



Základy genetiky kvantitativních znaků

Kvantitativní znaky



Kvantitativní (užitkové) znaky jsou takové znaky, které je možno nějakým způsobem změřit (kvantifikovat) a vyjádřit číselnou hodnotou. Mezi kvantitativní znaky patří většina sledovaných užitkových vlastností ryb, jako je růst (vyjádřený délkou či hmotností), přežití, plodnost, jateční výtěžnost, kvalita masa apod. Pozorovanou hodnotu znaku nazýváme jako fenotyp

Kvalitativní vs. kvantitativní znaky

Kvalitativní znaky	Kvantitativní znaky
✓ Jsou založeny malým počtem genů velkého účinky ✓ V populaci jsou fenotypy jednotlivých genotypů rozděleny do jasně specifikovaných tříd – <i>diskontinuální proměnlivost</i> ✓ Fenotyp není vůbec nebo jen velmi mírně modifikován podmínkami prostředí ✓ Jedná se zpravidla o znaky popisné, číselně nedefinovatelné	✓ Jsou založeny velkým počtem genů malého účinku ✓ V populaci přechází fenotypy jednotlivých genotypů plynule jeden v druhý – <i>kontinuální proměnlivost</i> ✓ Fenotyp je významně ovlivňován podmínkami prostředí ✓ Jedná se zpravidla o znaky vyjádřitelné číslem – počitatelné, vážitelné

Kvantitativní znaky



Příklad kvalitativního znaku

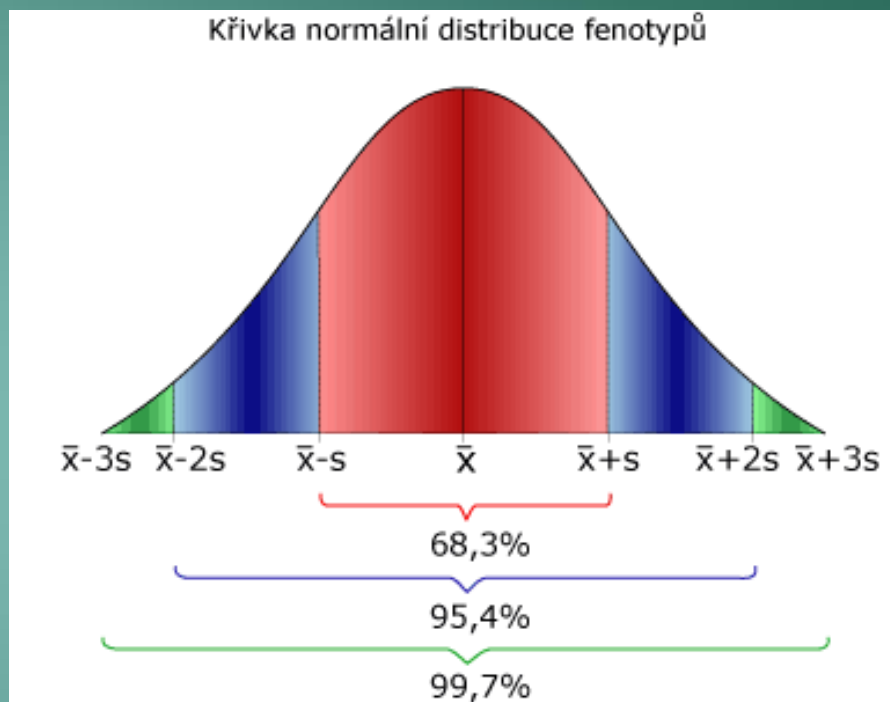
Ošupení u kapra



4 jasně definované třídy

Příklad kvantitativního znaku

Hmotnost ryb



V populaci najdeme rozpětí hodnot v tzv.
normálním rozdělení

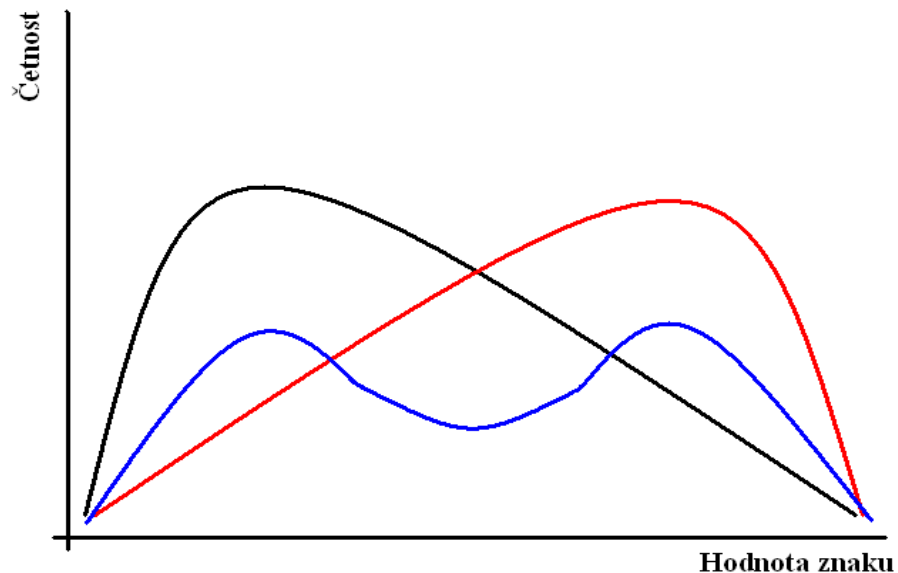
Základní charakteristika kvant. znaku:

- Průměr
- Variance (rozptyl), resp. S.D.
- Variační koeficient

Kvantitativní znaky

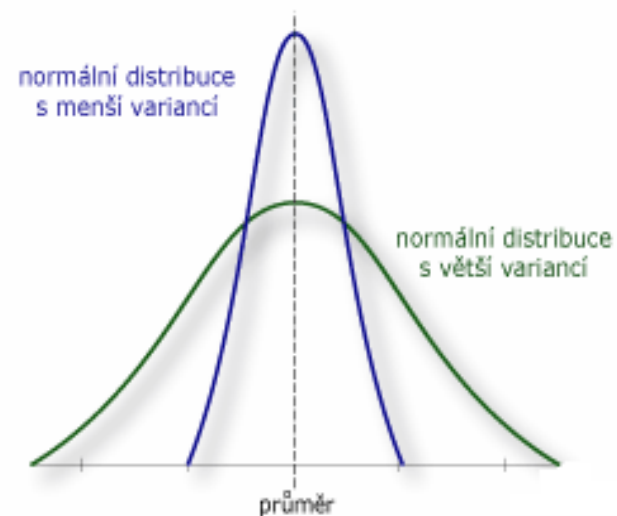


Netypické příklady rozdělení
kvantitativních znaků



Příklad znaku se stejným
průměrem a rozdílnou variací

2 křivky normální distribuce se stejným průměrem
ale různou variací





Kolik genů se na fenotypovém projevu jednotlivých kvantitativních znaků podílí?

- V počátcích rozvoje kvantitativní genetiky se předpokládalo, že postačí identifikovat pouze několik málo lokusů či genů pro vysvětlení genetické variability vysoce komplexních kvantitativních znaků a tyto pak cílenou selekcí fixovat.
- Později se ukázalo, že se studiem genetického pozadí kvantitativních znaků je to mnohem složitější. Z nedávných výzkumů vyplynulo, že počet genů, které mají vliv na konečnou fenotypovou hodnotu kvantitativního znaku se pohybuje mezi 100-300.
- Jiné studie hovoří o nižších číslech, ale pozadí těchto experimentů je nejasné.

Složky fenotypu



Složky fenotypu (konkrétního)

$$\begin{array}{ccccc} P & = & G & + & E \\ \text{(Phenotype)} & & \text{(Genotype)} & & \text{(Environment)} \end{array}$$

Zjištěná variabilita znaku v populaci se vyjadřuje jako variance (rozptyl), neboli čtverec odchylek od průměru populace.

Fenotypovou varianci v populaci můžeme tedy vyjádřit jako:

$$\sigma^2 P = \sigma^2 G + \sigma^2 E$$

kde $\sigma^2 P$ je variance fenotypová, $\sigma^2 G$ je variance genetická a $\sigma^2 E$ je variance prostředí

Variance prostředí (E)



- na celkové varianci výsledného fenotypu všech kvantitativních znaků v chovu ryb se podílí velmi podstatně
- všechny sledované znaky mohou být prostředím ovlivněny ve všech fázích vývoje jedince od oplození až do doby, kdy jsou hodnoty sledovaných znaků zjišťovány
- výsledek při studiu genetické variance těchto znaků závisí na tom, zda jsme varianci prostředí schopni přímo kvantifikovat, nebo spíše zda jsme schopni zajistit srovnatelné podmínky prostředí pro všechny sledované skupiny
- mnoho výsledků dosažených při experimentálních šlechtitelských programech v minulosti jsou dnes nepoužitelné, protože není jasné, jak byla variance prostředí v konečném výsledku zohledněna nebo zda s ní bylo vůbec počítáno

Variance prostředí (E)



Co z toho vyplývá pro šlechtitelskou praxi?

Při provádění všech experimentů ve šlechtitelských programech je nutno testovat všechny sledované skupiny za stejných podmínek prostředí.

Je to možné?

V rybníčních chovech je to velmi obtížné, neboť nejsme schopni ovlivnit vnější faktory podílející se na rozvoji přirozené potravy, na obsazení rybníka dalšími organismy atd. Nemáme údaje o přežití ryb v rybnících, takže nemůžeme zajistit stejný přísun potravy v jednotlivých rybnících atd.

V chovech s řízeným prostředím, v recirkulačních systémech nebo v intenzivních chovech, kde ryby rostou výhradně z předkládaného krmiva a kvalitu vody je možno optimalizovat, je to mnohem snadnější.

V případech, kdy není možné zajistit stejné systematické vlivy prostředí, je nezbytné konstruovat experiment tak, abychom mohli zajistit korekci naměřených fenotypových hodnot.

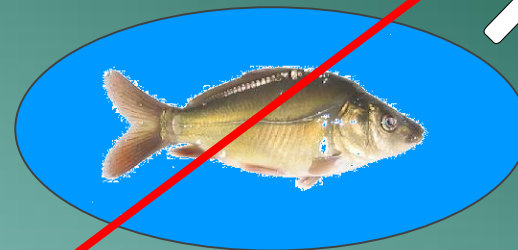
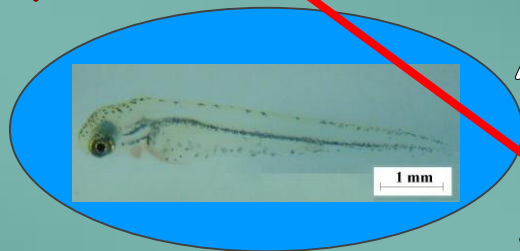
Je tento model testování vhodný?



Rybník 1

Podmínky prostředí A

Užitkovost X

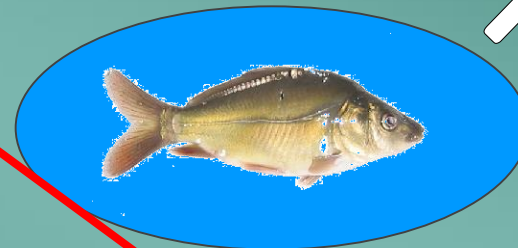
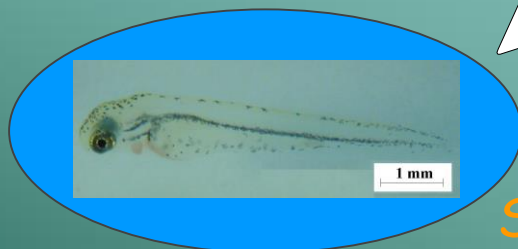


Skupina A

Podmínky prostředí B

Užitkovost Y

Rybník 2

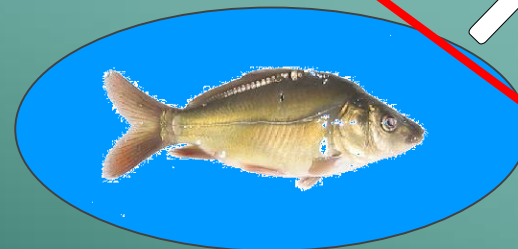
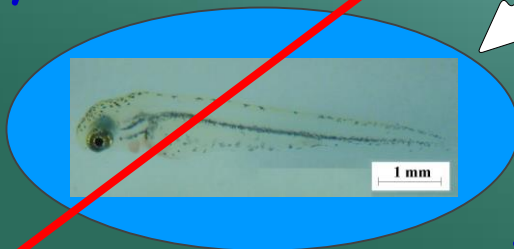


Skupina B

Podmínky prostředí C

Užitkovost Z

Rybník 3



Skupina C

Variance prostředí (E)



Rozdělení faktorů prostředí podílejících se na fenotypové proměnlivosti

Složka	Příklady
Trvalá variance prostředí (Systematické vlivy) EP	Věk Pohlaví Prostředí (Rybník, klecový chov atd.) Chovatelské podmínky (Podnik) Potrava
Dočasná variance prostředí (Náhodné vlivy) ET	Nemoci Stres Soupeření Teplota Chyby v měření Další vlivy
Genetická variance	Genotyp

Variance prostředí (E)



- ✓ Variance **náhodných vlivů** může být stabilizována opakovanými měřeními v čase nebo měřením hodnot u velkého počtu jedinců a na více lokalitách.
- ✓ **Systematické vlivy prostředí** není možno minimalizovat opakovanými měřeními. Tyto vlivy zahrnují faktory, které jsou společné pro určitou skupinu ryb nebo které se liší v jednotlivých letech.
- ✓ Hranice mezi náhodnými a trvalými vlivy není pevná a některé faktory mohou být za určitých okolností náhodné a za jiných trvalé.

Rozšířený vzorec fenotypové variance o složky prostředí

$$\sigma^2P = \sigma^2G + \sigma^2EP + \sigma^2ET$$

Variance genetická (G)



$$\sigma^2 G = \sigma^2 A + (\sigma^2 D + \sigma^2 I)$$

(aditivní složka) (dominance) (interakce mezi geny)

Neaditivní složka

Aditivní složka

- Princip aditivity spočívá v prostém sčítání účinku jednotlivých aktivních alel.
- Neutrální alely zodpovídají za základní fenotypovou hodnotu znaku, kterou aktivní alely zvyšují o určitý počet jednotek.
- Tento model je u kvantitativních vlastností nejrozšířenější. Ve výjimečných případech může být účinek alel multiplikativní, tzn. že počet účinných alel výslednou fenotypovou hodnotu nepřičítá ale násobí a místo aritmetické řady dostáváme řadu geometrickou.
- Aditivní složka je příčinou podobnosti mezi příbuznými jedinci a je nejvíce ovlivňována fenotypovou selekcí.
- Počet možných fenotypových i genotypových tříd je tím vyšší, čím více alelových párů se podílí na dané vlastnosti

Variance genetická (G)



Zjednodušíme projev jakéhokoliv kvantitativního znaku a řekněme-si, že na jeho výsledném projevu se podílí jen genetická složka bez dalších interakcí.

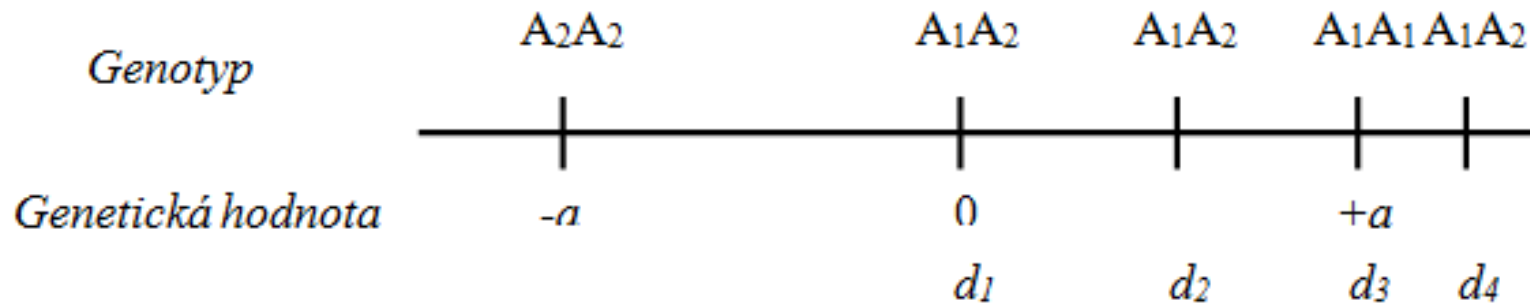
- V tom případě, **je-li znak kódován jedním genem** (s možnými alelami A,a), můžeme pozorovat 3 různé genotypy (AA; Aa; aa) a rovněž 3 fenotypy (aa - základní hodnota znaku; Aa - základní hodnota zvýšena o jednu jednotku; AA – základní hodnota zvýšena o 2 jednotky).
- Pokud je **znak kódován dvěma geny** s volnou kombinovatelností (s možnými alelami A,a,B,b) a stejným účinkem na fenotypový projev, můžeme pozorovat 9 různých genotypů (AABB; AaBB; AaBb; aaBB; aaBb; AABb; AAbb; Aabb; aabb) a 5 různých fenotypových tříd (1.fenotyp – AABB; 2.fenotyp – AaBB, AABb; 3. fenotyp – aaBB, AaBb, AaBb; 4.fenotyp – Aabb, aaBb a 5.fenotyp – aabb).
- V případě kdy je **znak kódován třemi páry** alel můžeme očekávat 27 genotypů a 7 fenotypových tříd.
- **Obecně platí, že při n alelických párech můžeme očekávat 3^n genotypových a $2n+1$ fenotypových tříd.**

Variance genetická (G)



Dominance

- zahrnuje všechny genetické účinky lokusů (alelického páru / alelických párů), které jsou způsobeny vzájemnými vztahy alel uvnitř těchto lokusů. (dominance, neúplné dominance či superdominance)



Podmínky

$d = 0$ není li mezi A_1 a A_2 žádný vztah dominance (d_1)

$0 < d < +a$ je-li A_1 neúplně dominantní vůči A_2 (d_2)

$d = +a$ je-li A_1 plně dominantní vůči A_2 (d_3)

$d > +a$ je-li mezi A_1 a A_2 vztah superdominance (d_4)

Variance genetická (G)



Variance interakce

- zahrnuje genetické účinky vzniklé působením epistatických interakcí mezi geny. V polygenním systému se pravděpodobně vyskytuje mnohem širší spektrum interakcí rozličného typu ve srovnání s oligogeny. I přesto bychom měli mluvit spíše o interakcích statistické povahy. V praxi se počítá jen s interakcemi nižších řádů, především dvougennových, ostatní jsou pro svoji složitost opomíjeny.
- U dvougennových interakcí můžeme pozorovat tři typy interakcí:
 - Epistatický vztah dvou lokusů s homozygotními alelickými páry (např. *AABB*, *aabb*, *aaBB* nebo *AAbb*) s aditivními účinky – typ *AA*
 - Epistatický vztah dvou lokusů s heterozygotními alelickými páry (*AaBb*) s dominantními účinky – typ *DD*
 - Epistatický vztah lokusů s homozygotním a heterozygotním alelickým párem (např. *aaBb*, *AABb*, *Aabb*, *AaBB*) – typ *AD*

Variance genetická (G)

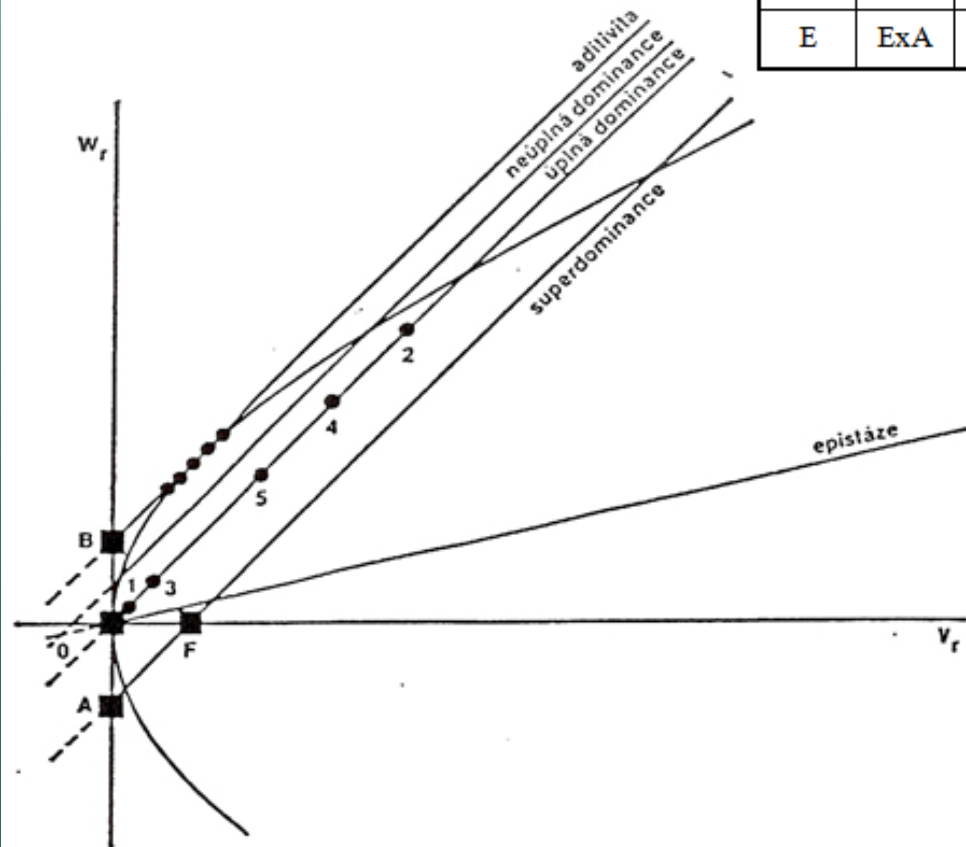


- U třígenových systémů jsou čtyři možnosti (*AAA*, *AAD*, *ADD*, *DDD*), u čtyřgenových je 5 možností (*AAAA*, *AAAD*, *AADD*, *ADDD*, *DDDD*) atd.
- U interakcí polygenních systémů je velmi složité odhadnout množství variance, kterou generují. U jednoduchých experimentů je začleněna variance interakcí do variance dominance, proto se obě variance společně označují jako neaditivní složka genetické variance.
- Pokud chceme kvantifikovat varianci interakce, musíme vycházet z analýzy údajů získaných při schématu dialélního křížení

Variance genetická (G)



Testované skupiny a jejich kříženci						Variance řady kříženců	Kovariance řady kříženců	Průměr
	A	B	C	D	E			
A	AxA	AxB	AxC	AxD	AxE	V_{IA}	W_{IA}	$\bar{X}_1$
B	BxA	BxB	BxC	BxD	BxE	V_{IB}	W_{IB}	$\bar{X}_2$
C	CxA	CxB	CxC	CxD	CxE	V_{IC}	W_{IC}	$\bar{X}_3$
D	DxA	DxB	DxC	DxD	DxE	V_{ID}	W_{ID}	$\bar{X}_4$
E	ExA	ExB	ExC	ExD	ExE	V_{IE}	W_{IE}	$\bar{X}_5$



Se stoupajícím počtem recesivních alel stoupají hodnoty V_r a W_r a naopak. Poměr W_r/V_r souvisí se stupněm dominance. Při $W_r/V_r = 2$ není dominance přítomna, při $W_r/V_r = 1$ se jedná o úplnou dominanci a při $W_r/V_r < 1$ o superdominanci. Má-li přímka přibližně sklon 45° , není interakce přítomna.

Variance maternální



- V některých případech při hodnocení kvantitativních znaků u potomstva zohledňujeme i tzv. maternální varianci, neboli varianci způsobenou vlivem matek (samic).
- Tato variance se nachází na hranici mezi genetickou a negenetickou (environmentální) variancí, neboť se na ní podílí obě složky.
- U savců je tento vliv mnohem výraznější a zahrnuje vlivy v období prenatalním i postnatálním.
- U ryb, korýšů a měkkýšů se maternální variance (**maternální efekt**) projevuje především ve velikosti a kvalitě jiker, které mají vliv na procento oplozenosti, líhnivosti, odolnost váčkového plůdku a jeho počátečním růstu.
- Na zmiňovaných ukazatelích se největší měrou podílí celkový zdravotní stav jikernaček v období výtěru, stáří ryb, velikost jiker, obsah zásobních látek v jikře apod. Některé z těchto efektů mají genetický základ, některé jsou silně ovlivněny podmínkami prostředí.
- Obecně platí, že u druhů s většími jikrami je větší maternální variance

Variance maternální



- Maternální efekt se s věkem ryb výrazně redukuje až ztrácí.
- Velikost maternální variance je také ovlivněna způsobem chovu či druhem ryb (korýšů, měkkýšů). U korýšů, či tlamounů (tilápií) se matky starají o své jikry (vajíčka) a pečují o narozené potomstvo. U těchto druhů je tedy možné předpokládat vyšší maternální efekt.
- Maternální efekt byl odhadnut ve výši 5 % z celkové fenotypové variance u plůdku lososa obecného ve stáří 190 dní, ale ve stáří 2 let byl podíl maternální variance již menší než 1 %.
- Maternální efekt u tlamounů byl odhadnut až ve výši 7-13 % z celkové fenotypové variance.
- Přesto je obecně maternální efekt pokládán za nevýznamný.

$$\sigma^2P = \sigma^2A + \sigma^2D + \sigma^2I + \sigma^2EP + \sigma^2ET + \sigma^2M$$

Vzahy mezi genotypem a prostředím



a) Korelace mezi genotypem a prostředím, kdy lepší genotypy podpořeny lepším prostředím. Příkladem může být situace, kdy třeba geneticky rychleji rostoucí skupina ryb *A* dostává relativně více krmiva, aby byl projev lepšího genotypu v celkovém fenotypu umocněn. Ale i při srovnatelném krmení i dalších podmínkách prostředí by skupina *A* dosáhla lepšího růstu než skupina *B*. Pokud vznikne korelace, zvyšuje se fenotypová variance dvojnásobkem kovariance genotypových hodnot a odchylek prostředí (2covGE).

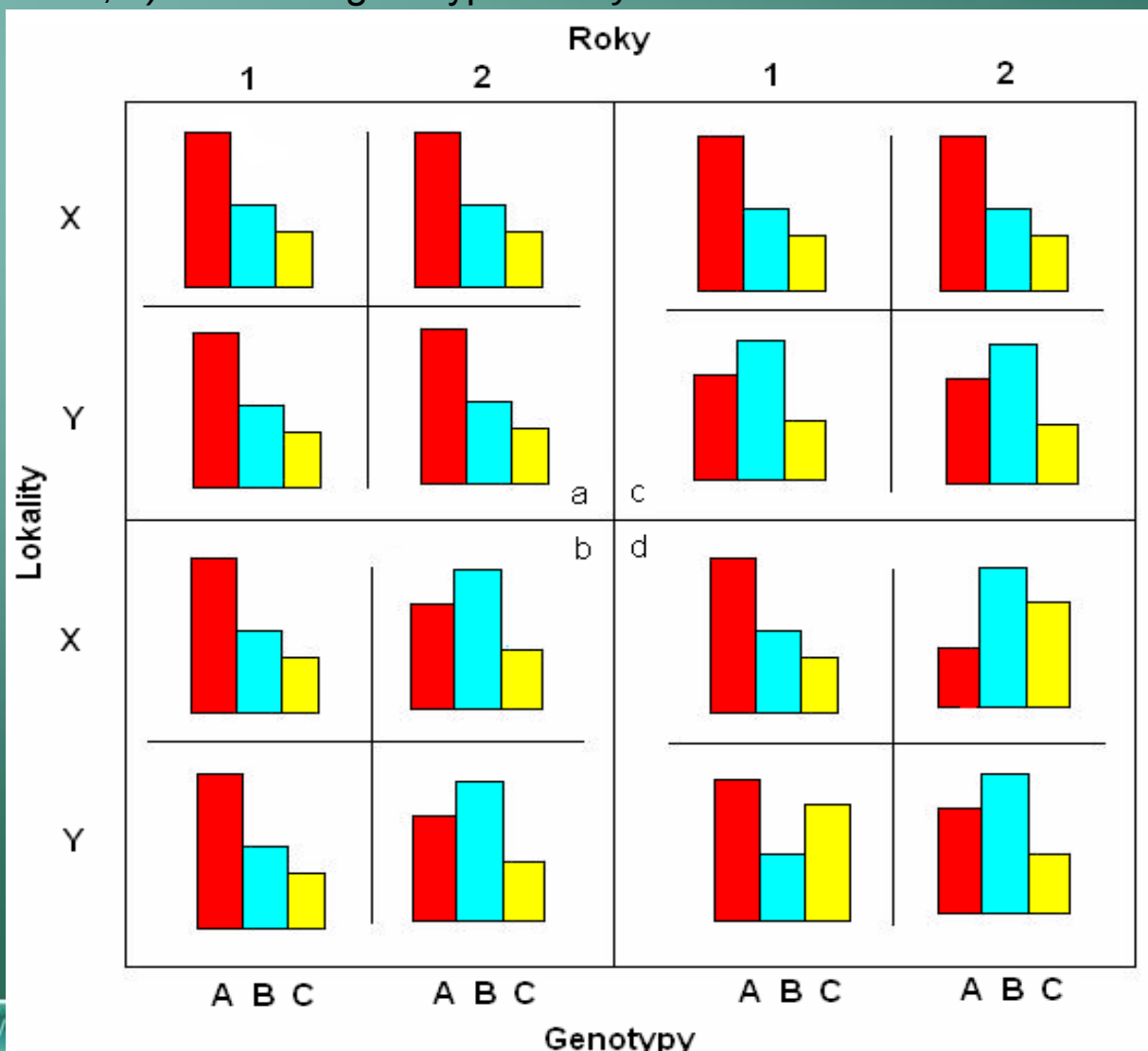
b) Interakce mezi genotypem a prostředím ($\sigma^2\text{GE}$), kdy rozdílné genotypy reagují na podmínky prostředí různým způsobem.

- **Názory na význam interakcí genotypu a prostředí v chovu ryb značně liší** Většina studií hovoří o podílu interakcí na celkové fenotypové variabilitě na úrovni několika desetin %.
- Vyšší hodnoty interakcí byly zaznamenány u kapra obecného v extenzivních či polointenzivních chovech
- S interakcí mezi genotypem a prostředím je nezbytné počítat i při plánování šlechtitelských programů.

Vzahy mezi genotypem a prostředím



Interakce genotypů s prostředím. Tři různé genotypy (A,B,C) ve dvou letech (1,2) a na dvou odlišných lokalitách (X,Y); a) bez interakcí; b) interakce genotypů s roky; c) interakce genotypů s lokalitami; d) interakce genotypů s roky i lokalitami.



Složky fenotypové variance



Rekapitulace:

$$\sigma^2 P = \underbrace{\sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 I}_{\text{Genetická složka}} + \underbrace{\sigma^2 EP + \sigma^2 ET + \sigma^2 M}_{\text{Prostředí}} + \underbrace{\sigma^2 GE + 2\text{cov}_{GE}}_{\text{Vztahy mezi genetickou složkou a prostředím}}$$

Genetická
složka

Prostředí

Vztahy mezi
genetickou složkou
a prostředím

Heritabilita (dědivost)



- jeden z nedůležitějších parametrů při šlechtitelské práci, zejména uvažujeme-li o selekčním programu
- udává, jak velký podíl na celkové fenotypové varianci v populaci má genetická složka
- pro každý znak v populaci jedinců má nenahraditelnou a neopakovatelnou hodnotu.

Příklad:

Vypočtená hodnota pro daný znak v populaci *A* za konkrétních jasně specifikovaných podmínek **nemusí být platná** pro populaci *B* či *C* nebo ani pro populaci *A* chovanou v jiných podmínkách. Jednou vypočtená hodnota by měla být pokládána za možný předpoklad, že v populaci *B* či *C* tomu může být podobně. Před zahájením selekčního programu v populaci *B* či *C* by ale pro každou z nich měla být heritabilita odhadnuta zvlášť.

Heritabilita (dědivost)



➤ Heritabilitu kvantifikujeme **koeficientem heritability (h^2)**

- V širším slova smyslu můžeme koeficient dědivosti vyjádřit jako podíl celkové genetické variability na fenotypové variabilitě:

$$h^2 = \sigma^2_G / \sigma^2_P = (\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{F1}) / \sigma^2_{F2}$$

kde σ^2_G je variance genetické složky a σ^2_P je celková fenotypová variance

- Jelikož ale tato hodnota zahrnuje i varianci dominance a epistatických interakcí, které na selekci nereagují, využívá se heritabilita v širším smyslu jen u vysoce příbuzných jedinců s rodičovskými genotypy (tedy klonů, vysoce inbredních linií, mitotických gynogenů apod.).

- Ve většině případů počítáme s heritabilitou v užším slova smyslu, která udává podíl aditivní genetické variance na celkové fenotypové varianci.

$$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P = (2\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{B1} - \sigma^2_{B2}) / \sigma^2_{F2}$$

kde σ^2_A je aditivní genetická variance a σ^2_P je celková fenotypová variance

- Hodnoty koeficientu heritability mohou nabývat hodnot $0 \leq h^2 \leq 1$.
- Pokud se zjištěná hodnota **blíží 0** je podíl genetická variance (rozptyl) daného znaku v populaci nízký a více se uplatňují vlivy prostředí. V tomto případě je výhodnější zaměřit se na optimalizaci podmínek prostředí. Pokud je hodnota koeficientu heritability **blízká k 1** je podíl genetická variance na projevu znaku značný a cílenou selekcí je možno danou vlastnost v populaci vylepšit

Heritabilita (dědivost)



Obecná pravidla o heritabilitě:

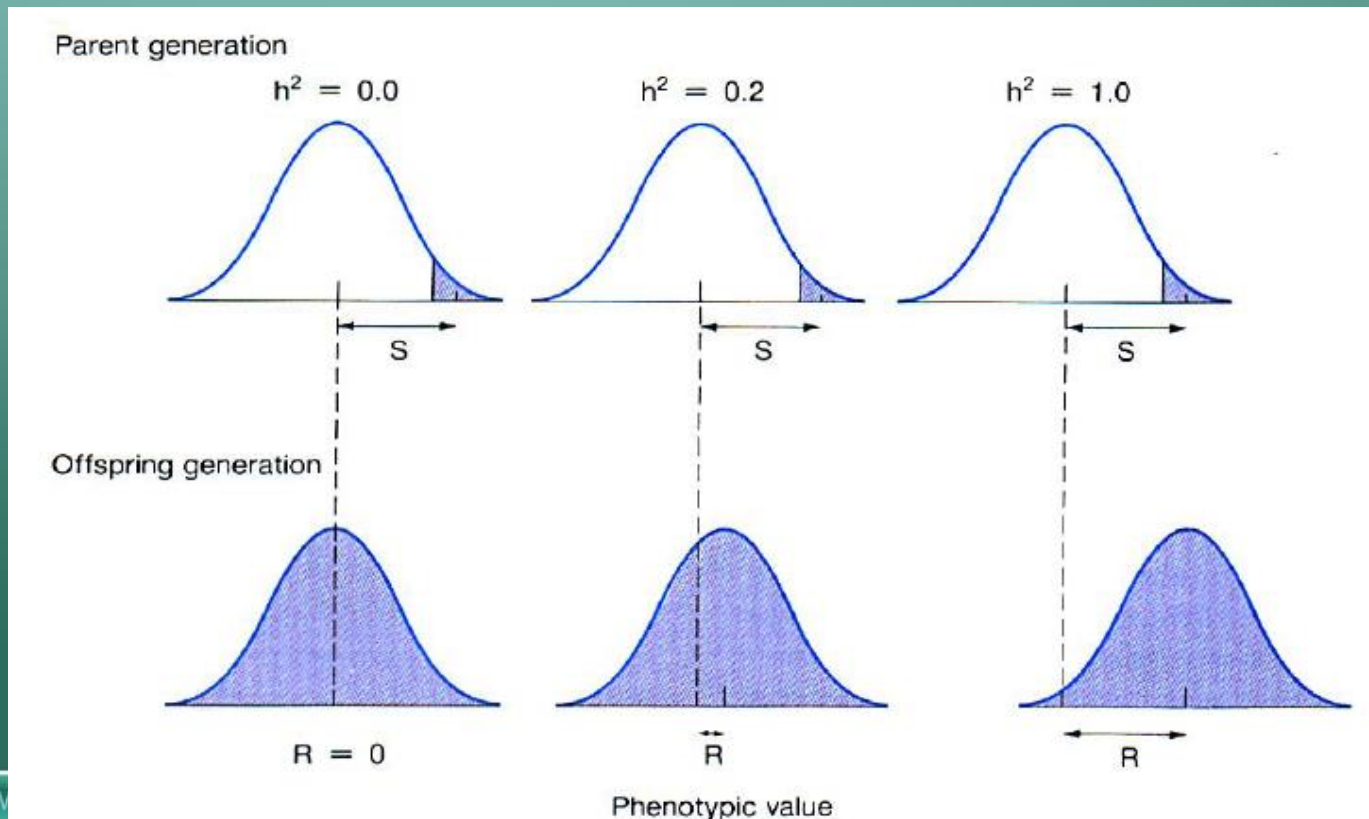
- ✓ heritabilita neměří množství, kterým geny ovlivňují vlastnost
- ✓ heritabilita neměří relativní důsledky genů a prostředí na vlastnost
- ✓ heritabilita nemá neměnný podíl v rámci druhu u různých populací a u stejných populací v různých prostředích
- ✓ heritabilita není stejná pro všechny vlastnosti v populaci
- ✓ heritabilita nevypovídá o hodnotě jedince
- ✓ heritabilita je měřítkem velikosti variability genetické složky determinující danou vlastnost v populaci, tedy říká něco o různorodosti fenotypů
- ✓ pokud se $h^2 = 0$, neznamená to, že vlastnost není geneticky ovlivněna. Všechny vlastnosti mají genetické pozadí. V tomto případě je jen genetická variance (rozptyl) znaku v populaci nulový, znak je geneticky plně fixován a odchylky jsou způsobeny jen vlivem prostředí
- ✓ pokud se $h^2 = 1$, neznamená to, že prostředí vlastnost neovlivňuje. Variance prostředí jen v daném konkrétním případě neovlivnila fenotypovou hodnotu v populaci. Změna prostředí může způsobit změnu v podílu rozptylu obou složek.

Heritabilita (dědivost)



Rozdělení heritability podle výše odhadnutého koeficientu h^2

Heritabilita	Hodnota h^2 sledovaného znaku	Účinek selekce na danou vlastnost	Optimalizace prostředí
Nízká	0 – 0,2	Nízký	Velmi účinná
Střední	0,2 – 0,4	Dobrý	Účinná
Vysoká	více než 0,4	Velmi dobrý	Méně účinná až neúčinná





Odhady koeficientu heritability

- pro odhad koeficientu heritability potřebujeme znát aditivní genetickou varianci příslušného kvantitativního znaku, kterou můžeme stanovit s využitím statistických programů (např. Animal model) z fenotypových dat získaných při vhodně konstruovaných experimentech
 - Odhad aditivní genetické variance užitím kovariance mezi rodičem a potomkem
 - Odhad aditivní genetické variance regresí fenotypové hodnoty potomků na fenotypovou hodnotu rodičů
 - Odhad aditivní genetické variance užitím fenotypové kovariance mezi sourozenci
- nejpřesnější metodou je stanovení realizované heritability z výsledků selekčního pokusu.

Heritabilita (dědivost)



Znak	$\bar{X}$	CV	$h^2 \pm S.E.$	Metoda	Autor / Autoři
Losos obecný					
Hmotnost (kg)	6,6	29	(O) 0,35±0,10 (M) 0,32±0,09	Odhad	Rye a Refstie (1995)
Výtěžnost (%)	90	4	(O) 0,03±0,02 (M) 0,02 ± 0,02	Odhad	Gjerde a Gjerdem (1984)
	93,6	1	(O) 0,20±0,07 (M) 0,18±0,08	Odhad	Rye a Gjerde (1996)
Barva masa (body)	3,6	16	(O) 0,01±0,03 (M) 0,17 ±0,04	Odhad	Gjerde a Gjerdem (1984)
	3,3	18	(O) 0,09±0,05 (M) 0,16±0,08	Odhad	Rye a Gjerde (1996)
	7,7	18	(O) 0,47±0,13	Odhad	Rye a kol. (1994)
Obsah tuku (%)	15,6	16	(O) 0,30±0,09 (M) 0,38±0,1	Odhad	Rye a Gjerde (1996)
Kondiční faktor	1,21	13	(O) 0,31±0,09 (M) 0,30±0,09	Odhad	Rye a Gjerde (1996)
Přežití (%)			(O) 0,08±0,02	Odhad	Rye a kol. (1990)
Odolnost vůči furunkulóze			(O) 0,48±0,17	Odhad	Gjedrem a kol. (1991)
			(O) 0,16±0,12	Odhad	Gjedrem a Gjœen (1995)
Věk pohlavního dospívání			(O) 0,48±0,2	Realizovaná	Gjerde (1984)
			(O) 0,2	Odhad	Gjerde a Gjerdem (1984)
			(O) 0,07	Odhad	Gjerde (1986)

Heritabilita (dědivost)



Pstruh duhový					
Hmotnost při dospívání (kg)	1,9	25	(O) 0,20±0,1 (M) 0,57	Odhad	Gall a Huang (1988)
Hmotnost ve věku 2,5 let (kg)	3,4	21	(O) 0,21 (M) 0,41	Odhad	Gjerde a Schaeffer (1989)
Výtěžnost(%)	83,3	6	(O) 0,01±0,05 (M) 0,14 ±0,07	Odhad	Gjerde a Gjedrem (1984)
	87,3	2	(O) 0,36 (M) 0,42	Odhad	Gjerde a Schaeffer (1989)
Barva masa (body)	4,3	15	(O) 0,27 (M) 0,29	Odhad	Gjerde a Schaeffer (1989)
	3,4	23	(O) 0,06±0,08 (M) 0,28±0,09	Odhad	Gjerde a Gjedrem (1984)
Kondiční faktor	1,6	10	(O) 0,19 (M) 0,34	Odhad	Gjerde a Schaeffer (1989)
Obsah tuku(%)	14,8	17	(O) 0,47 (M) 0,19	Odhad	Gjerde a Schaeffer (1989)
Odolnost proti VHS			(O) 0,69±0,25	Odhad	Chevassus a Dorson (1990)
Věk pohlavního dospívání			(O) 0,13±0,14	Odhad	Gjerde a Gjedrem (1984)
			0,12-0,34±0,03	Odhad	Kause a kol. (2003)

Heritabilita (dědivost)



Kapr obecný					
Hmotnost (kg)	1,55	22	0,70±0,08	Odhad	Kocour a kol. (2007)
Hmotnost (g)	680	24	0,31-0,44	Odhad	Vandeputte a kol. (2008)
Hmotnost, 110 dní			0,09	Odhad	Tanck a kol. (2001)
Hmotnost, 13 měs.			0,58	Odhad	Bongers a kol. (1997)
Hmotnost (g), 56 dní	5,5	29	0,33±0,07	Odhad	Vandeputte a kol. (2004)
Růst			0,08-0,33	Realizovaná	Vandeputte a kol. (2008)
Vyšší růst			0	Realizovaná	Moav a Wohlfarth (1976)
Nížší růst			0,3	Realizovaná	Moav a Wohlfarth (1976)
Délka těla (mm)			0,50	Odhad	Bongers a kol. (1997)
	300	8,3	0,21-0,33	Odhad	Vandeputte a kol. (2008)
Délka těla, 110 dní			0,11	Odhad	Tanck a kol. (2001)
Délka těla (mm), 56 dní	54	11	0,33±0,08	Odhad	Vandeputte a kol. (2004)
Poměr výška/délka			0,33-0,47±0,10	Odhad	Ankorion a kol. (1992)
			0,32±0,06	Odhad	Kocour a kol. (2007)
Kondiční faktor (FK), 8 týdnů			0,37 ± 0,07	Odhad	Vandeputte a kol. (2004)
Kondiční faktor (FK), 110 dní			0,37	Odhad	Tanck a kol. (2001)
Odolnost proti jarní virémii			0,15-0,20	Odhad	Kirpichnikov (1999)
Odolnost vůči stresu			0,6	Odhad	Tanck a kol. (2001)
Obsah tuku (%)	5,2		0,58±0,09	Odhad	Kocour a kol. (2007)
Výtěžnost %	67,2		0,28±0,06	Odhad	Kocour a kol. (2007)
Výtěžnost filetů s kůží (%)	41,1		0,38±0,09	Odhad	Kocour a kol. (2007)
Výtěžnost filetů bez kůže (%)	32,1		0,21±0,07	Odhad	Kocour a kol. (2007)



- Heteróza je jev, který má úzkou návaznost na varianci neaditivní složky genetické proměnlivosti (σ^2_D a σ^2_I) a vyskytuje se zejména při křížení geneticky vzdálených plemen téhož druhu či inbredních linií.
- Tento jev označovaný také jako **hybridní zdatnost**, nebo **heterózní efekt**, se projevuje u organismu jako celku a jeho výsledkem je zlepšení celé řady fyziologických funkcí.
- Jeho nevýhodou je dočasnost, tzn. že se objevuje zpravidla jen u první filiální generace (F1). Z tohoto důvodu je heterózy využíváno zejména pro produkci užitkových populací (určených pro konzumaci).
- Na vysvětlení projevu hybridní zdatnosti existují dodnes tři hypotézy.



Hypotéza dominance

P₁ AA BB CC DD ee ff gg hh x P₂ aa bb cc dd EE FF GG HH

Počet dominanních genů = 4

Počet dominanních genů = 4

F₁ Aa Bb Cc Dd Ee Ff Gg Hh

Počet dominanních genů = 8 – **projev heterozního efektu**

Hypotéza heterozygotnosti (superdominance)

P₁ AA BB CC DD ee ff gg hh x P₂ aa bb cc dd EE FF GG HH

Počet genů v heterozygotní sestavě = 0

Počet genů v heterozygotní sestavě = 0

F₁ Aa Bb Cc Dd Ee Ff Gg Hh

Počet genů v heterozygotní sestavě = 8 – **projev heterozního efektu**



- Výši heterózního efektu vyjadřujeme jako procentickou relativní hodnotu, která vyjadřuje podíl mezi průměrnou fenotypovou hodnotou sledovaného znaku u potomstva a fenotypovou hodnotou rodičů nebo spíše fenotypovými hodnotami rodičovských populací
 - Je-li průměrná hodnota sledovaného znaku u hybridů vyšší než průměrná hodnota znaku u výkonnější rodičovské populace mluvíme o **skutečném heterózním efektu**.
 $F1 > P1 > P2$ nebo $F1 > P2 > P1$
 - Je-li průměrná hodnota sledovaného znaku u hybridů vyšší než hodnota získaná průměrem hodnot od obou rodičovských populací mluvíme o **hypotetickém heterózním efektu** $F1 > (P1 + P2) / 2$
 - Je-li průměrná hodnota sledovaného znaku u hybridů vyšší než průměrná hodnota mateřské populace mluvíme o **obyčejném heterózním efektu**.
 $F1 > P1$
 - Je-li průměrná hodnota sledovaného znaku u hybridů vyšší než průměrná hodnota otcovské populace mluvíme o **specifickém heterózním efektu**.
 $F1 > P2$
 - Je-li průměrná hodnota sledovaného znaku u hybridů nižší než průměrná hodnota horší rodičovské populace mluvíme o **hybridní depresi**.
 $F1 < P1 < P2$ nebo $F1 < P2 < P1$



- Kvalifikovaných odhadů heterózních efektů v akvakultuře dosáhneme u vhodně modelovaných experimentů nazývaných **testy užitečnosti**
- Podle zvoleného typu křížení jsme schopni odhadovat jen některé z možných typů zmiňovaných heterózních efektů.
- Pozorované fenotypové hodnoty kříženců jsou navíc kombinací aditivní i neaditivní složky fenotypové variance, neboť je při některých typech křížení nejsme schopni od sebe při statistické analýze oddělit.
- Ve šlechtitelské praxi tyto okolnosti zpravidla zanedbáváme a při projevu lepší užitečnosti u hybridů odlišných plemen či linií např. u kapra obecného hovoříme obecně o heterózním efektu.
- Komplexní analýzu jednotlivých složek fenotypové variance můžeme provést jen při dialelním křížení.

Inbríding (Inbreeding)



- Je důsledkem rozmnožování příbuzných jedinců.
- Projevuje se ve více či méně uzavřených populacích o relativně nízkém počtu jedinců jako jsou například generační hejna ryb na rybích farmách nebo izolovaných divokých populací s malým počtem jedinců.
- Důsledkem inbrídingu je zvyšování homozygotnosti a pokles heterozygotnosti v populacích, čímž se zvyšuje riziko výskytu letálních či jinak nežádoucích genů v homozygotně recesivní sestavě. Tento jev se nazývá **inbrední deprese** a vede k celkovému poklesu **zdatnosti (fitness)** – zhoršení fyziologických funkcí, schopnosti reprodukce, odolnosti atd.
- Při inbrídingu dochází v **idealizované populaci** (populace o velkém počtu jedinců, kde dochází k náhodnému páření, nedochází k mutacím ani žádným selekcím) ke změně genotypových frekvencí ale ne ke změně frekvence alel.

Inbríding (Inbreeding)



- Inbríding se v chovech ryb bezesporu běžně objevuje více než u jiných hospodářských zvířat. Vysoká reprodukční schopnost ryb totiž umožňovala zakládat generační hejna ryb jen z několik jedinců odchycených z divokých populací
- I dnes se běžně v chovatelské praxi pro obnovu generačních hejn používá nízký počet rodičů.
- Přes obecnou škodlivost může hrát inbríding společně s dalšími faktory (genetický drift, selekce, mutace, migrace atd.) významnou roli při tvorbě nových plemen či linií.
- Ryby, korýši a měkkýši jsou obecně k účinkům inbrídingu, tedy inbrední depresi méně citlivé než vyšší organismy (ptáci, savci apod.).
- I přesto je nutno extrémním důsledkům inbrídingu předcházet, protože inbrední deprese může i v chovu ryb způsobit velké ekonomické ztráty.

Inbríding (Inbreeding)



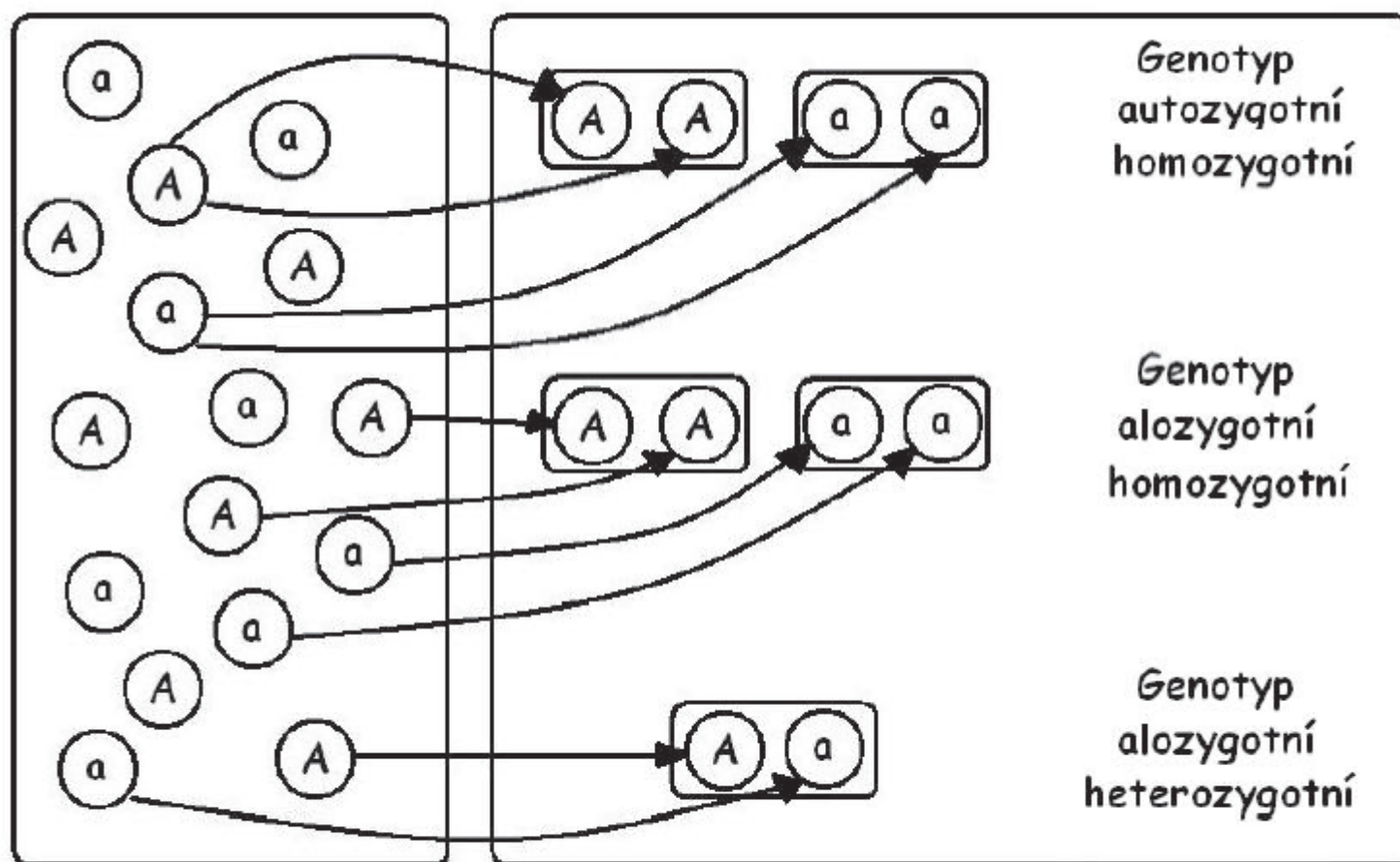
- Stupeň inbrídingu vyjadřujeme **koeficientem inbrídingu ΔF** . Koeficient inbrídingu udává pravděpodobnost, s jakou jsou dvě alely na jednom lokusu u daného jedince stejného původu. Z tohoto hlediska rozlišujeme alely jednoho alelického páru (na jednom lokusu) jako **autozygotní** a **allozygotní**.
 - Autozygotní alely jsou identické podle původu, tzn. že vznikly replikací jedné alely v jednom ze společných předků.
 - Allozygotní jsou takové, které nepochází z replikace jediné alely společného předka.
- Koeficient inbrídingu v populaci s náhodným pářením je možno vyjádřit jako:

$$\Delta F = \frac{1}{2 N_e}$$

Inbríding (Inbreeding)



Vztah alel v genotypech nové populace vzhledem k původní



Alely v populaci předků, které nejsou identické podle původu

Genotypy v nové populaci

Inbríding (Inbreeding)



- V akvakultuře bývá efektivní velikost populace (N_e) malá kvůli vysoké reprodukční schopnosti chovaných organismů. Velmi důležitý je také poměr mezi použitými samci a samicemi.
- **Efektivní velikost populace (N_e) můžeme vyjádřit jako:**

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

kde N_m je počet samců a N_f je počet samic použitých k reprodukci.