

Temat 4: Efekty krzyżowania

Wykład

Krzyżowanie to system kojarzeń, polegający na łączeniu ze sobą zwierząt, reprezentujących dwie (lub więcej) niepodobne do siebie genetycznie grupy, jest przeciwieństwem kojarzeń krewniaczych. Jednakże nawet i tu, w pewnych przypadkach hodowla wsobna i krzyżowanie mogą się wzajemnie zazębiać i uzupełniać. Cele, jakie można za pomocą krzyżowania osiągnąć, są bardzo różne i one właśnie stanowią podstawę podziału tego systemu kojarzeń na cały szereg odrębnych metod postępowania.

Można je ogólnie podzielić na dwie zasadnicze grupy, przyjmując jako kryterium zamierzenia hodowlane:

krzyżowanie mające na celu wykorzystanie i adaptację obcych genów w stadzie lub w populacji,
krzyżowanie zmierzające do wykorzystania zjawiska heterozji, czyli wybujałości mieszańców.



Krzyżowanie może zwiększyć poziom produkcji na dwa sposoby. Krzyżowanie zapewnia hodowcy możliwość połączenia pożądaných cech dwóch lub więcej ras, osiągając w ten sposób wyższy ogólny poziom wydajności pożądaných cech wśród zwierząt mieszańców, niż można by to osiągnąć w obrębie danej rasy. Nazywa się to często komplementarnością ras i odnosi się do mocnych stron jednej rasy, które uzupełniają lub zakrywają słabe strony drugiej rasy. Drugi sposób, w jaki krzyżowanie zwiększa produktywność, polega na zwiększeniu poziomu wydajności w zakresie określonych cech w wyniku heterozji. Zwiększona produktywność może wynikać z heterozji wykazywanej u potomstwa mieszańca.

Hodowcy od dawna wiedzieli, że mieszańce pod względem wielu cech, w tym również użytkowych, przewyższają swoją wartością obie wyjściowe formy rodzicielskie. Zjawisko to, znane jako wybujałość mieszańców, nazwał następnie amerykański genetyk Shull heterozją, dając tym samym wyraz łączenia go z heterozygotycznym stanem genotypu.

Heterozja przejawia się nie tylko w zwiększonym poziomie większości ekonomicznie ważnych cech użytkowych, jak: mleczność u bydła, nieśność u kur, wyższy ciężar ciała u wielu gatunków, lecz przede wszystkim w podniesieniu ogólnej żywotności mieszańców w porównaniu z formami wyjściowymi. Stąd powstała również inna nazwa heterozji — wigor mieszańców.

Metody krzyżowania mające na celu wykorzystanie i adaptację obcych genów w populacji.

Krzyżowanie to nie jest obliczone na uzyskanie doraźnych wyników heterozyjnych, lecz ma na celu uzyskanie trwałego efektu hodowlanego w postaci uszlachetnienia, lub skorygowania

pewnych braków jednej rasy przez drugą, upodobnienie prymitywnej dotąd rasy do innej, stojącej na wyższym poziomie hodowlanym, lub wreszcie utworzenie nowej rasy w oparciu o już istniejącą. Należy pamiętać, że tym poczynaniom musi towarzyszyć stała troska o poprawę warunków środowiskowych. Stanowi to nieodzowny warunek uzyskania zamierzonych wyników hodowlanych.

W zależności od tych szczegółowych celów wyróżnić można kilka metod krzyżowania międzyrasyowego.

Krzyżowanie uszlachetniające

Krzyżowanie to jest stosowane w przypadku, gdy jakaś rasa zwierząt w zasadzie odpowiada stawianym przed nią wymaganiom hodowlanym i produkcyjnym, ale ma jednak pewne wady, które należałoby skorygować. W takiej sytuacji do korekty ich można użyć osobników z innej rasy, mającej tę doskonałą cechę szczególnie dobrze wyrażoną. Wobec powszechnie stosowanej w hodowli poligamii, zazwyczaj wybiera się w tym celu z uszlachetniającej rasy samce, odznaczające się dobrze wyrażonymi cechami, o które chodzi w rasie uszlachetnianej.

Krzyżowanie najczęściej prowadzi się jednorazowo, używając do dalszych skojarzeń potomstwa „półkrwi” stopniowo oddalając się od rasy ulepszającej.

Krzyżowaniu powinna towarzyszyć ostra selekcja, nie chodzi tu bowiem o zmianę dotychczasowego typu rasy, a jedynie o poprawę określonej cechy przez wykorzystanie genów z obcej populacji.

Krzyżowanie uszlachetniające niekoniecznie musi dotyczyć ras prymitywnych, aczkolwiek tam jest najczęściej stosowane, na przykład uszlachetnianie bydła rasy polskiej czerwonej bydłem duńskim. Również rasy stojące na wysokim poziomie kultury hodowlanej niejednokrotnie zmuszone są do korzystania z genów innych ras. Tak na przykład, wiele zachodnioeuropejskich mlecznych ras bydła miało „dolew krwi” shorthornów w celu poprawienia użytkowości mięsnej.

Krzyżowanie wypierające

Krzyżowanie wypierające stosuje się w celu upodobnienia jednej rasy do innej, mającej wyższą wartość użytkową. Uszlachetniać można skutecznie rasę, która swoim poziomem użytkowości reprezentuje pewną wartość. Jeżeli mamy do czynienia z prymitywną rasą, jednorazowy „dolew krwi” niewiele pomoże. Skuteczniejsze będzie zastosowanie krzyżowania wypierającego. W tym celu eliminuje się z rasy rozplodniki męskie i zastępuje je reproduktorami rasy wypierającej. Uzyskane mieszańce żeńskie ponownie kryje się samcami rasy wypierającej i powtarza się to przez kilka pokoleń. Po sześciu pokoleniach krzyżowania wypierającego stado ma 98,3% „krwi” rasy wypierającej i upodabnia się do niej. Następnie hodowlę prowadzi się z reguły bez dalszego krzyżowania, stosując selekcję na najbardziej pożądanym typie użytkowym.

Ten typ krzyżowania jest najszybszym i najbardziej efektywnym sposobem przekształcania mało wydajnych ras. Powodzenie jego w dużym stopniu zależy od właściwego wyboru rasy wypierającej, która musi być dobrze przystosowana do miejscowych warunków przyrodniczo-środowiskowych.

Krzyżowanie rasotwórcze

Jeżeli żadna z istniejących ras nie odpowiada warunkom określonego rejonu geograficzno-gospodarczego, a z kolei miejscowe prymitywne rasy nie zadowolają swoim poziomem użytkowości, należy uciec się do prób stworzenia nowej rasy, która z jednej strony sprosta stawianym wymaganiom ekonomicznym, z drugiej zaś będzie dobrze przystosowana do istniejących warunków środowiskowych.

Materiałem wyjściowym do krzyżowania rasotwórczego mogą być nie tylko dwie rasy, lecz bardzo często większa ich liczba, w zależności od wymagań co do typu użytkowego i ewentualnie ogólnych właściwości biologicznych, stawianych przed przyszłą rasą. Udział poszczególnych ras

w tworzeniu nowej najczęściej nie jest jednakowy. Wykorzystywane są one w zależności od cech, jakie chcemy od nich przejąć. Nie może być również w związku z tym żadnego szczegółowego przepisu na tworzenie nowej rasy. Każde tego rodzaju poczynania są bardzo indywidualne, zależnie od ostatecznego celu, jaki chcemy osiągnąć oraz od warunków, towarzyszących temu procesowi. Przykładem rasotwórczego krzyżowania mogą być prace hodowlane prowadzone w Polsce nad owcą górską czy owcą długowiełną. Również w ten sposób powstała rasa świni puławskiej, czy autoseksingowa rasa kur — polbar.

Metodzie krzyżowania rasotwórczego musi towarzyszyć ostra selekcja, pozostawiająca do dalszej hodowli osobniki o typie najbardziej zbliżonym do pożądanego. Nierzadko również po okresie krzyżowania, w celu szybszego ustalenia korzystnych właściwości w grupie zwierząt mających stanowić załóżek nowej rasy, musi być zastosowana hodowla krewniacza.

Metody krzyżowania zmierzające do wykorzystania zjawiska heterozji.

Krzyżowanie międzyrasowe zwierząt, którego celem było uzyskanie heterozyjnego efektu w pierwszym pokoleniu mieszańców, nazywano ogólnie krzyżowaniem użytkowym. Potomstwo skrzyżowanych ze sobą zwierząt różnych ras zazwyczaj odznaczało się lepiej wyrażonymi cechami użytkowymi w porównaniu z obu formami wyjściowymi. Heterozja jest zjawiskiem przejściowym i nie da się utrzymać wskutek rozszczepiania w pokoleniu następnym. Stąd w celu otrzymania heterozyjnego pokolenia F_x należy zawsze utrzymywać w chowie czystorasowym wyjściowe formy rodzicielskie. Pojawienie się zjawiska heterozji nie jest w każdym przypadku rzeczą absolutnie pewną. Niekiedy mieszańce w stosunku do cech najbardziej hodowcę interesujących przejawiają fenotyp pośredni lub nawet, rzadziej, mniej korzystny niż rodzice. W poszukiwaniu najbardziej efektywnych sposobów kojarzeń powstało wiele metod krzyżowania użytkowego.

Krzyżowanie międzyrasowe osobników niezinbredowanych

Metoda ta polega na kojarzeniu osobników należących do dwóch różnych ras. Ponieważ metoda ta była najwcześniej stosowaną w celu uzyskania heterozyjnych mieszańców użytkowych, często określa się ją jako krzyżowanie użytkowe.

Poważną wadą tej metody jest niemożność wykorzystania heterozyjnego pokolenia F₁ do dalszego rozplodu, gdyż w pokoleniach następnych heterozja nie przejawia się, a potomstwo wskutek rozszczepiania się cech staje się bardzo niejednolite. W przypadku zwierząt z natury małoplennych, metoda jest trudna do praktycznego zastosowania, gdyż wymaga utrzymywania dużych liczebnie stad wyjściowych. Każde krzyżowanie typu użytkowego łatwiejsze jest do przeprowadzenia wśród gatunków pozostawiających po sobie liczne potomstwo. Do takich należą, na przykład, kury lub nawet świny. Nie oznacza to jednak, że metoda ta nie może mieć żadnego zastosowania w odniesieniu do bydła, którego plenność wyraża się pozostawieniem przeciętnie jednego potomka w ciągu roku. W związku ze wzrostem znaczenia użytkowości mięsnej u bydła, a na ogół niewielkimi zdolnościami do szybkich przyrostów i opasu ras mlecznych, coraz częściej stosuje się krycie krów tych ras buhajami ras typowo mięsnych. Kojarzenia takie prowadzi się oczywiście tylko z samicami, po których w wyniku selekcji nie przewiduje się odchowывania potomstwa na remont stada. Korzyści takiego krzyżowania są oczywiste, krowy pozostają w dalszym użytkowaniu mlecznym, ich potomstwo natomiast, które jako mieszańce po ojcu rasy mięsnej odznacza się dobrymi właściwościami wzrostowymi, przeznaczone jest do szybkiego opasu.

Krzyżowanie przemienne

Krzyżowanie, w którym mieszańce muszą być stale otrzymywane z „czystych” ras wyjściowych, jest trudne do praktycznego zastosowania, a ponadto nie zawsze opłacalne, ponieważ zwierząt tych nie użytkuje się rozplodowo w sensie otrzymywania potomstwa do remontu stada. Krzyżowanie przemienne polega na stałym wstecznym krzyżowaniu mieszańców z jedną i następnie z drugą rasą wyjściową. Ta metoda nie ogranicza się do wyłącznego użytkowego utrzymywania mieszańców.

Samice przeznacza się również do rozplodu, co usuwa w pewnej mierze niedostatki metody poprzedniej.

Heterozygotyczność mieszańców, pochodzących z kojarzeń wstecznych, zmienia się nieznacznie z pokolenia na pokolenie i nie osiąga nigdy tak wysokiej wartości cechy, jak pokolenie F1 powstałe z krzyżowania dwóch ras. Teoretycznie heterozja kolejnych pokoleń powinna wynosić około $2/3$ heterozji pokolenia pierwszego. Wyniki praktyczne, osiągnięte głównie w hodowli świń, w przybliżeniu potwierdzają te przypuszczenia.

Metoda ta w praktyce może być nieco mniej efektywna w bezpośredniej wydajności mieszańców, jednak w wyniku końcowym jest bardzo opłacalna, nie wymaga bowiem stałego utrzymywania dwóch stad ras czystych. Do tego celu wystarczy posiadanie odpowiedniej liczby samców obu ras wyjściowych, podczas gdy materiałem żeńskim są wyselekcjonowane mieszańce.

Krzyżowanie rotacyjne

Jest to odmiana krzyżowania przemienne, różniąc się od niego liczbą ras wyjściowych, biorących udział w tworzeniu mieszańców. Najczęściej, zamiast stosowanych dwóch ras, stosuje się trzy, aczkolwiek z punktu widzenia teoretycznego nic nie stoi na przeszkodzie, aby włączyć do krzyżowania rotacyjnego cztery czy pięć ras. Podobnie jak poprzednio, po uzyskaniu od dwóch ras mieszańców pierwszego pokolenia, one właśnie stanowią w dalszym rozmnażaniu materiał żeński, który kojarzony jest kolejno z samcami ras czystych.

Należy jednak, jak przy każdym krzyżowaniu, tak i tu pamiętać, że heterozja nie w każdym przypadku musi się ujawnić. Przed wprowadzeniem więc do systematycznych kojarzeń tej metody należy najpierw przeprowadzić krzyżowanie próbne, aby się przekonać, czy zamierzone krzyżowanie określonych ras da oczekiwane wyniki. W przypadku zachęcających rezultatów, można przystąpić do krzyżowania w całym pogłowie, przy czym pożądane jest współdziałanie hodowców kilku stad, co umożliwi rotacyjną wymianę rozplodników pomiędzy stadami, a tym samym obniża koszty utrzymania i przyczynia się do lepszego ich wykorzystania.

Krzyżowanie zinbredowanych linii wewnątrz ras i pomiędzy rasami

Zjawisko heterozji powstaje jako wynik heterozygotycznego stanu genotypu. Objawy wybujałości mieszańców poznano wcześniej niż znaleziono teoretyczne uzasadnienie tego zjawiska. Kiedy jednak stwierdzono na podstawie bardzo licznych obserwacji, że heterozja pojawia się jako konsekwencja heterozygotycznego stanu mieszańców, zaczęto poszukiwać najbardziej skutecznych metod kojarzeń, prowadzących do maksymalnej heterozygotyczności.

Hodowla w pokrewieństwie ujednolica genetycznie linie, w których się ją stosuje, a jednocześnie oddala od siebie linie wzajemnie niespokrewnione. Uświadomienie sobie tego zjawiska doprowadziło do opracowania wielu nowych metod kojarzeń, zmierzających do uzyskania heterozji, których wspólną cechą jest krzyżowanie zwierząt pochodzących z hodowli krewniaczej.

Krzyżowanie szczytowe (top-crossing)

Polega na krzyżowaniu osobników zinbredowanych (najczęściej samców) ze zwierzętami nie pochodzącymi z hodowli krewniaczej. Krzyżowanie szczytowe można również prowadzić pomiędzy rasami (top-crossbreeding), kiedy używane do kojarzeń samce jednej rasy pochodzą z inbrodu, natomiast samice drugiej rasy nie są produktem hodowli krewniaczej. Kojarzenia takie można stosować również w metodach krzyżowania przemienne i rotacyjnego. Krzyżowanie szczytowe oparte na inbredowanym materiale męskim możliwe jest do zastosowania w odniesieniu do wszystkich gatunków hodowlanych zwierząt. Wyniki krzyżowania zależą od trafnego wyboru zinbredowanej linii, z której pochodzi rozplodnik używany do krzyżowania.

Krzyżowanie międzyrasowe zinbredowanych linii (incrossbreeding)

Krzyżowanie to polega na łączeniu ze sobą osobników różnych ras, w obrębie których zwierzęta przeznaczone do krzyżowania pochodzą z linii wsobnych. System ten najbardziej przyjął się w

hodowli kur. Znane są wyniki licznych doświadczeń, które wskazują na dużą efektywność tej metody. Obok krzyżowania jednorazowego dwóch ras lub linii można również zastosować krzyżowanie dwukrotne, kiedy materiałem wyjściowym są cztery rasy. Jeżeli oznaczmy je kolejno literami A, B, C, D, to początkowo w celu otrzymania heterozygotycznych mieszańców F_x kojarzymy zwierzęta z ras czy linii A i B oraz C i D. W celu podtrzymania wigoru mieszańców w pokoleniu następnym mieszańce między A i B oraz C i D można skrzyżować między sobą, otrzymując mieszańce czterorasowe (lub też czteroliniowe).

Krzyżowanie zimbredowanych linii wewnątrz rasy (incrossing)

Jest to odmiana poprzedniej metody. Różnica polega na tym, że krzyżowane są ze sobą zimbredowane osobniki linii wsobnych, które wskutek hodowli krewniaczej genetycznie mogą znacznie się od siebie różnić. Wybór poszczególnych linii do wzajemnego skrzyżowania może być poprzedzony kojarzeniami próbnymi w celu znalezienia najbardziej „pasujących” do siebie, w sensie uzyskiwanej heterozji, w pokoleniu mieszańców.

Periodyczna selekcja na efekt heterozji (recurrent selection)

Krzyżowanie linii wsobnych jest zabiegiem kosztownym, a ponadto zawsze połączonym z ryzykiem nieuzyskania zamierzonych celów, to jest pojawienia się heterozji w takim stopniu, który opłaciłby z nadwyżką poniesione koszty hodowli linii wsobnych. W poszukiwaniu nowych metod uzyskiwania heterozygotycznych mieszańców, przy mniejszych nakładach i ryzyku z tym związanym, powstała metoda selekcji periodycznej.

Polega ona na tym, że wyjściowe heterozygotyczne stado krzyżuje się próbnie z silnie zimbredowaną linią. W potomstwie z takiego krzyżowania prowadzi się dokładną ocenę, wyławiając kojarzenia, dające najlepsze wyniki w postaci najwyższej heterozji w uzyskanym potomstwie. Zwierzęta z heterozygotycznego stada, które dały w krzyżowaniu z osobnikami zimbredowanymi najlepsze wyniki, są teraz przeznaczone do reprodukcji w obrębie własnego stada. Selekcję na efekt heterozji prowadzi się z pokolenia na pokolenie aż do uzyskania najbardziej korzystnych wyników krzyżowania z wsobną linią. Ta linia, która ze względu na swoją rolę może być nazwana stadem testowym, służy w kojarzeniach ze stadem heterozygotycznym do oceny zarówno materiału żeńskiego, jak i męskiego, bowiem mieszańce nie stanowią w tej metodzie materiału rozplodowego, lecz służą jedynie jako sprawdzian dla swego ojca lub matki z ocenianego stada.

Przezienna periodyczna selekcja na efekt heterozji (reciprocal recurrent selection)

Stanowi ona modyfikację metody poprzedniej. Przez kojarzenia sprawdzające, których wynik jest kryterium selekcyjnym w obrębie stad, zmierza również do otrzymania stad wyrównanych pod względem optymalnej przydatności do produkcji heterozygotycznych mieszańców. W odróżnieniu od periodycznej selekcji, do krzyżowania sprawdzającego używa się w tej metodzie nie jednego zimbredowanego stada testowego, lecz dwóch stad z kojarzeń wolnych, a więc w dużym stopniu heterozygotycznych.

Metoda jest bardzo interesująca ze względu na genetyczne skutki, jakie za sobą pociąga. Selekcja, prowadzona pod kątem przydatności obu stad do produkcji heterozygotycznych mieszańców, powoduje stopniowe ujednolicenie w obrębie każdego z nich. To ograniczenie zmienności jest wzajemnie ukierunkowane na korzystne uzupełnienie genotypu osobnika ze stada przeciwnego. Jeżeli przyjmiemy, że teoria naddominowania, jako wyjaśnienie zjawiska heterozji, jest słuszna, to teoretycznie najlepsze uzupełnianie się genotypów obu stad powinno się osiągnąć wówczas, kiedy wszystkie genetyczne loci, w których przejawia się naddominowanie, są w stanie homozygotycznym.

Wynika z tego, że metoda ta, prowadzi do wzrostu homozygotyczności w stadzie. O ile przy inbredzie ustalenie homozygotyczności poszczególnych genetycznych loci zachodzi w sposób

przypadkowy, o tyle przy przemiennej periodycznej selekcji ustala się homozygotyczność genów, których efekt oddziaływania jest najkorzystniejszy przy krzyżowaniu z określonym stadem.

Genetyczne skutki krzyżowania

Genetyczne skutki krzyżowania są przeciwieństwem genetycznych skutków chowu wsobnego. Chów wsobny powoduje depresję z obniżonym współczynnikiem reprodukcji, zmniejszoną żywotnością potomstwa, obniżone tempo przyrostów, opóźnioną dojrzałością płciową i opóźnione osiągnięcie dojrzałości ciała. Ogólnie rzecz biorąc, te same cechy, które wykazują największą depresję chowu wsobnego, to te same cechy, które wykazują największą heterozję podczas krzyżowania.

Istnieją dwa podstawowe wymagania genetyczne, aby cecha wykazywała heterozję: musi istnieć różnorodność genetyczna pomiędzy skrzyżowanymi rasami oraz muszą występować pewne nieaddytywne efekty genowe dla danej cechy. Niespełnienie któregokolwiek z tych warunków w przypadku określonej krzyżówki w przypadku jakiejś cechy spowodowałoby, że cecha ta nie wykazywałaby heterozji. W takim przypadku oczekiwane wyniki potomstwa mieszańca byłyby po prostu średnią poziomów wydajności poszczególnych rodziców czystej krwi biorących udział w krzyżówce. W przypadku cech wyrażających heterozję wielkość heterozji będzie zależała od stopnia różnorodności genetycznej pomiędzy dwiema rasami rodzicielskimi.

Różnorodność genetyczna odnosi się do stopnia podobieństwa lub odmienności genetycznej między obiema rasami. Oczekuje się, że rasy o podobnym pochodzeniu i które w trakcie rozwoju zostały poddane podobnej presji selekcyjnej, będą znacznie bardziej podobne genetycznie niż rasy o zupełnie innym pochodzeniu i wybrane do różnych celów podczas ich rozwoju.

Nieaddytywne efekty genów odnoszą się do rodzajów działań genów, które istnieją w odniesieniu do wielu par genów zaangażowanych w wyrażenie określonej cechy. Efekty te można podzielić na dwie kategorie: nieaddytywne efekty genów, które wyrażają się w poszczególnych parach genów (ze względu na poziom dominacji) oraz nieaddytywne efekty genów, które występują w wyniku interakcji pomiędzy efektami genów w jednym locus z wpływem genów na jedno lub więcej loci (epistaza).

Epistatyczne działanie genów obejmuje kombinacje genów w jednym locus oddziałujące z efektami kombinacji genów w innych loci. Istnieje wiele różnych rodzajów efektów epistatycznych, ale ich względny wpływ jest bardzo trudny do zmierzenia ze względu na ich złożoność. Wydaje się wątpliwe, aby te efekty epistatyczne były główną przyczyną heterozji w przypadku większości cech.

Celem krzyżowania jest uzyskanie pewnych pożądaných zamierzeń. Należą do nich uzyskanie efektu heterozji oraz możliwość szybkiego włączenia pożądanego materiału genetycznego i szansa na połączenie kilku pożądaných cech w hodowli zwierząt. Heterozja, czyli wybujałość mieszańców, związana jest z maksymalnie heterozygotycznym stanem genotypu. Powstało bardzo dużo różnych metod uzyskiwania heterozygotycznych mieszańców. Wiele z nich opiera się o wstępną hodowlę krewniaczą i następnie krzyżowanie zimbredowanych zwierząt między sobą. Możliwości zastosowania różnych metod krzyżowania zależą w dużym stopniu od plenności gatunku.

Połączenie komplementarności między krzyżowanymi odmianami lub rasami oraz dodatkowy wpływ heterozji sprawia, że krzyżowanie jest bardzo ważnym systemem hodowlanym w komercyjnych systemach produkcyjnych.