

# Genetika ve šlechtění zvířat

část 7. (rough draft version)

## 8 Odhad plemenné hodnoty (OPH)

V populaci jedinců je genetická variabilita způsobená jedinci s různými genotypy. U kvantitativních vlastností mají jedinci také různou genetickou hodnotu. Můžeme očekávat, že fenotypově lepší zvířata mají také lepší genotypovou hodnotu. Pro šlechtitele však není důležitá pouze genetická hodnota, ale zejména plemenná hodnota. Genetická hodnota je hodnota jedincova genotypu. Tato hodnota je ovlivněna např. interakcemi mezi alelami v lokusu. Gamety však obsahují jen jednu alelu, která je přenesena z rodičů na potomka. Plemenná hodnota závisí na efektech individuálních alel, ale ne na efektech alelického páru na lokusu.

**Plemenná hodnota** – hodnota genů zvířete, které jsou předány jeho potomkům  
(součet efektů všech jeho genů)

### Znázornění plemenné hodnoty

Pojetí plemenné hodnoty může být znázorněno na příkladu jednoho lokusu se dvěma alelami. Tento princip může být dále rozšířen na model s mnoha lokusy a tedy i pro kvantitativní vlastnosti.

Sledujeme hmotnost telat v jednom roce. Tato vlastnost je hypoteticky podmíněna jedním genem se dvěma alelami a nebudeme uvažovat o působení efektů prostředí (toto však není reálné). Pak fenotypová hodnota je rovná genotypové hodnotě. Frekvence alely  $A1 = p = 0,3$  jak u samců tak u samic.

Genotyp	hodnota	frekvence
$A1A1$	325	0,09
$A1A2$	310	0,42
$A2A2$	275	0,49

Lze odvodit, že průměrná genotypová hodnota populace je rovna:

$$\mu_G = 0,9 \cdot 325 + 0,42 \cdot 310 + 0,49 \cdot 275 = 294,2 \text{ kg.}$$

K určení plemenné hodnoty lze použít hodnoty potomků. Např. otec  $A1A1$  předává vždy svým potomkům alelu  $A1$  ve spermii. Populace vajíček s pravděpodobností  $p$  bude poskytovat alelu  $A1$ .

Průměrná hodnota potomka po otci  $A1A1$  je:

$$p \cdot A1A1 + q \cdot A1A2 = \\ 0,3 \cdot 325 + 0,7 \cdot 310 = 314,5 \text{ kg.}$$

Podobně otec  $A2A2$  dává vždy spermie s alelou  $A2$  a zůstává u potomků  $A1A2$   $p$  krát a u potomků  $A2A2$   $q$  krát:

$$p \cdot A1A2 + q \cdot A2A2 = \\ 0,3 \cdot 310 + 0,7 \cdot 275 = 285,5 \text{ kg.}$$

Otec *A1A2* předá v 50 % alelu *A1* a v 50 % alelu *A2*. Pak průměrné efekty alel *A1* a *A2* jsou:

$$(314,5 + 285,5)/2 = 300 \text{ kg.}$$

Genotyp		<i>A1A1</i>	<i>A1A2</i>	<i>A2A2</i>
Genotypová hodnota	$G_{ij}$	325	310	275
Genetická hodnota	$G = (G_{ij} - \mu_G)$	+ 30,8	+ 15,8	- 19,2
Průměrná hodnota potomků	$\mu_{GP}$	314,4	300,0	285,5
Odchylka potomků od průměru <sup>1</sup>	$d = \mu_{GP} - \mu_G$	+ 20,3	+ 5,8	- 8,7
Plemenná hodnota	$2*d$	+ 40,6	+ 11,6	- 17,4

**Plemenná hodnota je dvojnásobkem průměrné odchylky potomků od průměru populace:  $PH=2*(\mu_{GP} - \mu_G)$ .** Odchylka je dvojnásobná, protože každý rodič přispěje jen polovinou svých genů. Nejlepší genotypy také zanechávají nejlepší potomky.

V tomto příkladě jsou plemenné hodnoty rozdílné od genetických hodnot. Je to v důsledku dominance, kdy hodnota heterozygotů je větší (310) než průměr dvou homozygotů (300). Na potomstvo se však nepřenášejí genotypy a tedy efekt dominance a jejich plemenná hodnota je menší než jejich genetická hodnota. Nelze však s jistotou říci, že plemenná hodnota není ovlivněna dominancí. V případě bez dominance jsou plemenná hodnota a genetická hodnota identické.

Ačkoliv genetická hodnota heterozygotů není středem obou homozygotů, u plemenné hodnoty to platí. Plemenné hodnoty jsou aditivní a např. heterozygot má plemennou hodnotu, která je průměrem plemenných hodnot jeho rodičů.

Průměrná plemenná hodnota je pozitivní neboli absolutní hodnota plemenné hodnoty genotypu *A1A1* je větší než *A2A2*. Je to proto, že frekvence alely *A1* je 0,3. Čím větší je hodnota frekvence alely *A2* v populaci, tím větší bude PH genotypu *A1A1*. Jestliže frekvence alely *A1* bude vysoká, pak PH *A1A1* bude blízká nule, zatímco PH *A2A2* by byla velmi negativní.

**Př.**

<i>A1A1</i> = 0,81	325		$p = 0,9$
<i>A1A2</i> = 0,18	310		$q = 0,1$
<i>A2A2</i> = 0,01	275	$\mu_G =$	321,8
	<u><i>A1A1</i></u>	<u><i>A1A2</i></u>	<u><i>A2A2</i></u>
Průměrná hodnota potomků =	323,5	315	306,5
G hodnota =	3,2	-11,8	-46,8
d =	1,7	-6,8	-15,3
PH =	3,4	-13,6	-30,6

<sup>1</sup> hodnoty u homozygotů jsou **aditivním efektem** dané alely

### Odhad plemenné hodnoty – vlastnosti OPH

Genetické založení je neodhadnutelné (např. dojnice má schopnost dojit 5 – 10 – 15 tis. litrů mléka), ale odhadnutelné jsou **ROZDÍLY** v genetickém založení pomocí PH.

**OPH** = odhad rozdílů genetického založení (nejde o absolutní užitkovost)

- jedná se o odchylku od průměru vrstevníků!

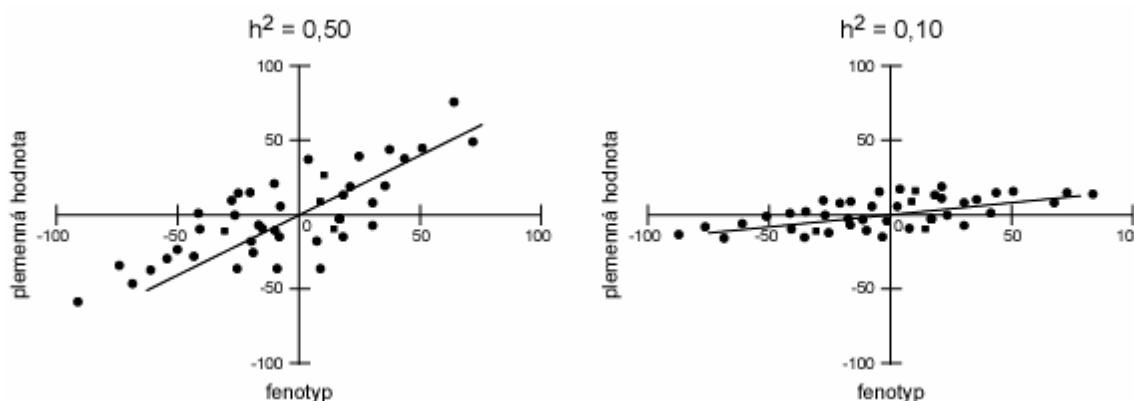
Plemenná hodnota zvířete je relativní hodnota „genetické sestavy“ jedince v populaci a je součtem efektů všech jeho genů (které byly předány jeho otcem a matkou).

Př. Býk měl výrazně lepší užitkovost (350 kg hmotnosti v 1 roce) než populační průměr (300 kg). Jeho fenotyp jako odchylka je +50 kg. Je však tato fenotypová odchylka způsobena jen genetickými rozdíly? Ze základů genetiky kvantitativních znaků víme, že se zvířata od sebe liší jak z důvodu genetického založení tak prostředových odchylek. Býk by mohl být dobrý podle svých genů, ale také z důvodu, že se vyvíjel v lepších podmínkách. Otázka zní, jaká část fenotypových odchylek je způsobena genetickými, tzn. plemennou hodnotou?

**Heritabilita** (dědivost) je důležitý parametr. Heritabilita nám říká, jaká část ze všech pozorovaných fenotypových rozdílů je způsobena aditivně genetickými efekty = plemenné hodnoty. Má-li heritabilita hodnotu 0,40, lze *odhadnout*, že konkrétní jedinec má plemennou hodnotu 0,40 z +50 = +20. Plemenná hodnota je tedy odhadem:

$$\text{odhadovaná plemenná hodnota} = \text{OPH} = \text{heritabilita} \times \text{fenotypová odchylka}$$

Větší část fenotypových rozdílů je připisována plemenné hodnotě, je-li heritabilita vyšší. Plemenná hodnota je odhadována regresí. Směrnice regresní přímky je heritabilita, která nám říká, jak velký rozdíl plemenné hodnoty lze očekávat za jednotku rozdílu fenotypu. Na obrázku níže je situace, když používáme pouze informaci o vlastní užitkovosti zvířete. Váha informace je rovna hodnotě heritability. Použijeme-li více informací zvýšíme přesnost OPH, tj. informace o korelovaných vlastnostech nebo o příbuzných jedincích, a lze vypočítat více vah mnohonásobným regresním modelem.



Využívá se kontrola užítkovosti a výkonná výpočetní technika. Přesto se jedná pořád o odhad. OPH lze zjednodušeně vyjádřit:

**OPH = b · D**    **b** – regrese pro přepočítání odchylky užítkovosti na PH (abychom se dostali na úroveň genetického založení) – pomocí něj je rozdíl užítkovosti přepočítán na genetickou hodnotu

**D** – odchylka (diference) užítkovosti od průměru vrstevníků<sup>2</sup> (referenční populace): **D = y<sub>i</sub> - μ**

y<sub>i</sub> – fenotypová hodnota jedince i

μ – průměr referenční populace

- obě hodnoty jsou spolu spojeny lineární regresí (b) skutečné plemenné hodnoty (a) na fenotypovou hodnotu (y) při OPH na základě vlastní užítkovosti:

$$b_{(a,y)} = \frac{\sigma_{a,y}}{\sigma_y^2} = \frac{\text{COV}_{a,y}}{\text{var}_y} = \frac{\text{COV}_{(a,a+e)}}{\text{var}_y} = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_y^2} = h^2$$

- kovariance mezi plemennou hodnotou **a** a prostředkovou odchylkou **e** = 0, zůstává variance PH  $\sigma_a^2$

**r<sup>2</sup>** – **spolehlivost** odhadu PH (reliability ≈ R – v katalogích) – determinanční koeficient; umocněná korelace

**b =  $\frac{r^2}{a}$**     **a** – aditivní příbuznost ke zdroji informací (jestliže odhaduji PH jedince na základě vlastní užítkovosti pak a = 1; odhaduji-li PH u býka na základě jeho dcer – kontrola dědičnosti potomstva – pak a = 0,5; u polosourozenců pak a = 0,25; ...)

**r** – **přesnost** (odmocnina spolehlivosti), korelace mezi genotypem (skutečnou PH) a fenotypem; přesnost je větší než spolehlivost

**Přesnost OPH (r)** je korelace mezi hodnotou fenotypovou (y) a plemennou (a)<sup>3</sup>, která může být složená z regrese plemenné hodnoty na fenotypovou vynásobenou podílem variance fenotypové a plemenné hodnoty:

$$r_{a,y} = \frac{\sigma_{a,y}}{\sigma_a \sigma_y} = b_{a,y} \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_a} = h$$

Přesnost popisuje, kolik rozdílů mezi skutečnými plemennými hodnotami jsme schopni vysvětlit na základě odhadovaných plemenných hodnot.

Při odhadu PH na základě fenotypu platí: **r<sub>a,y</sub> = r<sub>a,â</sub>**

kde    **a** – skutečná plemenná hodnota

**â** – odhadovaná plemenná hodnota

$$r_{a,\hat{a}} = \frac{\text{COV}_{a,\hat{a}}}{\sigma_a \sigma_{\hat{a}}} = \frac{\text{COV}_{a, b(y-\mu)}}{\sigma_a \sigma_{b(y-\mu)}} = \frac{b \cdot \text{COV}_{a,y}}{\sigma_a \cdot b \cdot \sigma_y} = \frac{\text{COV}_{a,y}}{\sigma_a \sigma_y} = r_{a,y}$$

<sup>2</sup> **vrstevnice** – jedince ve stejném chlévě, na stejné laktaci, stejně staré, otelené a kmené (pro vyloučení všech vlivů, které ovlivňují PH) – jedinci chovaní za stejných podmínek

<sup>3</sup> přesnost OPH lze definovat také jako korelaci mezi skutečnou a odhadovanou PH

Přesnost OPH je tedy definována také jako korelace mezi skutečnou PH a odhadovanou PH. Čím je vyšší kovariance mezi PH a fenotypovou hodnotou (OPH), tím přesnější je odhad plemenné hodnoty na základě fenotypových hodnot. OPH je tím přesnější, čím vyšší je hodnota heritability vlastnosti.

Druhá mocnina korelace mezi PH a OPH se označuje jako **spolehlivost odhadu PH** -  $r_{a,a}^2$ . Přesnost a spolehlivost má hodnoty v rozmezí od 0 do 1. Čím je vyšší spolehlivost, tím je vyšší OPH.

zvíře s  $\downarrow r^2$  má  $\uparrow D$  - nízká spolehlivost ale JE LEPŠÍ<sup>4</sup>  $\Rightarrow$  obě mají stejnou PH  
 zvíře s  $\uparrow r^2$  má  $\downarrow D$

**Př.** Početná populace stejně starých krav, stejného stáda, na první laktaci, otelená ve stejném období, má průměrnou užitkovost 5100 kg mléka. Jakou PH má prvotelka z této skupiny, která měla užitkovost 6300 kg? (Jaké části fenotypových rozdílů jsou v důsledku plemenné hodnoty?) Byla odhadnuta dědivost<sup>5</sup> v této populaci  $h^2 = 0,32$ , potom regresní koeficient je  $b = 0,32$ .

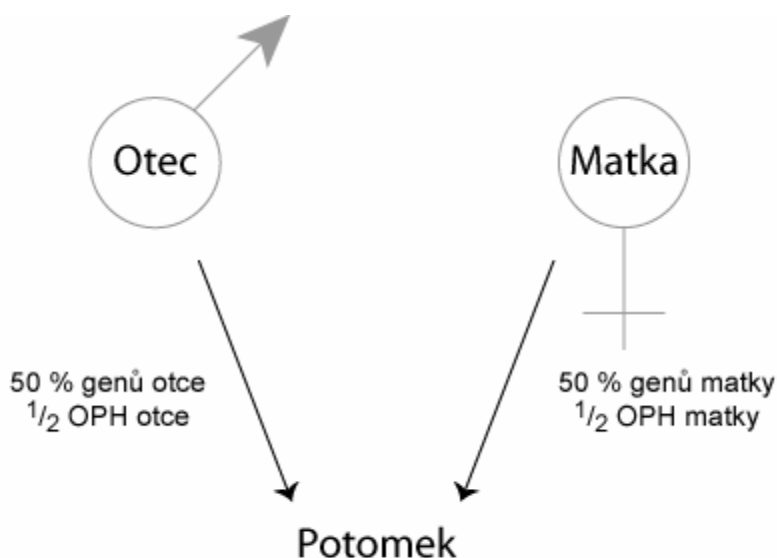
$$PH = b \cdot D = 0,32 \cdot (6300 - 5100) = + 384 \text{ kg mléka}$$

Pro chovatele není rozhodující při výběru do plemenitby dosažená fenotypová užitkovost, ani odchylka užitkovosti, ale plemenná hodnota + 384 kg mléka.

#### Očekávaná užitkovost potomstva – $U_p$

Předpokládáme, že plemenné hodnoty rodičů jsou aditivní.

Očekávaná PH potomstva -  $PH_p$   $PH_p = \frac{1}{2} (PH_o + PH_m)$   
 - PH rodičů  $\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$  potomek



$$\text{očekávaná hodnota potomka} = \frac{1}{2} OPH_{\text{otce}} + \frac{1}{2} OPH_{\text{matky}}$$

<sup>4</sup> Risk je zisk – je možná lepší nižší spolehlivost a vyšší rozdíl od vrstevníků!

<sup>5</sup> **heritabilita** nám říká, jaká část všech pozorovaných fenotypových odchylek vzniká v důsledku aditivních genetických efektů (plemenných hodnot)

$$U_p = U + PH_p$$

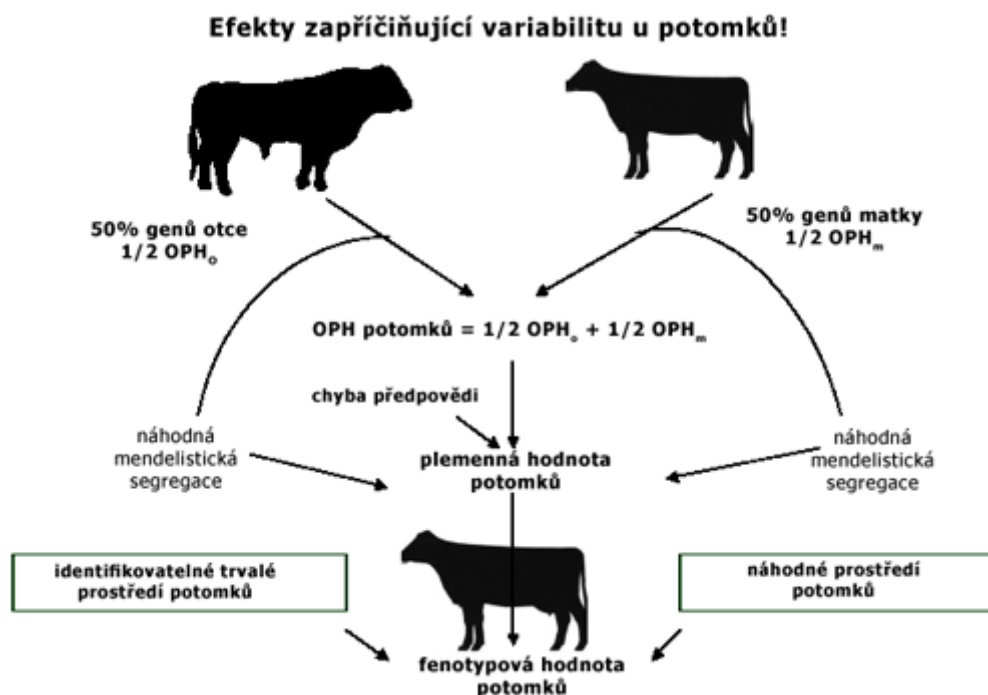
$U$  je průměrná užitkovost všech rodičů (nebo též očekávaný průměr potomků všech rodičů) v populaci (mám stádo s určitou průměrnou hodnotou vlastnosti a selekcí očekávám posun průměrné hodnoty). OPH u rodičů jsou sčitatelné. Předpověď užitkovosti u potomků nezávisí na přesnosti OPH.

**Př.**

otec	PH	+ 500	$\frac{1}{2}$
matka	PH	+ 100	$\frac{1}{2}$
	$PH_p$	+ 300	1

Je-li průměrná užitkovost rodičů (stáda) 5000 kg mléka, pak užitkovost generace potomků bude 5300 kg.

**Cíl:** růst genetické úrovně ve stádě; chceme, aby posun od  $U$  k  $U_p$  byl co nejvyšší - maximální.

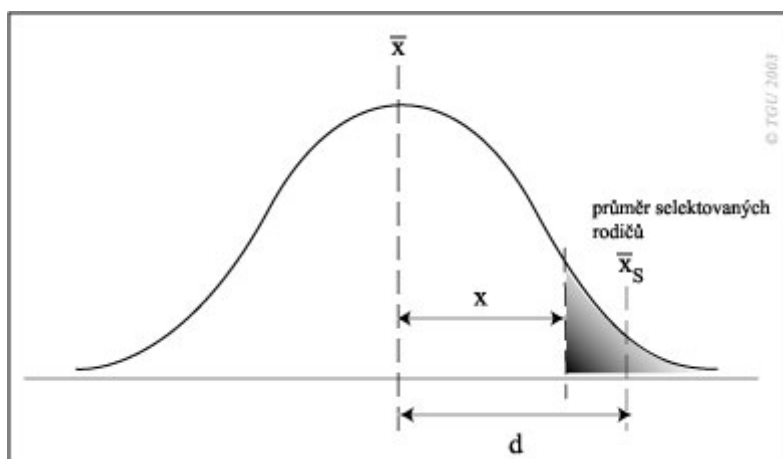


Ačkoliv předpovězená užitkovost u potomků je průměrná hodnota, je zřejmé, že se bude vyskytovat variabilita v užitkovosti v populaci potomků. Ta je dané např. systematickými prostředovými efekty, náhodnými efekty mezi potomky (nemoce, ...) a genetickými rozdíly mezi potomky ze stejného páření (vlastní sourozenci). Plemenná hodnota je průměrným efektem a někteří jedinci mohou získat souhrn lepších alel než jiní od stejných rodičů. Variabilita plemenné hodnoty u vlastních sourozenců je pak dána:

$$V_{PH} = \frac{1}{4} V_{PH_o} + \frac{1}{4} V_{PH_m} + \frac{1}{2} V_{PH}$$

Variabilita plemenné hodnoty je rovna genetické varianci a v neselektované populaci je rovna varianci mezi plemennými hodnotami otce, matky a potomků. Variabilita v rodině se často označuje jako komponenta náhodné mendelistické segregace (štěpení) – nová variabilita v důsledku náhodných nových kombinací vzniklých během gametogeneze. Očekává se, že průměr tohoto efektu je roven 0. Takže nehraje velkou roli při OPH na základě informace rodičů.

### Proměnlivost následné generace



$$V_{SG} = V_G \cdot [1 - r^2 \cdot (d - x) \cdot d]$$

- $V_{SG}$  – genetická proměnlivost selektované části populace  
 $r^2$  – spolehlivost odhadu PH každého jedince  
 $d$  – standardizovaný výběrový rozdíl  
 $x$  – standardizovaný bod selekce

### Proměnlivost užitkovosti generace potomků selektovaných rodičů

$$V_{SU} = \frac{1}{4} V_{SGO} + \frac{1}{4} V_{SGM} + \frac{1}{2} V_G + V_E$$

- $V_{SU}$  – proměnlivost užitkovosti mezi potomky  
 $V_{SGO}$  – genetická proměnlivost mezi vybranými otci  
 $V_{SGM}$  – genetická proměnlivost mezi vybranými matkami  
 $V_G$  – náhodné mendelistické štěpení, původní genetická variabilita (náhodná kombinace gamet)  
 $V_E$  – ostatní náhodné vlivy prostředí

Mezi rodiči odhadneme PH a vybereme, odhad je s určitou spolehlivostí a chybou, na základě jejich PH odhadneme PH potomstva se určitou spolehlivostí a chybou. Výběrem rodičů se ale variabilita snižuje. (Schéma na str. 62)

### Střední chyba užitkovosti potomstva

$$s_U = \sqrt{\frac{V_S}{n} \left( 1 - r^2 + \frac{1 - h^2}{h^2} \right)}$$

- $s_U$  – střední chyba průměrné užitkovosti nepříbuzných jedinců se stejnou PH a  $r^2$   
 $n$  – počet jedinců ve skupině

V závislosti na OPH se liší  $s_U$  minimálně, počet zkoumaných jedinců ji rapidně snižuje.

Se zvyšujícím se počtem jedinců klesá střední chyba (hyperbola).

**Př.** Při výběru pouze jednoho otce klesne genetická proměnlivost o  $\frac{1}{4}$  a celková fenotypová proměnlivost o  $\frac{1}{16}$ .

→ celé stádo po 1 otci, bude proměnlivost užitkovosti stáda dosahovat 93,75 %

→ celé stádo po 1 otci a 1 matce (ET), klesne genetická proměnlivost potomků o  $\frac{1}{2}$ , celková fenotypová proměnlivost na 87,5 % v porovnání s nepříbuznými zvířaty

Tedy klesá jen nepatrně a v celku nemá význam.

### PH bývá korigována na odchylku od základny

PH není vyjádřena jako odchylka od průměru vrstevníků.

$$PH_Z = PH + Z \quad Z - \text{odchylka od základny (průměr všech zvířat narozených v jednom roce)}$$

- tato PH je většinou interpretována v publikacích (je to však zavádějící), např. když chceme býka porovnat, musíme znát průměrnou PH nejmladší generace (nejlepší) nebo znát Z
- $PH_Z$  je vyšší než  $PH_P$  (tj. porovnávám určité zvíře s nejmladším ročníkem zvířat)

### Spolehlivost selekce

$$r^2 = \frac{\sigma_I^2}{\sigma_G^2} = \frac{\sigma_{PH}^2}{\sigma_G^2}$$

$\sigma_I^2$  - rozptyl indexu, podle kterého probíhá selekce (proměnlivost PH)

$\sigma_G^2$  - rozptyl (souhrnného) genotypu (proměnlivost genetická)

### Očekávaná spolehlivost PH potomstva

$$r^2 = \frac{1}{4}(r_O^2 + r_M^2)$$

Př.		PH	$r^2$ (%)
	otec	+ 500	80
	matka	+ 100	20
	$PH_P$	+ 300	25 (100:4)

Předpovídáme  $PH_P$  se spolehlivostí 25 %.

Selekcí se zužuje genetická variabilita, protože se odchovávají jedinci jen od určitých vybraných rodičů.

### Variance mezi PH – jak moc se různí

Nemáme-li žádnou informaci o jakémkoliv zvířeti, pak naše nejlepší předpověď OPH je, že jsou všechny stejné a rovny 0. Nejnižší hranice variance u OPH je 0. Kdybychom měli veškeré informace, pak **OPH** by měl stejnou hodnotu jako skutečná PH (**SPH**) a variance v OPH by byla rovna varianci genetické (= variance SPH). Obecně lze vyjádřit varianci odhadu PH jako:

$$\sigma_{OPH}^2 = r^2 \cdot \sigma_A^2$$

Variance OPH je rovna spolehlivosti násobenou variancí skutečných plemenných hodnot (~ aditivní genetická variance) a je větší, když je přesnost OPH větší.

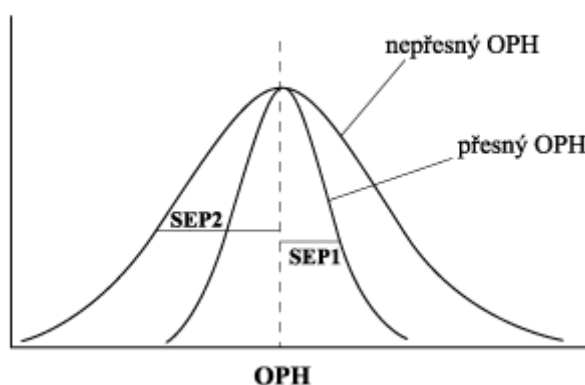
### Střední chyba předpovědi OPH – nakolik se přesto mohou měnit

Očekáváme, že OPH v průměru bude mít vždy stejnou hodnotu (je to náš nejlepší odhad), ale zároveň víme, že se vždy objevuje nějaká chyba. Předpověď této chyby bude větší, když bude přesnost OPH menší. Předpovědět chybu nám pomáhá zodpovědět otázku na možnost změny hodnoty OPH při získávání stále více informací. Odchylky OPH v systému genetického ohodnocování plemenných zvířat nevnášší důvěru do vztahu šlechtitel – chovatel.



Tyto změny jsou však nevyhnutelné, pokud přesnost nedosáhne 100 %. Možné změny závisí na přesnosti a jsou zobrazeny v grafu distribuce SPH pro daný odhad PH.

Distribuce skutečné PH (SPH) danou odhadovanou PH (OPH)



směrodatná odchylka distribuce = střední chyba předpovědi x SEP<sub>x</sub>

Střední chyba variance předpovědi<sup>6</sup>:  $PEV = \sigma_{OPH-SPH}^2 = \frac{1-r^2}{n} \sigma_A^2$

Střední chyba předpovědi<sup>7</sup>:  $SEP = SE_{OPH} = \sqrt{PEV}$

$$SE_{OPH} = \sqrt{\frac{1-r^2}{n} \sigma_G^2}$$

$r^2$  – spolehlivost OPH 1 býka

$n$  – počet vybraných býků

$\sigma_G^2$  - rozptyl (souhrnného) genotypu (genetická variance)

SEP odhadu průměrné PH skupiny  $n$  býků:  $OPH \pm 1,96 \cdot SE_{OPH}$  (v 95 % konfidenčním intervalu)

**Př.:** Když  $r^2 = 0,75$ ;  $n = 1$ ;  $\sigma_G^2 = 300^2$  a pak  $SE_{OPH} = \sqrt{\frac{1-0,75}{1} 300^2} = 150$

OPH = + 384 kg mléka, pak 95 % interval spolehlivosti:  $OPH \pm 1,96 SE_{PH}$  bude:  
+84 až + 684 kg

I když je vysoká heritabilita, SPH se může pořád odchylovat od OPH. Konfidenční intervaly jsou poměrně velké, což by nemělo být překvapující, když se OPH neustále mění při změně množství zahrnutých informací o jedincích. Pokud bychom hodnotili býka s tisíci potomky a přesnost OPH se blížila jedné, pak kdyby se OPH přesto měnila více než by se očekávalo podle hodnoty PEV, pak je něco špatně s vyhodnocovací procedurou, např. nevhodným modelem.

Spolehlivost OPH se zvyšuje s počtem zkoumaných jedinců a se zvyšujícím  $r^2$  se zužuje interval spolehlivosti! Např. býci dojného skotu mají často tisíce potomků a přesnost jejich odhadů PH je blízka 1. U takových OPH se neočekává, že se změní při následujících genetických ohodnocení býka. Pokud se odhadované plemenné hodnoty změní více, než se očekávalo na základě PEV, je špatně postaven model pro odhad.

<sup>6</sup> PEV – Prediction error variance

<sup>7</sup> SEP – Standard error of prediction

<b>Spolehlivost OPH</b>
-------------------------

$$r^2 = \frac{w}{w + K}$$

Závisí na: počtu měřených užitkovostí (potomků) a počtu vrstevníků  $\Rightarrow$  efektivní počet případů  $w$ . Ten zohledňuje distribuci experimentu, kdy zjistíme potřebný počet zvířat k vyhodnocení –  $w$ .

$$w = \frac{n \cdot m}{n + m} \quad \begin{array}{l} n - \text{počet potomků} \\ m - \text{počet vrstevníků} \end{array}$$

**Při ideální organizaci experimentu se  $w = n$  !**

**Př.**

<b>a)</b> $n = 10$ $m = 90$ $w = \frac{10 \cdot 90}{10 + 90} = \frac{900}{100} = 9$	<b>b)</b> $n = 10$ $m = 10$ $w = \frac{10 \cdot 10}{10 + 10} = \frac{100}{20} = 5$
--	---

**ad a)** Měli jsme 10 dcer po 1 býku, ty se setkali ve stádě s 90 vrstevnicemi, při výpočtu  $w$  zjistíme, že by stačilo 9 dcer k spolehlivému odhadu (tj. vypovídací schopnost je 9 dcer).

**ad b)** Sice jsme měřili a starali se o 10 dcer, ale pak vypovídací schopnost experimentu je jen pro 5 dcer.

Ten zohledňuje distribuci experimentu, kdy zjistíme potřebný (ideální) počet zvířat k vyhodnocení –  $w$ .

**K** – koeficient - poměr reziduální proměnlivosti (prostředí) a proměnlivost mezi třídami, plemeníky (genetická) – přímo souvisí s  $h^2$ , pokud odhadujeme PH pro 1 konkrétního jedince<sup>8</sup>.

$$K = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_{M_G}^2}$$

$$K = \frac{1 - h^2}{h^2} \quad \text{když } a = 1 \text{ (vlastní užitkovost jedince)}$$

$$\text{Při kontrole dědičnosti: } K = \frac{1 - \frac{1}{4}h^2}{\frac{1}{4}h^2} \quad \text{když } a = 0,5 \text{ (} 0,5 \times 0,5 \text{) } = 0,25 = \frac{1}{4}$$

(PH odhadnutá na základě užitkovosti potomstva)

**Př.**

**a)** Pro vlastní užitkovost, když  $h^2 = 0,25$ :  $K = \frac{1 - 0,25}{0,25} \cong 3$

Porovnání pro jednu krávu:

- za 1 laktaci:  $w = \frac{1 \cdot 100}{1 + 100} = \frac{100}{101} \cong 1$

- za 2 laktace:  $w = \frac{2 \cdot 100}{2 + 100} = \frac{200}{102} \cong 2$

- za 3 laktace:  $w = \frac{3 \cdot 100}{3 + 100} = \frac{300}{103} \cong 3$

- za 4 laktace:  $w = 3,85$

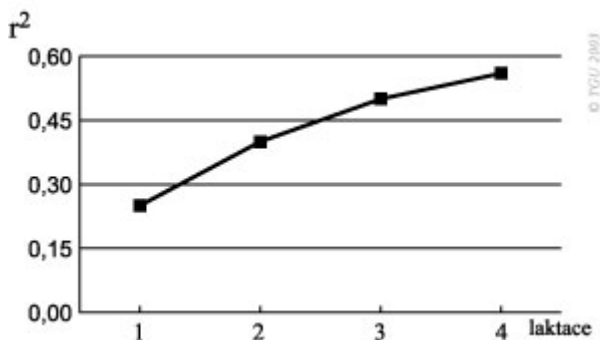
$$r^2 = \frac{w}{w + K} = \frac{1}{1 + 3} = \frac{1}{4} = 0,25 = h^2$$

$$r^2 = \frac{2}{2 + 3} = \frac{2}{5} = 0,4$$

$$r^2 = \frac{3}{3 + 3} = \frac{3}{6} = 0,5$$

$$r^2 = 0,56$$

<sup>8</sup> Bez  $h^2$  nestanovíme PH!



b) Při KD a  $h^2 = 0,25$ :

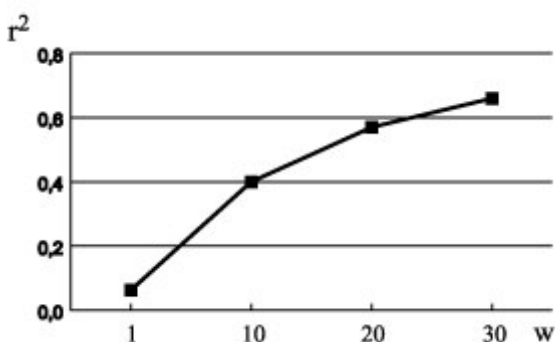
w = 1	10	20	30
r <sup>2</sup> = 0,0625	0,40	0,57	0,67

$$K = \frac{1 - \frac{1}{4} \cdot 0,25}{\frac{1}{4} \cdot 0,25} \cong 15$$

Chceme, aby při KD  $r^2 > 75\%$ , tj. chceme zvýšit w):

⇒ s nárůstem informací se zvyšuje přesnost odhadu PH,

⇒ čím vyšší spolehlivost, tím větší rozpětí mezi plemennými hodnotami; tj. vysoké  $r^2$  znamená, že jsou dcery a vrstevnice dobře rozprostřeny v populaci).



Když má být PH velká, pak musí být velké buď  $r^2$  nebo D nebo oboje:  $PH = \frac{r^2}{a} \cdot D$ . Přírůstek

PH se v závislosti na w snižuje. Existují 2 případy:

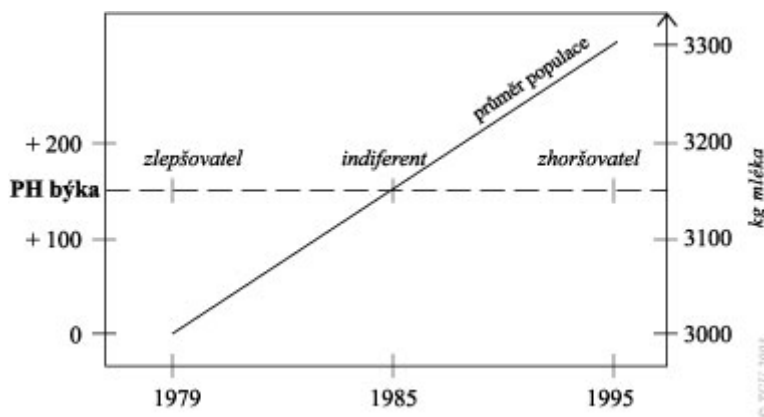
1.  $r^2$  je nízká a PH je vysoká – extrém (obrovská odchylka od průměru vrstevníků),
2.  $r^2$  je vysoká a PH je vysoká (když má být PH velká, pak musí být velká buď  $r^2$ , D nebo oboje).

**Stejná chyba je když je:**

- malý počet zvířat ohodnocených přesně,
- větší počet zvířat ohodnocených méně přesně.

### Genetický zisk a PH

PH zvířete je vyjádřena vzhledem k vrstevníkům v konkrétním čase a místě!



Býk byl v r. 1975 zlepšovatel, ale průměr populace se zvyšoval, takže v r. 1985 již byl indiferent a v roce 1995 už zhoršovatel.

### Genetický zisk na základě OPH

Průměrná PH vybrané skupiny rodičů se předpovídá jako selekční diferenciály ( $d$ ) pro selektovanou skupinu použitím selekční intenzity a rozptylem odhadovaných plemenných hodnot.

Selekční diferenciál u rodičů:  $d = i \cdot \sigma_{OPH}^2$

Potomci zdědili průměrnou OPH svých rodičů – skupina potomků zdědí průměrnou OPH skupiny selektovaných rodičů. Jedná se o očekávanou genetickou hodnotu u potomků, tedy genetický zisk.

Genetický zisk:  $\Delta G = \frac{1}{2} (d_{otce} + d_{matky})$

Pokud jsou selekční diferenciály stejné u matek i otců, pak jednoduše platí  $\Delta G = d$ . Selekční diferenciály u OPH jsou rovné genetickému zisku, ale selekční diferenciály na základě fenotypové užitkovosti musí ještě být násobeny heritabilitou ( $\Delta G = d \cdot h^2$ ). OPH představuje část fenotypových rozdílů, u kterých se předpokládá, že jsou způsobeny PH.

Rozptyl OPH závisí na přesnosti a rozptylu skutečné PH ( $\sigma_A^2$ ), takže selekční diferenciál a genetický zisk může být zapsán jako:  $d = \Delta G = i \cdot r_{IA} \cdot \sigma_A$

Genetický zisk na základě vlastní užitkovosti je  $\Delta G = i \cdot h^2 \cdot \sigma_p$ . Přesnost pro takovou selekci je  $r_{IA} = h$  a když  $h \cdot \sigma_p = \sigma_A$ , pak se jedná o stejný vztah jako  $\Delta G = i \cdot r_{IA} \cdot \sigma_A$ .

Nejvíce vhodnou rovnicí pro předpověď genetického zisku je:

$$\Delta G_{rok} = \frac{i_{otcu} \cdot r_{IA\ otcu} + i_{matek} \cdot r_{IA\ matek}}{L_{otcu} + L_{matek}} \cdot \sigma_A$$

S více informacemi o každém zvířeti se zvyšuje přesnost a tedy genetický zisk. Genetický zisk je přímo vázán na přesnost OPH. Ve stejném smyslu je zvyšována přesnost OPH při použití informací o příbuznosti, nebo korelované vlastnosti.

## Etapy vývoje metod odhadu plemenné hodnoty

Historie OPH – Fisher

Lush a Hazel

Robertson

Henderson

### 1. Selekční indexy pro OPH jedince

- lineární funkce, více informací do 1 čísla (index)

- vypočítaná hodnota – selekční kritérium

- první SI pro hospodářská zvířata – Hazel (1943), rozvinul Henderson (1963) – MNČ

Kroky

1. Očištění podkladů od systematických vlivů prostředí („chovatel“) – problém nevybalancovanosti údajů, nebere v úvahu genetické rozdíly mezi zvířaty.

2. Výpočet SI z očištěných údajů pomocí genetických parametrů, u více vlastností stanovit ekonomické váhy (nejlepší lineární předpověď BLP je jen za předpokladů, které nebyly splnitelné:

– nejsou systematické prostředkové efekty nebo jsou eliminovány,

- nejsou fixní genetické rozdíly mezi skupinami selektovaných jedinců (patří do populace se stejnou střední hodnotou),
- známe variance a kovariance PH a nezjistitelných prostředových efektů.

## 2. OPH plemeníků na základě užítkovosti potomků

- zavedení umělé inseminace – tisíce jedinců
- původně 2 metody
- Robertson a Rendel (1954)
  - Porovnání užítkovosti dcer jednoho plemeníka s užítkovostí vrstevnic (*contemporary comparison*).
  - Ve stejném roce, věku, období, na 1. laktaci.
- Henderson et al. (1954)
  - Porovnání užítkovosti dcer jednoho plemeníka s užítkovostí všech stádových vrstevnic po jiných plemenících (průměrnou užítkovostí stáda) (*herdmate*).
  - ve stejném roce a období.

Nezohledňovalo se:

- Není interakce mezi plemeníkem a stádem.
- Nezohledňovalo se, zda vrstevnice jsou po prověřených býcích či testantů; různé linie, rodiny, typy kříženců, věkové skupiny.

## 3. BLUP pro OPH

- lineární modely s pevnými a náhodnými efekty.  
Nejedná se o nejlepší odhadnuté hodnoty myslitelné, ale o nejlepší ze všech lineárních a nevyhýlených hodnot.

- Nevybalancované data
- Lze odhadnout variance i kovariance
- Výkonné počítače a programy
- Systematické efekty rozdělit na náhodné a pevné
- Henderson (1963, 1973)
- Využívána od 70. let (u nás od konce 80.)

U skotu

- otcovský model (sire model)
- mateřský model (dam model)
- BLUP je předpověď a vztahuje se k jedinci nebo ke skupině (náhodné efekty)

## 4. BLUP – AM (Henderson 1988) individuální model – animal model (Quaas a Pollak (1988)

- Komplexnější využití pro OPH všech jedinců v populaci současně, ale i jejich budoucích potomků
- Je více AM, aplikovatelné na různé situace a struktury dat, na více vlastností
- Rozpracováno pro všechny druhy HZ
- Standardní metoda OPH ve vyspělých státech
  - hodnotí se každé zvíře samostatně a současně v závislosti na příbuznosti s ostatními jedinci hodnocené populace
  - každé zvíře má svou rovnici

- spojení rovnic pomocí úplné aditivně genetické matice příbuznosti (velmi náročné na PC – využití až v poslední době)
- modelově lze řešit systém rovnic BLUP AM pomocí inverze matic
- pro rutinní výpočty se řeší iterativními postupy
- jednoznačné zvýšení přesnosti OPH

**Zpřesnění odhadu plemenné hodnoty**

- opakování užitekosti
- počty jedinců
- počty vrstevnic
- zohlednění příbuzenských vztahů
- korekce na vlivy prostředí (systematické)
- hodnocení více vlastností zároveň

$$y_i = f(F_i, G_i, e_i)$$

Užitkovost  $y_i$  je funkcí  $f$  vlivů chovatele  $F_i$ , genetického založení  $G_i$  a nekontrolovatelných vlivů  $e_i$ .

Zjednodušení na:  $y_i = F_i + G_i + e_i$   
 - součet faktorů, které veličinu ovlivňují

1. TEORETICKÝ MODEL (nemusí být vyhodnotitelný)

$$y = f(x)$$

2. PRAKTICKÝ MODEL – lineárně kombinujeme efekty ovlivňující veličinu

$$y = a + b + \dots$$

3. PROVEDITELNÝ MODEL

$$y = \text{SRO} + \text{J} + \dots \text{další efekty}$$

SRO ~ HYS (H – heard – stádo; Y – year – rok; S – season – období)

J – jedinec – tento efekt se vyhodnocuje

Soubor údajů:

1. Teoretický model
2. Praktický model

↓ přesnost stoupá	<table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="padding: 2px 5px;"><b>LSM</b></td> <td style="padding: 2px 5px;">- metoda nejmenších čtverců (<b>MNČ</b>)</td> </tr> <tr> <td style="padding: 2px 5px;"><b>BLUP</b></td> <td style="padding: 2px 5px;">- nejlepší lineární nestranná předpověď (<b>NLNP</b>) (dokáže pracovat s náhodnými efekty, nemusí být na sobě nezávislé, ale mohou být i příbuzní jedinci)</td> </tr> <tr> <td style="padding: 2px 5px;"><b>AM</b></td> <td style="padding: 2px 5px;">- individuální model (<b>IM</b>) (zahrnuje každého jedince, využívá kompletně vzájemnou příbuznost zkoumaných zvířat)</td> </tr> </table>	<b>LSM</b>	- metoda nejmenších čtverců ( <b>MNČ</b> )	<b>BLUP</b>	- nejlepší lineární nestranná předpověď ( <b>NLNP</b> ) (dokáže pracovat s náhodnými efekty, nemusí být na sobě nezávislé, ale mohou být i příbuzní jedinci)	<b>AM</b>	- individuální model ( <b>IM</b> ) (zahrnuje každého jedince, využívá kompletně vzájemnou příbuznost zkoumaných zvířat)
<b>LSM</b>	- metoda nejmenších čtverců ( <b>MNČ</b> )						
<b>BLUP</b>	- nejlepší lineární nestranná předpověď ( <b>NLNP</b> ) (dokáže pracovat s náhodnými efekty, nemusí být na sobě nezávislé, ale mohou být i příbuzní jedinci)						
<b>AM</b>	- individuální model ( <b>IM</b> ) (zahrnuje každého jedince, využívá kompletně vzájemnou příbuznost zkoumaných zvířat)						

PEVNÝ EFEKT (PE) – nic se nemění (stáda – se všemi zvířaty se zachází stejně)

NÁHODNÝ EFEKT (NE) – narození jedinci (náhodná segregace alel)!

$$PE = \frac{\sum x}{n} \qquad NE = \frac{\sum x}{n + k}$$

$\Sigma x$  – součet užitekostí

$n$  – počet zkoumaných jedinců

$k$  – náhodný efekt, který působí

$$k = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2}$$

$\sigma_e^2$  - rozptyl náhodných vlivů (rezidua)

$\sigma_a^2$  - rozptyl efektu, který chceme odhadnout

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2}$$

Pro pevný efekt se rozptyl nepočítá, protože tam není žádná náhoda! Rozptyl se počítá jen pro náhodné efekty!

Materiály určené pro studenty specializace „Genetika a šlechtění hospodářských zvířat“ pro předmět **Genetika ve šlechtění zvířat** (letní semestr 2006).

Dr. Ing. Tomáš Urban  
 ÚMFGZ – pracoviště genetiky MZLU v Brně  
<http://www.af.mendelu.cz/genetika/>  
[urban@mendelu.cz](mailto:urban@mendelu.cz)

březen '06

© Urban 2006