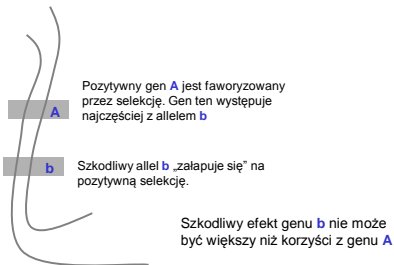
Gdy populacja jest w równowadze, oczekujemy, że haplotyp A-B będzie występował z częstością $p_A \times p_B$.

Rzeczywista częstość wynosi p_{AB}

Odchylenie (LD) to: $D = p_{AB} - p_A \times p_B$

Nierównowaga sprzężeniowa może się utrzymywać wiele pokoleń, aż nie zniszczy jej crossing-over.

Gen autostopowicz



Zależność tych samych genów w różnych genomach

Niektóre osobniki realizują strategię, w których ułatwiają rozmnażanie **krewnych**, nawet kosztem własnego przeżycia czy potomstwa.



Niektóre sówki pomagają swojemu rodzeństwu w obsłudze gniazda, nawet kosztem własnego potomstwa.

Naturalna selekcja nie powinna tolerować genów takiego zachowania. Ale te geny są dobre dla krewnych!

Taka selekcja to selekcja krewnych (kin selection).

Niektóre termyty wybuchają broniąc własnych kolonii



Zależność tych samych genów w różnych genomach

Aby zaszła taka selekcja

$$b / c > 1 / R$$

b = zysk beneficjenta

c = koszt altruizmu

R = spokrewnienie

Dlaczego warto zrozumieć naturalną selekcję?

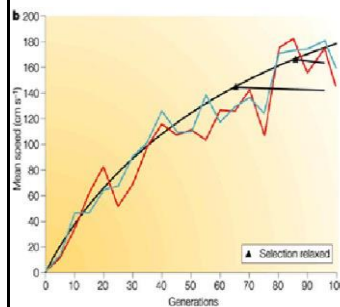
1. Selekcja przeciwko genowi to po prostu choroba. Poszukiwanie regionów genomowych podlegających tej selekcji może prowadzić do poznania złych genów.
2. Jeżeli znamy miejsca w genomie podlegające selekcji, to możemy optymalizować strategię modyfikacji genomów roślin i zwierząt.
3. Jeżeli obszar genomu nie podlega selekcji, może być neutralny dla fenotypu.

Czym jest selekcja sztuczna dla hodowców?

- Podstawowe narzędzie genetycznego doskonalenia populacji
- Wybór najlepszych genetycznie osobników do rozrodu
- Sterowanie rozrodem – więcej potomstwa od lepszych osobników a mniej od gorszych

Skuteczność selekcji

Przykład: szybkość lotu muszek owocowych



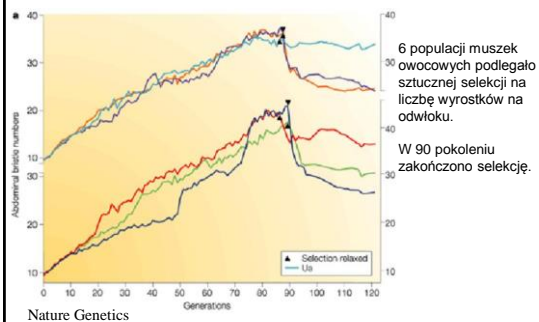
Wybierano zawsze 4,5% najszybszych lotników.

Po 100 pokoleniach szybkość wzrosła z początkowej 2 cm/s do 170 cm/s!

W dwóch populacjach otrzymano ten sam wynik selekcji.

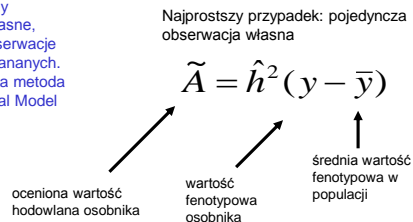
Nature Genetics

Selekcja naturalna może niweczyć wyniki selekcji sztucznej



Selekcji dokonujemy na podstawie ocenionej wartości hodowlanej

W ocenie wykorzystujemy obserwacje własne, krewnych i obserwacje cech skorelowanych. Zaawansowana metoda to BLUP-Animal Model



Selekcja sztuczna - rodzaje

Efekt selekcji

- kierunkowa
- stabilizacyjna
- rozdzielcza

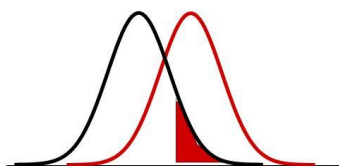
Źródło informacji

- bezpośrednia
- pośrednia

Liczba cech

- na jedną cechę
- na wiele cech
 - następcza
 - niezależna
 - wg. Indeksu selekcyjnego

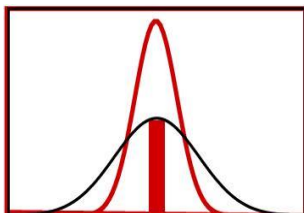
Selekcja kierunkowa



Przykłady:

- wydajność mleczna
- szybkość konia
- przyrost

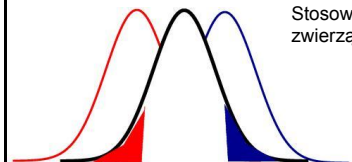
Selekcja stabilizująca



Przykłady:

- wczesność dojrzewania kur (160-170 dni)
- szybkość oddawania mleka
- wysokość w kłębie (Araby 148-156 cm)

Selekcja rozdzielcza



Stosowana głównie u zwierząt laboratoryjnych

Selekcja pośrednia

To doskonalenie cechy X w oparciu o pomiar cechy Y

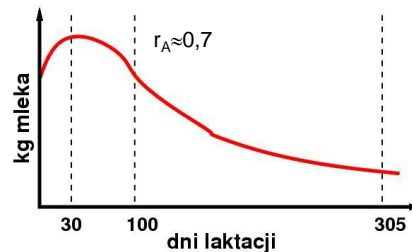
Gdy cecha X

- trudna/kosztowna w pomiarze (wydajność mleczna)
- niemierzalna za życia (wydajność rzeźna)

Czasem pozwala przyspieszyć ocenę

Warunkiem sukcesu jest korelacja genetyczna między cechami!

Selekcja pośrednia - przykład



Selekcję na wydajność krów w całej laktacji często prowadzi się na podstawie wyników za pierwsze 100 dni. Krótszy odstęp pokoleń.

Selekcja następcza

Doskonalenie kilku cech poprzez następujące po sobie selekcje na pojedyncze cechy

Zalety

- szybki postęp dla aktualnie doskonalonej cechy
- tylko jedna cecha mierzona

Wady

- wybitne osobniki względem łącznej wartości hod. mogą nie być wybrane
- postęp tracony wskutek zaniku presji selekcyjnej

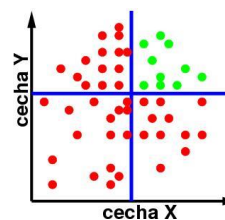
Selekcja niezależna

Zalety

- lepsza od następczej
- doskonalenie wielu cech jednocześnie

Wady

- jedna zła cecha może przekreślić wybitnego osobnika



Dla każdej cechy wyznaczamy minimum, które zwierzę powinno spełniać

Selekcja niezależna - przykład dla kłaczy

cecha kłaczy	ocena (max 10)	minimum	selekcja
pokrój	10	7	TAK
usposobienie	10	6	TAK
umaszczenie	10	5	TAK
dzielność	5	4	TAK
rodowód	3	5	NIE

Indeks selekcyjny (I)

Wartość, na podstawie której jest dokonywana selekcja

• zastępuje nieznaną wartość hodowlaną (H)

• np. ocena BLUP, wartość fenotypowa

• im większe podobieństwo między H i I tym lepiej

Indeks selekcyjny umożliwia skuteczną selekcję na wiele cech jednocześnie oraz selekcję pośrednią

Indeks selekcyjny

Przykład:

łączna wartość hodowlana (cel selekcji)

$$H = v_1 \times (\text{waga tuszy}) + v_2 \times (\text{otłuszczenie}) + \dots$$

indeks selekcyjny

$$I = b_1 \times (\text{waga ciała}) + b_2 \times (\text{pomiar ultradźwiękowy}) + \dots$$

Reakcja na selekcję

Miara skuteczności selekcji

$$R = \bar{a}_{pc} - \bar{a}_p$$

średnia wartość
hodowlana
potomstwa wybranych
rodziców

średnia wartość hodowlana całej populacji
przed selekcją

Jeżeli warunki środowiskowe
nie zmieniły się to R jest także
różnicą fenotypową.

$$R = \bar{y}_{pc} - \bar{y}_p$$

Czy można przewidzieć reakcję na selekcję?

Tak, ale

- tylko w krótkim czasie
- z ograniczoną dokładnością
- i znając parametry genetyczne

Przewidywanie jest możliwe na podstawie teorii selekcji

Model infinitezymalny

Teoria selekcji zakłada, że

- cecha uwarunkowana jest bardzo dużą liczbą genów (poligeny)
- każdy z genów ma b. mały wpływ na cechę

i dlatego rozkład cechy jest normalny

Przybliżenie wartości potomka

Model

$$a_p = \frac{1}{2} a_s + \frac{1}{2} a_d + a_{ms}$$

Przybliżenie

$$\hat{a}_p = \frac{1}{2} \hat{a}_s + \frac{1}{2} \hat{a}_d$$

mendelian
sampling,
 $E(a_{ms})=0$

Teoria selekcji

zmienność addytywna
intensywność selekcji

→ różnica selekcyjna

dokładność

↓
→ reakcja na selekcję

odstęp pokoleń

↓
→ reakcja na selekcję / rok

Trzy podstawowe pojęcia

Różnica selekcyjna - czyli jak bardzo wybrani rodzice są lepsi od reszty

Dokładność – czyli jaka część z ich przewagi zostanie przekazana potomstwu

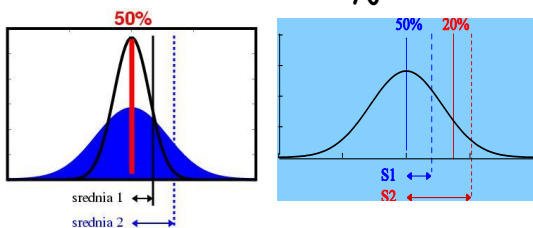
Odstęp pokoleń – czyli w jakim czasie nastąpi postęp

Różnica selekcyjna

To różnica między średnią wartością indeksu wybranych osobników a ogólną średnią populacji

$$S = \bar{I}_{pc} - \bar{I}_p$$

Różnica selekcyjna



Gdy wybieramy tę samą liczbę osobników (np. 50%) to w populacji o większej zmienności różnica selekcyjna jest większa

Różnica rośnie jeżeli wybieramy jedynie najlepszych z najlepszych

Ostrość (intensywność) selekcji

To standaryzowana różnica selekcyjna

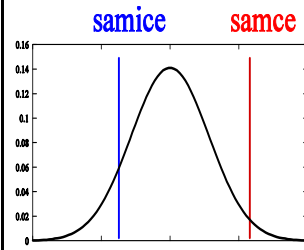
$$i = \frac{\bar{I}_{pc} - \bar{I}_p}{\sigma_I}$$

Można ją wyznaczyć z tabel standaryzowanego rozkładu normalnego

Intensywność selekcji

udział osobników wybranych (p)	intensywność selekcji (i)
0,05	2,1
0,10	1,8
0,25	1,3
0,50	0,8
0,75	0,4
0,95	0,1

Intensywność selekcji jest często większa u samców niż u samic



$$S = \frac{S_m + S_f}{2}$$

$$i = \frac{i_m + i_f}{2}$$

Udział osobników selekcjonowanych

	samice (%)	samce (%)
bydło	50-65	0,5-1
owce	30-45	0,5-1
świnie	5-10	0,1-0,3
konie	25-40	0,5-2
kury	1-2	0,5-2

Dokładność selekcji

To podobieństwo (korelacja) między wartością hodowlaną a indeksem

$$r_{A,I} = \frac{\text{cov}(A,I)}{\sigma_A \times \sigma_I}$$

W przypadku selekcji indywidualnej na fenotyp jest równy $\sqrt{h^2}$

Dokładność selekcji

podstawa oceny (fenotyp)

$h^2=0,1$ $h^2=0,3$

własny	0,32	0,55
średnia 5 rodzeństwa	0,32	0,48
średnia z 10 rodzeństwa	0,23	0,33
średnia 5 potomstwa	0,34	0,54
średnia 10 potomstwa	0,45	0,67
średnia 100 potomstwa	0,85	0,94

Oczekiwana reakcja na selekcję (na pokolenie)

$$\hat{R} = i \times r_{A,I} \times \sigma_A$$

↑
intensywność

↑
dokładność

↑
zmiennosc genetyczna addytywna

Gdy podstawą selekcji jest fenotyp osobnika ($I=Z$)

$$\hat{R} = i \times h^2 \times \sigma_z$$

Przykład - selekcja na wagę roczną bydła mięsnego na podstawie fenotypów

Dane:

byki średnia fenotypowa = 300 kg, $p_m=10\%$

krowy 275 kg, $p_f=50\%$

$h^2=0,25$

zmiennosc fenotypowa $\sigma_z=30$ kg

Przykład - c.d.

Intensywność selekcji:

$p_m=10\%$ czyli $i_m=1,8$

$p_f=50\%$ czyli $i_f=0,8$

Oczekiwana reakcja

$$0,5(i_m+i_f) \times h^2 \times \sigma_z = 0,5(1,8+0,8) \times 0,25 \times 30 = 9,75$$

Oczekiwana waga potomstwa

byki: 300+9,75

krowy: 275+9,75

Odstęp pokoleń (L)

Średni wiek rodziców przy urodzeniu potomstwa

bydło	5-7 lat
świnia	1,5 - 3
owca	3-5
kura	1-2
pies	2-6
koń	8 - 12

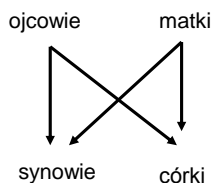
Oczekiwana reakcja na selekcję (na rok)

$$\hat{R} = \frac{i \times r_{A,I} \times \sigma_A}{L}$$

Maksymalizacja oznacza wyważenie $r_{A,I}$ oraz L

Optymalizacja oznacza balansowanie między przychodami z tytułu postępu i kosztami oceny

Ścieżki selekcji



1. samce wybrani na ojców potomstwa męskiego
2. samce wybrani na ojców potomstwa żeńskiego
3. samice wybrane na matki potomstwa męskiego
4. samice wybrane na matki potomstwa żeńskiego

Oczekiwana reakcja na selekcję (na rok)

$$\hat{R} = \frac{\sum i_k \times r_{A_k, I_k} \times \sigma_{A_k}}{\sum L_k}$$

Sumowanie obejmuje każdą ścieżkę (k=1,2,3,4)

Przykład

ścieżka	p%	i	podstawa oceny	$\sigma_{A,I}$	L
1. Ojcowie buhajów	2	2,42	Laktacje córek	0,9	6
2. Ojcowie córek	10	1,75	Laktacje córek	0,9	7
3. Matki buhajów	0,5	2,89	1-2 laktacje własne	0,6	5
4. Matki córek	90	0,19	1-2 laktacje własne	0,6	6

$h^2=0,25$
 śr. fenot.=600kg
 wariancja fen. = 1'000'000

Przykład-c.d.

$$\hat{R} = \frac{2,42 \times 0,9 + 1,75 \times 0,9 + 2,89 \times 0,6 + 0,19 \times 0,6}{6 + 7 + 5 + 6} \times \sigma_A = 0,233 \times \sigma_A$$

$$\sigma_A^2 = h^2 \times \sigma_z^2 = 0,25 \times 1'000'000 = 250'000$$

$$\hat{R} = 0,233 \times \sigma_A = 0,233 \times \sqrt{250'000} = 116,5$$

$$\hat{R} = 116,5 / 6000 = 1,94\%$$

Selekcja pośrednia - skorelowany efekt selekcji

Reakcja cechy X przy selekcji na cechę Y

$$\hat{R} = i \times h_{(Y)} \times r_A \times \sigma_{A(X)}$$

↑
korelacja genetyczna
addytywna

Inne spojrzenie

Inną formą selekcji jest pozyskiwanie większej liczby potomstwa od lepszych osobników i mniej od gorszych

$$\hat{R} = \text{COV}(A, w)$$

↗
Wartość hodowlana

↖
Liczba potomstwa

Gdzie znajdę więcej informacji?

Falconer: *Dziedziczenie cech ilościowych*

Era genomowa

Może przyszłe modele pozwolą przewidzieć negatywne efekty długotrwałej selekcji



Osteoporoza brojlerów- efekt negatywnej selekcji na szybki przyrost masy mięśniowej

Podsumowanie

1. Selekcja kształtuje przyszłą strukturę genetyczną populacji.
2. Decyzje selekcyjne podejmujemy na podstawie indeksu selekcyjnego lub fenotypu. Wartość hodowlana pozostaje nieznaną.
3. Oczekiwana roczna reakcja na selekcję zależy od intensywności i dokładności selekcji, zmienności genetycznej addytywnej i odstępu pokoleń.