

همبستگی

همبستگی^۱ یا ضریب همبستگی^۲، میزان قوی بودن رابطه (پایدار و قابل اعتماد) بین دو متغیر را نشان می‌دهد. برای نشان دادن همبستگی بین دو متغیر X و Y ، از علامت $r_{X,Y}$ استفاده می‌شود. همبستگی نیز مانند کوواریانس برای توصیف رابطه بین دو صفت و یا دو ارزش برای یک صفت در جمعیت به کار می‌رود و مانند وراثت پذیری و تکرارپذیری از فراسنجه‌های جمعیتی است و از ارزش‌های انفرادی محسوب نمی‌شوند. به عنوان مثال، در مورد همبستگی بین افزایش وزن روزانه و ضریب تبدیل خوراک در خوک، ارزش اصلاحی محیط اسکروتال و سن بلوغ در گاو، و یا همبستگی بین خلق و خوی مشاهده شده و ارزش اصلاحی برای خلق و خوی در سگ‌ها صحبت می‌کنیم.

دامنه مقدار عددی ضریب همبستگی بین -1 و $+1$ است. ضریب همبستگی نزدیک به -1 نشان دهنده تغییرات توأم منفی و بسیار قوی بین دو متغیر، همبستگی نزدیک به $+1$ به معنی تغییرات توأم مثبت و بسیار قوی بین دو متغیر، و همبستگی صفر به معنی عدم وجود تغییرات توأم بین دو متغیر خواهد بود.

همبستگی، در اصل کوواریانس "استاندارد شده" است. این بدان معنی است که همبستگی بدون توجه به تغییر پذیری و یا واحدهای صفات مورد مطالعه، به راحتی قابل تفسیر است. اغلب اوقات همبستگی $+0.8$ نشان دهنده تغییرات توأم مثبت و قوی (به هر حال، در متون اصلاح دام به معنی قوی بودن است)، و همبستگی -0.1 اغلب نشان دهنده تغییرات توأم ضعیف و منفی (بدون در نظر گرفتن صفات یا ارزش‌های مربوط به آن) است. در واقع، همبستگی واحد ندارد و هنگام تفسیر همبستگی، نیازی نیست که به واحدهای صفت توجه کنیم.

یکی دیگر از خصوصیات همبستگی (که در مورد کوواریانس‌ها نیز صادق است) این است که ترتیب متغیرها مهم نیست. به عبارت دیگر، همبستگی بین X و Y مشابه همبستگی بین Y و X می‌باشد، یا

$$r_{X,Y} = r_{Y,X}$$

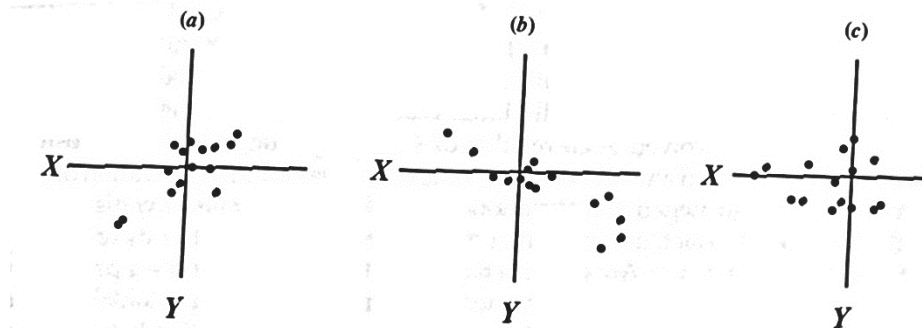
برای تصوّر راحت‌تر در زمینه همبستگی‌ها، همبستگی بین وزن شیرگیری و وزن پشم ناشر در بره‌ها، و همبستگی بین ارزش‌های اصلاحی محیط اسکروتال و سن بلوغ در گاو را در نظر بگیرید. یاد آوری می‌کنیم که

¹Correlation

²Correlation coefficient

کوواریانس در مثال بره و گاو به ترتیب $2/6$ پوند مربع و 17 - سانتی متر در روز و همبستگی متناظر به آنها $+0/3$ و $-0/9$ است. رابطه بین ارزش‌های فنوتیپی وزن شیرگیری و پشم ناشور در بره‌ها دارای تطابق متوسط و مثبت و رابطه بین ارزش‌های اصلاحی محیط اسکروتال و سن بلوغ در گاو بسیار قوی و منفی است. با توجه به این مثال - ها می‌توان گفت که همبستگی‌ها از لحاظ علامت و میزان ارتباط بین دو متغیر به راحتی قابل تفسیرند.

در یک نمودار پراکنش مشابه شکل زیر، علامت همبستگی از روی روند به سمت بالا یا پایین نقاط (از چپ به راست) مشخص می‌شود. اندازه همبستگی از روی درجه پراکنش نقاط تعیین می‌شود. اگر متغیرهای X و Y همبستگی بالایی داشته باشند، یعنی اگر رابطه بین X و Y قوی (پایدار و قابل اعتماد) باشد، نقاط در کنار یکدیگر تجمع یافته به طوری که به صورت یک خط به نظر می‌رسند. مجتمع بودن این نقاط در نمودار (a) و به طور واضح‌تر در نمودار (b) قابل مشاهده است. اگر همبستگی بین X و Y پایین باشد (یعنی اگر رابطه ضعیف باشد)، به راحتی نمی‌توان مجتمع بودن نقاط را به صورت یک خط مشاهده نمود که مثال آن در نمودار (c) دیده می‌شود. حالت خطی را نمی‌توان مشاهده کرد. تذکر این نکته ضروری است که شیب هر نوع روندی (اعم از صعودی یا نزولی) برای نقاط (شیب خط فرضی) به منزله میزان همبستگی نیست. اندازه همبستگی و بنابراین قدرت ارتباط بین X و Y ، با نحوه تجمع نقاط حول یک خط تعیین می‌شود.



همبستگی‌های $(r_{X,Y})$ مورد استفاده برای ایجاد ارزش‌ها $+0/8$ (a)، $-0/8$ (b) و 0 (c) می‌باشند.

همبستگی بین صفات، از معمول‌ترین و پرکاربردترین همبستگی‌ها در اصلاح دام است. همبستگی‌های فنوتیپی^۳ (r_{p_x,p_y}) میزان قوی بودن ارتباط بین عملکرد (ارزش فنوتیپی) یک صفت با صفت دیگر است. همبستگی‌های فنوتیپی، به دلیل فراهم کردن اطلاعاتی راجع به رابطه ظاهری بین صفات، مفید هستند. به عنوان مثال، همبستگی فنوتیپی بین وزن شیرگیری و وزن پشم ناشور در بره‌ها ($+0/3$)، نشان می‌دهد که بره‌های سنگین‌تر از

³Phenotypic Correlation

نظر وزن شیرگیری، وزن پشم ناشور بالاتری دارند، اما استثناهایی نیز در این مورد وجود دارد (تعدادی از بره-های سبک، پشم ناشور بالایی دارند و برعکس).

حتی ممکن است همبستگی‌های ژنتیکی^۴ (r_{BVX}, r_{BVY}) نسبت به همبستگی‌های فنوتیپی مهمتر باشند. همبستگی‌های ژنتیکی به عنوان معیاری از میزان قوی بودن ارتباط بین ارزش‌های اصلاحی یک صفت با صفت دیگر هستند. دلیل اهمیت همبستگی‌های ژنتیکی این است که اگر دو صفت از نظر ژنتیکی با یکدیگر همبستگی داشته باشند انتخاب برای یک صفت منجر به تغییر ژنتیکی در صفت دیگر خواهد شد. علاوه بر این، اگر دو صفت با هم از نظر ژنتیکی همبستگی داشته باشند، از روی عملکرد یکی از آنها می‌توان ارزش اصلاحی صفت دیگر را پیش بینی کرد. به عنوان مثال، محیط اسکرویتال و سن بلوغ در گاو را در نظر بگیرید. همبستگی ژنتیکی بین این صفات خیلی قوی (۰/۹) است. اگر اصلاح کنندگان گاوهای نر دارای محیط اسکرویتال بزرگ‌تر را انتخاب کنند، انتظار می‌رود که سن بلوغ نتاج نر و ماده کاهش یابد. همچنین، می‌توان از روی عملکرد یک گاو نر از نظر محیط اسکرویتال (صفتی با اندازه گیری کم هزینه و آسان)، ارزش اصلاحی آن را از نظر سن بلوغ (که اندازه گیری آن دشوارتر است) پیش بینی نمود.

ایجاد همبستگی ژنتیکی دو عامل اصلی دارد:

الف) پلیوتروپی یا چند اثره بودن ژنها که عامل پایدار ایجاد همبستگی ژنتیکی بین صفات است. اگر ژنی بر بیش از یک صفت تاثیر بگذارد، به اصطلاح اثرات پلیوتروپیک دارد. ژن هالوتان^۵ در خوک مثال ژن عمده دارای اثرات پلیوتروپیک است. این ژن سبب افزایش میزان گوشت لخم و راندمان خوراک می‌شود، اما صفات تعداد تولد در هر زایش، نرخ زنده ماندن و کیفیت گوشت را کاهش می‌دهد. ژن HYPP در اسب نیز اثرات پلیوتروپیک دارد، یعنی سبب افزایش میزان عضله و کاهش نرخ زنده ماندن می‌شود.

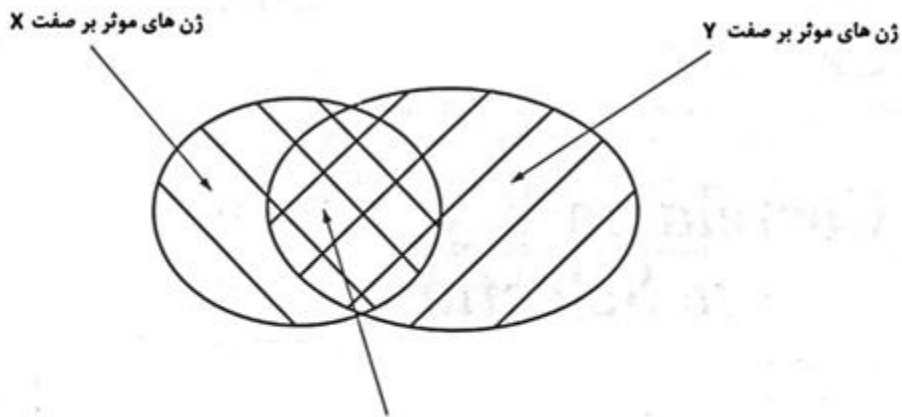
صفات چند ژنی همبسته احتمالاً تحت تاثیر ژن‌های زیادی با اثرات پلیوتروپیک باشند. ژن‌های موثر بر دو صفت چند ژنی X و Y به صورت در شکل زیر نشان داده شده اند. بیشتر ژن‌ها تنها بر روی یک صفت اثر دارند، اما تعداد قابل توجهی از ژن‌ها نیز بر هر دو صفت اثر می‌گذارند.

صفات رشد، مثال کلاسیک پلیوتروپی هستند. در تعدادی از گونه‌ها نرخ رشد حیوانات را در زمان‌های مختلف، به طور معمول در زمان تولد، شیرگیری (در پستانداران) و غالباً در سنین بالاتر، اندازه‌گیری می‌کنند. برخی از

^۴Genetic Correlation

^۵ Halothane

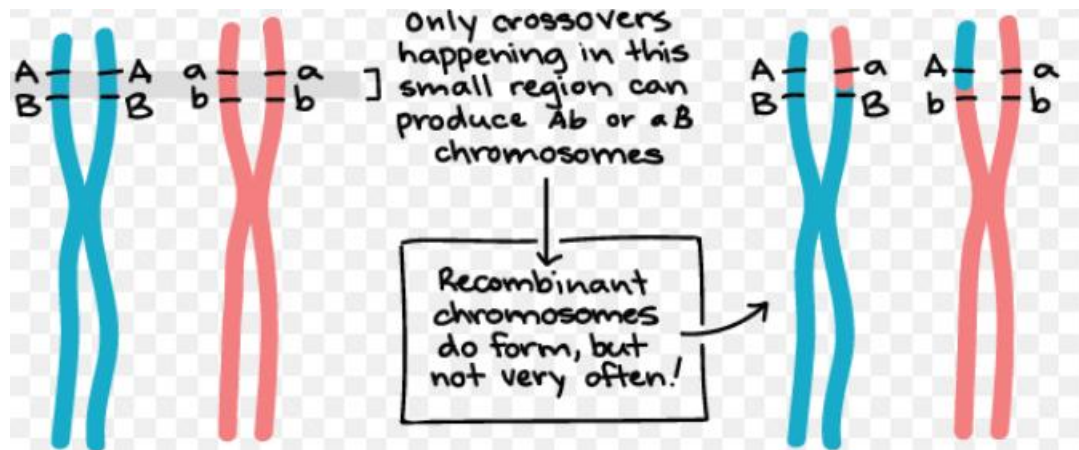
ژن‌ها تنها در مرحله خاصی از زندگی حیوان و برخی نیز در همه مراحل زندگی (مانند ژن‌های رشد) بر نرخ رشد تاثیر دارند. این ژن‌ها بر دو یا چندین صفت رشد اثرات پلیوتروپیک دارند، به همین دلیل، این صفات از لحاظ ژنتیکی همبسته هستند و انتخاب برای یک صفت باعث پاسخ همبسته در صفات دیگر می‌شود.



ژن‌های پلیوتروپیک موثر بر هر دو صفت X و Y

نمایش شماتیک پلیوتروپی. برخی ژن‌ها فقط بر صفت X و برخی نیز فقط بر صفت Y موثرند. ژن‌های پلیوتروپیک موثر بر هر دو صفت X و Y باعث همبستگی ژنتیکی بین دو صفت می‌شوند.

ب) پیوستگی ژنی (لینکاژ Linkage) که عامل موقتی ایجاد همبستگی ژنتیکی بین صفات است. پیوستگی ژنها در اثر بروز کراسینگ اور و تبادل قطعات کروموزومی از بین میرود. در این حالت ژنهای موثر بر بروز دو یا چند صفت روی فاصله نزدیکی نسبت به هم روی کروموزوم قرار دارند ولی ممکن است در اثر کراسینگ اور از هم جدا شوند.



بروز کراسینگ اور و جدا شدن ژنهای به هم پیوسته

همبستگی محیطی^۶ معیاری از میزان شدت ارتباط بین اثرهای محیطی در یک صفت با صفت دیگر است. همبستگی‌های محیطی اغلب برای اهداف مدیریتی مفیدند. به عنوان مثال، همبستگی محیطی بین میانگین افزایش وزن روزانه و ضخامت چربی پشت در خوک $+0/۴$ برآورد شده است. این مطلب نشان می‌دهد که در محیط‌های افزایش دهنده سرعت رشد، خوک‌ها چاق می‌شوند. بنابراین، توجه کنید که برای تولید خوک‌های دارای گوشت با کیفیت خوب (لخم)، میزان تغذیه آنها باید از میزان رسیدن به حداکثر رشد کمتر باشد.

از دیگر همبستگی‌های پرکاربرد در اصلاح دام، همبستگی‌های بین ارزش‌های مختلف یک صفت می‌باشد. دو مورد از مهمترین همبستگی‌ها در این خصوص، همبستگی بین ارزش‌های فنوتیپی و ارزش‌های اصلاحی ($I_{P,BV}$) و همبستگی بین ارزش‌های فنوتیپی و قابلیت‌های تولید ($I_{P,PA}$) است. مثالی از $I_{P,BV}$ همبستگی بین خلق و خوی مشاهده شده و ارزش اصلاحی آن در سگ‌هاست. برآورد این همبستگی در برخی از جوامع سگ‌ها $0/۴۵$

^۶Environmental correlation

است که نشان دهنده متوسط بودن وراثت پذیری این صفت در این جوامع است. مثالی از $r_{P,PA}$ همبستگی بین یک رکورد شیردهی و قابلیت تولید شیر در گاو شیرده است که به طور معمول، ۰/۷ برآورد می‌شود. این مقدار نشان دهنده تکرار پذیری متوسط تا بالا برای تولید شیر است.

همبستگی پرکاربرد دیگر، همبستگی بین ارزش عددی و مقدار پیش بینی شده آن ارزش است که در اصطلاح به آن صحت پیش بینی یا به طور ساده‌تر صحت می‌گویند. زمانی که همبستگی ارزش‌های اساسی (نظیر ارزش های اصلاحی) با ارزش پیش بینی شده آن بالا باشد، می‌توان فرض نمود که پیش بینی‌ها صحیح است. اگر همبستگی بین ارزش‌ها و مقدار پیش بینی شده آن‌ها ضعیف باشد، نمی‌توان به پیش بینی‌ها اعتماد کرد. آمار و ارقام صحت را به طور معمول برای ارزش‌های اصلاحی، تفاوت‌های نتاج، و قابلیت‌های تولید گزارش می‌دهند. این همبستگی‌ها نشان می‌دهند که تا چه حد می‌بایست به هر کدام از پیش بینی‌های به دست آمده اعتماد کرد.

محاسبه ضرایب همبستگی

همبستگی بین دو متغیر به طور ساده از روی کوواریانس و انحراف معیار متغیرها قابل محاسبه است. و برای متغیرهای X و Y به صورت زیر است:

$$r_{X,Y} = \frac{\text{cov}(X, Y)}{\sigma_X \sigma_Y}$$

به دلیل آن‌که علامت انحراف معیار در مخرج همیشه مثبت است، علامت همبستگی با توجه به علامت صورت (یعنی کوواریانس) تعیین می‌شود. اگر کوواریانس مثبت باشد، همبستگی مثبت و اگر کوواریانس منفی باشد، همبستگی نیز منفی است.

همبستگی همان کوواریانس استاندارد شده (یعنی کوواریانس بدون واحد) است. در زیر نحوه استاندارد کردن کوواریانس نشان داده شده است. فرمول کوواریانس عبارت است از:

$$\text{cov}(X, Y) = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \mu_X)(Y_i - \mu_Y)}{n}$$

اگر هر کدام از انحراف‌ها را استاندارد کنیم (یعنی به انحراف معیار متناسب تقسیم کنیم)، کوواریانس استاندارد شده $(\text{cov}(X, Y))^*$ به صورت زیر خواهد بود:

$$\text{cov}(X, Y)^* = \frac{\sum_{i=1}^n \left(\frac{X_i - \mu_X}{\sigma_X} \right) \left(\frac{Y_i - \mu_Y}{\sigma_Y} \right)}{n}$$

با انجام این کار، انحراف‌هایی که به صورت واحدهای صفت بیان شده‌اند بر انحراف معیارهای واحدهای صفت مشابه تقسیم و از حذف شده و به این طریق واحدهای صفت حذف می‌شوند. چون σ_X و σ_Y ثابت هستند، می‌توان از آن‌ها در جمع فاکتور گرفت. بنابراین:

$$\begin{aligned} \text{cov}(X, Y)^* &= \left(\frac{1}{\sigma_X}\right) \left(\frac{1}{\sigma_Y}\right) \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \mu_X)(Y_i - \mu_Y)}{n} \\ &= \frac{\text{cov}(X, Y)}{\sigma_X \sigma_Y} \\ &= r_{X,Y} \end{aligned}$$

ترتیب متغیرها در همبستگی مهم نیست. زیرا:

$$\text{cov}(X, Y) = \text{cov}(Y, X)$$

و

$$\sigma_X \sigma_Y = \sigma_Y \sigma_X$$

بنابراین:

$$r_{X,Y} = r_{Y,X}$$

مثال محاسباتی

همبستگی فنوتیپی بین وزن تولد و وزن شیرگیری در گاو گوشتی را با استفاده از داده‌های مثال قبل، برآورد نمایید. اطلاعات زیر را از مثال قبل داریم:

$$\hat{\sigma}_{P_{BW}} = 9.39 \text{ پوند}$$

$$\hat{\sigma}_{P_{WW}} = 55.5 \text{ پوند}$$

$$c\hat{v}(\sigma_{P_{BW}}, \sigma_{P_{WW}}) = 225.8 \text{ پوند مربع}$$

بنابراین:

$$\begin{aligned} \hat{r}_{P_{BW}, P_{WW}} &= \frac{c\hat{v}(\sigma_{P_{BW}}, \sigma_{P_{WW}})}{\hat{\sigma}_{P_{BW}} \hat{\sigma}_{P_{WW}}} \\ &= \frac{225/8}{9/39(55/5)} \\ &= 0/43 \end{aligned}$$

عدد 0/43 نشان می‌دهد که همبستگی فنوتیپی بین وزن تولد و وزن شیرگیری (اگر این مجموعه داده‌های کوچک معرف داده‌های بیشتری از وزن تولد و وزن شیرگیری باشد) متوسط تا قوی و مثبت است.

جنبه دیگری از همبستگی بین صفات

همبستگی بین صفات از معیارهای جمعیتی هستند که نشان دهنده ارتباط بین صفات در یک جمعیت بوده و بنابراین نباید در مورد یک حیوان منفرد به کار برده شوند. به عنوان مثال، صحبت از همبستگی ژنتیکی بین زمان پیمودن ۴۰۰ یارد در یک مسابقه و شاخص تیپ در یک اسب کاملاً منطقی است. اما صحبت از ارزش اصلاحی یک اسب خاص برای زمان پیمودن مسیر مسابقه با ارزش اصلاحی او برای شاخص تیپ صحیح نیست، چون اسب به تنهایی یک جمعیت نیست، احتمالاً منظور از این عبارت آن است که این اسب ارزش‌های اصلاحی مشابهی برای هر دو صفت زمان پیمودن مسیر مسابقه و شاخص تیپ دارد.

میزان همبستگی بین صفات ثابت نیست و از جمعیتی به جمعیت دیگر متفاوت است. به عنوان مثال، میزان همبستگی فنوتیپی بین تولید شیر و باروری در گاو گوشتی ممکن است از نژادی به نژاد دیگر (حتی در صورت تشابه شرایط محیطی) نیز کاملاً متفاوت باشد، زیرا دو نژاد متعلق به جمعیت‌های ژنتیکی متفاوتی هستند. پتانسیل ژنتیکی تولید شیر و باروری ممکن است برای هر نژاد مشابه نباشد. در هر مورد، تفاوت فراوانی ژن‌های موثر بر صفات منجر به روابط ژنتیکی متفاوت می‌شود.

محیط نیز می‌تواند بر همبستگی‌ها موثر باشد. در شرایط تغذیه مناسب، همبستگی فنوتیپی بین تولید شیر و باروری در گاو گوشتی نزدیک به صفر یا شاید مقداری مثبت باشد. باروری گاوهای پر شیر مشابه گاوهای کم شیر است. اما در شرایط تغذیه‌ای نامناسب، این همبستگی به طور یقین منفی است. شرایط بدنی گاوهای پرتولید و لاغر باعث دشوار بودن تولید مثل منظم در آنها می‌شود.

همبستگی بین صفات را می‌توان به چندین روش دسته بندی کرد: نخست، می‌توان بر اساس میزان قوی بودن ارتباط دسته بندی نمود. آیا ارتباط بین یک جفت صفت، قوی، پایدار و قابل اعتماد است یا ضعیف می‌باشد؟ دوم، همبستگی را می‌توان بر اساس علامت دسته بندی نمود. آیا علامت مثبت است یا منفی؟ این یک موضوع کاملاً ریاضی است و اغلب به نحوه اندازه گیری صفات بستگی دارد (مثال وزن در یک سن خاص در مقابل زمان رسیدن به وزن ۲۳۰ پوند).

سومین مقوله دسته بندی از لحاظ مطلوب یا نامطلوب بودن آنهاست که با دسته بندی بر اساس علامت متفاوت است. همبستگی مثبت یا منفی می‌تواند مطلوب یا نامطلوب باشد. به عنوان مثال، همبستگی‌های فنوتیپی مثبت

بین وزن شیرگیری و وزن پشم ناشور در گوسفند به عنوان همبستگی مطلوب در نظر گرفته می‌شود، بره‌هایی که سرعت رشد بالاتری دارند علاوه بر تولید گوشت بیشتر، مقدار پشم ناشور بیشتری نیز تولید می‌کنند. برعکس همبستگی مثبت ژنتیکی و فنوتیپی بین وزن تولد و وزن یک سالگی در گاو گوشتی نامطلوب است. وزن یکسالگی بیشتر به طور معمول مطلوب است اما وزن تولد بالاتر به دلیل ایجاد مشکلات سخت زایی نامطلوب می‌باشد.

عوامل موثر در سرعت تغییر ژنتیکی

معمولاً کارآمدی انتخاب را از روی نرخ تغییر ژنتیکی حاصل از آن اندازه می‌گیریم. از نظر تئوری، مایل به حداکثر کردن نرخ تغییر ژنتیکی هستیم، و هرگاه به صورت مداوم بتوانیم حیوانات با بهترین ارزش اصلاحی را به عنوان والدین نسل بعد انتخاب کنیم، به این هدف دست می‌یابیم. البته مشکل در این است که ارزش اصلاحی حقیقی حیوانات را نمی‌دانیم و باید از پیش بینی ارزش‌های اصلاحی استفاده کنیم، که در بسیاری از موارد ممکن است حاوی اطلاعات چندانی نباشد. بنابراین انتخاب، موضوع ساده‌ای نیست. در اینجا برخی از سوالاتی که ممکن است به ذهن شما خطور نماید ارائه شده است:

- آیا تعداد ماده‌های جایگزین باید زیاد باشد یا فقط تعداد اندکی از آنها کافی است؟
- آیا باید تعداد زیادی از مولدین نر را استفاده نمود یا فقط بهترین آنها را به کار برد؟
- آیا باید از مولدین نر مسن کاملاً تایید شده استفاده کرد یا از مولدین نر جوان تایید نشده استفاده کنیم؟
- آیا انتخاب باید بر اساس عملکرد فرد باشد یا بایستی اطلاعات خویشاوندان را نیز در نظر گرفت؟
- آیا می‌بایست با منحصرأ در گله خود انتخاب نماییم یا برای جایگزینی از جمعیت‌های دیگر استفاده کنیم؟

پاسخ به هیچ کدام از این پرسش‌ها آسان نیست. با وجود این، خوشبختانه عوامل کلی موثر بر نرخ تغییر ژنتیکی را می‌شناسیم. درک این عوامل می‌تواند در پاسخ به این پرسش‌ها و توسعه راهبردهای انتخاب و طراحی برنامه‌های اصلاحی به ما کمک نماید.

اجزای معادله کلیدی برای تغییر ژنتیکی

عوامل موثر بر نرخ تغییر ژنتیکی حاصل از انتخاب، غالباً در معادله‌ای به نام معادله کلیدی^۷ تغییر ژنتیکی خلاصه شده‌اند. معادله کلیدی به طور خلاصه بیان می‌کند که نرخ تغییر ژنتیکی، با سه عامل صحت انتخاب، شدت انتخاب و تنوع ژنتیکی رابطه مستقیم و با عامل چهارم یعنی فاصله نسل نسبت معکوس دارد. هر یک از اجزای معادله کلیدی را به طور خلاصه بررسی می‌کنیم. (سپس هر کدام از آنها را با جزئیات بیشتری مورد بحث و بررسی قرار خواهیم داد).

صحت انتخاب

صحت عنوان میزان قوی بودن رابطه بین ارزش‌های حقیقی و پیش‌بینی شده تعریف می‌گردد. همچنین در مورد انتخاب و تغییر ژنتیکی نیز به طور ویژه، صحت انتخاب یا به طور دقیق‌تر صحت پیش‌بینی ارزش اصلاحی^۸ مدنظر است که به صورت میزان استحکام رابطه بین ارزش‌های اصلاحی حقیقی و پیش‌بینی شده برای صفت مورد انتخاب تعریف می‌شود. دلیل آن واضح است: هرچه پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی صحیح‌تر باشد، احتمال بهترین بودن حیوانات انتخابی به عنوان والدین، بالاتر خواهد بود. اگر صحت کامل باشد، ارزش اصلاحی هر کدام از افراد را به طور دقیق می‌توان شناسایی نمود. در این صورت انتخاب کار ساده‌ای است و حیوانات دارای بهترین ارزش‌های اصلاحی انتخاب خواهند شد (البته فرض بر این است که مفهوم بهترین، مشخص باشد، یعنی از جهت مناسب تغییر ژنتیکی آگاهی داشته باشیم). صحت هرگز کامل و ۱۰۰٪ نیست، اما هر بیشتر باشد، بهتر است.

صحت انتخاب به عواملی بستگی دارد. وراثت‌پذیری به عنوان معیاری از میزان استحکام رابطه بین عملکرد (ارزش‌های فنوتیپی) و ارزش‌های اصلاحی، از مهم‌ترین عوامل است. هرچه وراثت‌پذیری صفتی بالاتر باشد، هر کدام از اطلاعات عملکردی به عنوان شاخصی از ارزش اصلاحی حقیقی خواهند بود. هر گونه اقدام توسط پرورش دهنده برای افزایش وراثت‌پذیری مدیریت یکنواخت حیوانات، اندازه‌گیری‌های دقیق، تصحیح برای اثرهای محیطی شناخته شده یا به کارگیری گروه‌های هم‌عصر، صحت انتخاب را افزایش خواهد داد. همچنین صحت را می‌توان با استفاده از اطلاعات بیشتر و فناوری پیش‌بینی ژنتیکی مناسب‌تر افزایش داد.

⁷ Key equation

⁸ Accuracy of breeding value prediction

تفاوت‌ها در صحت انتخاب می‌تواند زیاد باشد. انتخاب فقط بر اساس رکورد فنوتیپی عملکرد خود فرد، به خصوص در صفت با وراثت پذیری پایین، چندان صحیح نخواهد بود. برعکس، انتخاب مولدین بر اساس EPD حاصل از حجم زیادی از اطلاعات نتاج، بسیار صحیح است.

شدت انتخاب

نرخ تغییر ژنتیکی به شدت انتخاب⁹ نیز بستگی دارد. شدت انتخاب معیار انتخاب پرورش دهندگان در تصمیم‌گیری برای انتخاب حیوانات است. انتخاب با شدت بالا به این معنی است که تنها بهترین افراد بر اساس معیار انتخاب، گزینش می‌شوند. در نقطه مقابل آن، انتخاب با شدت کمتر به معنی گزینش حیوانات به صورت کاملاً تصادفی است.

اگر معیارهای انتخاب (ارزش‌های فنوتیپی، پیش بینی ارزش‌های اصلاحی و غیره) به طور معقولی صحیح باشند، یا به عبارت دیگر، شاخص درستی از ارزش‌های اصلاحی حقیقی باشند، بنابراین باید والدینی که با شدت بالا انتخاب می‌شوند، از نظر ژنتیکی بهتر از میانگین هستند. نتاج آنها (نسل بعد) باید ممتاز باشند و تغییر ژنتیکی نیز باید سریع باشد. از طرف دیگر، اگر والدین با شدت پایین انتخاب شوند، از نظر ژنتیکی نمی‌توانند بهتر از میانگین باشند. نتاج آنها نیز چنین بوده و میزان تغییر ژنتیکی کند خواهد بود.

تنوع ژنتیکی

تنوع ژنتیکی¹⁰ در معادله کلیدی تغییر ژنتیکی، به تنوع ارزش‌های اصلاحی برای صفت مورد انتخاب درون جمعیت اشاره دارد. می‌توان دامنه ارزش‌های اصلاح موجود برای انتخاب را به عنوان معیار تنوع ژنتیکی در نظر گرفت (اگرچه از لحاظ تکنیکی بهترین انتخاب نیست). هر چه تنوع ژنتیکی بیشتر باشد، این دامنه بزرگ حیوانات دارای بهترین عملکرد نسبت به حیوانات دارای بدترین عملکرد ممتازتر هستند، اگر تنوع ژنتیکی کم باشد، این دامنه کوچک است بهترین حیوانات تنها اندکی بهتر از بدترین حیوانات هستند.

اگر تنوع ژنتیکی برای صفت مورد نظر در جمعیتی بسیار زیاد باشد، و اگر پرورش دهندگان فقط افرادی با عملکرد بسیار ممتاز را بر اساس معیارهای صحیح آن صفت انتخاب کنند، آنگاه افراد انتخاب شده و نتاج آنها بسیار بهتر از میانگین خواهند بود و نرخ تغییر ژنتیکی سریع می‌باشد. اما اگر تنوع ژنتیکی کم باشد، حتی بهترین افراد و نتاج آنها نیز اندکی بهتر از میانگین خواهند بود و بنابراین نرخ تغییر ژنتیکی کند خواهد شد.

⁹Selection intensity

¹⁰Genetic variation

فاصله نسل

چهارمین و آخرین عامل موثر بر نرخ تغییر ژنتیکی، فاصله نسل^{۱۱} است که عبارت از زمان مورد نیاز برای جایگزینی یک نسل با نسل بعدی می‌باشد. هر چه فاصله نسل کوتاه تر باشد، نرخ تغییر ژنتیکی سریع تر است.

به عنوان مثال، انسان و موش را در نظر بگیرید. فاصله نسل در انسان خیلی طولانی است. بلوغ دیر رخ می دهد (نسبت به گونه‌های دیگر) و در بسیاری از جمعیت‌ها مرسوم است که زوج‌های جوان تا مدتی بچه دار نشوند. حتی اگر در انسان‌ها برای صفتی که از نظر ژنتیکی دارای تنوع است انتخاب بسیار صحیح و شدید (که این طور نیست) صورت گیرد، پیشرفت ژنتیکی بسیار کند خواهد بود. در صورت فاصله نسل طولانی، تغییر ژنتیکی بسیار کند صورت می‌گیرد. از طرف دیگر، موش چند ماه پس از تولد قادر به تولید مثل است، بنابراین فاصله نسل در آنها کوتاه است به طوری که قادرند در طول مدت یک نسل انسان، ۱۵۰ نسل ایجاد کنند. با وجود چنین فرصت بالایی برای انتخاب در مدت زمان کوتاه، پرورش دهندگان موش‌ها می‌توانند تغییر ژنتیکی بسیار سریعی را به دست آورند. این امر یکی از دلایل مطلوب بودن موش به عنوان حیوان آزمایشگاهی است.

معادله کلیدی به صورت دقیق تر

به دلیل استفاده از معادله کلیدی برای مقایسه روش‌های انتخاب، عوامل موثر در نرخ تغییر ژنتیکی (اجزای معادله کلیدی) را می‌توان به صورت دقیق‌تری تعریف نمود. به زبان ریاضی معادله کلیدی را می‌توان به صورت زیر نوشت:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{r_{BV, \overline{BV}} i \sigma_{BV}}{L}$$

که Δ_{BV}/t : نرخ تغییر ژنتیکی در واحد زمان (t)^{۱۲}

$r_{BV, \overline{BV}}$: صحت انتخاب

i : شدت انتخاب

$r_{BV, \overline{BV}} i \sigma_{BV}$: تنوع ژنتیکی

L : فاصله نسل

^{۱۱}Generation interval

^{۱۲}حرف یونانی دلتا (Δ) معمولاً برای نشان دادن "تغییر" به کار می‌رود.

حال هر کدام از اجزا را با جزئیات بیشتری بررسی می‌کنیم.

نرخ تغییر ژنتیکی

در معادله کلیدی، تغییر ژنتیکی همان تغییر ژنتیکی ناشی از انتخاب است و به این دلیل نرخ تغییر ژنتیکی^{۱۳} در اکثر مواقع پاسخ به انتخاب نامیده می‌شود و به طور اختصاصی‌تر، همان نرخ تغییر میانگین ارزش اصلاحی جمعیت در اثر انتخاب است. از آنجا که فقط ارزش اصلاحی والدین به نتاج منتقل می‌گردد، بنابراین تغییر ناشی از انتخاب والدین در حقیقت تغییر در ارزش اصلاحی است.

واحد زمان (t در Δ_{BV}/t) واحدی است که برای اندازه‌گیری فاصله نسل به کار می‌رود و بنابراین به گونه بستگی دارد. در گونه‌های اهلی، طیور و حیوانات خانگی، معمولاً واحد زمان را سال در نظر می‌گیرند، اما در گونه‌های آزمایشگاهی نظیر مگس سرکه و موش ممکن است هفته یا حتی روز باشد.

صحت انتخاب

صحت انتخاب^{۱۴}، میزان ارتباط بین ارزش‌های اصلاحی حقیقی و پیش‌بینی شده برای صفت مورد انتخاب، به صورت همبستگی بین ارزش‌های اصلاحی حقیقی و پیش‌بینی شده یا $r_{BV, \hat{BV}}$ نشان داده می‌شود.

همان‌طور که در اینجا استفاده شده، اصطلاح "پیش‌بینی" را به راحتی می‌توان تفسیر نمود. پیش‌بینی می‌تواند از طریق ارزش اصلاحی برآورد شده (EBV) حاصل از تعداد زیادی داده‌ها، یا یک ارزش فنوتیپی منفرد یا به سادگی به صورت حدس فرد پرورش‌دهنده یا حدس علمی، محاسبه شود. در هر یک از این موارد ذکر شده، پیش‌بینی‌ها اطلاعاتی هستند که بر اساس آنها انتخاب صورت می‌گیرد، و از این به بعد پیش‌بینی مورد استفاده در انتخاب را معیار انتخاب یا SC می‌نامیم. دامنه صحت، از صفر (بدون هیچ گونه اطلاعاتی) تا تقریباً یک (وجود اطلاعات زیاد) می‌باشد و هیچگاه منفی نیست.

شدت انتخاب

شدت انتخاب (i)^{۱۵} معیار انتخاب پرورش‌دهندگان جهت تصمیم‌گیری برای انتخاب حیوانات است. از لحاظ ریاضی، شدت انتخاب شامل تفاوت بین میانگین معیار انتخاب افراد انتخاب شده به عنوان والدین (\overline{SC}_s) و

¹³Rate of genetic change

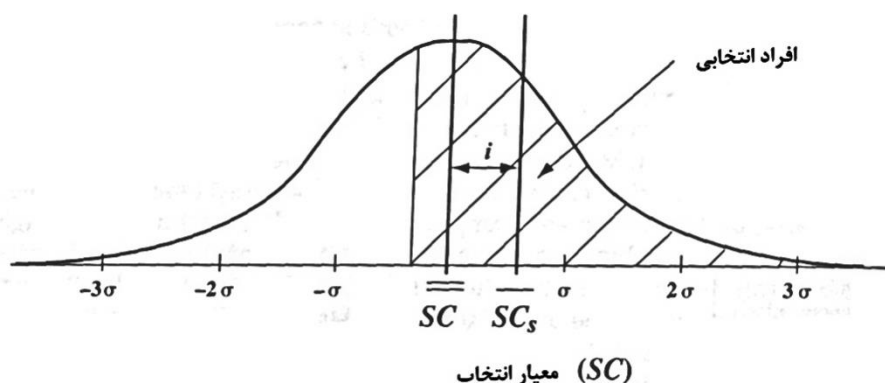
¹⁴Accuracy of selection

¹⁵Selection intensity (i)

میانگین معیار انتخاب همه والدین (\overline{SC}) است که بر حسب واحد انحراف معیار بیان می‌شوند.^{۱۶} تبدیل واحدهای معیار انتخاب به واحدهای انحراف معیار با تقسیم ساده بر انحراف معیار انتخاب (σ_{SC}) انجام می‌گیرد. بنابراین:

$$i = \frac{\overline{SC}_S - \overline{SC}}{\sigma_{SC}}$$

صورت کسر عبارت بالا، تفاوت بین میانگین معیار انتخاب افراد گزینش شده به عنوان والد (\overline{SC}_S) و میانگین معیار انتخاب کل والدین بالاقوه (\overline{SC}) است که بر حسب واحد انحراف معیار یعنی قبل از تبدیل به واحدهای انحراف معیار بیان می‌شود و تفاوت انتخاب^{۱۷} نام دارد.



نمایش گرافیکی شدت انتخاب. توزیع نشان داده شده، معیار انتخاب فرضی (SC -ارزش فنوتیپی، EPD و غیره) است که به صورت واحدهای انحراف معیار بیان شده است. در این مثال، میانگین معیار انتخاب (\overline{SC}_S) افراد گزینش شده به عنوان والدین (افرادی که معیار انتخاب آنها در ناحیه هاشور خورده توزیع قرار دارد) $0/6$ انحراف معیار بالاتر از میانگین معیار انتخاب همه والدین (\overline{SC}) است. بنابراین شدت انتخاب (i) برابر $0/6$ است.

شدت انتخاب به صورت نمودار بالا نشان داده شده است. این توزیع، معیار انتخاب فرضی برای تمام والدین جمعیت می‌باشد. معیار انتخاب می‌تواند ارزش فنوتیپی، EPD و غیره باشد. واحدهای مورد استفاده، انحراف معیارهای معیار انتخاب می‌باشد. بنابراین دامنه کاربردی معیار انتخاب از -3 تا $+3$ انحراف معیار است. در این

^{۱۶} اندیس S در \overline{SC}_S نشان دهنده "انتخاب شده" است و علامت "دو بار" در بالای \overline{SC} نشان دهنده میانگین کل افراد است.

^{۱۷}Selection differential

مثال، میانگین معیار انتخاب افراد انتخاب شده به عنوان والدین (\overline{SC}_S)، $0/6$ انحراف معیار بالاتر از میانگین معیار انتخاب همه والدین بالقوه (\overline{SC}) است، بنابراین $i = 0/6$ می‌باشد.

به عنوان یک مثال واقعی و ملموس تر از شدت انتخاب، فرض کنید که شما پرورش دهنده گوسفند هستید و قصد انتخاب بره‌های ماده جایگزین را دارید. معیار انتخاب، عملکرد وزن یک سالگی هر کدام از بره‌های ماده می‌باشد. با توجه به تعداد بره‌های موجود در این گله، می‌توانید تعداد ثابتی از آنها را بر اساس این معیار انتخاب جایگزین نمایید. اگر میانگین وزن یک سالگی همه بره‌های ماده در گله ۱۳۰ پوند و میانگین وزن یک سالگی بره‌های ماده انتخاب شده ۱۵۸ پوند باشد، بنابراین خواهیم داشت:

$$\overline{SC} = \overline{P}_{YW} = 130 \text{ پوند}$$

$$\overline{SC}_S = \overline{P}_{YWS} = 158 \text{ پوند}$$

$$\sigma_{SC} = \sigma_{PYW} = 30 \text{ پوند}$$

بنابراین

$$\begin{aligned} i_f &= \frac{\overline{SC}_S - \overline{SC}}{\sigma_{SC}} \\ &= \frac{158 - 130}{30} \\ &= 0/93 \end{aligned}$$

که نشان دهنده شدت انتخاب ماده‌ها است (در این مثال، شدت انتخاب قوچ‌ها ارائه نشده است) و $0/93$ می‌باشد. به عبارت دیگر، با در نظر گرفتن عملکرد انفرادی وزن یک سالگی به عنوان معیار انتخاب، بره‌های انتخابی به اندازه‌اندکی کمتر از یک انحراف معیار، سنگین تر از میانگین گروه تحت انتخاب هستند.

تصوّر نادرست معمول در مورد صحت و شدّت

بسیاری اغلب صحت و شدّت را با هم اشتباه می‌گیرند. اشتباه معمولشان این است که فرض می‌کنند انتخاب فقط زمانی می‌تواند شدید باشد که معیار انتخاب خوب (یعنی صحیح) باشد. ظاهراً استدلال آنها چنین است که فقط زمانی می‌توان برای انتخاب تصمیم گرفت که اطلاعات خوبی داشته باشیم.

در واقع، صحت و شدّت مفاهیم مستقلی هستند. می‌توان بدون در نظر گرفتن صحت معیار انتخاب، انتخاب را شدیدتر نمود. اگر معیار انتخاب شاخص خوبی از ارزش اصلاحی برای صفتی که مورد نظر نباشد، هنوز هم می‌توان حیوانات بسیار خوب را انتخاب نمود و هنوز می‌توان با شدّت بالا انتخاب کرد. متأسفانه در این مورد به دلیل پایین بودن صحت، انتخاب شدید چندان موثر نخواهد بود، چون صحت پایین است. به عبارت دیگر، وقتی حاصل ضرب صحت و شدّت انتخاب، عدد کوچکی باشد، نرخ تغییر ژنتیکی کندتر خواهد بود.

مثال قبلی انتخاب برای وزن یک سالگی در گوسفند را در نظر بگیرید. معیار انتخاب، عملکرد انفرادی برای وزن یک سالگی است و تعداد ثابتی از بره‌های ماده برای وزن یک سالگی با شدّت 0.93 انحراف معیار انتخاب شده‌اند. وراثت پذیری وزن یک سالگی متوسط تا بالاست، و صحت انتخاب $(r_{BV, BV})$ با استفاده از این معیار تقریباً 0.6 است. وقتی این اعداد را با مقادیر مناسب تنوع ژنتیکی، فاصله نسل، و شدّت انتخاب مولدین در معادله کلیدی قرار می‌دهیم، نرخ تغییر ژنتیکی مورد انتظار حدود ۵ پوند در سال می‌گردد.

معیار دیگر انتخاب ممکن است تفاوت نتاج مورد انتظار (EPD) برای وزن یک سالگی باشد. با فرض موارد زیر برای بره‌های ماده خواهیم داشت:

$$\overline{SC} = \overline{EPD}_{YW} = +5 \text{ پوند}$$

$$\overline{SC}_S = \overline{EPD}_{YWS} = +19 \text{ پوند}$$

$$\sigma_{SC} = \sigma_{EPD}_{YW} = 15 \text{ پوند}$$

بنابراین:

$$i_f = \frac{\overline{SC}_S - \overline{SC}}{\sigma_{SC}}$$

$$= \frac{19/1 - 5}{15/2}$$

$$= 0/93$$

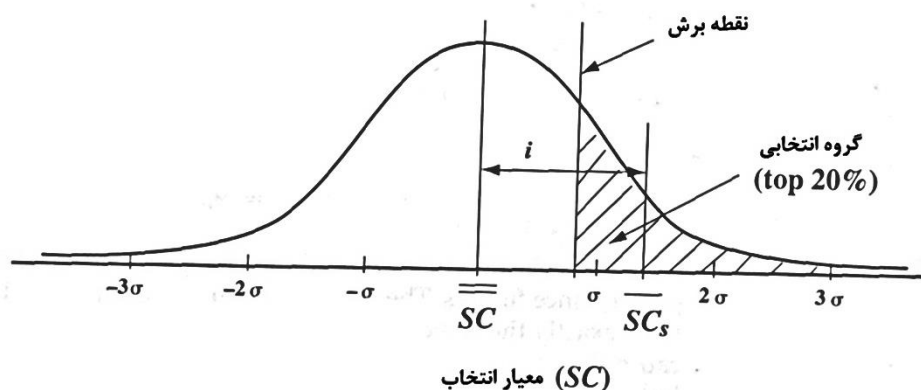
توجه داشته باشید هنگامی استفاده از EPD به جای مقادیر عملکرد انفرادی، شدت انتخاب تغییر نکرد. مجموعه بره‌های ماده که بر اساس EPD انتخاب شده‌اند، احتمالاً به طور دقیق مشابه مجموعه بره‌های ماده انتخابی بر اساس عملکرد انفرادی نیستند، اما چون در هر دو حالت، تعداد یکسانی از حیوانات و فقط دارندگان بیشترین نرخ رشد انتخاب شدند، بنابراین شدت انتخاب آنها با هم برابر است.

EPD نسبت به رکورد عملکرد انفرادی هر یک از حیوانات، شاخص صحیح‌تری برای ارزش اصلاحی حقیقی است، زیرا از اطلاعات بیشتری استفاده می‌کند. میانگین صحت EPD برای وزن یک سالگی در بره‌ها به راحتی می‌تواند برابر با 0/8 باشد. وقتی این سطح صحت را در معادله کلیدی قرار داده شود، نرخ تغییر ژنتیکی مورد انتظار حدود 6/4 پوند در سال می‌گردد افزایش 28 درصدی نرخ مورد انتظار نسبت به استفاده از عملکرد خود فرد به عنوان معیار انتخاب. توجه داشته باشید که این پیشرفت، در نتیجه افزایش شدت انتخاب نیست، بلکه نتیجه صحت بیشتر انتخاب است.

شدت انتخاب در انتخاب حذفی

برای محاسبه شدت انتخاب در یک جمعیت دو روش وجود دارد. ساده‌ترین روش، محاسبه انحراف از میانگین معیار انتخاب یعنی تفاوت انتخاب برای هر فرد تحت انتخاب، میانگین گیری آنها و سپس تبدیل به واحدهای انحراف معیار است. این روش همیشه جواب می‌دهد و زمانی مناسب است که سطح معیار انتخاب مشخص و مجزایی برای گزینش یا عدم گزینش حیوانات، وجود نداشته باشد.

وقتی نقطه حذف مشخصی وجود دارد (مانند شکل زیر) انتخاب اصطلاحاً انتخاب حذفی^{۱۸} است و روش کوتاهی برای محاسبه شدت انتخاب وجود دارد. در این حالت باید تعداد افراد انتخاب شده به عنوان والدین را به صورت درصدی از تعداد والدین بالقوه یا نسبت حفظ شده (P)^{۱۹} بدانیم. سپس شدت انتخاب مناسب را می‌توان از جدولی مشابه جدول زیر به دست آورد.



شدت انتخاب در انتخاب حذفی. انتخاب ۲۰ درصد حد بالای والدین بالقوه منجر به شدت انتخاب (i) ۱/۴ انحراف معیار می‌شود.

به عنوان مثال، در شکل بالا، بر اساس معیار انتخاب، ۲۰ درصد حد بالای والدین بالقوه انتخاب شده‌اند. نسبت حفظ شده، ۰/۲ است و از آنجا که انتخاب شدیداً محدود به نقطه حذفی است، بنابراین با استفاده از جدول زیر می‌توان شدت انتخاب متناظر را به میزان ۱/۴ انحراف معیار پیدا کرد.

شدت انتخاب برآورد شده با استفاده از انتخاب حذفی

شدت انتخاب (i)	نسبت حفظ شده (P)
۲/۶۷	۰/۰۱
۲/۴۲	۰/۰۲
۲/۲۷	۰/۰۳
۲/۱۵	۰/۰۴

¹⁸Truncation selection

¹⁹ Proportion saved (p)

2/06	0/05
1/99	0/06
1/92	0/07
1/86	0/08
1/80	0/09
1/76	0/10
1/71	0/11
1/67	0/12
1/59	0/14
1/52	0/16
1/46	0/18
1/40	0/20
1/35	0/22
1/30	0/24
1/25	0/26
1/20	0/28
1/16	0/30
1/12	0/32
1/08	0/34
1/04	0/36
1/00	0/38
0/97	0/40
0/93	0/42

۰/۹۰	۰/۴۴
۰/۸۶	۰/۴۶
۰/۸۳	۰/۴۸
۰/۸۰	۰/۵۰
۰/۶۴	۰/۶۰
۰/۵۰	۰/۷۰
۰/۳۵	۰/۸۰
۰/۲۰	۰/۹۰
۰/۰۰	۱/۰۰

در استفاده از روش دوم، یعنی انتخاب حذفی دقت نمایید. اگر ۲۰ درصد از والدین بالاقوه را نگه داریم، در حالی که حیوانات انتخاب شده لزوماً بر اساس معیار انتخاب بهترین نباشند، بنابراین نسبت حفظ شده در حقیقت ۰/۲ بوده، اما شدت انتخاب چیزی کمتر از ۱/۴ انحراف معیار خواهد بود.

واریانس ژنتیکی

واریانس ژنتیکی در معادله کلیدی به صورت انحراف معیار ارزش‌های اصلاحی (σ_{BV}) نشان داده شده است. برخلاف صحت و شدت انتخاب، واریانس ژنتیکی را نمی‌توان به آسانی تغییر داد. واریانس ژنتیکی اغلب درون جمعیت تا حدودی ثابت است. پرورش غیر خویشاوندی تا حدودی می‌تواند آن را افزایش و آمیزش خویشاوندی نیز آن را کاهش دهد. انتخاب در یک جهت طی نسل‌های متمادی (از نظر تئوری)، واریانس ژنتیکی را کاهش خواهد داد، اگرچه آزمون‌های آزمایشگاهی نشان می‌دهند که تغییر ژنتیکی قبل از اتمام تنوع ژنتیکی متوقف می‌شود. به علاوه، تغییر ژنتیکی در حیوانات اهلی، به استثنای جوجه‌های گوشتی، به علت فاصله نسل طولانی، عدم صحت، شدت یا تداوم انتخاب یا همه موارد بالا به حدی کند است که افت تنوع ژنتیکی حداقل در کوتاه مدت مشکل ساز نیست.

فاصله نسل

فاصله نسل²⁰ (L)، مدت زمان لازم برای جایگزینی یک نسل با نسل بعدی است. در جمعیت‌های بسته²¹ جمعیت‌هایی که مواد ژنتیکی از بیرون وارد آن نمی‌شود فاصله نسل را می‌توان به صورت میانگین سن والدین هنگام تولد نتاج مورد انتخاب تعریف نمود. به عنوان مثال، در گاو گوشتی معمولاً در سن دو سالگی برای اولین بار گوساله متولد می‌شود و از سن دو سالگی به بعد زایش‌های بعدی صورت می‌گیرد. با وجود این، میانگین سن گوساله زایی برای یک گاو در گله به طور معمول بین ۴ تا ۶ سال است. اگر هیچ محدودیتی برای سن گاوهای دارای گوساله مطلوب جهت جایگزینی اعمال نشود (به عنوان مثال، اگر فقط در یک تلیسه دختران زایش اول را در نظر نگرفته و سایر دختران زایش‌های بعدی آن را نیز در نظر بگیریم، یا از جایگزینی دختران گاوهای مسن مورد استفاده در سیستم نر نهایی، جلوگیری کنیم)، فاصله نسل برای ماده‌ها ۴ تا ۶ سال خواهد بود (فاصله نسل برای نرها و ماده‌ها می‌تواند کاملاً متفاوت باشد).

تعریف "سن میانگین" برای فاصله نسل در گله‌های بسته (یعنی همه جایگزین‌های نر و ماده از همان گله فراهم می‌شود)، مناسب است. همچنین برای کل افراد یک گونه یا زیر گونه به عنوان مثال، کل جمعیت گاو هلشتاین نیز مناسب خواهد بود. اما برای حیواناتی که از بیرون وارد جمعیت می‌شوند، مناسب نیست. به عنوان مثال، اگر اسپرم گاو نر گوشتی از بیرون وارد گله بسته شود، سن آن گاو نر باید تاثیر اندکی در مدت زمان مورد نیاز برای جایگزینی یک نسل با نسل دیگر در آن گله داشته باشد. در حقیقت، آن گاو نر ممکن است مسن باشد، اما اگر از نظر ژنتیکی ممتاز باشد، بنابراین با توجه به سطح ژنتیکی گله، او کاملاً جوان خواهد بود.

²⁰ Generation interval

²¹ Closed population

در جدول زیر محدوده فاصله نسل تعدادی از گونه‌های اهلی فهرست شده است. با نگاهی گذرا به جدول مشخص می‌شود که چرا تغییر ژنتیکی در اسبها بسیار کند (فاصله نسل ۸ تا ۱۲ سال)، و در طیور بسیار سریع (فاصله نسل ۱ تا ۱/۵ سال) است.

فاصله نسل‌های معمول

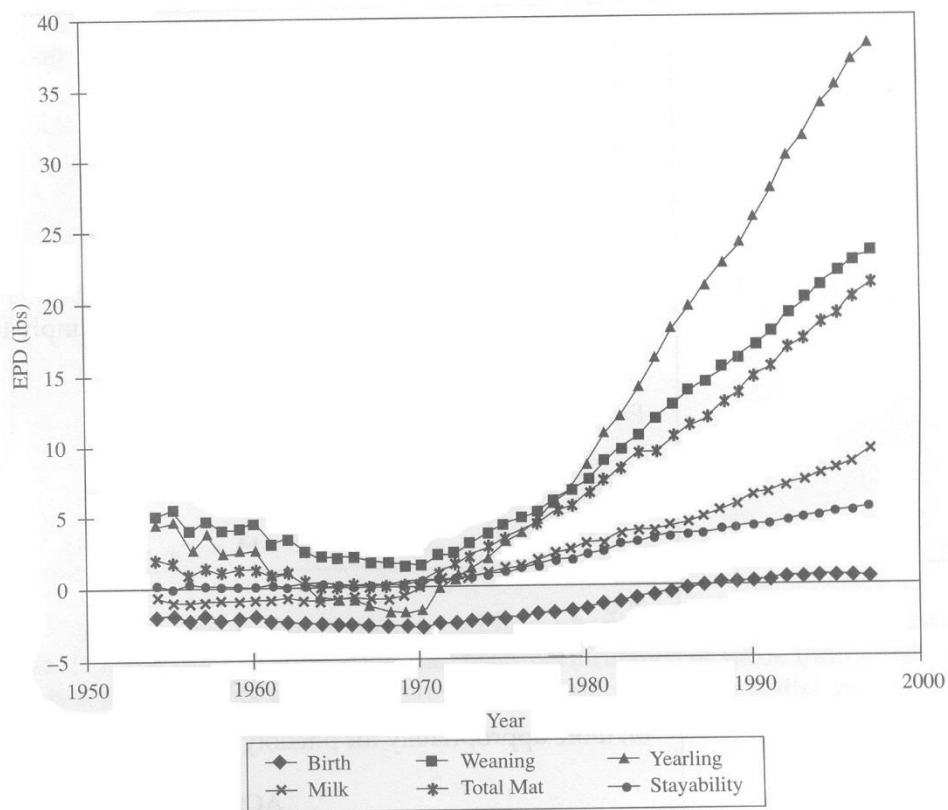
گونه	فاصله نسل (سال)
اسب	۸ تا ۱۲
گاو شیری	۴ تا ۶
گاو گوشتی	۴ تا ۶
گوسفند	۳ تا ۵
خوک	۱/۵ تا ۲
طیور	۱ تا ۱/۵

پاسخ تحقق یافته به انتخاب

معادله کلیدی، در حالت خطی، نشان دهنده آن است که تغییر ژنتیکی ثابت است و روند ژنتیکی^{۲۲} تغییر در میانگین ارزش اصلاحی جمعیت در طی زمان تغییر نمی‌کند. در حقیقت روندهای ژنتیکی به ندرت ثابت هستند. میانگین ارزش‌های اصلاحی ممکن است در یک دوره زمانی اندکی تغییر کند، بنابراین در طی یک دروه ممکن است تغییر سریع باشد و سپس تغییر کند شود یا حتی در جهت معکوس باشد. این موضوع دلیلی بر خطای معادله کلیدی نیست، بلکه اجزای آنصحت، شدت، تنوع ژنتیکی، و فاصله نسل در حال تغییر هستند.

²²Genetic trend

شکل زیر نمودار روند ژنتیکی برآورد شده برای شش صفت در گاو آنگوس قرمز آمریکای شمالی طی سال‌های ۱۹۵۴ تا ۱۹۹۸ می‌باشد. توجه کنید که در ابتدای دهه ۱۹۷۰ افزایش قابل توجهی در روند آغاز گردید. تأکید بسیار بر نرخ رشد در این زمان، شدت انتخاب برای صفات مرتبط با رشد را افزایش داد. در اواسط دهه ۱۹۸۰، آزمون گسترده عملکرد و شروع برنامه ارزیابی ملی گاو، یک فناوری پیشرفته‌تر در زمینه انتخاب، صحت انتخاب را بهبود داد. با استفاده از تلقیح مصنوعی امکان دستیابی به گاوهای نر در اکثر نقاط دنیا فراهم شد و به این وسیله شدت انتخاب افزایش یافت. یکنواخت شدن روند وزن تولد در دهه ۱۹۹۰ حاکی از آن است که پرورش دهندگان از اهمیت گوساله زایی آسان شدند و شدت انتخاب را مطابق آن تغییر دادند.



روند های ژنتیکی برآورد شده در گاو آنگوس قرمز. روندهای ژنتیکی ثابت نیستند و با توجه به اهداف اصلاحی و فناوری‌های انتخاب تغییر می‌کنند. (برگرفته از انجمن آنگوس قرمز آمریکا)

پاسخ تحقق یافته به انتخاب

معادله کلیدی، در حالت خطی، نشان دهنده آن است که تغییر ژنتیکی ثابت است و روند ژنتیکی²³ تغییر در میانگین ارزش اصلاحی جمعیت در طی زمان تغییر نمی کند. در حقیقت روندهای ژنتیکی به ندرت ثابت هستند. میانگین ارزش های اصلاحی ممکن است در یک دوره زمانی اندکی تغییر کند، بنابراین در طی یک دوره ممکن است تغییر سریع باشد و سپس تغییر کند شود یا حتی در جهت معکوس باشد. این موضوع دلیلی بر خطای معادله کلیدی نیست، بلکه اجزای آنصحت، شدت، تنوع ژنتیکی، و فاصله نسل در حال تغییر هستند.

معادله کلیدی در انتخاب فنوتیپی

در مورد انتخاب فنوتیپی (انتخاب بر اساس فنوتیپ خود فرد)، معادله کلیدی تغییر ژنتیکی به صورت زیر تغییر می یابد:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{h^2 i \sigma_P}{L}$$

در این فرم ساده، وراثت پذیری (h^2)، جایگزین صحت انتخاب، و معیار واریانس فنوتیپی (σ_P)، جایگزین واریانس ژنتیکی (σ_{BV}) شده است. (همان طور که اثبات زیر نشان می دهد، این تبادیل یک به یک نیست.)

اثبات فرمول پاسخ به انتخاب فنوتیپی

شکل عمومی معادله کلیدی به صورت زیر است:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{r_{BV, \bar{BV}} i \sigma_{BV}}{L}$$

در انتخاب فنوتیپی، صحت ($r_{BV, \bar{BV}}$)، به سادگی از ریشه دوم وراثت پذیری یا h به دست می آید.

اثبات:

داریم:

$$h^2 = r_{BV, P}^2$$

و

$$ACC = r_{BV, \bar{BV}}$$

یا برای انتخاب فنوتیپی به صورت صحیح تر:

$$SC = P$$

²³Genetic trend

بنابراین:

$$\begin{aligned} ACC &= r_{BV,P}^2 \\ &= \sqrt{r_{BV,P}^2} \\ &= \sqrt{h^2} \\ &= h \end{aligned}$$

بنابراین معادله کلیدی تصحیح شده به صورت زیر است:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{hi\sigma_{BV}}{L}$$

اکنون خواهیم داشت:

$$h^2 = \frac{\sigma_{BV}^2}{\sigma_P^2}$$

یا ضرب صورت کسر معادله در $h(\frac{1}{h})$ یا $h(\frac{\sigma_P}{\sigma_{BV}})$ داریم:

عبارت $i\sigma_P$ به طور معمول به عنوان تفاوت انتخاب فنوتیپی^{۲۴} (S) نامیده می‌شود و تفاوت بین میانگین عملکرد افراد انتخاب شده به عنوان والدین با میانگین عملکرد کل والدین بالقوه است که بر اساس واحد صفت بیان می‌شود. بنابراین:

$$\begin{aligned} s &= i\sigma_P \\ &= \bar{P}_s - \bar{P} \end{aligned}$$

9

$$\Delta_{BV}/t = \frac{h^2 S}{L}$$

به عنوان یک مثال ساده، اگر وراثت پذیری زمان رسیدن به وزن ۲۳۰ پوند در خوک‌های پرواری^{۲۵} ۰/۲۵ باشد، حیوانات انتخاب شده به عنوان والدین، ۱۵ روز زودتر از میانگین گله به وزن ۲۳۰ پوند برسند و فاصله نسل ۱/۷ سال باشد. بنابراین:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{h^2 S}{L}$$

²⁴Phenotypic selection differential

²⁵Feeder pigs

$$= \frac{0.25(-15)}{1/7}$$

روز به ازای هر سال $-2/2$ =

تفکیک معادله کلیدی

درک مفهوم معادله کلیدی ساده است. با این وجود، برای مقایسه حقیقی راهبرد های انتخاب نیاز داریم که تا حدودی معادله کلیدی را تصحیح نماییم (یعنی آن را پیچیده تر کنیم). ممکن است گروه های حیوانی مختلف از نظر صحت انتخاب، شدت انتخاب، و فاصله نسل با هم متفاوت باشند و به طور ویژه نیاز به لحاظ نمودن این تفاوت ها در معادله باشد. (در حقیقت، ممکن است که گروه های مختلف مقادیر واریانس ژنتیکی متفاوتی داشته باشند، اما به طور معمول فرض می شود که واریانس ژنتیکی یکسانی دارند).

مولدین نر در مقایسه با مولدین ماده

مولدین نر و ماده، به طور معمول از لحاظ صحت، شدت، و فاصله نسل با هم متفاوت هستند. در اکثر گونه ها به مولدین نر نسبتاً کمی نیاز داریم، زیرا هر حیوان نر می تواند با ماده های زیادی آمیزش کند. بنابراین تعداد نرها انتخاب شده مورد نیاز نسبت به تعداد ماده ها کمتر می باشد، لذا شدت انتخاب برای مولدین نر نسبت به مولدین ماده به میزان قابل ملاحظه ای بالاتر خواهد بود. از آنجا که مولدین نر نسبت به ماده، نتاج بیشتری دارند و بنابراین مقدار مشاهدات جمع آوری شده از نتاج آنها نیز بیشتر است، لذا صحت انتخاب نیز برای نرها نسبت به ماده ها بالاتر می باشد. فاصله نسل برای نرها نسبت به ماده ها (مدت زمان لازم برای جمع آوری کل اطلاعات عملکرد نتاج آنها) می تواند طولانی تر باشد، اما لزوماً این طور نیست و به نوع گونه و مدیریت بستگی دارد.

وقتی معادله کلیدی برای محاسبه صحت، شدت و فاصله نسل متفاوت در مولدین نر و ماده تصحیح شود، خواهیم داشت:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{(r_{BV_m, BV_m} i_m + r_{BV_f, BV_f} i_f) \sigma_{BV}}{L_m + L_f}$$

اندیس های m و f به ترتیب به مولدین نر و ماده اشاره دارند. در مورد انتخاب فنوتیپی، معادله کلیدی به صورت زیر خلاصه خواهد شد:

$$\Delta_{BV}/t = \frac{h^2(i_m + i_f)\sigma_p}{L_m + L_f}$$

یا

$$\Delta_{BV}/t = \frac{h^2(s_m + s_f)}{L_m + L_f}$$

این فرم معادله کلیدی به سادگی، میانگین برتری ژنتیکی نرها و ماده‌های انتخاب شده را بر میانگین فاصله نسل دو جنس تقسیم می‌کند. (دو علامت s مورد استفاده در میانگین‌گیری، با یکدیگر حذف شده و بنابراین در شکل نهایی معادله دیده نمی‌شود). چنین فرض می‌شود که سهم ژنتیکی مولدین نر و ماده در نسل بعد یکسان است و در حقیقت نیز همین طور است.

استفاده از این فرم معادله کلیدی، تا حدودی روش دو طرفه (یک مسیر برای مولدین نر و یک مسیر برای مولدین ماده) پیش بینی نرخ تغییر ژنتیکی نامیده می‌شود. مثال کاملی در این زمینه در آخر این فصل ارائه شده است.

توازن بین اجزای معادله کلیدی

به طور ایده‌آل مایل به حداکثر کردن صحت انتخاب، شدت انتخاب و واریانس ژنتیکی را و حداقل کردن فاصله نسل هستیم. با انجام این کار نرخ تغییر ژنتیکی را حداکثر می‌کنیم. اما آیا می‌توان تمام این کارها را یک‌باره انجام داد؟ به وضوح پاسخ منفی است. بین اجزای معادله کلیدی توازن وجود دارد؛ و ایجاد تغییر مطلوب در یکی از اجزا اغلب باعث تغییر نامطلوب در دیگری خواهد شد. برخی از این توازن‌ها تا حدودی ظریف بوده و ممکن است نوعی از توازن در یک گونه دارای اثر عمده‌ای باشد اما، در گونه دیگر تاثیر اندکی داشته باشد. برای درک بیشتر مطلب، در زیر توصیف بعضی از این عوامل توازن بیان شده است.

صحت در مقابل فاصله نسل

کاهش فاصله نسل معمولاً صحت انتخاب را کاهش می‌دهد. دلیل آن کمتر شدن تعداد رکوردهای (به ویژه رکوردهای نتاج) موجود برای استفاده در پیش بینی ژنتیکی است. به عنوان مثال، فاصله نسل را می‌توان در بیشتر گونه‌ها به طور قابل ملاحظه‌ای از طریق به کارگیری نرها فقط به مدت یک سال کاهش داد. اما صحت انتخاب به دلیل عدم ارزیابی مناسب از طریق آزمون نتاج برای انتخاب نرها کاهش خواهد یافت.

صحت در مقابل شدت

افزایش صحت انتخاب اغلب با کاهش شدت انتخاب و برعکس همراه است. برای آگاهی از علت این امر، مثال نرهای جوان گاوهای شیری را در نظر بگیرید. گاوهای نر جوان در اثر آمیزش با مجموعه‌ای از گاوهای ماده و ثبت عملکرد اولین دوره شیردهی دختران آنها آزمون می‌شوند. تعداد آمیزش‌ها اغلب از نظر اقتصادی محدود است، بنابراین می‌توان تعداد نرهای کمتر (و تعداد رکوردهای بیشتری از هر گاو) یا تعداد بیشتری از گاوهای نر (تعداد رکورد کمتری از هر گاو) را آزمون نمود. در حالت اول، صحت انتخاب به علت داده‌های بیشتر به ازای هر گاو نر، بالاتر است اما شدت انتخاب به دلیل کاهش تعداد نرهای مورد آزمون و انتخاب از بین این تعداد کمتر خواهد بود. در حالت دوم عکس این قضیه صادق است. داشتن رکوردهای کمتر از هر گاو نر به معنای صحت کمتر است، اما تعداد بیشتر گاوهای نر مورد آزمون باعث افزایش شدت انتخاب خواهد شد.

شدت در مقابل فاصله نسل

برای انتخاب جایگزین‌ها با شدت بسیار بالا، باید تعداد نسبتاً کمی از افراد (فقط حیوانات بسیار ممتاز) را گزینش نماییم. برای این کار، باید نرخ جایگزینی، یعنی نرخ جایگزینی افراد انتخاب شده جدید به جای والدین موجود، کم باشد. در حالت ثبات اندازه جمعیت، نرخ جایگزینی کم نشان دهنده لزوم باقی ماندن حیوانات برای مدت زمان طولانی‌تر در یک جمعیت می‌باشد. بنابراین فاصله نسل، میانگین سن والدین در زمان تولد نتاج مورد انتخاب آنها افزایش می‌یابد. پس قاعده کلی آن است که افزایش شدت انتخاب با افزایش فاصله نسل و برعکس همراه است. با این وجود حالت توازن به طور معمول برای نرها و ماده‌ها متفاوت است.

عوامل موثر در پاسخ همبسته

فرض کنید پرورش دهنده‌ای فقط برای صفت X انتخاب می‌کند. عوامل موثر در پاسخ همبسته در صفت Y کدامند؟ نخستین عامل مورد نظر همان مواردی هستند که اکنون در مورد آنها آگاهی داریم (عواملی که در صورت انتخاب صفت X ، بر پاسخ آن موثرند) و اغلب اوقات به آنها عوامل موثر در پاسخ مستقیم به انتخاب^{۲۶} گفته می‌شود، در حالت انتخاب برای صفت X ، شامل صحت پیش بینی ارزش اصلاحی برای صفت X ، شدت انتخاب و فاصله نسل است (همچنین تنوع ژنتیکی صفت X بر پاسخ مستقیم به انتخاب برای این صفت موثر

²⁶Direct response to selection

است، اما به صورت مستقیم بر پاسخ صفت Y تأثیری ندارد). این عوامل نرخ تغییر ژنتیکی صفت X (صفت مورد انتخاب) و در نتیجه نرخ تغییر ژنتیکی صفات همبسته را تحت تأثیر قرار می‌دهند.

به عنوان مثال، فرض کنید خوک‌ها را بر اساس صفت زمان رسیدن به وزن ۲۳۰ پوند (به عنوان شاخصی از نرخ رشد) انتخاب می‌کنیم. به دلیل وجود همبستگی ژنتیکی قوی و مطلوب بین این صفت و ضریب تبدیل خوراک (حدود ۰/۷)، انتظار می‌رود که بهبود نرخ رشد، منجر به بهبود ضریب تبدیل خوراک شود. اما اگر به هر دلیلی، صحت و یا شدت انتخاب صفت زمان رسیدن به وزن ۲۳۰ پوند پایین باشد، یا فاصله نسلی طولانی شود و تغییر نرخ رشد جمعیت پایین است و منجر به کند شدن تغییر نرخ ضریب تبدیل خوراک خواهد شد.

عوامل دیگر مؤثر در پاسخ همبسته صفت Y، همبستگی ژنتیکی بین صفات X و Y و تنوع ژنتیکی صفت Y است. بدیهی است که میزان ارتباط ژنتیکی بین صفات، مهم است. با توجه به همبستگی ژنتیکی قوی بین صفات سرعت رشد و ضریب تبدیل خوراک در خوک، انتظار می‌رود در صورت انتخاب خوک‌ها برای نرخ رشد، ضریب تبدیل خوراک آنها نیز به این انتخاب پاسخ دهد، زیرا همبستگی ژنتیکی بین این صفات بسیار بالاست. برعکس، انتظار نمی‌رود در اثر انتخاب برای طول کیل در بوقلمون‌ها تعداد تخم تغییر کند، زیرا همبستگی بین این دو صفت بسیار پایین (تقریباً ۰/۰۵) است.

تنوع ژنتیکی در صفات همبسته نیز مهم است. در صورت پایین بودن تنوع ژنتیکی صفت Y، حتی اگر انتخاب برای صفت X بسیار مؤثر و همبستگی ژنتیکی صفات X و Y نیز بسیار بالا باشد، صفت Y تغییر چندانی نمی‌کند.

فرمول عمومی پاسخ همبسته به انتخاب

فرمول عمومی پاسخ همبسته صفت Y در اثر انتخاب صفت X به صورت زیر است:

$$\Delta_{BV/t} = \frac{r_{BV_X, BV_Y} r_{BV_X, \bar{BV}_X} \dot{I}_X \sigma_{BV_Y}}{L}$$

در این فرمول $\Delta_{BV/t}$: نرخ تغییر ژنتیکی صفت Y در واحد زمان (t) در اثر انتخاب برای صفت X

r_{BV_X, BV_Y} : همبستگی ژنتیکی بین صفات X و Y

r_{BV_X, \bar{BV}_X} : صحت انتخاب صفت X

\dot{I}_X : شدت انتخاب صفت X

σ_{BV_Y} : تنوع ژنتیکی صفت Y

L: فاصله نسل

اثبات:

فرمول پاسخ همبسته را می‌توان با استفاده از معادله ساده پیش بینی به دست آورد.

$$\Delta_Y = b_{Y.X} \Delta_X$$

که در این فرمول Δ_Y : نرخ تغییر ژنتیکی در صفت Y در واحد زمان (t) در اثر انتخاب صفت X یا

$$\Delta_{BV_{Y/X}/t}$$

$b_{Y.X}$: نرخ تغییر صفت Y به ازای یک واحد تغییر در صفت X

Δ_X : پاسخ مستقیم به انتخاب برای صفت X.

ضریب تابعیت ($b_{Y.X}$)، تابعیت ژنتیکی صفت Y بر صفت X است، و می‌توان آن را به صورت تابعی

از همبستگی ژنتیکی بیان کرد:

$$b_{Y.X} = r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right)$$

و (با استفاده از فصل ۱۰) Δ_X برابر است با:

$$\Delta_{BV_X}/t = \frac{r_{BV_X, \bar{BV}_X} i_X \sigma_{BV_X}}{L}$$

روی هم رفته:

$$\begin{aligned} \Delta_{BV_{Y/X}/t} &= r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right) \left(\frac{r_{BV_X, \bar{BV}_X} i_X \sigma_{BV_X}}{L} \right) \\ &= \frac{r_{BV_X, BV_Y} r_{BV_X, \bar{BV}_X} i_X \sigma_{BV_Y}}{L} \end{aligned}$$

مثال

فرض کنید گوسفندان را بر اساس EPD وزن پشم ناشور (GFW) انتخاب می‌کنیم و پاسخ

همبسته مربوط به صفت طول استاپل (SL) باشد. فراسنجه‌های ژنتیکی زیر مفروض است:

$$r_{BV_{GFW} BV_{SL}} = 0.35$$

$$r_{PD_{GFW} \bar{PD}_{GFW}} = r_{BV_{GFW} \bar{BV}_{GFW}} = 0.8$$

$$r_{GFW} = 1/9$$

$$\sigma_{BV_{SL}} = 0.35 \text{ پوند}$$

$$L = 4 \text{ سال}$$

بنابراین:

$$\Delta_{BV_{SL}/GFW}/t = \frac{r_{BV_{GFW}, BV_{SL}} r_{BV_{GFW}, \bar{BV}_{GFW}} i_{GFW} \sigma_{BV_{SL}}}{L}$$

$$= \frac{0.35(0.8)(1/9)(0.35)}{4}$$

اینچ در سال $L = 0.47$

روش‌های دو و چهار مسیری

فرمول عمومی برای استفاده از همه ارزش‌های صحت، شدت و فاصله نسل به خوبی عمل می‌کند. در صورتی که بخواهیم با دقت بالاتری عمل کنیم و از روش دو یا چهار مسیری برای تعیین نرخ تغییر ژنتیکی استفاده کنیم، بهتر است فرمول زیر را به کار ببریم:

$$\Delta_{BV_{Y/X}/t} = r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right) \Delta_X/t$$

با استفاده از روش دلخواه، پاسخ مستقیم (Δ_X/t) را به دست آورده و در فرمول بالا جاگذاری کنید.

پاسخ همبسته به انتخاب فنوتیپی

عوامل موثر بر پاسخ همبسته به انتخاب در مورد خاصی از انتخاب فنوتیپی، در حقیقت از حالت فرمول عمومی متفاوت نیستند اما تاحدودی می‌توان آنها را به صورت متفاوتی بیان نمود. اگر صفت X به طور دقیق بر اساس عملکرد فنوتیپی آن انتخاب شود می‌توان انتظار داشت که پاسخ همبسته در صفت Y صورت گیرد زیرا تحت تاثیر عوامل موثر بر پاسخ مستقیم صفت X مانند وراثت پذیری صفت X ، شدت انتخاب و فاصله نسل قرار می‌گیرد. (همچنین تنوع فنوتیپی صفت X بر پاسخ مستقیم به انتخاب برای صفت X موثر است، اما به طور مستقیم بر پاسخ صفت Y تاثیر ندارد.) عوامل دیگر موثر بر پاسخ همبسته صفت Y شامل همبستگی ژنتیکی بین صفات X و Y ، وراثت پذیری و تنوع فنوتیپی صفت Y است.

فرمول محاسبه پاسخ همبسته برای انتخاب فنوتیپی

فرمول محاسبه پاسخ همبسته صفت Y در اثر انتخاب فنوتیپی صفت X به صورت زیر است:

$$\Delta_{BV_{Y/X}/t} = \frac{r_{BV_X, BV_Y} h_X h_Y i_X \sigma_{P_Y}}{L}$$

در این فرمول $\Delta_{BV_{Y/X}/t}$: نرخ تغییر ژنتیکی در صفت Y در واحد زمان (t) در اثر انتخاب فنوتیپی صفت X

r_{BV_X, BV_Y} : همبستگی ژنتیکی بین صفات X و Y

h_X : ریشه دوم وراثت پذیری صفت X

h_Y : ریشهٔ دوم وراثت پذیری صفت Y

i_X : شدت انتخاب صفت X

σ_{P_Y} : تنوع فنوتیپی صفت Y

L: فاصلهٔ نسل

اثبات:

با استفاده از معادلات ساده پیش بینی می‌توان فرمول عمومی پاسخ همبسته را به دست آورد:

$$\Delta_Y = b_{Y.X} \Delta_X$$

که در این فرمول Δ_Y : نرخ تغییر ژنتیکی صفت Y در واحد زمان

$b_{Y.X}$: تغییر در صفت Y به ازای یک واحد تغییر در صفت X

Δ_X : پاسخ مستقیم به انتخاب صفت X

ضریب تابعیت ($b_{Y.X}$) در فرمول بالا، به صورت زیر محاسبه می‌شود:

$$b_{Y.X} = r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right)$$

اما در مورد خاصی از انتخاب فنوتیپی، Δ_X به صورت زیر است:

$$\Delta_{BV_Y/X}/t = \frac{h_X^2 i_X \sigma_{P_X}}{L}$$

روی هم رفته داریم:

$$\begin{aligned} \Delta_{BV_Y/X}/t &= r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right) \left(\frac{h_X^2 i_X \sigma_{P_X}}{L} \right) \\ &= r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right) \left(\frac{\left(\frac{\sigma_{BV_X}^2}{\sigma_{P_X}^2} \right) i_X \sigma_{P_X}}{L} \right) \\ &= r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_X}}{\sigma_{P_X}} \right) i_X \sigma_{BV_Y} \\ &= \frac{r_{BV_X, BV_Y} h_X i_X \sigma_{BV_Y} \left(\frac{\sigma_{P_Y}}{\sigma_{P_X}} \right)}{L} i_X \sigma_{BV_Y} \\ &= \frac{r_{BV_X, BV_Y} h_X h_Y i_X \sigma_{P_Y}}{L} \end{aligned}$$

مثال انتخاب وزن پشم ناخور/ طول استاپل را -این بار با انتخاب فنوتیپی- در نظر بگیرید.

فراسنجه‌های ژنتیکی زیر مفروض است:

$$r_{BV_{GFW}BV_{SL}} = 0.35$$

$$h_{GFW}^2 = 0.4$$

$$h_{SL}^2 = 0.5$$

$$i_{GFW} = 1/6$$

$$\sigma_{P_{SL}} = 0.5 \text{ اینچ}$$

$$L = 4 \text{ سال}$$

بنابراین:

$$\begin{aligned} \Delta_{BV_{SL}/GFW}/t &= \frac{r_{BV_{GFW}BV_{SL}} h_{GFW} h_{SL} i_{GFW} \sigma_{P_{SL}}}{L} \\ &= \frac{0.35 \sqrt{0.4} \sqrt{0.5} (1/6) (0.5)}{4} \\ &= 0.034 \text{ اینچ در سال} \end{aligned}$$

روش دو مسیری

برای استفاده از روش دو مسیری جهت تعیین نرخ تغییر ژنتیکی ناشی از انتخاب فنوتیپی، بهتر است از فرمول زیر استفاده شود:

$$\Delta_{BV_{Y/X}}/t = r_{BV_X, BV_Y} \left(\frac{\sigma_{BV_Y}}{\sigma_{BV_X}} \right) \Delta_{BV_X}/t$$

که پاسخ مستقیم (Δ_{BV_X}/t) عبارت است از:

$$\Delta_{BV_X}/t = \frac{h_X^2 (i_{m_X} + i_{f_X}) \sigma_{P_X}}{L_m + L_f}$$

انتخاب صفات همبسته

گاهی اوقات بهتر است به جای انتخاب مستقیم یک صفت، از انتخاب صفات همبسته استفاده کنیم - گاهی ممکن است انتخاب غیر مستقیم^{۲۷} بهتر از انتخاب مستقیم^{۲۸} باشد. اندازه گیری برخی از صفات پر هزینه یا مشکل است. ضریب تبدیل خوراک نمونه خوبی از این صفات است. با توجه به این که ضریب تبدیل خوراک،

²⁷ Indirect selection

²⁸ Direct selection

نسبت میزان خوراک مصرفی به افزایش وزن است، لذا برای تعیین ضریب تبدیل خوراک به میزان خوراک مصرفی هر حیوان مورد نیاز است. به این معنی که هر حیوان را باید در جایگاه‌های انفرادی نگهداری و به صورت دستی میزان خوراک مصرفی را اندازه‌گیری کرد و یا از فناوری پیچیده و گران قیمت استفاده نمود. روش کم هزینه و ساده‌تر که می‌توان به جای اندازه‌گیری خوراک مصرفی استفاده نمود، انتخاب برای افزایش وزن و اطمینان به بهبود ضریب تبدیل خوراک به علت همبستگی ژنتیکی مطلوب بین افزایش وزن روزانه و ضریب تبدیل خوراک (به عنوان مثال، در خوک حدود ۰/۷-) است.

دلیل دیگر استفاده از انتخاب صفت همبسته آن است که صحت انتخاب برای صفت همبسته ممکن است بالاتر از صحت انتخاب صفت مورد نظر باشد. در خوک، تعداد رکوردهای عملکرد افزایش وزن نسبت به ضریب تبدیل خوراک خیلی بیشتر است بنابراین، صحت پیش‌بینی‌های ژنتیکی برای افزایش وزن به طور معمول بالاتر از کارایی خوراک است.

اگر صفت مورد نظر، صفت آستانه‌ای و صفت همبسته به صورت پیوسته باشد، شدت انتخاب برای صفت همبسته می‌تواند بالاتر باشد. نمونه‌ای از این مثال در گاو گوشتی، انتخاب برای وزن تولد پایین‌تر به عنوان روشی برای کاهش مشکلات سخت‌زایی است. آسان‌زایی یک صفت آستانه‌ای است. رکوردهای عملکرد آسان‌زایی به طور معمول در سه گروه قرار می‌گیرند: زایش بدون کمک، زایش با کمک کم، زایش با کمک زیاد. به علت آن که میزان شیوع مشکلات زایش (به ویژه در گاوهای مسن‌تر) نسبتاً پایین است شدت انتخاب برای صفت آسان‌زایی در حیوانات جایگزین نیز پایین می‌باشد. از طرف دیگر، وزن تولد به عنوان صفتی پیوسته است که همبستگی ژنتیکی آن با صفت آسان‌زایی متوسط است. پرورش دهندگان می‌توانند بدون از دست دادن شدت انتخاب مربوط به انتخاب مستقیم برای آسان‌زایی، برای وزن تولد پایین انتخاب کنند.

صفتی نظیر وزن تولد در گاو گوشتی اغلب به عنوان صفات معرف^{۲۹} می‌باشند این گونه صفات ممکن است به تنهایی مهم باشند یا اهمیتی نداشته نباشند، ولی جهت بهبود صفات همبسته از لحاظ ژنتیکی نظیر آسان‌زایی انتخاب می‌شوند. گاهی اوقات صفت شاخص به عنوان شاخص صفت دیگر (صفت مهم‌تر از نظر اقتصادی) عمل می‌کند و انتخاب به صفت معرف محدود می‌شود. گاهی اوقات نیز بهترین راهبرد، انتخاب برای هر دو صفت شاخص و اصلی است.

²⁹Indicator trait



اندازه گیری اسکروتوم قوچ‌ها، محیط اسکروتال معرف باروری در قوچ‌ها و سن بلوغ در میش‌های خویشاوند با آنها است.

نسبت پاسخ

یکی از روش‌های تعیین کارایی انتخاب صفت معرف، در مقایسه با انتخاب مستقیم، برآورد میزان پاسخ انتخاب در هر دو حالت انتخاب و بیان نتایج به صورت نسبت می‌باشد. با استفاده از فرمول زیر می‌توان این نسبت را به صورت خلاصه نوشت:

$$\frac{\Delta_{BV_{Y/X}}}{\Delta_{BV_Y}} = \frac{r_{BV_X, BV_Y} r_{BV_X, \widehat{BV}_X} i_X}{r_{BV_Y, \widehat{BV}_Y} i_Y}$$

فرمول معادل حالت انتخاب فنوتیپی، به صورت زیر است:

$$\frac{\Delta_{BV_{Y/X}}}{\Delta_{BV_Y}} = \frac{r_{BV_X, BV_Y} h_X i_X}{h_Y i_Y}$$

اثبات فرمول عمومی:

پاسخ همبسته صفت Y در صورت انتخاب صفت X برابر است با:

$$\Delta_{BV_{Y/X}/t} = \frac{r_{BV_X, BV_Y} r_{BV_X, \widehat{BV}_X} i_X \sigma_{BV_Y}}{L}$$

و پاسخ مستقیم به انتخاب برای صفت Y برابر است با:

$$\Delta_{BV_Y/t} = \frac{r_{BV_Y, \widehat{BV}_Y} i_Y \sigma_{BV_Y}}{L}$$

بنابراین نسبت پاسخ برابر است با:

$$\frac{\Delta_{BV_Y/X}/t}{\Delta_{BV_Y}/t} = \frac{\frac{r_{BV_X, BV_Y} r_{BV_X, \widehat{BV}_X} i_X \sigma_{BV_Y}}{L}}{\frac{r_{BV_Y, \widehat{BV}_Y} i_Y \sigma_{BV_Y}}{L}}$$

و بعد از ساده کردن داریم:

$$\frac{\Delta_{BV_Y/X}}{\Delta_{BV_Y}} = \frac{r_{BV_X, BV_Y} r_{BV_X, \widehat{BV}_X} i_X}{r_{BV_Y, \widehat{BV}_Y} i_Y}$$

مثال

انتخاب غیر مستقیم برای طول استاپل (SL) از طریق وزن پشم ناشور (GFW) را با انتخاب مستقیم برای طول استاپل مقایسه کنید. فرض کنید صحت انتخاب برای طول استاپل نسبت به وزن پشم ناشور بالاتر (طول استاپل وراثت پذیری بالایی دارد) و شدت انتخاب در هر دو حالت برابر است، بنابراین:

$$\begin{aligned} \frac{\Delta_{BV_{SL}/GFW}}{\Delta_{BV_{SL}}} &= \frac{r_{BV_{GFW}, BV_{SL}} r_{BV_{GFW}, \widehat{BV}_{GFW}} i_{GFW}}{r_{BV_{SL}, \widehat{BV}_{SL}} i_{SL}} \\ &= \frac{0.35 \left(\frac{0}{8} \right) \left(\frac{1}{9} \right)}{0.85 \left(\frac{1}{9} \right)} \\ &= 0.33 \end{aligned}$$

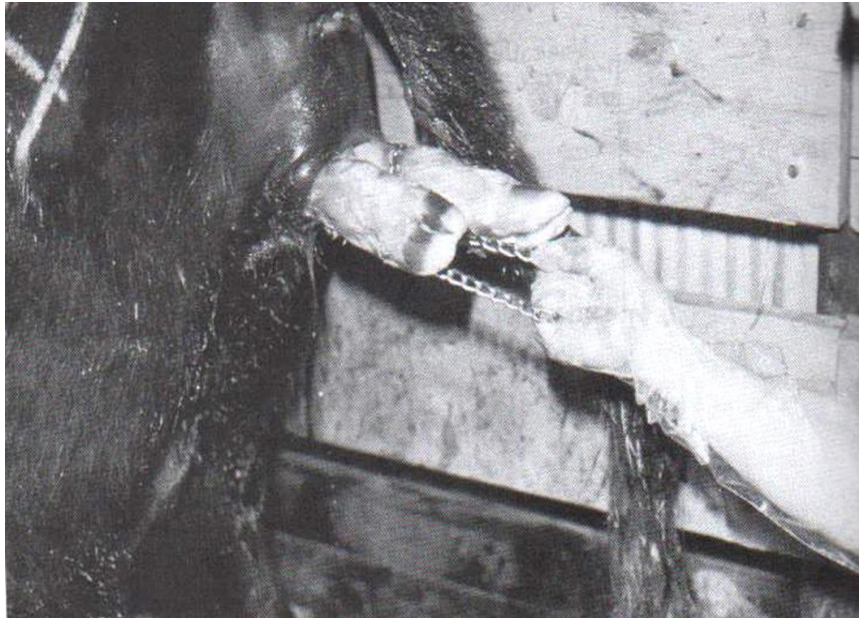
با فرض مساوی بودن تمام موارد دیگر، انتخاب برای وزن پشم ناشور به منظور بهبود طول استاپل معقول به نظر نمی‌رسد. نرخ تغییر ژنتیکی طول استاپل نسبت به حالت انتخاب مستقیم برای آن حدود $\frac{1}{3}$ است.

در این مثال، شدت انتخاب صفت Y (طول استاپل) نسبت به شدت انتخاب صفت X (وزن پشم ناشور) تفاوتی نداشت، لذا شدت‌های انتخاب از معادله حذف شدند. بنابراین نسبت پاسخ، تنها تابعی از همبستگی ژنتیکی بین صفات و صحت‌های انتخاب است. اگر صفت Y صفت آستانه‌ای بوده و شدت انتخاب پایین باشد، i_X و i_Y با هم تفاوت زیادی خواهند داشت، و اختلاف شدت‌های انتخاب ممکن است اثر مهمی در نسبت انتخاب داشته باشد.

مزایا و معایب همبستگی ژنتیکی و پاسخ همبسته

همبستگی‌های ژنتیکی بین صفات و پاسخ همبسته به انتخاب حاصله از این همبستگی‌ها می‌توانند سودمند باشند و در مواردی می‌توان به دلیل مزایای آن از انتخاب غیر مستقیم استفاده کرد. مدل‌های آماری چند صفتی

با استفاده از همبستگی‌های ژنتیکی، اریب ناشی از حذف به خاطر عملکرد پایین را کاهش داده و صحت پیش بینی را بهبود می‌دهند که به عنوان مزایای همبستگی ژنتیکی و پاسخ همبسته می‌باشد.



کمک به گوساله زایی. همبستگی ژنتیکی مثبت و نامطلوب بین نرخ رشد و وزن تولد منجر به افزایش سخت زایی در گاو گوشتی می‌شود.

اگر از همبستگی‌های ژنتیکی نامطلوب بی‌خبر باشیم یا آنها را نادیده بگیریم، انتخاب برای یک صفت می‌تواند باعث ایجاد پاسخ نامطلوب در صفات دیگر شود که از معایب همبستگی‌های ژنتیکی و پاسخ همبسته محسوب می‌شود. به عنوان مثال، انتخاب ناآگاهانه برای نرخ رشد در گاو گوشتی، منجر به وزن تولد گوساله‌های سنگین‌تر و افزایش سخت زایی می‌شود. اگر بخواهیم برای نرخ رشد انتخاب کرده و با سخت زایی مواجه نشویم، باید از انتخاب ساده برای نرخ رشد یا انتخاب علیه سخت زایی اجتناب کنیم. به روشی برای انتخاب هم‌زمان برای افزایش نرخ رشد و کاهش سخت زایی یعنی به روش انتخاب چند صفتی نیاز داریم که در فصل بعد بحث خواهد شد.