

III

LINEAARNE GENEETILINE MUDEL, POPULATSIOONI OLULISEMAD GENEETILISED PARAMEETRID

Põllumajanduslooma potentsiaalse jõudluse määrab ära tema genotüüp. Sellega annab geneetika teoreetilised alused loomade aretuseks ja seleksiooniks. Aretuse teel on võimalik parandada vaid looma neid omadusi, millel esineb pärilik muutlikkus. Seetõttu on oluline tunda tunnuste päritavuse astet ja geneetilise variatsiooni seaduspärasusi.

3.1 LINEAARNE GENEETILINE MUDEL

3.1.1 Populatsiooni feno- ja genotüübiväärtus, aretusväärtus

Populatsiooni geneetiliste omaduste analüüsimiseks on esmalt vaja teada, millest on tingitud isendite fenotüübiväärtuste erinevus. Üldisem **fenotüübiväärtust** P kirjeldav mudel on **lineaarne geneetiline mudel** kujul

$$P = \bar{P} + G + E, \quad (3.1)$$

kus populatsiooni keskmine fenotüübiväärtus on populatsiooni keskmiste genotüübiväärtuste ja keskkonna mõjude summa: $\bar{P} = \bar{G} + \bar{E}$ ning G ja E väljendavad vastavalt indiviidi genotüübist ja temale mõjunud keskkonnatingimustest tingitud erinevust populatsiooni keskmisest. Summa $\bar{G} + G$ kujutab endast indiviidi geenide ja nende kõikvõimalike interaktsioonide summaarset väärtust ja kannab nime **genotüübiväärtus** (*genetic value*), geenidest tingitud erinevust populatsiooni keskmisest nimetatakse aga **genotüübiefektiks** (G).

Genotüübiefekt on, arvestades seda määravate alleelide vahelisi võimalikke seoseid, lahtikirjutatav summana:

$$G = A + D + I, \quad (3.2)$$

kus A on looma **aretusväärtus** (*breeding value*) ehk aditiivne geneetiline väärtus (s.o. genoomis sisalduvate alleelide summaarne efekt), D on alleelide lookustesisesest interaktsioonist ehk dominantsusest tingitud efekt (dominantsiefekt) ja I on geenide mitteaditiivsest toimest (erinevates lookustes asuvate geenipaaride koosmõjust) tingitud interaktsiooni-efekt ehk epistaasi efekt (vt joonis 3.1).

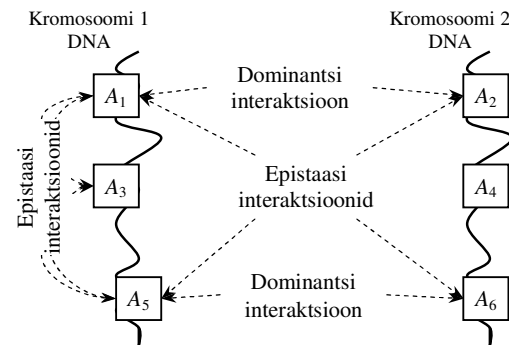
Et vanemalt järglastele päranduvad vaid üksik-alleelid, mitte aga nendevahelised interaktsioonid, pakuvad aretuse seisukohast huvi ja on samas järglaste järgi hinnatavad üksnes alleeliväärtused. Keskmine **alleeliväärtus** (geeniväärtus) on hinnatav nende isendite hälbega populatsiooni keskmisest, kes said ühelt vanemalt selle alleeli, kusjuures kõik ülejäänud alleelid jaotusid täiesti juhuslikult.

Genoomi kuuluvate alleelide väärtuste summa ongi looma aretusväärtus.

Seega on summa (3.2) liidetavatest praktiliselt hinnatav vaid aretusväärtus, mistõttu praktiliste aretuslike probleemide lahendamisel asendatakse genotüübiefekt G aretusväärtusega A , kõikvõimalikud mitteaditiivgeneetilised mõjud loetakse kuuluvaks keskkonnamõjude E hulka (mida seetõttu pole ehk enam päris õige nimetada keskkonnaefektiks vaid pigem mitteaditiivgeneetiliseks efektiks, mis muidugi sisaldab ka keskkonnamõjusid) ning mudel (3.1) saab kuju

$$P = \bar{P} + A + E \quad (3.3)$$

Kuna aretusväärtus on alleeliväärtuste summa ja alleeliväärtused väljendavad erinevust populatsiooni keskmisest olles seega keskmiselt võrdsed nulliga, on nulliga võrdne ka aretusväärtuste keskmine üle



Joonis 3.1. Geneetiliste interaktsioonide olemus

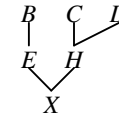
populatsiooni, $E(A) = \bar{A} = 0$. Seetõttu on aretusväärtus objektiivne aditiivgeneetilise efekti mõõt üksnes selle populatsiooni tarvis, mille baasil ta määrati.

Aretusväärtuse hindamisel on oluline mõista, et kuna iga indiviidi genotüüpi kuuluvatest alleelidest on pooled pärit isalt ja pooled emalt, on aretusväärtus esitatav summana

$$A = \frac{1}{2}A_S + \frac{1}{2}A_D + MS, \quad (3.4)$$

kus A_S ja A_D on vastavalt vaatlusaluse indiviidi isa ja ema aretusväärtused ning MS väljendab Mendeli valiku mõju (Mendeli valikuks nimetatakse meioosi protsessis tehtavat lookusesisest alleelide vahelist valikut – valitakse, kumb kahest alleelist järglasele pärandub). Sageli hinnatakse põllumajanduses mitte looma aretusväärtust vaid üksnes järglasele edasi kandunud osa ($\frac{1}{2}$) sellest (*transmitting ability*).

Näide 3.1. Olgu indiviidid seotud juuresoleval joonisel kujutatud sugulus-sidemetega. Olgu teadaolevad aretusväärtused järgmised: $A_B = 0,5$, $A_C = -0,5$ ja $A_D = 1$ ning populatsiooni keskmise loome võrdseks nulliga. Skeemil näitamata indiviidi E teine vanem on valitud populatsioonist huupi. Prognosime A_X .



Vastavalt valemile (3.4) leiame kõigepealt $A_E = \frac{1}{2}(A_B + 0) = 0,25$, võttes indiviidi E tundmatu vanema aretusväärtuseks 0, mis on populatsiooni keskmine (samuti loetakse keskmiselt 0-ga võrdseks Mendeli valiku mõju). Teiseks leiame $A_H = \frac{1}{2}(A_C + A_D) = 0,25$. Seejärel prognosime $A_X = \frac{1}{2}(A_E + A_H) = \frac{1}{2}(0,25 + 0,25) = 0,25$. Seega on tunnuse oodatav väärtus indiviidil X umbes 0,25 ühiku võrra suurem populatsiooni keskmisest.

Võttes kokku valemid (3.3) ja (3.4), saame, et fenotüübiväärtus P on esitatav summana

$$P = \bar{P} + \frac{1}{2}A_S + \frac{1}{2}A_D + MS + E. \quad (3.5)$$

Kui nüüd kujutada ette olukorda, kus ühelt isalt on populatsioonis suur hulk (teoreetiliselt lõpmatu hulk) järglasi ja igale järglasele on isa pärandanud pooled oma geenidest (pisut lihtsustatult – poole oma aretusväärtusest), siis leides keskmise üle kõigi antud isa järglste, on võimalik saada hinnang ka isa aretusväärtusele. St, tähistades funktsiooniga $E_S()$ keskmistamist üle isa S järglaste, saame valemist (3.5), et isa S järglaste keskmine fenotüübiväärtus $E_S(P) = \bar{P}_S$ avaldub kujul

$$E_S(P) = E_S(\bar{P} + \frac{1}{2}A_S + \frac{1}{2}A_D + MS + E) = \bar{P} + \frac{1}{2}A_S + \underbrace{E_S(\frac{1}{2}A_D + MS + E)}_0.$$

Viimane osa sellest keskvaartusest $E_S(\frac{1}{2}A_D + MS + E)$ võrdub nulliga eeldusel, et isa S järglased kasvavad juhuslikult valitud keskkondades ja nende teine vanem on samuti valitud juhuslikult (siis on nende keskmine erinevus populatsiooni keskmisest, mis on tingitud keskkonna või ema mõjust, samuti null). Seega on isa S aretusväärtus A_S hinnatav tema järglaste keskmisest fenotüübiväärtusest $E_S(P) = \bar{P}_S$ ja populatsiooni keskmisest fenotüübiväärtusest \bar{P} kujul

$$A_S = 2(\bar{P}_S - \bar{P}).$$

3.1.2 Fenotüübiline dispersioon ja selle komponendid

Analoogselt fenotüübiväärtuse esitusele valemis (3.1) on isendite fenotüübiväärtuste dispersioon populatsioonis ehk lihtsalt **fenotüübispersioon** σ_P^2 genotüübi ja keskkonna sõltumata korral avaldatav **genotüübipersiooni** σ_G^2 ja **keskkonnadispersiooni** σ_E^2 summana:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2.$$

Et aga sugulasisendite omavaheline sarnasus on tingitud peamiselt alleelide aditiivsest toimest, kasutatakse praktikas fenotüübipersiooni komponentideks lahutust sarnaselt valemile (3.3):

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_E^2, \quad (3.6)$$

kus σ_A^2 on alleelide aditiivse (vanemalt järglastele päranduva) toime dispersioon ehk **aditiivdispersioon**. Kuna aditiivdispersioon mõõdab indiviidide aretusväärtuste varieeruvust, on aditiivdispersiooni nulliga võrdumise korral uuritavatel loomadel identsed aretusväärtused.

Analoogselt summale (3.4) on komponentideks lahutatuna esitatav ka aditiivdispersioon:

$$\sigma_A^2 = \frac{1}{4}\sigma_{A_S}^2 + \frac{1}{4}\sigma_{A_D}^2 + \sigma_{MS}^2, \quad (3.7)$$

kus $\sigma_{A_s}^2$ ja $\sigma_{A_d}^2$ märgivad vastavalt isade ja emade aretusväärtuste varieeruvust ning $\sigma_{M_s}^2$ tähistab Mendeli valiku mõjust tingitud geneetilist varieeruvust (praktilistes analüüsides loetakse viimane enamasti kuuluvaks keskkonnadispersiooni hulka).

Eeldades, et nii populatsiooni kuuluvad isas- kui ka emasloomad moodustavad geneetiliselt sarnase struktuuriga grupid, on nii isas- kui ka emasloomade aretusväärtuste dispersioonid ligikaudu võrdsed populatsiooni aditiivdispersiooniga, $\sigma_{A_s}^2 \approx \sigma_A^2$ ja $\sigma_{A_d}^2 \approx \sigma_A^2$. Viimastest võrdustest ja valemist (3.7) järeldeb siis, et tervelt pool loomadevahelisest aditiivgeneetilisest varieeruvusest langeb Mendeli valiku arvele, $\sigma_{M_s}^2 \approx \frac{1}{2}\sigma_A^2$.

3.2 POPULATSIOONI GENEETILISED PARAMEETRID

3.2.1 Päritavuskoefitsient

Oluliseim kvantitatiivseid tunnuseid iseloomustav geneetiline parameeter loomapopulatsioonides on päritavuskoefitsient ehk päritavus (*heritability*). Päritavus seob indiviidi omadused (fenotüübi) tema geneetilise konstitutsiooniga (genotüübiga).

Päritavus kitsamas mõttes, ehk lihtsalt **päritavus**, näitab, kui suur osa populatsiooni üldisest fenotüübilisest muutlikkusest antud keskkonningimustes on tingitud päritavast genotüübilisest muutlikkusest. Päritavus (tähist. h^2) avaldub genotüübi poolt põhjustatud päriliku muutlikkuse ehk aditiivdispersiooni σ_A^2 ja fenotüübdispersiooni σ_P^2 suhtena:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}. \quad (3.8)$$

Harvem leiab kasutamist päritavus laiemas mõttes ehk geneetilise determinatsiooni koefitsient h_w^2 , mis näitab, mil määral erinevused isendite genotüüpides peegelduvad nende fenotüübiväärtuste erinevuses, ehk milline osa populatsiooni üldisest fenotüübilisest muutlikkusest on tingitud genotüübilisest muutlikkusest. Seega avaldub h_w^2 genotüübdispersiooni σ_G^2 ja fenotüübdispersiooni σ_P^2 suhtena:

$$h_w^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}.$$

Kuna

$$0 \leq \sigma_A^2 \leq \sigma_G^2 \leq \sigma_P^2,$$

siis

$$0 \leq h^2 \leq h_w^2 \leq 1.$$

Kui päritavuskoefitsient võrdub nulliga, siis uuritava tunnuse hälbed populatsiooni keskmisest ei ole päritavad, ja kui päritavuskoefitsient võrdub ühega, on kogu tunnuse muutlikkus seletatav aditiivse geneetilise mõjuga.

Lihtsaim viis kasutada päritavuskoefitsienti indiviidi aretusväärtuse hindamisel on rakendada seda nn kaaluparameetrina iseloomustamiseks, millisel määral on indiviidi fenotüübiväärtuse ja populatsiooni keskmise fenotüübiväärtuse erinevus tingitud geenide aditiivsest efektist:

$$\hat{A} = h^2(P - \bar{P}). \quad (3.9)$$

Taolise valemiga jõutakse lihtsast regressioonivõrrandist $A = b(P - \bar{P})$, kus regressioonikordaja

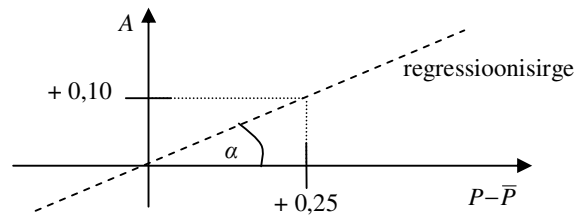
$$b_{A/(P-\bar{P})} = \frac{\text{cov}(A; P - \bar{P})}{\text{var}(P - \bar{P})} \stackrel{\substack{\text{cov}(A; \bar{P})=0 \\ \text{var}(\bar{P})=0}}{=} = \frac{\text{cov}(A; P)}{\text{var}(P)} = \frac{\text{cov}(A; \bar{P} + G + E)}{\text{var}(P)} \stackrel{\substack{G=A+D+I \\ \text{cov}(A; D+I)=0 \\ \text{cov}(A; E)=0}}{=} = \frac{\text{cov}(A; A)}{\text{var}(P)} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = h^2.$$

Seega kujutab päritavuskoefitsient enesest aretusväärtuse ja fenotüübiväärtuse hälbe vahelise lineaarse regressioonivõrrandi kordajat:

$$h^2 = b_{A/(P-\bar{P})},$$

kus $b_{A/(P-\bar{P})}$ on regressioonisirge tõus.

Näide 3.2. Olgu piima rasvaprotsendi päritavuskoeffitsient $h^2 = 0,40$ ja andku vaatlusalune lehm Lonni keskmisest 0,25 % võrra rammusamat piima. Tema aretusväärtuse hinnanguks on siis +0,10 % (joonis 3.2). Kuna järglasele pärandub pool ema geenide aditiivsest mõjust, saab Lonni järglane emalt oodatavalt kaasa võime anda keskmisest 0,05 % võrra rammusamat piima.



Joonis 3.2. Regressioonisirge aretusväärtuse A prognoosimiseks fenotüübiväärtuse hälbe $P - \bar{P}$ abil, $h^2 = \tan \alpha = 0,40$ korral.

Juhul, kui huvi pakub üksnes isadelt pärandunud geneetiliste efektide põhjustatud dispersiooni osa kogu tunnuse fenotüübilisest varieeruvusest, hinnatakse päritavuskoeffitsienti valemeist (3.7) ja (3.8) järelduva seosega:

$$h^2 = \frac{4\sigma_{A_s}^2}{\sigma_P^2}, \quad (3.10)$$

kus nii emade aretusväärtuste varieeruvus kui ka Mendeli valiku mõjust tingitud geneetiline varieeruvust loetakse kuuluvaks keskkonnadispersiooni hulka.

Meelde tuleks jätta, et päritavuskoeffitsient ei oma mingit absoluutset liigile omast väärtust, vaid on arvatud konkreetse populatsiooni jaoks konkreetsel ajahetkel. Näiteks tõumaterjali sissetoomine välismaalt suurendab ilmselt geneetilist varieeruvust ja seeläbi ka päritavuskoeffitsiendi väärtust. Teisalt mõjutab ka üksnes populatsioonisese aretuse läbiviimine päritavuskoeffitsiendi väärtust, sest sellisel juhul suureneb järjest populatsiooni homogeensus (indiviidid muutuvad geneetiliselt sarnasteks) ning väheneb nii aditiivgeneetiline dispersioon kui ka päritavuskoeffitsiendi väärtus. Varasemal ajahetkel või mõnes teises populatsioonis arvatud päritavuskoeffitsiendi kasutamine aretusprogrammi koostamisel võib viia valede prognoosideni, mille tagajärjed ilmnevad alles aastate pärast. Lisaks sõltub päritavuskoeffitsiendi väärtus selle hindamiseks kasutatud matemaatilise mudelist (näiteks on Jõudluskontrollikeskuses veiste aretusväärtuste hindamisel kasutatava esimese laktatsiooni piimatoodangu päritavuskoeffitsiendi väärtus tänu matemaatiliste mudelite muutumisele varieerunud aastatel 1995–2007 piirides 0,2...0,5 – täpsemalt sellest juba hilisemates loengutes). Siiski on mitmete põllumajandusloomade aretuses vähemalt mingi aja jooksul püütud hoida teatud mõttes tasakaalu sise- ja välisaretuse vahel, mistõttu on ka päritavuskoeffitsiendid neis populatsioonides suhteliselt stabiilsed ning on võimalik välja töötada aastakümnete pikkusi aretusstrateegiaid (so eeskirju loomade selekteerimiseks saavutamaks mingi ajaga mingi tunnuse keskmise taseme muutust soovitud määral).

Näide 3.3. Teada on (Teinberg, R. Põllumajandusloomade geneetika. 1978), et aastatel 1910–1970 suurenes Väandra katselaudas lehmade piima rasvasus 3,3%-lt kuni 4,3%. Võtame piima rasvaprotsendi päritavuseks 0,4 ja veiste põlvkonna pikkuseks 4,5 aastatⁱ ning leiame, kui tugev oli valik, st mitme protsendi võrra oli tõuloomade (need, keda kasutati järglaste saamiseks) piim rasvasem populatsiooni keskmisest.

Kokku on piima rasvasus 60 aastaga muutunud $4,3\% - 3,3\% = 1\%$, milleks on kulunud $60/4,5 \approx 13$ põlvkonda.

Eeldame, et tõuloomade valiku kriteerium on nende 60 aasta jooksul olnud sama, st et järglaspõlvkonna vanemaiks on valitud loomad, kelle piima rasvasisaldus on populatsiooni (oma põlvkonna) keskmisest \bar{P} (keskmiselt) suuruse Δ võrra suuremⁱⁱ, millest vastavalt valemile (3.9) on tõuloomade aretusväärtus $A = h^2\Delta$, millest omakorda järglastele

ⁱ **Generatsiooni intervall** (põlvkonna pikkus) on vanemate keskmine vanus järglaste sünnimomendil.

ⁱⁱ Siinses ülesandes suurusega Δ tähistatud erinevust järgmise põlvkonna vanemateks valitud isendite keskmise fenotüübiväärtuse ja kogu lähtepopulatsiooni keskmise fenotüübiväärtuse vahel nimetatakse selektsiooniteoorias enamasti **selektsioonidiferentsiks** ja tähistatakse tähega S .

pärandub pool, st et järglaspõlvkonna loomad pärivad ühelt aretusväärtusega $A = h^2\Delta$ vanemalt geneetilise potentsiaali toota vanemate põlvkonna keskmisest $\frac{1}{2}h^2\Delta$ võrra rasvasemat piima. Et pullid piima ei anna, ei saa ka järglaspõlvkonna isasid nende fenotüübiväärtuse alusel valida (jätame kõrvale tegelikkuses kasutatava strateegia, et pulle hinnatakse nende järglaste järgi), seetõttu eeldame, et järglaspõlvkonna geneetiline paremus tuleneb üksnes emade valikust ja isad vastavad oma põlvkonna keskmisele (st et üksnes emade aretusväärtused $A_{\varphi} = h^2\Delta$ ja isade aretusväärtused $A_{\sigma} = 0$). Skemaatiliselt on läbiviidud aretustöö kujutatud järgmises tabelis.

Gene-ratsioon	Populatsiooni keskmine fenotüübiväärtus	Valitud emade keskmine		Valitud isade keskmine	
		fenotüübiväärtus	aretusväärtus	fenotüübiväärtus	aretusväärtus
0	$\bar{P}_0 = 3,3\%$	$\bar{P}_0 + \Delta$	$h^2\Delta$	\bar{P}_0	0
1	$\bar{P}_1 = \bar{P}_0 + \frac{1}{2}h^2\Delta$	$\bar{P}_1 + \Delta$	$h^2\Delta$	\bar{P}_1	0
2	$\bar{P}_2 = \bar{P}_1 + \frac{1}{2}h^2\Delta = \bar{P}_0 + 2 \cdot \frac{1}{2}h^2\Delta$	$\bar{P}_2 + \Delta$	$h^2\Delta$	\bar{P}_2	0
.....					
13	$\bar{P}_{13} = \bar{P}_{12} + \frac{1}{2}h^2\Delta = \bar{P}_0 + 13 \cdot \frac{1}{2}h^2\Delta = 4,3\%$				

Valiku kriteeriumi määramiseks saame seega võrrandi $13 \cdot \frac{1}{2}h^2\Delta = 1\%$, millest järeldub, et $\Delta = 0,38\%$. Seega, 1%-lise piima rasvasisalduse kasvu tarvis pidi 60 aasta jooksul valitud tõuloomade piima rasvasisaldus ületama populatsiooni keskmist keskmiselt 0,38% võrra.

3.2.2 Korduvus

Korduvust (*repeatability*) võib määratleda kui keskmist fenotüübilist korrelatsiooni ühe ja sama tunnuse korduvate mõõtmiste vahel samadel loomadel. Et ühele ja samale loomale mõjuvad kõigi mõõtmiste korral enamasti mingid püsivad keskkonna mõjud (sama pesakond, omanik vmt), siis püütakse korduvate mõõtmiste korral neid arvestada ja looma fenotüübiväärtus P avaldatakse tema genotüübiefekti G , keskkonna püsiva (permanentse) mõju E_p ja keskkonna juhusliku (temporaalse) mõju E summana:

$$P = \bar{P} + G + E_p + E. \quad (3.11)$$

Looma aretusväärtuse asemel on mudelis kirjas tema geneetiline väärtus, kuna sama looma mõõtmiste sarnasus on tingitud tema geenide ja nende kõikvõimalike interaktsioonide summaarsest mõjust mitte ainult üksikute alleelide aditiivsest efektist.

Korduvus (tähist. R) on defineeritud kui fenotüübilise dispersiooni see osa, mis on ühine vaadeldava tunnuse korduval mõõtmisel, ehk siis geneetilise ja püsivast keskkonnamõjust tingitud varieeruvuse suhe kogu fenotüübidispersiooni:

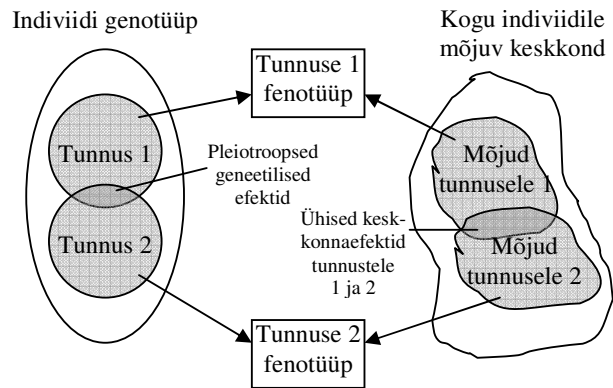
$$R = \frac{\sigma_G^2 + \sigma_{E_p}^2}{\sigma_P^2}. \quad (3.12)$$

Mingi tunnuse korduvust võib käsitleda ka kui selle tunnuse päritavuse ülemist piiri (kui $\sigma_{E_p}^2 \rightarrow 0$ ja $\sigma_G^2 \rightarrow \sigma_A^2$, siis $r \rightarrow h^2$).

3.2.3 Geneetiline korrelatsioon

Et põllumajandusloomade selektsioon toimub tavaliselt mitme tunnuse alusel, on korrektse tulemuse tarvis teada ka nende tunnuste vahelisi seoseid (nii fenotüübilisi kui ka geneetilisi). Tunnustevahelisi geneetilisi seoseid, mida tavaliselt põhjendatakse pleiotroopsuse efektiga (üks geen mõjutab korraga mitut tunnust), mõeldakse geneetilise korrelatsiooni abil (vt joonis 3.3). Tunnuste vaheliste korrelatsioonide arvestamine suurendab hinnatavate mõjude täpsust ja võimaldab loomi õigustatumalt selekteerida.

Geneetilise korrelatsiooni arvutamine baseerub tõdemusel, et sarnaselt fenotüübidispersioonile (3.6) on summana esitatav ka fenotüübiline kovariatsioon kahe tunnuse vahel:



Joonis 3.3. Geneetilise korrelatsiooni olemus

$$\text{cov}(P, P_2) = \text{cov}(A_1, A_2) + \text{cov}(E_1, E_2),$$

$\text{cov}(A_1, A_2)$ tähistab tunnustevahelist aditiivgeneetilist kovariatsiooni ja $\text{cov}(E_1, E_2)$ keskkonnast ja mitteaditiivsetest geenimõjudest tingitud kovariatsiooni. Geneetiline korrelatsioon r_G avaldub siis seosest

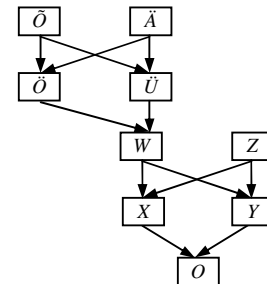
$$r_G = \text{cov}(A_1, A_2) / \sqrt{\sigma_{A_1}^2 \sigma_{A_2}^2}, \quad (3.13)$$

kus $\sigma_{A_1}^2$ ja $\sigma_{A_2}^2$ tähistavad vastavalt ühe ja teise tunnuse aditiivdispersiooni. Analoogselt on defineeritud ka keskkonnamõjudest tingitud korrelatsioon:

$$r_E = \text{cov}(E_1, E_2) / \sqrt{\sigma_{E_1}^2 \sigma_{E_2}^2}.$$

3.3 ÜLESANDED

1. Olgu individid seotud juuresoleval joonisel kujutatud sugulussidemetega. Olgu teadaolevad aretusväärtused järgmised: $A_{\bar{O}} = 0,5$, $A_{\bar{A}} = -1$ ja $A_Z = 2$ ning populatsiooni keskmise loome võrdseks nulliga. Leidke $A_{\bar{O}}$.



2. Tunnuse päritavuskoeffitsient $h^2 = 0,7$. Tõuvanemad (mõlemad) valitakse alati populatsiooni keskmisest 0,2 võrra paremad. Mitu põlvkonda on vaja, et näitaja väärtus suureneks 1 ühiku võrra?