

V

INDIVIIDIDEVAHELINE ADITIIVGENEETILINE SUGULUS

5.1 SISSEJUHATUS

Meeldib see meile või mitte, aga sugulased on omavahel sageli teatud määral sarnased. Üks loomulik põhjendus sellisele fenotüübilisele sarnasusele on muidugi sugulaste sarnasemad genotüübid¹. Et vanemait järglastele päranduvad vaid üksikalleelid, siis saab ka sarnasus väljenduda eelkõige üksikute alleelide summaarse e aditiivse efekti näol, mistõttu mõistetakse indiviididevahelise geneetilise sarnasuse all enamasti nende aditiivgeneetilist sugulust². Viimane on mõõduks, mis näitab, kui suur osa uuritavate indiviidide geenidest on päritolult identsed, ja võimaldab seeläbi tuvastada geneetiliselt määratud ning järglastele pärandatavat osa indiviididevahelisest sarnasusest (ehk siis teisisõnu – aditiivgeneetiline sugulus määrab ära, kui suur osa indiviididevahelisest erinevusest on geneetilist päritolu).

Kahe indiviidi mingid geenid (alleelid) võivad olla identsed kahel põhjusel: esiteks võib tegu olla lihtsalt juhusliku samasusega (no palju seal populatsioonis ikka neid erinevaid allelele esineb – näiteks kahe juhuslikult valitud inimese DNA erineb keskmiselt vaid 0,2% ulatuses) ja teiseks võib tegu olla ühiselt eellaselt ühes tükis pärandunud nukleotiidide järjestusega. Geneetikas tehakse neil kahel põhjusel rangelt vahet.

Alleele, mis on oma keemiliselt olemuselt identsed, aga mis ei pruugi olla sama eellasalleeli koopiad, nimetatakse **olemuselt identseteks** (*identical-by-state* – IBS).

Alleele, mis on ühise eellase ühe konkreetse alleeli keemilised koopiad, nimetatakse **päritolult identseteks** (*identical-by-descent* – IBD).

Toodud definitsioonidest järeldub, et kõik IBD-alleelid on ka IBS, aga mitte vastupidi. Genotüüpide sarnasuse defineerimisel võetakse aluseks just päritolult identsed alleelid. Viimaste esinemis-tõenäosused on leitavad klassikaliste tõenäosusteooria seaduspärade kohaselt, tuginedes teadaolevatele põlvnemisseosteile ning eeldades Mendeli pärandumiseseaduste kehtimist.

5.2 SUGULUSKOEFIITSIENDID LIHTSATE SUGULUSSIDEMETE KORRAL

5.2.1 Malécot'i suguluskoefitsient

Olgu tõenäosus, et alleelid A_i ja A_j on päritolult identsed, $P(A_i = A_j)$. Siis on indiviidide X ja Y (genotüüpidega mingis juhuslikult valitud lookuses vastavalt $A_i A_j$ ning $A_i' A_j'$) vahelist sugulust kirjeldav suguluskoefitsient esitatav seosena³

$$f_{XY} = \frac{1}{4}[P(A_i = A_i') + P(A_i = A_j') + P(A_j = A_i') + P(A_j = A_j')]. \quad (5.1)$$

Et tegu on juhuslikult valitud lookusega, siis iseloomustab seosega (5.1) defineeritud päritolult identsete alleelide proportsioon kõiki vaadeldavate indiviidide lookusi (ehk kogu genotüüpi). Selle koefitsiendi võttis nime *coefficient de parenté* all 1948. aastal kasutusele prantsuse statistik **G. Malécot**; tänapäeval on enam levinud ingliskeelsed nimetused *coancestry*, *coefficient of kinship* või *coefficient of consanguinity*.



¹ Lisaks elavad sugulased suurema tõenäosusega sarnastes keskkonnatingimustes, neil võib olla sama kultuuriline taust jne.

² Lähisugulaste puhul on võimalik nende sugulust lisaks üksikute geenide summaarsele toimele kirjeldada ka geenide koosmõju (dominantsi- ja epistaasiefektid) kaudu, aga et taolised geenide interaktsioonid ei leia oma teisejärgulise mõju ja kommertsrakendustega (jõudluskontroll jmt) raskesti inkorporeeritavuse tõttu väljaspool teadusuuringuid laialdast kasutust, on need välja jäetud ka käesolevast konseptist.

³ Matemaatiliselt tuleneb valem (5.1) täistõenäosuse valemist:

$P(2$ juhuslikult valitud alleeli on IBD)

$$= \sum_{i,j} P(A_i = A_j \mid \text{juhuslikult valitud alleelid on } A_i \text{ ja } A_j) \times P(\text{juhuslikult valiti alleelid } A_i \text{ ja } A_j)$$

Näide 5.1. Kui indiviidid X ja Y on omavahel suguluses mitteolevate vanemate täisõvedest järglased, on nende iga kahe alleeli päritolult identsuse (samalt vanemalt pärandumise) tõenäosus $\frac{1}{4}$ ja Malécot'i suguluskoefitsient f_{XY} avaldub sõltumatute sündmuste tõenäosuste summana:

$$f_{XY} = \frac{1}{4}(\frac{1}{4} + \frac{1}{4} + \frac{1}{4} + \frac{1}{4}) = \frac{1}{4}.$$

Iga indiviidi, kelle vanemad ei ole omavahel sugulased, Malécot'i suguluskoefitsient iseendaga on $\frac{1}{2}$:

$$\begin{aligned} f_{XX} &= \frac{1}{4}[P(A_i = A_i) + P(A_i = A_j) + P(A_j = A_i) + P(A_j = A_j)] \\ &= \frac{1}{4}(1 + 0 + 0 + 1) = \frac{1}{2}. \end{aligned}$$

5.2.2 Aditiivgeneetilise suguluse kordaja, Wright'i suguluskoefitsient

Malécot'i suguluskoefitsiendi puuduseks on tema pisut segadusseajavad väärtused intuiitselt tajutavate sugulussidemete korral – näiteks eelnevas näites tuletatud sugulus iseenesega on $\frac{1}{2}$ või sugulus vanema ja järglase vahel $\frac{1}{4}$ (kuigi kõik teavad, et järglane saab oma vanemalt pooled geenidest). Põhjus on siin selles, et Malécot'i suguluskoefitsient on defineeritud vaid ühe alleeli tarvis. Et tegelikult on organismis igast geenist kaks koopiat, siis on nende summaarse mõju uurimisel otstarbekas kasutada nn **aditiivgeneetilise suguluse** (*additive genetic relationship*) **kordajat**, mida sageli tuntakse lihtsalt nime **suguluskoefitsient** all (näiteks ka R. Teinbergi raamatus „Põllumajandusloomade geneetika”, lk 231) ja mis võrdub kahekordse Malécot'i suguluskoefitsiendiga:

$$a_{XY} = 2f_{XY}. \quad (5.2)$$

Aditiivgeneetilise suguluse kordajaga samu väärtusi omandava kordajani jõudis juba 1922. aastal USA geneetik **Sewall Wright**, mõõtes indiviidide genotüüpide suhtelist sarnasust vanematelt päritud gameetide vahelise korralatsiooni kujul ja nimetades oma kordajat *coefficient of relationship* (siit ka eesti keeles sageli kasutatav nimetus suguluskoefitsient).



Näide 5.2. Kui indiviidid X ja Y on omavahel suguluses mitteolevate vanemate täisõvedest järglased, on nende vaheline Malécot'i suguluskoefitsient $f_{XY} = \frac{1}{4}$ (näide 5.1) ja aditiivgeneetiline sugulus seega $a_{XY} = \frac{1}{2}$.

Et iga indiviidi, kelle vanemad ei ole omavahel sugulased, suguluskoefitsient iseendaga on $\frac{1}{2}$, siis järelikult aditiivgeneetiline sugulus iseendaga $a_{XX} = 1$.

5.2.3 Inbriidingukoefitsient

Sõltumatute sündmuste tõenäosuste lineaarkombinatsioonina avaldunud suguluskoefitsientide arvutamine muutub keerulisemaks sugulasaretuse korral. Viimane tähendab omavahel suguluses olevate indiviidide ristamist, toob kaasa homosügootsuse suurenemise ja tingib selle, et uuritava indiviidi samas lookuses paiknevate alleelide A_i ja A_j päritolult identsuse tõenäosus ei pruugi enam võrdsuda nulliga, $P(A_i = A_j) \neq 0$.

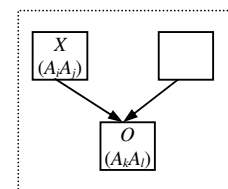
Sugulasaretuse osa indiviidi X genotüübis peegeldab **inbriidingukoefitsient** F_X , mis on defineeritud kui tõenäosus, et indiviidi juhuslikult valitud lookuses paiknevad alleelid A_i ja A_j on identsed päritolult:

$$F_X = P(A_i = A_j).$$

Uurime järgnevalt näiteks, kuidas muutub vanema ja järglase vaheline sugulus, kui vanema inbriidingukoefitsient on nullist suurem.

Võtame vaatluse alla vanema X , alleelidega uuritavas lookuses A_i ja A_j , ning järglase O , alleelidega uuritavas lookuses A_k ja A_l .

On selge, et üks alleelidest A_k või A_l peab olema identne kas alleeliga A_i või alleeliga A_j . Eeldades, et vanemindiviidi alleelid A_i ja A_j on erinevad, avaldub vanema ning järglase vaheline Malécot'i suguluskoefitsient vastavalt valemile (5.1) kujul:



$$f_{XO} = \frac{P(A_i = A_k) + P(A_i = A_l) + P(A_j = A_k) + P(A_j = A_l)}{4} = \frac{1}{4}, \quad (5.3)$$

sest murru lugejas olevaist tõenäosustest saab vaid üks olla võrdne 1-ga ning kõik ülejäänud kolm võrduvad 0-ga.

Samas on siiski võimalik, et

$$P(A_i = A_j) = F_X \neq 0 \quad (5.4)$$

– indiviidi X emal ja isal on ühine eellane, kelle sama alleeli koopiad võivad olla nii alleel A_i kui ka alleel A_j .

Oletame konkreetsuse mõttes, et järglasele on vanemalt pärandunud alleel A_i nii, et $P(A_i = A_k) = 1$. Tänu seosele (5.4) kehtib siis ka seos $P(A_j = A_k) = F_X$, mistõttu on vanema ja järglase vahelise suguluskoefitsiendi arvutamise valem (5.3), arvestades vanema võimalikku inbriidingut, ümber kirjutatav kujul

$$f_{XO} = \frac{1}{4} [\underbrace{P(A_i = A_k)}_1 + \underbrace{P(A_i = A_l)}_0 + \underbrace{P(A_j = A_k)}_{F_X} + \underbrace{P(A_j = A_l)}_0] = \frac{1}{4}(1 + F_X).$$

Analoogse tulemuse saame ka, eeldades alleeli A_k asemel alleeli A_l pärandumist.

Vanema ja järglase vaheline aditiivgeneetiline sugulus on tänu seosele (5.2) leitav valemist

$$a_{XO} = \frac{1}{2}(1 + F_X).$$

5.3 WRIGHT'I RAJAKOEFSIENTIDE MEETOD SUGULUSKOEFSIENTIDE LEIDMISEKS

Eelmise punkti lõpetanud tuletuskäiguga sarnase arutelu tulemusena on võimalik leida ka üldisemad suguluskoefitsientide seaduspärad, mis baseeruvad kõigi suguluses olevate indiviidide vaheliste teede (radade, inglise keeles *path*) läbikäimisel sugupuus ja millised esmakordselt tuletas Sewall Wright (siit ka meetodi nimetus – **Wright'i rajakoeftsientide meetod**).

Võtame näiteks vaatluse alla indiviidid X ja Y , kellel on ühine mitmete põlvkondade tagune eellane W . Kuna me oleme huvitatud vaid päritolult identsetest alleelidest, peame indiviidide X ja Y vahelise suguluse tuvastamiseks võtma vaatluse alla tee $X \dots W \dots Y$ (kui sama alleeli võimaliku pärandumise raja).

Kui indiviid W on X -i ja Y -i vanem (X ja Y on poolõved) ning $F_W = 0$, siis

$$f_{XY} = \frac{1}{4} \left(\underbrace{\frac{1}{8}}_{P(A_k=A_k)} + \underbrace{\frac{1}{8}}_{P(A_k=A_r)} + \underbrace{\frac{1}{8}}_{P(A_l=A_k)} + \underbrace{\frac{1}{8}}_{P(A_l=A_r)} \right) = \frac{1}{8}$$

ja $a_{XY} = \frac{1}{4}$. Kui aga $F_W \neq 0$, siis

$$f_{XY} = \frac{1}{4} \left(\underbrace{\frac{1}{8} + \frac{1}{8} F_W}_{P(A_k=A_k)} + \underbrace{\frac{1}{8} + \frac{1}{8} F_W}_{P(A_k=A_r)} + \underbrace{\frac{1}{8} + \frac{1}{8} F_W}_{P(A_l=A_k)} + \underbrace{\frac{1}{8} + \frac{1}{8} F_W}_{P(A_l=A_r)} \right) = \frac{1}{8}(1 + F_W).$$

Kui indiviidi W näol on tegu varasema eellasega, siis tuleb suguluskoefitsienti korrutada $\frac{1}{2}$ -ga iga täiendava indiviidide X ja W või Y ja W vahelise generatsiooni kohta, sest iga generatsiooniga väheneb sama alleeli pärimise tõenäosus $\frac{1}{2}$ korda. Näiteks kui indiviid W on indiviidi X vanem, aga indiviidi Y vanavanem, siis $f_{XY} = \frac{1}{2}[\frac{1}{8}(1 + F_W)]$.

Üldkujul avaldub suguluskoefitsient järgmiselt:

$$f_{XY} = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{1}{2} \right)^{n+m} (1 + F_W) \right] = \left(\frac{1}{2} \right)^{n+m+1} (1 + F_W),$$

ning aditiivgeneetilise suguluse kordaja on

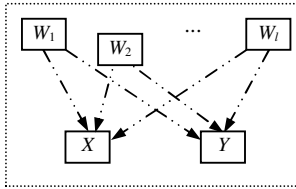
$$a_{XY} = \left(\frac{1}{2} \right)^{n+m} (1 + F_W),$$

kus n ja m tähistavad vastavalt indiviidide X ja W ning Y ja W vahelist kaugust.

Kuna erinevaid radu indiviididest X ja Y ühise eellaseeni W võib olla mitmeid, tuleb kõik need ühise alleeli edasikandumisvõimalused suguluskoefitsientide arvutamisel arvesse võtta. Tulemuseks on summa üle kõigi radade ühise eellaseeni:

$$a_{XY} = \sum_{j=1}^k \left(\frac{1}{2}\right)^{n_j+m_j} (1 + F_W),$$

kus k tähistab erinevate radade arvu ning n_j ja m_j tähistavad vastavalt indiviidide X ja W ning Y ja W vahelist generatsioonide arvu läbi j . raja.



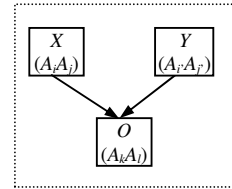
Kui ühiseid eellasi on mitu, on vajalik summeerimine üle nende kõigi:

$$a_{XY} = \sum_{i=1}^l \sum_{j=1}^{k_i} \left(\frac{1}{2}\right)^{n_{i,j}+m_{i,j}} (1 + F_{W_i}), \quad (5.5)$$

kus l tähistab ühiste eellaste arvu, k_i erinevate radade arvu indiviididest X ja Y ühise i . eellaseni W_i , $n_{i,j}$ ja $m_{i,j}$ tähistavad vastavalt indiviidide X ja W_i ning Y ja W_i vahelist generatsioonide arvu läbi j . raja ning F_{W_i} on i . ühise eellase W_i inbriidingukoefitsient.

Sarnase tõenäosusliku lähenemisega on võimalik seostada indiviidi inbriidingukoefitsient tema vanemate suguluskoefitsiendiga ning seeläbi tuletada üldine valem inbriidingukoefitsiendi leidmiseks.

Oletame, et indiviidi O vanemate X ja Y genotüübid mingis juhuslikult valitud lookuses on vastavalt $A_i A_j$ ning $A_i A_j$ ning vanemate vaheline suguluskoefitsient on f_{XY} , vt (5.1). Siis on järglase inbriidingukoefitsient (tõenäosus, et vanemate juhuslikult valitud gameetid, mis moodustavad järglase genotüübi, sisaldavad vaatlusaluses lookuses päritolult identseid allelele) võrdne tema vanemate suguluskoefitsiendiga:



$$F_O = P(A_k = A_i) = \frac{1}{4}[P(A_i = A_i) + P(A_i = A_j) + P(A_j = A_i) + P(A_j = A_j)] = f_{XY}.$$

Seega on järglase inbriidingukoefitsient võrdne poolega tema vanemate aditiivgeneetilise suguluse kordajast:

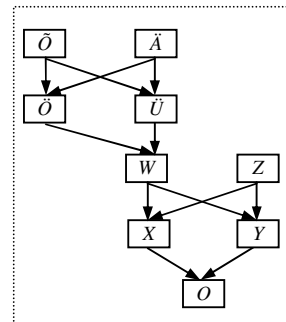
$$F_O = f_{XY} = \frac{1}{2} a_{XY}, \quad (5.6)$$

mis valemi (5.5) kaudu on esitatav kujul

$$F_O = \frac{1}{2} a_{XY} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^l \sum_{j=1}^{k_i} \left(\frac{1}{2}\right)^{n_{i,j}+m_{i,j}} (1 + F_{W_i}). \quad (5.7)$$

Näide 5.3. Leiame alljärgnevalt toodud põlvnemisskeemist indiviidi O inbriidingukoefitsiendi.

Indiviidi O vanemad X ja Y omavad ühiseid esivanemaid W ja Z , viimastest W on omakorda saanud sugulusaretuse tulemusel. Vastavalt valemile (5.7) tuleb F_O arvutamisel leida päritolult identsete alleelide tõenäosus kahest põlvnemisteest lähtudes ja saadud tulemused liita:



$$F_O = \frac{1}{2} \times \left[\underbrace{\frac{1}{2}^{1+1} (1 + F_W)}_{\text{rada } X-W-Y} + \frac{1}{2}^{1+1} (1 + F_Z) \right].$$

Et $F_Z = 0$ ja

$$F_W = \frac{1}{2} \times \left[\frac{1}{2}^{1+1} (1 + \underbrace{F_{\tilde{O}}}_0) + \frac{1}{2}^{1+1} (1 + \underbrace{F_{\tilde{A}}}_0) \right] = \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = 0,25$$

(vaikimisi eeldame, et indiviidid \tilde{O} , \tilde{A} ja Z pole omavahel suguluses), siis

$$F_O = \frac{1}{2} \times \left(\frac{1}{4} \times \frac{5}{4} + \frac{1}{4} \times 1 \right) = 9/32 = 0,28125.$$

Suguluskoefitsiendi leidmise näitena uurime indiviidide X ja O vahelist aditiivgeneetilist sugulust. Et indiviididel X ja O on kaks ühist eellast – W ja Z , ning lisaks on indiviid X indiviidi O vanemaks, siis avaldub nendevaheline aditiivgeneetiline sugulus kolme liidetava summana:

$$a_{XO} = \frac{1}{2} \underbrace{\frac{1}{2}^{0+1} (1 + F_X)}_{\text{rada } X-X-O} + \frac{1}{2} \underbrace{\frac{1}{2}^{1+2} (1 + F_W)}_{\text{rada } X-W-Y-O} + \frac{1}{2} \underbrace{\frac{1}{2}^{1+2} (1 + F_Z)}_{\text{rada } X-Z-Y-O}.$$

Et $F_X = f_{WZ} = 0$, $F_W = \frac{1}{4}$ ja $F_Z = 0$ siis

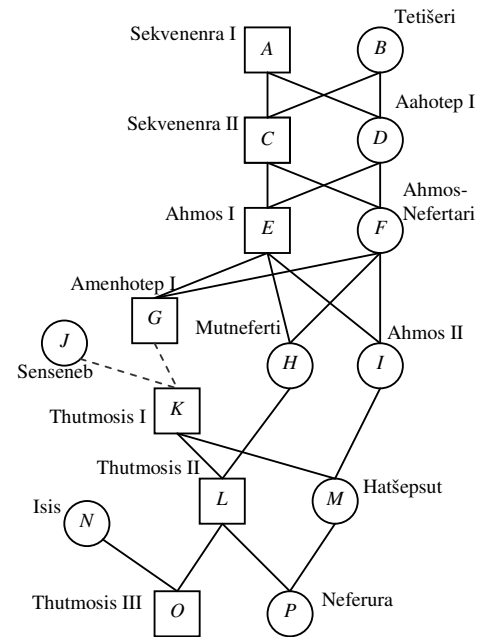
$$a_{XO} = \frac{1}{2} \times 1 + \frac{1}{8} \times \frac{5}{4} + \frac{1}{8} \times 1 = 25/32 = 0,78125.$$

Keerulisemate põlvnemisskeemide puhul on sugulus- ja inbriidingukoefitsientide arvutamisel Wright'i rajakoefitsientide meetodil mõttekas esitada arvutused tabelina, kus on kirjas kõik võimalikud mittekattuvad rajad ühise eellasi ja neile vastavad liidetavad koefitsiendi arvutusvalemis.

Näide 5.4. Joonisel 5.1 on kujutatud osa Egiptuse Uuele riigile aluse pannud vaarao 18. dünastia (1552 e.m.a.) sugupuust. Leiame kuninganna Hatšepsuti ja vaarao Thutmosis II tütre Neferura inbriidingukoefitsiendi, jättes arvesse võtmata vaarao Thutmosis I spekulatiivse pärinemise (joonisel katkendlikud jooned).

Koondame arvutused alljärgnevasse tabelisse.

Tee	$n_{ij} + m_{ij}$	F_i	F_P liidetav
LKM	2	0	$(\frac{1}{2})^3$
LHEIM	4	$F_E = \frac{1}{4}$	$(\frac{1}{2})^5(1 + \frac{1}{4})$
LHFIM	4	$F_F = \frac{1}{4}$	$(\frac{1}{2})^5(1 + \frac{1}{4})$
LHECFIM	6	0	$(\frac{1}{2})^7$
LHFCEIM	6	0	$(\frac{1}{2})^7$
LHFDEIM	6	0	$(\frac{1}{2})^7$
LHEDFIM	6	0	$(\frac{1}{2})^7$
LHEDACFIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHEDACFIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHFCADCEIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHFDACEIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHECBDFIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHEDBCFIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHFCBDEIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
LHFDBCEIM	8	0	$(\frac{1}{2})^9$



Joonis 5.1. Osa Egiptuse vaarao 18. dünastia sugupuust algusest.

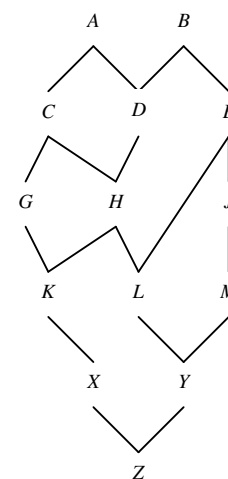
$$F_P = (\frac{1}{2})^3 + 2 \cdot (\frac{1}{2})^5 \cdot (1 + \frac{1}{4}) + 4 \cdot (\frac{1}{2})^7 + 8 \cdot (\frac{1}{2})^9 = \frac{1}{8} + \frac{5}{64} + \frac{1}{32} + \frac{1}{64} = \frac{16}{64} = 0,25.$$

Kui alleelide pärimisteed lõikuvad (lõikepunktis on ühine eellane), siis tuleb trajektor sellest ühisest eellasest ettepoole (ülespoole) arvestusest välja jätta.

Näide 5.5. Analüüsime põlvnemispuud kõrvaloleval joonisel, leides indiviidi Z inbriidingukoefitsiendi. Indiviidi Z vanemate, X ja Y, ühised eellased on A, B, C ja H (on ka D, aga põlvnemistee temani kulgeb nii X-i kui ka Y-i puhul läbi ühise eellase H, mistõttu alleelide põlvnemine seda teed mööda on juba arvesse võetud). Koondame arvutused alljärgnevasse tabelisse.

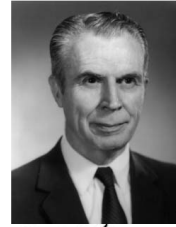
Tee	$n_{ij} + m_{ij}$	F_i	F_P liidetav
XKHL	4	$F_H = \frac{1}{8}$	$(\frac{1}{2})^3(1 + \frac{1}{8})$
XKGCHLY	6	0	$(\frac{1}{2})^7$
XKHDBELY	7	0	$(\frac{1}{2})^8$
XKHDBEJMY	8	0	$(\frac{1}{2})^9$
XKGCADHLY	8	0	$(\frac{1}{2})^9$

$$F_Z = (\frac{1}{2})^5 \cdot (1 + \frac{1}{8}) + (\frac{1}{2})^7 + (\frac{1}{2})^8 + 2 \cdot (\frac{1}{2})^9 = \frac{13}{256} = 0,05078.$$



5.4 HENDERSONI MEETOD SUGULUSKOEFIITSIENTIDE LEIDMISEKS

Nagu viimasest näitest näha, on Wright'i meetodi rakendamine vähegi keerulisemate põlvnemisskeemide korral komplitseeritud. USA farmer, geneetik, statistik ning suure hulga XX sajandil aretusteoriat olulisel määral modifitseerinud teadlaste juhendaja nende ülikooli päevil, **Charles Roy Henderson**, tuletas 1953. aastal meetodi, mis ei lähe mööda sugupuud tagasi kõige kaugemate eellasteni nagu Wright'i meetod, vaid hoopis alustab neist ja liigub ajas edasi kõige nooremate indiviidideni.



C.R. Henderson

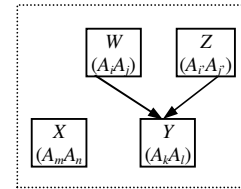
Hendersoni meetod baseerub kahel lihtsal seaduspäral.

Esiteks, aditiivgeneetiline sugulus kahe indiviidi, X ja Y , vahel võrdub keskmise aditiivgeneetilise sugulusega indiviidi Y vanemate (W ja Z) ja indiviidi X vahel:

$$a_{XY} = \frac{1}{2}(a_{XW} + a_{XZ}). \quad (5.8)$$

Tõestus. Malécot'i suguluskoeffitsient indiviidide X ja Y vahel avaldub kujul

$$\begin{aligned} f_{XY} &= \frac{1}{4} \left[\frac{P(A_m = A_k) + P(A_m = A_l)}{\frac{1}{2}[P(A_m = A_k) + P(A_m = A_l) + P(A_m = A_i) + P(A_m = A_j)]} + \frac{P(A_n = A_k) + P(A_n = A_l)}{\frac{1}{2}[P(A_n = A_k) + P(A_n = A_l) + P(A_n = A_i) + P(A_n = A_j)]} \right] \\ &= \frac{1}{2} \left\{ \frac{1}{4} [P(A_m = A_i) + P(A_m = A_j) + P(A_n = A_i) + P(A_n = A_j)] \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{4} [P(A_m = A_i) + P(A_m = A_j) + P(A_n = A_i) + P(A_n = A_j)] \right\} \\ &= \frac{1}{2}(f_{XW} + f_{XZ}), \end{aligned}$$



millest tänu seosele (5.2) järeldub valem (5.8).

Teiseks, indiviidi Y inbriidingukoeffitsient võrdub poolega tema vanemate vahelisest aditiivgeneetilisest sugulusest (vt valem (5.6)) ning indiviidi aditiivgeneetiline sugulus iseendaga on

$$a_{YY} = 1 + F_Y = 1 + \frac{1}{2} a_{WZ}. \quad (5.9)$$

Tõestus. Et

$$f_{YY} = \frac{1}{4} [P(A_k = A_k) + P(A_k = A_l) + P(A_l = A_k) + P(A_l = A_l)] = \frac{1}{4} (1 + F_Y + F_Y + 1) = \frac{1}{2} (1 + F_Y),$$

siis valemist (5.2) ja (5.6) järeldub seos (5.9).

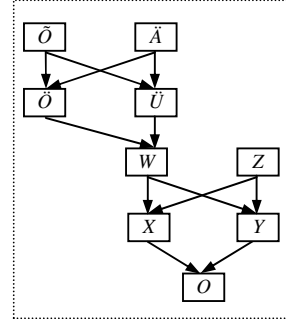
Hendersoni meetod indiviidide suguluskoeffitsientide leidmiseks koosneb järgmistest sammudest:

1. Indiviidid järjestatakse genealoogiliselt, st vanemad paiknevad enne järglasi.
2. Konstrueeritakse tabel, kus igale indiviidile vastab üks rida ja üks veerg nii, et vanimale vastab esimene rida/veerg ja noorimale viimane rida/veerg.
3. Tabeli täitmist alustatakse ülemisest vasakust nurgast (vanimast indiviidist) – sedasi garanteeritakse, et mingi aditiivgeneetilise suguluskordaja avaldamiseks vajalikud vanemate indiviidide vahelised seosed on juba teada ja tabelist lihtsalt mahakirjutavad.
4. Kui parajasti vaatluse all oleva indiviidi vanemad ei ole teada, siis kirjutatakse temale vastavasse tabeli diagonaalil paiknevasse lahtrisse 1 (aditiivgeneetiline sugulus iseendaga on 1) ja täidetakse vastava rea ja veeru lahtrid kuni diagonaalil paikneva lahtrini 0-dega (aditiivgeneetiline sugulus põlvnemisskeemis eespool paiknevate indiviididega on 0). Loomakasvatusteaduses nimetatakse taolisi loomi, kelle eellaste kohta info puudub, sageli **baasloomadeks** (*base animals*).
5. Kui vaatluse all oleva indiviidi vanem(ad) on teada, siis leitakse
 - 5.1. vastav diagonaalil paikneva lahtri väärtus tuginedes valemile (5.9) kui üks pluss pool vaatlusaluse indiviidi vanemate vahelisest aditiivgeneetilisest sugulusest, ning
 - 5.2. ülejäänud samas reas ja veerus diagonaallahtrist vastavalt vasakul ja ülal paiknevad väärtused tuginedes valemile (5.8) kui pool vaatlusaluse indiviidi vanemate ja konkreetsele reale/veerule vastava indiviidi vahelistest aditiivgeneetilise suguluse kordajatest. Kui üks vaatluse all oleva indiviidi vanemaist on teadmata, loetakse teiste põlvnemisskeemis esindatud indiviidide aditiivgeneetiline sugulus selle vanemaga võrdseks nulliga.
6. Tabeli täidetuse järel on iga kahe indiviidi vaheline aditiivgeneetiline sugulus välja loetav neile vastavate ridade-veergude ristumiskohas paiknevast lahtrist; iga indiviidi inbriidingukoeffitsient on valemist (5.9) avaldatuna leitav, lahutades vastavast diagonaallahtris paiknevast kordajast arvu üks.

Näide 5.6. Vaatame näites 5.3 vaatluse all olnud põlvnemisskeemi ja leiame kõigi indiviidide inbriidingukoefitsiendid ja aditiivgeneetilise suguluse kordajad.

Järjestame indiviidid Õ-st kuni O-ni genealoogiliselt ja konstrueerime tabeli suguluskordajate tarvis.

Individid Õ ja Ä on nõ baasloomad, kes eeldatakse olevat mitesugulased ja kellele vastavatesse tabeli peadiagonaalil paiknevatesse lahtritesse kirjutame 1 ($a_{\ddot{O}\ddot{O}}=1$ ja $a_{\ddot{A}\ddot{A}}=1$) ning kelle vahelist aditiivgeneetilist sugulust kirjeldavatesse lahtritesse 0 ($a_{\ddot{O}\ddot{A}}=a_{\ddot{A}\ddot{O}}=0$).



	Õ	Ä	Ö	Ü	W	Z	X	Y	O
Õ	1	0							
Ä	0	1							
Ö									
Ü									
W									
Z									
X									
Y									
O									

Järgmisel indiviidil, Ö, on teada nii ema kui ka isa, mistõttu leiame tema aditiivgeneetilise suguluse iseendaga valemist (5.9) ja aditiivgeneetilise suguluse enesest eespool paiknevate indiviididega valemist (5.8):

$$a_{\ddot{O}\ddot{O}} = 1 + \frac{1}{2} \frac{a_{\ddot{O}\ddot{A}}}{0} = 1, \quad a_{\ddot{O}\ddot{O}} = \frac{1}{2} \left(\frac{a_{\ddot{O}\ddot{O}}}{1} + \frac{a_{\ddot{A}\ddot{O}}}{0} \right) = \frac{1}{2}, \quad a_{\ddot{O}\ddot{A}} = \frac{1}{2} \left(\frac{a_{\ddot{O}\ddot{A}}}{0} + \frac{a_{\ddot{A}\ddot{A}}}{1} \right) = \frac{1}{2}.$$

Analoogselt avalduvad indiviidi Ü suguluskordajad iseenese ja oma vanematega. Indiviidide Ü ja Ö vahelise aditiivgeneetilise suguluskordaja avaldame valemist (5.8):

$$a_{\ddot{O}\ddot{U}} = a_{\ddot{U}\ddot{O}} = \frac{1}{2} \left(\frac{a_{\ddot{O}\ddot{O}}}{1/2} + \frac{a_{\ddot{A}\ddot{A}}}{1/2} \right) = \frac{1}{2}.$$

	Õ	Ä	Ö	Ü	W	Z	X	Y	O
Õ	1	0	1/2	1/2					
Ä	0	1	1/2	1/2					
Ö	1/2	1/2	1	1/2					
Ü	1/2	1/2	1/2	1					
W									
Z									
X									
Y									
O									

Analoogselt jätkates (näiteks $a_{W\ddot{W}} = 1 + \frac{1}{2} \frac{a_{\ddot{O}\ddot{U}}}{1/2} = 1\frac{1}{4}$, $a_{W\ddot{O}} = \frac{1}{2} \left(\frac{a_{\ddot{O}\ddot{O}}}{1/2} + \frac{a_{\ddot{U}\ddot{O}}}{1/2} \right) = \frac{1}{2}$, ...) saame

ära täita kogu tabeli.

	Õ	Ä	Ö	Ü	W	Z	X	Y	O
Õ	1	0	1/2	1/2	1/2	0	1/4	1/4	1/4
Ä	0	1	1/2	1/2	1/2	0	1/4	1/4	1/4
Ö	1/2	1/2	1	1/2	3/4	0	3/8	3/8	3/8
Ü	1/2	1/2	1/2	1	3/4	0	3/8	3/8	3/8
W	1/2	1/2	3/4	3/4	1 1/4	0	5/8	5/8	5/8
Z	0	0	0	0	0	1	1/2	1/2	1/2
X	1/4	1/4	3/8	3/8	5/8	1/2	1	5/16	25/32
Y	1/4	1/4	3/8	3/8	5/8	1/2	5/16	1	25/32
O	1/4	1/4	3/8	3/8	5/8	1/2	25/32	25/32	1 9/32

Tabelist saab välja lugeda näiteks, et $F_O = 1\frac{1}{32} - 1 = \frac{1}{32} = 0,28125$, või et $a_{XO} = \frac{25}{32} = 0,78125$ (samad tulemused saime ka näites 5.3).

5.5 ÜLESANDED

1. Leidke kõrval toodud põlvnemisskeemis looma V inbriidingukoeffitsient F_V ja loomade V ja T vaheline aditiivgeneetiline suguluse kordaja a_{VT} Wright'i meetodil.
2. Leidke kõigi loomade vahelised aditiivgeneetiline suguluse kordajad Hendersoni meetodil.

