

III

LINEAARNE GENEETILINE MUDEL, POPULATSIOONI OLULISEMAD GENEETILISED PARAMEETRID

Põllumajanduslooma potentsiaalse jõudluse määrab ära tema genotüüp. Sellega annab geneetika teoreetilised alused loomade aretuseks ja selektsiooniks. 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. Üldiseim **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 $\bar{G} + \bar{E}$ 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).

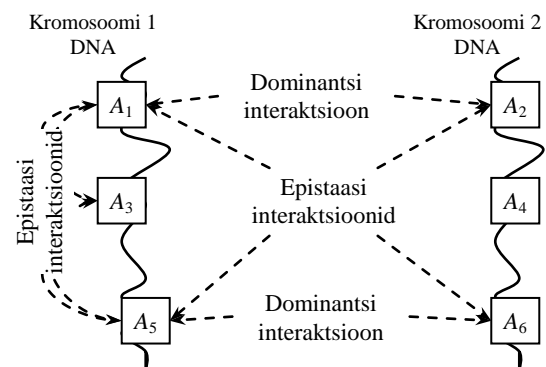
Genotüübiefekt on, arvestades seda määravate alleelide vahelisi võimalikke seoseid, lahtikirjutatav summana:

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

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 asuva geenipaaride koosmõjust) tingitud interaktsiooniefekt ehk epistaasi efekt (vt joonis 3.1).

Et vanemait järglastele päranduvad vaid üksik-alleelid, mitte aga nendevahelised interaktsioonid, pakuvad aretuse seisukohast huvi ja on samas järglaste järgi hinnatavad üksnes alleeliväärtused¹. 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 sisaldab muidugi ka keskkonnamõjusid) ning mudel (3.1) saab kuju



Joonis 3.1. Geneetiliste interaktsioonide olemus

¹ Täisõvede andmete baasil on hinnatavad ka dominantsiefektid, aga tänu oma marginaalsele osale enamuse tunnuste väärtuste kujunemises neid praktilises aretustöös ei kasutata.

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

Kuna aretusväärtus on alleeliväärtuste summa ja alleeliväärtused väljendavad erinevust populatsiooni keskmisest olles seega keskmiselt võrdsed nulliga, on nulliga võrdne ka aretusväärtuste keskmine üle populatsiooni, $E(A) = \bar{A} = 0$. Sestap on aretusväärtus objektiivne aditiivgeneetilise efekti mõõt üksnes selle populatsiooni tarvis, mille baasil ta määrati.

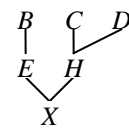
Aretusväärtuse hindamisel on oluline mõista, et kuna iga indiviidi genotüüpi kuuluvatest alleelidest on pooled pärit isalt ja pooled emalt, on aretusväärtus esitatav summana

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

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 loeme võrdseks nulliga. Skeemil näitamata indiviidi E teine vanem on valitud populatsioonist huupi. Prognoosime 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 $A_H = \frac{1}{2}(A_C + A_D) = 0,25$ ning viimaks prognoosime

$$A_X = \frac{1}{2}(A_E + A_H) = \frac{1}{2}(0,25 + 0,25) = 0,25.$$

Seega on tunnuse oodatav väärtus indiviidil X umbes 0,25 ühiku võrra suurem populatsiooni keskmisest.

Võttes kokku valemid (3.3) ja (3.4), saame fenotüübiväärtuse P esitada 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 järglaste, 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** $\text{var}(P)$ genotüübi ja keskkonna sõltumatuse korral avaldatav **genotüübipersiooni** $\text{var}(G)$ ja **keskkonnadispersiooni** $\text{var}(E)$ summana:

$$\text{var}(P) = \text{var}(G) + \text{var}(E).^2$$

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

$$\text{var}(P) = \text{var}(A) + \text{var}(E), \quad (3.6)$$

kus $\text{var}(A)$ on alleelide aditiivse (vanemait 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:

$$\text{var}(A) = \frac{1}{4}\text{var}(A_S) + \frac{1}{4}\text{var}(A_D) + \text{var}(MS), \quad (3.7)$$

kus $\text{var}(A_S)$ ja $\text{var}(A_D)$ märgivad vastavalt isade ja emade aretusväärtuste varieeruvust ning $\text{var}(MS)$ 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, $\text{var}(A_S) \approx \text{var}(A)$ ja $\text{var}(A_D) \approx \text{var}(A)$. Viimastest võrdustest ja valemist (3.7) järeldub siis, et tervelt pool loomadevahelisest aditiivgeneetilisest varieeruvusest langeb Mendeli valiku arvele, $\text{var}(MS) \approx \frac{1}{2}\text{var}(A)$.

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 keskkonnatingimustes on tingitud päritavast genotüübilisest muutlikkusest. Päritavus (tähist. h^2) avaldub genotüübi poolt põhjustatud päriliku muutlikkuse ehk aditiivdispersiooni $\text{var}(A)$ ja fenotüübipersiooni $\text{var}(P)$ suhtena:

$$h^2 = \frac{\text{var}(A)}{\text{var}(P)}. \quad (3.8)$$

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 genotüübipersiooni $\text{var}(G)$ ja fenotüübipersiooni $\text{var}(P)$ suhtena:

$$h_w^2 = \frac{\text{var}(G)}{\text{var}(P)}.$$

Kuna

$$0 \leq \text{var}(A) \leq \text{var}(G) \leq \text{var}(P),$$

siis

² Vastavalt juhuslike suuruste summa dispersiooni valemile (vt eelmist peatükki loengumaterjalidest) avaldub fenotüübipersioon genotüübi ja keskkonna sõltuvuse korral kujul:

$$\text{var}(P) = \text{var}(G) + \text{var}(E) + 2\text{cov}(G,E).$$

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

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

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 populatsioonisisese 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 muutmisele varieerunud aastatel 1995-2010 piirides 0,2...0,5 – sellest täpsemalt 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 selekterimiseks saavutamaks mingi ajaga mingi tunnuse keskmise taseme muutust soovitud määral).

Lihtsaim viis kasutada päritavuskoeffitsienti indiviidi aretusväärtuse hindamisel on rakendada seda nn kaaluparameetrina iseloomustamaks, 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

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

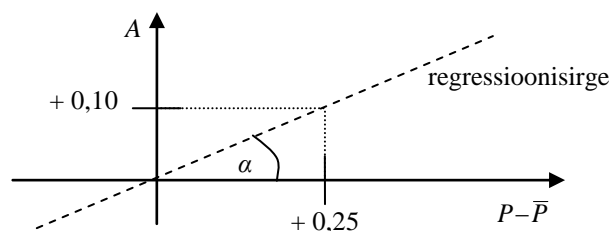
Seega kujutab päritavuskoeffitsient enesest aretusväärtuse ja fenotüübiväärtuse hälbe vahelise lineaarse regressioonivõrrandi kordajat:

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

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) järgelduva seosega:

$$h^2 = \frac{4 \times \text{var}(A_S)}{\text{var}(P)}, \quad (3.10)$$

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

Näide 3.3. Teada on (Teinberg, R. Põllumajandusloomade geneetika. 1978), et aastatel 1910-1970 suurenes Vändra katselaudas lehmade piima rasvasus 3,3%-lt kuni 4,3%. Võtame piima rasvaprotsendi päritavuseks 0,4 ja veiste põlvkonna pikkuseks 4,5 aastat³ 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 suurem⁴, millest vastavalt valemile (3.9) on tõuloomade aretusväärtus $A = h^2\Delta$, millest omakorda järglastele 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 isadid 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 $A_{\square} = h^2\Delta$ ja isade aretusväärtused $A_{\sigma} = 0$). Skemaatilisel 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	$\bar{P}_{13} = \bar{P}_2 + \frac{1}{2}h^2\Delta = \bar{P}_0 + 13 \cdot \frac{1}{2}h^2\Delta = 4,3\%$				

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

⁴ 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 .

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:

$$R = \frac{\text{var}(G) + \text{var}(E_p)}{\text{var}(P)}. \quad (3.12)$$

Mingi tunnuse korduvust võib käsitleda ka kui selle tunnuse päritavuse ülemist piiri (kui $\text{var}(E_p) \rightarrow 0$ ja $\text{var}(G) \rightarrow \text{var}(A)$, 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), mõõdetakse 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:

$$\begin{aligned} \text{cov}(P_1, P_2) &= \text{cov}(\bar{P} + A_1 + E_1, \bar{P} + A_2 + E_2) \\ &= \text{cov}(A_1, A_2) + \text{cov}(A_1, E_2) + \text{cov}(E_1, A_2) + \text{cov}(E_1, E_2), \\ &= \text{cov}(A_1, A_2) + \text{cov}(E_1, E_2), \end{aligned}$$

$\text{cov}(A_1, A_2)$ tähistab tunnustevahelist aditiivgeneetilist kovariatsiooni, $\text{cov}(E_1, E_2)$ keskkonnast ja mitteaditiivsetest geenimõjudest tingitud kovariatsiooni ning on eeldatud keskkonna ja genotüübi sõltumatust ($\text{cov}(A, E) = 0$).

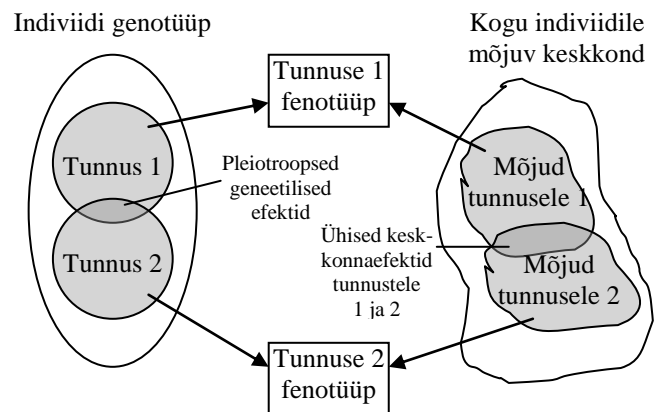
Geneetiline korrelatsioon r_G avaldub siis seosest

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

kus $\text{var}(A_1)$ ja $\text{var}(A_2)$ tähistavad vastavalt ühe ja teise tunnuse aditiivdispersiooni.

Analoogselt on defineeritud ka keskkonnamõjudest tingitud korrelatsioon:

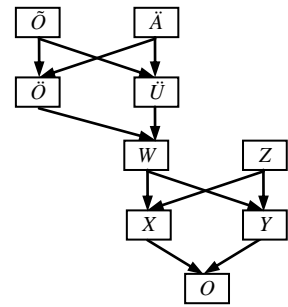
$$r_E = \text{cov}(E_1, E_2) / \sqrt{\text{var}(E_1) \text{var}(E_2)}.$$



Joonis 3.3. Geneetilise korrelatsiooni olemus

3.3 ÜLESANDED

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



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