

Dominanssin vaikutus eläinten jalostusarvojen ennustamisessa

Pekka Uimari

Helsingin Yliopisto
Kotieläinten jalostustieteen laitos

Helsinki 1991

Julkaisijat:

Kotieläinten jalostustieteen laitos, Helsingin Yliopisto, Viikki
Kotieläinjalostuslaitos, Maatalouden Tutkimuskeskus, Jokioinen

**Dominanssin vaikutus eläinten
jalostusarvojen ennustamisessa**

Pekka Uimari
kotieläinten jalostustieteen
pro gradu-työ 1991

ISBN 951-45-5855-3

ISSN 0356-1429

Helsinki 1991

Yliopistopaino

Abstract

Eläinjalostuksessa yleensä käytetty geneettinen malli on jalostusarvoihin eli geenien additiivisiin vaikutuksiin perustuva. Dominanssista on kuitenkin merkkejä, esimerkiksi sukusiitostaantumaa ja sen vastailmiön heteroosiin yksinkertaisin selitys on dominanssi.

Tietokoneiden suurempi laskentakapasiteetti sekä kvantitatiivisten ominaisuuksien dominanssiin liittyvän teorian kehittyminen mahdollistavat dominanssin hyödyntämisen eläinjalostuksessa. Dominanssia voidaan hyödyntää suunnitelluissa parituksissa, jolloin jälkeläisen genotyyppi määritellään additiivisen ja dominanssiarvon summan suhteen. Toisaalta eläimen jalostusarvo voidaan ennustaa harhattomasti ja tarkemmin geneettisen muuntelun lisätietojen avulla.

Dominanssin vaikutusta arvosteluvarmuuteen selvitettiin valintaindeksin avulla. Tämän lisäksi tehtiin simulaatiotutkimus, jonka yhtenä tarkoituksena oli selvittää, miten sukusiitostaantumaa aiheuttama tuotosten lasku voidaan ottaa huomioon jalostusarvojen ennustamisessa.

Valintaindeksitarkastelun päätulokset olivat seuraavia: Dominanssin sisältäneet mallit antoivat parempia arvosteluvarmuuksia kuin puhdas additiivinen malli. Täydellisen mallin käytöstä oli eniten hyötyä, kun ominaisuuden dominanssivarianssi oli suuri suhteessa additiiviseen. Täyssisärmäärän lisäys antoi lisää painoa täydellisen mallin käytölle. Kun ympäristövarianssi oli pieni, eri mallien antamat arvosteluvarmuudet poikkesivat eniten toisistaan. Erot eri mallien välillä olivat suurimmillaan 8 %-yksikköä.

Simulaatiosta saadut tulokset tukevat käsitystä, jonka mukaan dominanssin huomioon ottaminen parantaa jalostusarvon ennustamista. Tämä näkyi ennustevirheen varianssin pienenemisenä. Simulaatio osoitti myös sukusiitostaantumaa huomioimisen tarpeellisuuden. Malli, jossa sukusiitostaantumaa ei otettu huomioon, oli selvästi harhainen. Harhan suuruus oli riippuvainen sukusiitosasteesta. Sen sijaan mallit, joissa sukusiitostaantumaa otettiin huomioon kovariaatin avulla antoivat harhattomia ennusteita.

Tutkimusta voidaan hyödyntää lähellä fitness-ominaisuuksia olevien tuotanto-ominaisuuksien esim. emakon porsastuotannon arvostelussa. Puhtaalla additiivisella mallilla arvostellut sukusiitetyt eläimet saavat todelliseen jalostusarvoon verrattuna liian alhaisia estimaatteja ominaisuuksissa, joihin dominanssi vaikuttaa.

Sisällys

1	Johdanto	1
2	Kirjallisuuskatsaus	2
2.1	Dominanssin vaikutukset populaation keskiarvoon	2
2.1.1	Sukusiitostaantuma	2
2.1.2	Heteroosi	4
2.2	Havaittuja dominanssin vaikutuksia kotieläinpopulaatioissa	6
2.2.1	Sukusiitostaantuma	6
2.2.2	Heteroosi	8
2.3	Dominanssin hyödyntäminen eläinjalostuksessa	11
2.4	Jalostusarvon ennustaminen ja ennusteiden luotettavuus .	12
2.4.1	Valintaindeksi	12
2.4.2	BLUP	15
2.5	D-matriisi	17
2.5.1	Eläimet eivät ole sukusiitettyjä	17
2.5.2	Eläimet ovat sukusiitettyjä	18
2.5.3	D:n kääntematriisi	23
2.6	Dominanssivarianssin estimoiminen	24
2.6.1	Tilastolliset menetelmät	24
2.6.2	Dominanssivarianssin estimaatteja	25
3	Arvosteluvarmuudet valintaindeksillä	27
3.1	Valintaindeksit	27
3.2	Tilastolliset mallit	28
3.3	Laskuesimerkit	30
4	Tulokset teoreettisista laskelmista	32
4.1	Satunnaisesti paritettu populaatio	32
4.1.1	Arvostelu täydellisellä mallilla	32
4.1.2	Arvostelu epätäydellisellä mallilla	32
4.2	Sukusiitetty populaatio	35
4.2.1	Arvostelu täydellisellä mallilla	36
4.2.2	Arvostelu epätäydellisillä malleilla	38
4.3	Arvosteltavalla eläimellä ei ole omaa tulosta	40
5	Monte Carlo -simulaatiotutkimus	42
5.1	Simulaatio-ohjelma	42
5.2	Tilastolliset mallit	44
5.3	Simulaatioesimerkit	46

6	Tulokset Monte Carlo -simulaatiotutkimuksesta	49
6.1	Populaatioista lasketut todelliset arvot	49
6.2	Mallien antamat estimaatit additiivisista arvoista	51
7	Yhteenvedo ja johtopäätökset	57
	Kirjallisuusluettelo	59

Taulukot

1	Fenotyytit kahden lokuksen tapauksessa, kun ominaisuuteen vaikuttavat dominanssi ja epistasia additiivisten geenivaikutusten lisäksi (CROW & KIMURA, 1970).	3
2	Sukusiitostaantumien arvioita lehmän 305-päivän maito- ja rasvatuotokselle sukusiitosasteen %-yksikön nousua kohti. M tarkoittaa tilastollista menetelmää, \bar{F} tarkoittaa lehmien keskimääräistä sukusiitosastetta ja max korkeinta yksittäistä sukusiitosastetta.	7
3	Sukusiitettujen lehmien 305-päivän maito- ja rasvatuotosten poikkeamat ei-sukusiitettujen lehmien tuotoksista (HUDSON & VAN VLECK, 1984a).	8
4	Suomen ay:n, tanskanpunaisen (rd), tanskalaisen friisiläisen (df) ja holstein-friisiläisen (hf) välisten risteytysten heteroosivaikutus 305-päivän maito- ja rasvatuotoksissa (PEDERSEN & CRISTENSEN, 1989).	10
5	Täyssisaranalyysin varianssikomponentit sekä niitä vastaavat geneettiset varianssikomponentit (FALCONER, 1981).	25
6	Heritabiliteetin (h^2) vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri täyssisarmäärillä, kun ominaisuuteen vaikuttavat vain additiiviset geenivaikutukset. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oman tuloksen lisäksi vanhempien ja täyssisarten tulokset (indeksi 1).	33
7	Arvosteluvarmuudet täydellisellä mallilla (malli 1), kun ominaisuuteen vaikuttaa additiivisten geenivaikutusten lisäksi dominanssi. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oman tuloksen lisäksi vanhempien ja täyssisarten tulokset (indeksi 1).	33
8	Mallin 2 antamien arvosteluvarmuuksien suhteet mallin 1 antamiin arvosteluvarmuuksiin, kun eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oman tuloksen lisäksi vanhempien ja täyssisarten tulokset (indeksi 1).	34

9	Heritabiliteetin vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri täyssisarmäärillä, kun ominaisuuteen vaikuttavat vain additiiviset geenivaikutukset. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oma tulos sekä vanhempien, isovanhempien että täyssisarten tulokset (indeksi 2).	37
10	Arvosteluvarmuudet täydellisellä mallilla, kun ominaisuuteen vaikuttaa additiivisten geenivaikutusten lisäksi dominanssi. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oma tulos sekä vanhempien, isovanhempien että täyssisarten tulokset (indeksi 2).	37
11	Mallin 2 antamien arvosteluvarmuuksien suhteet mallin 1 antamiin arvosteluvarmuuksiin eri geenifrekvensseillä (p) ja H^2 :n arvoilla. Arvostelussa käytettiin indeksiä 2.	38
12	Mallin 3 antamien arvosteluvarmuuksien suhteet mallin 1 antamiin arvosteluvarmuuksiin eri geenifrekvensseillä (p) ja H^2 :n arvoilla. Arvostelussa käytettiin indeksiä 2.	39
13	Simulaatioesimerkki 1. Populaation kehittymistä kuvaavia todellisten arvojen keskiarvoja, kun eläinten valinnassa on käytetty kolmea eri tilastollista mallia.	50
14	Simulaatioesimerkki 2. Populaation kehittymistä kuvaavia todellisten arvojen keskiarvoja, kun eläinten valinnassa on käytetty kolmea eri tilastollista mallia.	51
15	Simulaatioesimerkki 3. Populaation kehittymistä kuvaavia todellisten arvojen keskiarvoja, kun eläinten valinnassa on käytetty kolmea eri tilastollista mallia.	52
16	Simulaatioesimerkki 1. Eläinten arvosteluun liittyviä tunnuslukuja.	53
17	Simulaatioesimerkki 2. Eläinten arvosteluun liittyviä tunnuslukuja.	54
18	Simulaatioesimerkki 3. Eläinten arvosteluun liittyviä tunnuslukuja.	55

Kuvat

1	Epistasian vaikutus sukusiitostaantumaan kahden lokuksen tapauksessa. Epistasia dominanssivaikutusten välillä on j	4
2	Esimerkkiin liittyvä gameettien polveutuminen.	21
3	Valintaindeksissä käytetyt sukulaistiedot; indeksi 1 ja 2.	27

4	Arvosteluvarmuudet mallilla 1 (yhtenäinen viiva) ja 2 (katkoviiva) kolmella eri H^2 :n arvolla, kun geenifrekvenssi on 0.9 ja kun dominanssi on täydellistä. Arvostelussa käytettiin indeksiä 1.	35
5	Arvosteluvarmuudet mallilla 1 (yhtenäinen viiva) ja 2 (katkoviiva) kolmella eri geenifrekvenssitasolla (p), kun $H^2 = 1.0$ ja kun dominanssi on täydellistä. Arvostelussa käytettiin indeksiä 1.	36
6	Arvosteluvarmuudet malleilla 1 (yhtenäinen viiva), 2 (katkonainen viiva) ja 3 (pisteviivoitus) kolmella eri H^2 :n arvolla, kun geenifrekvenssi on 0.9 ja dominanssi täydellistä. (Indeksi 2)	40
7	Arvosteluvarmuudet malleilla 1 (yhtenäinen viiva), 2 (katkonainen viiva) ja 3 (pisteviivoitus) kolmella eri geenifrekvenssitasolla, kun $H^2 = 1.0$ ja kun dominanssi on täydellistä. (Indeksi 2)	41
8	Harha sukusiitoksen suhteen eri tilastollisilla malleilla esi-merkin 2 viimeiselle sukupolvelle.	56

1 Johdanto

Eläinjalostuksessa yleensä käytetty geneettinen malli on puhtaasti geenien additiivisiin vaikutuksiin perustuva. Monet kvantitatiivisen genetiikan teoriat perustuvat juuri tähän malliin ja eläinjalostuksessa käytetyt tilastolliset menetelmät ovat huomattavasti helpommin sovellettavissa additiiviseen geneettiseen malliin kuin malliin, jossa otetaan huomioon myös muita geenivaikutuksia (dominanssia ja epistasiaa).

Vaikka teoria ei-additiivisen mallin osalta onkin puutteellisempaa ja monimutkaisempaa kuin additiivisen mallin, on varsinkin dominanssin olemassaolosta näyttöjä luonnossa. Tästä on esimerkkinä sukusiitoksen aiheuttama elinvoiman ja tuotosten lasku eli sukusiitostaantuma. Toisaalta tiedetään, että risteytyseläimet ovat yleensä elinvoimaisempia ja tuottavat paremmin kuin vanhempansa. Tällöin on kyseessä heteroosi. Sukusiitostaantuma ja sen vastailmiö heteroosi ovatkin selvimpiä tunnusmerkkejä dominanssin olemassaolosta.

Viime aikoina on kiinnostuttu entistä enemmän eläimelle tyypillisen dominanssiarvon ennustamisesta. Eläimen dominanssiarvoa voitaisiin käyttää hyväksi paritusten suunnittelussa. Toisaalta eläimen jalostusarvo voitaisiin arvioida tarkemmin, jos dominanssivaikutus sisällytettäisiin tilastolliseen malliin. Jälkimmäinen on tärkeää sukusiitostaantuman yhteydessä, jolloin eläimen fenotyypisistä arvosta ei voida erottaa sukusiitostaantuman vaikutusta. Vaikka nämä tavoitteet on tiedostettu jo aikaisemmin, vasta tietokoneiden suurempi laskentakapasiteetti sekä dominanssiin liittyvän teorian ja tietämyksen lisääntyminen ovat tehneet aiheesta ajankohtaisen.

Tämän työn tarkoituksena on selvittää, mikä hyöty arvosteluvarmuudessa saadaan, jos jalostusarvon ennustamisessa käytetään tilastollista mallia, jossa dominanssi otetaan huomioon, epätäydellisiin malleihin verrattuna. Tähän liittyviin teoreettisiin laskelmiin käytetään valintaindeksiä. Tämän lisäksi tehdään simulaatiotutkimus, jonka yhtenä tarkoituksena on selvittää, miten sukusiitostaantuman aiheuttama tuotosten lasku voidaan ottaa huomioon jalostusarvon ennustamisessa.

2 Kirjallisuuskatsaus

Dominanssi voidaan määritellä sekä geenitasolla että genotyyppi-fenotyyppi-tasolla. Tarkastellaan dominanssia ensin geenien toiminnan tasolta. Muutaation aikaansaama geeni ei yleensä pysty tuottamaan proteiinia tai tuote on toimintakyvytöntä. Jos mutantti geeni ilmenee yhdessä normaalin geenin kanssa, joka tuottaa normaalisti proteiinia, yksilön fenotyyppi ei eroa homotsygootista normaalista yksilöstä. Sanotaan, että normaali geeni dominoi mutanttigeeniä, jota kutsutaan vastaavasti resessiiviseksi. Mikäli yksilössä on samaa resessiivistä geeniä kaksi kappaletta, ei proteiinia syntetisoidu lainkaan tai se on toimintakyvytöntä. Tämä ilmenee yksilön fenotyypin muutoksena. Aina resessiivisen ja dominoivan geenin suhde ei ole näin selvä, vaan dominanssi voi olla epätäydellistä (KACSER & BURNS, 1981).

Jos asiaa tarkastellaan genotyyppitasolta, dominanssilla tarkoitetaan tilaa, jossa heterotsygootin yksilön ilmiäsuu verrataan homotsygoottien yksilöiden ilmiäsuuun. Jos heterotsygootti ei poikkea dominoivasta homotsygootista, puhutaan täydellisestä dominanssista. Jos heterotsygootti on lähempänä jompaa kumpaa homotsygoottia, puhutaan osittaisesta dominanssista. Jos heterotsygootti on tarkalleen homotsygoottien keskellä, ei dominanssia ilmene. Täydellisyuden vuoksi voidaan määritellä myös ylidominanssi, joka tarkoittaa tilaa, jossa heterotsygootin arvo on kummankin homotsygootin yläpuolella (FALCONER, 1981).

2.1 Dominanssin vaikutukset populaation keskiarvoon

2.1.1 Sukusiitostaantuma

Sukusiitostaantumalla tarkoitetaan sukusiitoksen aiheuttamaa populaation keskiarvon laskua (FALCONER, 1981). Sukusiitoksella on havaittu olevan vaikutusta etenkin hedelmällisyys- ja elinvoima-ominaisuuksiin.

Jos tarkastellaan eri ominaisuuksia, sukusiitos vaikuttaa niihin eri tavalla. Joihinkin ominaisuuksiin sukusiitosasteen nousu ei vaikuta lainkaan, toisiin vaikutus on lineaarinen, kun taas toisiin ominaisuuksiin sukusiitosasteen nousu vaikuttaa epälineaarisesti. Tätä sukusiitostaantumaa olemusta voidaan tarkastella seuraavan lausekkeen avulla (KEMPTHORNE, 1957 s. 444)

$$\mu_I = \mu_R + F D_1 + F^2 D_2 + F^3 D_3 + \dots,$$

missä μ_I on sukusiitetyn populaation keskiarvo, μ_R on alkuperäisen satunnaisesti paritetun populaation keskiarvo, F on keskimääräinen sukusi-

Taulukko 1: Fenotyypit kahden lokuksen tapauksessa, kun ominaisuuteen vaikuttavat dominanssi ja epistasia additiivisten geenivaikutusten lisäksi (CROW & KIMURA, 1970).

		A_1A_1 p_1^2	A_1A_2 $2p_1p_2$	A_2A_2 p_2^2
B_1B_1	r_1^2	$y - a - b + i$	$y + d_A - b - l$	$y + a - b - i$
B_1B_2	$2r_1r_2$	$y - a + d_B - k$	$y + d_A + d_B + j$	$y + a + d_B + k$
B_2B_2	r_2^2	$y - a + b - i$	$y + d_A + b + l$	$y + a + b + i$

Symbolit on selitetty tekstissä.

tosaste, D_i dominanssipoikkeama alkuperäisestä satunnaisesti paritetusta populaatiosta. Kun $i = 1$ on kyseessä tavallinen lokuksensisäinen dominanssi, kun $i > 1$ on kyseessä kahden tai useamman lokuksen dominanssivaikutusten yhdysvaikutus.

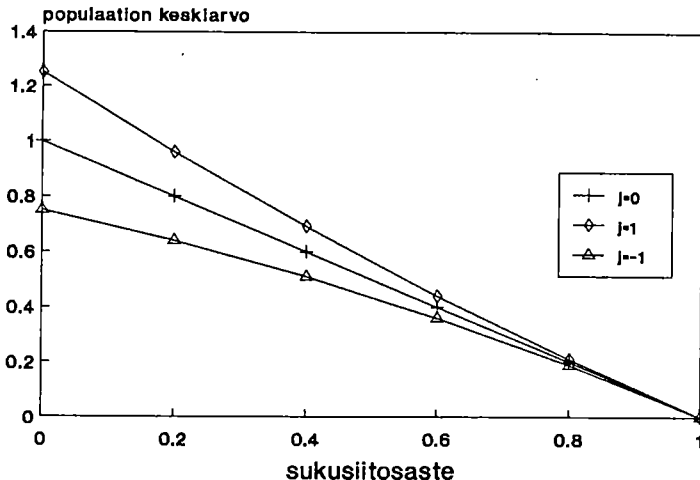
Kaavasta havaitaan suoraan sukusiitoksen olemus. Jos dominanssia ei esiinny eli $D=0$, sukusiitetyn populaation keskiarvo ei poikkeaa alkuperäisestä populaatiosta (valintaa ei oteta huomioon). Kun $D > 0$ ja epistasiaa ei esiinny eri lokusten dominanssivaikutusten välillä, sukusiitostaantuma on lineaarinen F :n suhteen ja saamme yhdelle lokukselle tutun kaavan

$$\mu_I = \mu_R - 2dpqF$$

(FALCONER, 1981), missä d dominanssipoikkeama ja p ja q ovat alleelien frekvenssit. Jos eri lokusten dominanssivaikutusten välillä on yhdysvaikutusta, tulee kaavaan mukaan neliötermi ja sitä korkeammat termit tilanteesta riippuen.

Asiaa voidaan havainnollistaa vielä kahden lokuksen tasolla (CROW & KIMURA, 1970 s.79). Oletetaan, että ominaisuuteen vaikuttaa kaksi lokusta A ja B (taul. 1). A_1, A_2, B_1 ja B_2 ovat alleeleja ja p_1, p_2, r_1 ja r_2 ovat vastaavat alleelien frekvenssit. y tarkoittaa ominaisuuden fenotyyppiä, kun lokuksia A ja B ei oteta huomioon. a ja b ovat additiivisia vaikutuksia, d_A ja d_B ovat dominanssipoikkeamia ja i, j, k ja l ovat epistaattisia vaikutuksia. Sukusiitetyn populaation keskiarvo voidaan laskea summaamalla fenotyyppien ja niiden frekvenssin tulo. Keskiarvo voidaan kirjoittaa

$$\mu_I = \mu_R - FH + F^2M,$$



Kuva 1: Epistasian vaikutus sukusiitostaantumaa kahden lokuksen tapauksessa. Epistasia dominanssivaikutusten välillä on j .

missä

$$\begin{aligned} \mu_R = & y + a(p_2 - p_1) + b(r_2 - r_1) + 2d_A p_1 p_2 \\ & + 2d_B r_1 r_2 + i(r_1 - r_2)(p_1 - p_2) + 2kr_1 r_2(p_2 - p_1) \\ & + 2lp_1 p_2(r_2 - r_1) + 4jp_1 p_2 r_1 r_2, \end{aligned}$$

$$M = 4jp_1 p_2 r_1 r_2$$

$$H = 2\{d_A p_1 p_2 + d_B r_1 r_2 + lp_1 p_2(r_2 - r_1) + kr_1 r_2(p_2 - p_1) + 4jp_1 p_2 r_1 r_2\}$$

Nyt voidaan tarkastella tapausta, jossa a , b , d_A , d_B , k ja l ovat positiivisia eli alleelit A_2 ja B_2 ovat fenotyyppejä 'lisääviä'. Jos epistasia dominanssivaikutusten välillä on positiivinen ($j > 0$), sukusiitostaantumaa kasvu hidastuu sukusiitosasteen kasvaessa. Vastaavasti, jos dominanssivaikutus on negatiivinen ($j < 0$), sukusiitostaantumaa kasvu kiihtyy (kuva 1).

2.1.2 Heteroosi

Heteroosilla tarkoitetaan risteytysjälkeläisten poikkeamaa sukusiitettujen vanhempaislinjojen keskiarvosta. Sitä voidaan pitää sukusiitostaantumaa vastakkaisena ilmiönä (FALCONER, 1981).

Ensimmäisen risteytys sukupolven heteroosivaikutus on sitä suurempi,

mitä enemmän linjat tai rodut ovat toisistaan poikkeavia ominaisuuteen vaikuttavien alleelien frekvenssien suhteen ja mitä suurempi on dominanssipoikkeama. Kaavan avulla ilmoitettuna

$$H_{F_1} = \sum dy^2$$

(FALCONER, 1981), missä H_{F_1} on heteroosin määrä ensimmäisessä risteytysukupolvessa, d on dominanssipoikkeama ja y on populaatioiden geenifrekvenssien ero ja summaus yli ominaisuuteen vaikuttavien lokusten.

Heteroosin määrä on siis suoraan verrannollinen jälkeläisten heterotsygotia-asteeseen (tietyn lokuksen heterotsygoottisten genotyyppien osuus kaikista genotyypeistä). Mitä enemmän populaatiot eroavat toisistaan, sitä suurempi on niiden geenifrekvenssien ero ja sitä suurempi osa jälkeläisistä on heterotsygoottisia. F_2 sukupolvessa heteroosin avulla saavutettu edistyminen puolittuu ja sukupolven keskiarvo laskee kohti risteytettyjen linjojen keskiarvoa. Seuraavissa sukupolvissa (F_3 jne.) keskiarvo pysyy muuttumattomana, jos valintaa eikä sukusiitosta esiinny (FALCONER, 1981).

Aina F_2 -polven heteroosi ei ole pienempi kuin F_1 -polven, koska vanhempien heteroosivaikutus näkyy myös jälkeläisten lisääntyneenä elinvoimana. Yksilössä ilmenevä heteroosivaikutus voidaan jakaa kolmeen eri komponenttiin (NITTER, 1978): yksilöön itseensä liittyvään heteroosiin, emästä johtuvaan eli maternaaliseen heteroosiin ja isästä johtuvaan eli paternaaliseen heteroosiin. Maternaalinen heteroosi voi selittää emän paremman hoitokyvyn puhdasrotuisiin emiin verrattuna esim. risteytys-emän maitotuotos voi olla parempi kuin puhdasrotuisen emän. Vastavasti paternaalinen heteroosi tarkoittaa risteytysisän vaikutusta jälkeläiseen. Kun jälkeläisessä havaitusta heteroosista poistetaan emän ja isän vaikutukset, saadaan yksilöön itseensä liittyvä heteroosi.

Sukusiitoksen tapaan heteroosi ei ole enää lineaarista suhteessa heterotsygotia-asteen kasvuun, jos ominaisuuteen vaikuttaa dominanssin lisäksi myös epistasia. Tämä on otettava huomioon esimerkiksi arvioitaessa F_2 -polven heteroosivaikutusta. Jos ominaisuuteen vaikuttaa dominanssin lisäksi epistasia, F_2 -polven keskiarvo ei ole enää F_1 -polven ja vanhempaislinjojen keskiarvon keskiarvo, vaan epistasiasta riippuen joko pienempi tai suurempi (HILL, 1982).

2.2 Havaittuja dominanssin vaikutuksia kotieläinpopulaatioissa

2.2.1 Sukusiitostaantuma

Kun sukusiitostaantumaa määritetään kenttäaineistosta, käytetään yleensä kolmea menetelmää. Isien sisäisessä regressiossa sukusiitostaantuma saadaan laskemalla jokaiselle tyttäryhmälle tuotoksen regressiokerroin sukusiitosasteen suhteen ja laskemalla näistä tyttärmäärällä painotettu keskiarvo. Tällä tavalla pyritään poistamaan valinnan vaikutus tuotoksista. Isien sisäistä regressiota käytetään yleensä arvioitaessa yhdessä karjassa olevien eläinten sukusiitostaantumaa, joten ympäristö ei aiheuta harhaa.

Toinen käytetty tapa on laskea sukusiitosasteen ja tuotoksen välinen regressio koko aineistosta. Tällöin malliin on sisällytettävä tekijöitä, jotka selittävät valintaa ja ympäristön muutoksia. Edellä kuvatut mallit ovat lineaarisia.

Lineaarinen regressiomalli ei kuitenkaan aina anna parhainta kuvaa sukusiitostaantumasta, jolloin malliin on joko sisällytettävä ei-lineaarisia tekijöitä tai sukusiitosastetta on käytettävä luokittelevana kiinteänä tekijänä. Luokitusmallissa sukusiitostaantuma saadaan selville vertaamalla sukusiitosluokan keskiarvoa ei-sukusiitettujen eläinten tuotosten keskiarvoon. Luokkien määrä on riippuvainen käytetystä aineistosta. Mallissa on myös otettava huomioon ympäristötekijät ja valinta.

Taulukossa 2 on esitetty eri menetelmillä laskettuja sukusiitostaantumia lehmän maito- ja rasvatuotoksissa. Tutkimuksissa käytetyt populaatiot olivat yleensä vain kohtalaisesti sukusiitettuja, keskimääräisen sukusiitosasteen vaihdellessa 1 %:sta 10 %:iin. Eri rotujen välillä ei ole suuria eroja. Vaikka brown swiss näyttäisi reagoivan eniten sukusiitosasteen nousuun, sitä ei voida tämän yhden tutkimuksen perusteella varmistaa. Lineaariset mallit antavat suurinpiirtein samoja tuloksia riippumatta siitä, onko käytetty isän sisäistä regressiota vai suoraan koko aineistosta laskettua regressiota.

Sukusiitostaantumien ennusteiden keskivirhe on useasti korkea, pienentyen aineiston kasvaessa. Eri tutkimuksista laskettu sukusiitostaantumien painotettu keskiarvo 305-päivän maitotuotokselle on -21.13 kg jokaista sukusiitosasteen % -yksikön nousua kohti. Painotetun keskiarvon laskemisessa painoina on käytetty keskivirheen neliön käänteislukua. Esimerkiksi, jos paritetaan kaksi ei-sukusiitettua täyssisararta keskenään, voidaan olettaa, että jälkeläisten maitotuotos on 528 kg ($= 25 \times 21.13$) pienempi kuin ei-sukusiitettujen lehmien. Vastaavasti 305-päivän rasvatuotokselle sukusiitostaantuma on -0.78 kg jokaista sukusiitosasteen %-yksikön nousua kohti.

Taulukko 2: Sukusiitostaantuman arvioita lehmän 305-päivän maito- ja rasvatuotokselle sukusiitosasteen %-yksikön nousua kohti. M tarkoittaa tilastollista menetelmää, \bar{F} tarkoittaa lehmien keskimääräistä sukusiitosastetta ja *max* korkeinta yksittäistä sukusiitosastetta.

Viite ja rotu	M	\bar{F} % <i>max</i>	Sukusiitostaantuma	
			Maito <i>kg ± s.e.</i>	Rasva <i>kg ± s.e.</i>
1 h	1	7 (34)	-54±17	
2 h	1	10 (47)	-23±11	-0.78 ± 0.360
3 ay	2	6 (30)	-27±3.5	-1.20 ± 0.120
3 g	2	4 (27)	-19±3.9	-0.97 ± 0.180
3 h	2	1 (50)	-21±1.2	-0.78 ± 0.004
3 j	2	2 (27)	-15±2.9	-0.80 ± 0.140
3 bs	2	2 (27)	-40 ± 10.6	-1.36 ± 0.440
4 ay	2	1 (33)	-23±3.3	-1.02 ± 0.130
5 g	1	4 (25)	-24 ± 19.3	-1.20 ± 0.800
6			-21.13	-0.78

1 von Krosigk & Lush (1958)	Menetelmä (M)	Rotu
2 Thomson & Freeman (1967)	1 Isien sisäinen regressio	h, holstein
3 Hudson & Van Vleck (1984a)	2 Koko aineistosta	ay, ayrshire
4 Hudson & Van Vleck (1984b)	laskettu regressio	g, guernsey
5 Hermas <i>et al.</i> (1987)		j, jersey
6 painotetut keskiarvot		bs, brown swiss

Taulukossa 3 on esitetty sukusiitostaantuman ennusteet maidontuotannolle, kun sukusiitosastetta käytetään luokittelumuuttujana (HUDSON & VAN VLECK, 1984a). Taulukosta voidaan havaita, että sukusiitostaantuma noudattaa melko hyvin lineaarista mallia. Tosin HUDSON & VAN VLECK (1984a) eivät testanneet, poikkeavatko tulokset tilastollisesti lineaarisesta mallista. Roduista ayrshire ja jersey näyttävät eroavan eniten toisistaan. Kahdessa ylimmässä sukusiitosluokassa ayrshiren ja jerseyyn välinen ero maidontuotantoon vaikuttavassa sukusiitostaantumassa on yli 100 kiloa.

Sikojen porsastuotantoon sukusiitos vaikuttaa kielteisesti. Alentunut porsastuotanto voidaan jakaa emän ja pahnueen sukusiitostaantumiin. Sukusiitetyillä emillä on heikompi hedelmöitymiskyky ja korkeampi por-

Taulukko 3: Sukusiitettyjen lehmien 305-päivän maito- ja rasvatuotosten poikkeamat ei-sukusiitettyjen lehmien tuotoksista (HUDSON & VAN VLECK, 1984a).

Rotu	Ominaisuus	Sukusiitosaste		
		0-5%	5-10%	10-15%
ay	maito	-62.1 ± 25.2	-195.1 ± 28.2	-353.4 ± 36.4
	rasva	-3.3 ± 1.0	-8.4 ± 1.2	-15.8 ± 1.9
g	maito	-24.6 ± 21.6	-88.5 ± 42.8	-289.9 ± 68.9
	rasva	-2.1 ± 1.0	-5.4 ± 2.0	-14.7 ± 3.3
h	maito	-10.5 ± 3.6	-160.3 ± 13.0	-343.7 ± 29.9
	rasva	-0.3 ± 0.1	-5.5 ± 0.5	-12.8 ± 1.1
j	maito	-15.5 ± 13.4	-84.9 ± 36.6	-243.1 ± 55.1
	rasva	-1.1 ± 0.6	-4.2 ± 1.8	-11.8 ± 2.7
bs	maito	-162.2 ± 45.0	-323.0 ± 120.3	-161.4 ± 209.1
	rasva	-6.5 ± 1.9	-10.4 ± 5.0	-9.8 ± 8.7

saskuolleisuus ennen porsimista kuin ei-sukusiitetyillä emillä. Jos myös syntyneet porsaas ovat sukusiitettyjä, niiden elinvoima on heikompi kuin ei-sukusiitettyjen porsaiden aiheuttaen kuolleisuutta varsinkin ennen vieroitusta (HILL & WEBB, 1982).

Arviot emän sukusiitoksen negatiivisesta vaikutuksesta porsastuotantoon ovat 0.23 porsaan luokkaa jokaista sukusiitosasteen 10 %-yksikön nousua kohti (HILL & WEBB, 1982). Vastaava arvio pahnueen sukusiitoksen vaikutuksesta on 0.13 porsasta. BERESKIN *et al.* (1970) saivat sukusiitostaantumien arvioksi -0.31 emälle ja -0.06 pahnueelle ja TORO *et al.* (1988) vastaavasti -0.20 sekä emälle että pahnueelle. Pahnueen vieroituskoolle sukusiitostaantumien arviot ovat -0.24 ja -0.34 emälle ja pahnueelle (HILL & WEBB, 1982). BERESKIN *et al.* (1970) saivat hieinan alempia arviota; -0.24 ja -0.16. Tulokset perustuvat lineaariseen regressiomalliin.

2.2.2 Heteroosi

Heteroosin määrittäminen on hankalampaa kuin sukusiitostaantumien. Yksi tapa määrittää heteroosi on käsitellä geneettisiä ryhmiä (esim. puhdaslinjat, F_1 -risteytykset, F_2 -risteytykset jne.) kiinteinä. Mallin antama arvio heteroosista sisältää tällöin lineaarisen osan (dominanssin vaikutus)

lisäksi ei-lineaarisia tekijöitä, epistasiaa ja kytkennän vaikutuksia (ROBISON *et al.*, 1981).

Toinen tapa on käyttää dominanssimallia, jossa geneettisen ryhmän vaikutus otetaan huomioon regressoimalla kunkin eläimen tuotos kohti puhtaita linjoja sen mukaan, kuinka monta prosenttia sen geneeistä tulee eri linjoista. Heteroosivaikutus saadaan selville regressoimalla tuotokset sen mukaan, kuinka suuri osa geneeistä tulee kustakin F_1 -polven risteytyksestä. Esimerkiksi, jos eläin on rotujen A ja B F_1 -polven risteytys, vaikuttaa sen tuotokseen 50 % rodun A keskimääräinen additiivinen taso ja 50 % rodun B keskimääräinen additiivinen taso. Eläimessä esiintyvä heteroosivaikutus on 100 % rodun A ja B risteytykselle tyypillistä vaikutusta. Edellä esitetty malli ottaa huomioon risteytettävien linjojen tasoerot ja käsittelee heteroosia lineaarisena eli heteroosiin oletetaan vaikuttavan vain dominanssin. Jos heteroosiin vaikuttaa myös epistasia, antaa malli harhaisia estimaatteja heteroosin suuruudesta ja dominanssin vaikutuksesta. Puhtaaseen dominanssimalliin voidaan eritellä lisäksi emästä ja isästä johtuva heteroosivaikutus (ROBISON *et al.*, 1981).

DICKERSON (1969) esitteli rekombinaatiomenetyksen. Rekombinaatiomenetys voi ilmetä, kun F_1 tai F_2 polven yksilöitä risteytetään satunnaisesti keskenään. Tällöin rekombinaatiossa voidaan menettää vanhempaislinjojen additiivisten geenivaikutusten välillä olevia hyödyllisiä yhdysvaikutuksia. Rekombinaatiomenetys täsmällisemmin ilmaistuna on niiden lokusparien keskimääräinen osuus kaikista riippumattomasti yhdistyneistä lokuksista, joita vanhemmilla ei esiinny. Esimerkiksi, jos käsitellään kahta lokusta ja F_1 -polven yksilöt ovat kaikki AaBb -tyyppiä, rekombinaatiomenetys on 0.5 F_2 -polvelle ja 0.25 takaisinristeytykselle ($F_1 \times$ peruspolvi). Jos rekombinaatiomenetys sisällytetään malliin, saadaan kolmas yleisesti käytetty menetelmä heteroosin arvioimiseksi, nimitetään sitä esim. rekombinaatiomalliksi (PEDERSEN & CHRISTENSEN, 1989).

ROBISON *et al.* (1981) arvioivat heteroosivaikutuksia kolmelle eri risteytykselle. Risteytettävät rodut olivat ayrshire, holstein ja brown swiss. Tilastollisena mallina ROBISON *et al.* (1981) käyttivät dominanssimallia, jossa emän maternaalivaikutus otettiin erillisenä tekijänä huomioon. Maidon ja rasvan vuosituotosten heteroosivaikutukset olivat keskimäärin 5.1 % ja 6.4 %. Suurin heteroosi saatiin risteyttämällä holstein brown swissin kanssa ja pienin risteyttämällä ayrshire brown swissin kanssa. PEDERSEN & CRISTENSEN (1989) käyttivät arvioinnissa dominanssimallia ja rekombinaatiomallia. Risteytettävänä rotuina oli suomalainen ay, tanskanpunainen ja holstein. Keskimääräiseksi heteroosiksi 305-päivän maitotuotokselle he saivat 7 %. Dominanssimalli ja rekombinaatiomalli antoivat erilai-

Taulukko 4: Suomen ay:n, tanskanpunaisen (rd), tanskalaisen friisiläisen (df) ja holstein-friisiläisen (hf) välisten risteytysten heteroosivaikutus 305-päivän maito- ja rasvatuotoksissa (PEDERSEN & CRISTENSEN, 1989).

Rotu- risteytys	Menetelmä	Heteroosi	
		Maito <i>kg ± s.e.</i>	Rasva <i>kg ± s.e.</i>
<i>ay × rd</i>	1	428 ± 119	20 ± 5
	2	486 ± 120	22 ± 5
<i>ay × hf</i>	1	206 ± 183	6 ± 7
	2	820 ± 364	24 ± 14
<i>hf × rd</i>	1	537 ± 129	20 ± 5
	2	210 ± 215	10 ± 9
<i>hf × df</i>	1	47 ± 198	3 ± 8
	2	-293 ± 242	-7 ± 10

1 Dominanssimalli

2 Rekombinaatiomalli

sia tuloksia heteroosin suuruudesta eri risteytyksille (taulukko 4). Esimerkiksi suomalaisen ay:n ja holsteinin risteytyksen heteroosivaikutus maitotuotokselle dominanssimallilla arvioituna oli 206 *kg*, kun se rekombinaatiomallilla oli 820 *kg*. Vastaavat arvot rasvatuotoksen heteroosivaikutukselle holsteinin ja ayrshiren väliseksi heteroosiksi 3.1 % käyttäen dominanssimallia. VAN DER WERF (1990) sai samalle ominaisuudelle rekombinaatiomallilla holsteinin ja hollanninpunaisen risteytyksen heteroosivaikutukseksi 2.4 % ja holsteinin ja friisiläisen heteroosivaikutukseksi 2.2 %.

Arvioitaessa sikojen porsastuotannossa esiintyvää heteroosia on emästä johtuva ja pahnueesta itsestään johtuva heteroosi huomioitava erikseen. Laajassa kirjallisuuskatsauksessa SELIER (1976) sai länsimaisten rotujen välillä tehtyjen risteytysten heteroosivaikutukseksi pahnueen syntymäkoolle 0.75 porsasta emästä ja 0.30 porsasta pahnueesta johtuvana. Pahnueen vieroituskoolle risteytysten heteroosivaikutus oli vastaavasti 0.85 ja 0.45. Jos risteytyksissä käytetään hyvin sikiävää kiinalaista Meishan rotua, ovat heteroosivaikutukset suuremmat. BIDANEL *et al.* (1989) saivat tutkimuksessaan pahnueen syntymäkoon heteroosiksi 2.6 emälle ja 0.9 pahnueelle, kun risteytyksissä oli käytetty meishan ja yorkshire rotuja. Vastaavat arvot pahnueen vieroituskoolle olivat 2.5 ja 1.2 porsasta.

2.3 Dominanssin hyödyntäminen eläinjalostuksessa

Eläinjalostuksessa hyödynnetään monin tavoin geenien additiivisia ominaisuuksia. Valittaessa eläimiä seuraavan sukupolven vanhemmiksi valinta tehdään eläimen jalostusarvon eli additiivisen geneettisen arvon perusteella. Tämä on järkevää, jos jalostettavassa populaatiossa halutaan saada aikaan pysyvää edistymistä sukupolvesta toiseen. Toisaalta esimerkiksi broilereiden tuotannossa käytetään kahden linjan tai rodun risteytystä. Tällöin tuotantoeläimissä pyritään yhdistämään linjojen tai rotujen hyviä ominaisuuksia ja hyödyntämään heteroosivaikutusta.

Dominanssia voidaan hyödyntää jalostusstrategioissa. Tähän asti eniten käytetty dominanssia hyödyntävä jalostustrategia on risteytysjalostus. Tulevaisuudessa toinen keino voi olla paritusvalinta, jossa pyritään valitsemaan parhaat vanhempaisyhdistelmät tiettyä jälkeläisten käyttötarkoitusta varten. Esimerkiksi, jos halutaan jälkeläisen kasvavan hyvin, voidaan lehmälle valita sonni, joka kyseisen lehmän kanssa antaa kasvun suhteen parhaan odotetun genotyypin jälkeläiselle. Tällöin valinnassa hyödynnetään jälkeläisen additiivista ja dominanssiarvoa kasvun suhteen.

Eri risteytyksiä voidaan vertailla keskenään GCA :n (general combining ability) ja SCA :n (specific combining ability) avulla. GCA tarkoittaa rodun tai linjan (laajemmin ajateltuna myös yksilön) keskimääräistä arvoa, kun se on risteytyksen toisena osapuolena, muihin rotuihin tai linjoihin verrattuna. SCA tarkoittaa kahden eri rodun tai linjan yhdysvaikutusta F_1 -polven eläimiin. Kaavan muodossa esitettynä risteytyksen P ja Q todellinen arvo Y on

$$Y - \bar{Y} = GCA_P + GCA_Q + SCA_{PQ},$$

missä \bar{Y} on kaikkien risteytysten keskiarvo. GCA on riippuvainen rodun tai linjan additiivisesta arvosta ja additiivisesta yhdysvaikutuksesta. SCA on vastaavasti riippuvainen dominanssivaikutuksista (FALCONER, 1981). GCA :ta ja SCA :ta voidaan verrata heteroosin estimoinnissa käytettyyn dominanssimalliin, jolloin rotujen additiivista arvoa vastaisi GCA ja dominanssista johtuvaa heteroosia vastaisi SCA .

Yksilön dominanssiarvo voidaan ottaa myös huomioon, kun halutaan tehdä klooneja yhdestä yksilöstä (SMITH & MÄKI-TANILA, 1990). Myös muut tulevaisuuden menetelmät voivat hyödyntää dominanssia.

Dominanssin epäsuorasta hyödyntämisestä SMITH & MÄKI-TANILA (1990) mainitsevat eläimen jalostusarvon ennustamisen luotettavuuden paranemisen, jos dominanssivaikutus sisällytetään tilastolliseen malliin. Mitä enemmän tiedetään yksilöiden välisistä sukulaisuuksista, sitä varmemmin jalostusarvot voidaan ennustaa.

2.4 Jalostusarvon ennustaminen ja ennusteiden luotettavuus

2.4.1 Valintaindeksi

Valintaindeksissä pyrkimyksenä on löytää sellainen lineaarinen malli, joka minimoi ennustetun ja todellisen arvon välisen eron neliön eli haetaan paras lineaarinen jalostusarvon ennuste (BLP) kaikkien lineaaristen ennusteiden joukosta. Siinä oletetaan, että kiinteiden tekijöiden vaikutus ja satunnaistekijöiden varianssit ja kovarianssit tunnetaan. Valintaindeksin johtaminen on käyty läpi mm. VAN VLECKIN (1988) ja MÄNTYSAAREN & STRANDÉNIN (1990) monisteissa.

Tarkastellaan lineaarista mallia

$$y_i = \mu + a_i + e_i$$

y_i = eläimen tulos

μ = keskiarvo

a_i = eläimen additiivinen geneettinen arvo

e_i = jäännös

Sama yhtälö vektorimuodossa esitettynä

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{a} + \mathbf{e},$$

jossa tekijöiden odotusarvot ja varianssi-kovarianssimatriisit ovat

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{\mu} \\ \mathbf{o} \\ \mathbf{o} \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{C} & \mathbf{R} \\ \mathbf{C}' & \mathbf{G} & \mathbf{o} \\ \mathbf{R}' & \mathbf{o} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

Mallissa on vain yksi kiinteä tekijä (populaation keskiarvo) ja jokaisella eläimellä oletetaan olevan yksi tuotos. \mathbf{G} voidaan ilmaista additiivisen sukulaisuusmatriisin \mathbf{A} ja populaation additiivisen geneettisen varianssin σ_a^2 avulla, jolloin $\mathbf{G} = \mathbf{A}\sigma_a^2$. \mathbf{R} on diagonaalimatriisi, jonka diagonaalialkioina on jäännösvarienssi σ_e^2 .

$$\mathbf{V} = \text{Var}(\mathbf{y})$$

$$= \text{Var}(\mathbf{a} + \mathbf{e})$$

$$= \text{Var}(\mathbf{a}) + \text{Var}(\mathbf{e}) + \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{e}') + \text{Cov}(\mathbf{e}, \mathbf{a}')$$

$$= \mathbf{G} + \mathbf{R}$$

ja

$$\begin{aligned}
C &= \text{Cov}(\mathbf{y}, \mathbf{a}') \\
&= \text{Cov}(\mathbf{a} + \mathbf{e}, \mathbf{a}') \\
&= \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{a}') + \text{Cov}(\mathbf{e}, \mathbf{a}') \\
&= \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{a}') = \mathbf{G}.
\end{aligned}$$

Oletetaan, että $\text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{e}') = \text{Cov}(\mathbf{e}, \mathbf{a}') = \mathbf{0}$.

Valintaindeksin mukaan paras lineaarinen ennuste jalostusarvoille ($\hat{\mathbf{a}}$) saadaan \mathbf{a} :n ehdollisella odotusarvolla, kun \mathbf{y} tiedetään. Odotusarvo \mathbf{a} :lle saadaan siis lausekkeella

$$\hat{\mathbf{a}} = E(\mathbf{a}|\mathbf{y}) = \mathbf{C}'\mathbf{V}^{-1}(\mathbf{y} - \boldsymbol{\mu}).$$

Jos pidetään kiinteät tekijät samana ja otetaan arvosteluun mukaan toisena satunnaisena tekijänä dominanssivaikutus, saadaan malli

$$y_i = \mu + a_i + d_i + e_i$$

- y_i = eläimen tulos
- μ = keskiarvo
- a_i = eläimen additiivinen geneettinen arvo
- d_i = eläimen dominanssiarvo
- e_i = jäännös

ja vektorimuodossa esitettynä

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{a} + \mathbf{d} + \mathbf{e},$$

missä

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{\mu} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{C}_1 & \mathbf{C}_2 & \mathbf{R} \\ \mathbf{C}_1' & \mathbf{G}_1 & \mathbf{C}_3 & \mathbf{0} \\ \mathbf{C}_2' & \mathbf{C}_3' & \mathbf{G}_2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{R}' & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

Kuten edellä

$$\hat{\mathbf{a}} = E(\mathbf{a}|\mathbf{y}) = \mathbf{C}'_1\mathbf{V}^{-1}(\mathbf{y} - \boldsymbol{\mu}),$$

missä

$$\begin{aligned} \mathbf{V} &= \text{Var}(\mathbf{y}) \\ &= \text{Var}(\mathbf{a} + \mathbf{d} + \mathbf{e}) \\ &= \text{Var}(\mathbf{a}) + \text{Var}(\mathbf{d}) + \text{Var}(\mathbf{e}) \\ &\quad + \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{d}') + \text{Cov}(\mathbf{d}, \mathbf{a}') + \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{e}') \\ &\quad + \text{Cov}(\mathbf{e}, \mathbf{a}') + \text{Cov}(\mathbf{d}, \mathbf{e}') + \text{Cov}(\mathbf{e}, \mathbf{d}') \\ &= \mathbf{G}_1 + \mathbf{G}_2 + \mathbf{C}_3 + \mathbf{C}'_3 + \mathbf{R} \end{aligned}$$

ja

$$\begin{aligned} \mathbf{C}_1 &= \text{Cov}(\mathbf{y}, \mathbf{a}') \\ &= \text{Cov}(\mathbf{a} + \mathbf{d} + \mathbf{e}, \mathbf{a}') \\ &= \text{Var}(\mathbf{a}) + \text{Cov}(\mathbf{d}, \mathbf{a}') + \text{Cov}(\mathbf{e}, \mathbf{a}') \\ &= \mathbf{G}_1 + \mathbf{C}'_3. \end{aligned}$$

Jalostusarvon ennusteiden varianssi ja kovarianssi todellisen arvon kanssa voidaan laskea seuraavasti:

$$\begin{aligned} \text{Var}(\hat{\mathbf{a}}) &= \text{Var}(\mathbf{C}'_1 \mathbf{V}^{-1} (\mathbf{y} - \boldsymbol{\mu})) \\ &= \mathbf{C}'_1 \mathbf{V}^{-1} \text{Var}(\mathbf{y}) \mathbf{V}^{-1} \mathbf{C}_1 \\ &= \mathbf{C}'_1 \mathbf{V}^{-1} \mathbf{V} \mathbf{V}^{-1} \mathbf{C}_1 \\ &= \mathbf{C}'_1 \mathbf{V}^{-1} \mathbf{C}_1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\mathbf{a}, \hat{\mathbf{a}}') &= \text{Cov}(\mathbf{a}, (\mathbf{y}' - \boldsymbol{\mu}') \mathbf{V}^{-1} \mathbf{C}_1) \\ &= \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{y}') \mathbf{V}^{-1} \mathbf{C}_1 \\ &= \mathbf{C}'_1 \mathbf{V}^{-1} \mathbf{C}_1 \end{aligned}$$

Jos väärästä \mathbf{G}_2 :stä tai \mathbf{R} :stä johtuen jalostusarvojen ennustamisessa käytetään oikean \mathbf{V} :n sijasta väärää matriisia $\hat{\mathbf{V}}$ (SALES & HILL, 1976), niin tällöin

$$\begin{aligned} \text{Var}(\hat{\mathbf{a}}) &= \text{Var}(\mathbf{C}'_1 \hat{\mathbf{V}}^{-1} (\mathbf{y} - \boldsymbol{\mu})) \\ &= \mathbf{C}'_1 \hat{\mathbf{V}}^{-1} \text{Var}(\mathbf{y}) \hat{\mathbf{V}}^{-1} \mathbf{C}_1 \\ &= \mathbf{C}'_1 \hat{\mathbf{V}}^{-1} \mathbf{V} \hat{\mathbf{V}}^{-1} \mathbf{C}_1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\mathbf{a}, \hat{\mathbf{a}}') &= \text{Cov}(\mathbf{a}, (\mathbf{y}' - \boldsymbol{\mu}') \hat{\mathbf{V}}^{-1} \mathbf{C}_1) \\ &= \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{y}') \hat{\mathbf{V}}^{-1} \mathbf{C}_1 \\ &= \mathbf{C}'_1 \hat{\mathbf{V}}^{-1} \mathbf{C}_1 \end{aligned}$$

Jos valintaindeksissä käytettävä C_1 on väärä (\hat{C}_1), niin tällöin vastaavat varianssit ja kovarianssit ovat:

$$\begin{aligned}\text{Var}(\hat{a}) &= \text{Var}(\hat{C}_1' \hat{V}^{-1} (y - \mu)) \\ &= \hat{C}_1' \hat{V}^{-1} \text{Var}(y) \hat{V}^{-1} \hat{C}_1 \\ &= \hat{C}_1' \hat{V}^{-1} V \hat{V}^{-1} \hat{C}_1\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\text{Cov}(a, \hat{a}') &= \text{Cov}(a, (y' - \mu') \hat{V}^{-1} \hat{C}_1) \\ &= \text{Cov}(a, y') \hat{V}^{-1} \hat{C}_1 \\ &= C_1' \hat{V}^{-1} \hat{C}_1\end{aligned}$$

Tämän jälkeen arvosteluvarmuudet jalostusarvojen ennusteille (r) voidaan laskea lausekkeella:

$$r = \frac{\text{Cov}(a, \hat{a})}{\sqrt{\text{Var}(a)\text{Var}(\hat{a})}}$$

2.4.2 BLUP

Käytännön arvostelussa monien kiinteiden tekijöiden vaikutuksia ei tunneta, joten ne on arvioitava samanaikaisesti satunnaistekijöiden kanssa. Tällöin saamme BLUP:n (Best Liner Unbiased Prediction). BLUP tarkoittaa parasta ennustetta kaikista harhattomista ja lineaarisista ennusteista. BLUP:a johdettaessa pyritään minimoimaan ennustevirheen varianssi eli todellisen arvon ja ennustetun arvon erotuksen neliö silloin, kun havaintojen odotusarvoa ei tunneta (HENDERSON, 1973). Jalostusarvon laskemisessa tarvittavat kiinteät ja satunnaistekijät voidaan ratkaista samasta yhtälöryhmästä ns. Hendersonin sekamalliyhtälöllä (Mixed Model Equations, MME).

Tarkastellaan yleistä matriisimuodossa esitettyä mallia

$$y = Xb + Zu + e$$

- y = havaintovektori
- b = kiinteiden tekijöiden vektori
- X = kiinteisiin tekijöihin liittyvä kerroinmatriisi
- u = satunnaistekijöiden vektori
- Z = satunnaistekijöihin liittyvä kerroinmatriisi
- e = jäännöstekijöiden vektori

Vastaavat odotusarvot ja varianssit ovat

$$E \begin{bmatrix} y \\ u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} y \\ u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} V & C & R \\ C' & G & 0 \\ R' & 0 & R \end{bmatrix}$$

Mallissa esiintyvät kiinteät tekijät ja satunnaistekijät voidaan ratkaista samanaikaisesti sekamalliyhtälöryhmästä

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

Jos $R = I\sigma_e^2$, voidaan yhtälö sieventää muotoon

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\lambda \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

missä $\lambda = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_u^2}$.

Yhtälöissä satunnaistekijä u voi olla esim. eläimen jalostusarvo, mutta se voi sisältää useampiakin satunnaistekijöitä esim. additiivisen geneettisen arvon lisäksi myös ei-additiivisia geneettisiä vaikutuksia (HENDERSON, 1985).

Tarkastellaan samaa mallia, jota käsiteltiin valintaindeksin yhteydessä, nyt kuitenkin vain ei-sukusiitetylle populaatiolle eli

$$y = X\mu + Za + Zd + e,$$

missä

$$E \begin{bmatrix} y \\ a \\ d \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} y \\ a \\ d \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} V & C_1 & C_2 & R \\ C_1' & G_1 & 0 & 0 \\ C_2' & 0 & G_2 & 0 \\ R' & 0 & 0 & R \end{bmatrix}$$

$G_1 = A\sigma_a^2$ ja $G_2 = D\sigma_d^2$, missä σ_d^2 on dominanssivarianssi ja D siihen liittyvä dominanssisukulaisuusmatriisi. Jos mallissa oletetaan, että jokaisella eläimellä on yksi tuotos ($Z = I$), kiinteinä tekijöinä on vain populaation

keskiarvo ($\mathbf{X} = \mathbf{1}$) ja että eläimet eivät ole keskenään sukusiitettyjä, jolloin $\text{Cov}(\mathbf{d}, \mathbf{a}') = \text{Cov}(\mathbf{a}, \mathbf{d}') = \mathbf{0}$, sekamalliyhtälöryhmäksi saadaan

$$\begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{1} & \mathbf{1}' & \mathbf{1}' \\ \mathbf{1} & \mathbf{I} + \mathbf{A}^{-1}\lambda & \mathbf{0} \\ \mathbf{1} & \mathbf{0} & \mathbf{I} + \mathbf{D}^{-1}\gamma \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\boldsymbol{\mu}} \\ \hat{\mathbf{a}} \\ \hat{\mathbf{d}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{y} \\ \mathbf{I}\mathbf{y} \\ \mathbf{I}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

missä $\lambda = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_d^2}$ ja $\gamma = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_d^2}$.

2.5 D-matriisi

Jotta eläimille pystyttäisiin laskemaan jalostusarvot, on niiden väliset sukulaisuudet tunnettava. Voidaan myös sanoa, että mallissa esiintyvien satunnaistekijöiden varianssi-kovarianssi -matriisi on tiedettävä. Seuraavaksi käydään läpi dominanssisukulaisuusmatriisin (\mathbf{D}) muodostamisen. Jos \mathbf{D} :ssä ei tarvitse ottaa huomioon sukusiitosta, \mathbf{D} voidaan muodostaa suoraan \mathbf{A} :n elementeistä (HENDERSON, 1985). Jos sukusiitos halutaan ottaa huomioon, \mathbf{D} :tä ei ole itsenäisenä olemassa (SMITH & MÄKITALILA, 1990).

2.5.1 Eläimet eivät ole sukusiitettyjä

Jos eläimet eivät ole sukusiitettyjä (HENDERSON, 1985), \mathbf{D} :n elementit voidaan johtaa suoraan \mathbf{A} :n elementeistä. Säännöt \mathbf{D} :n muodostamiseksi ei-sukusiitetylle populaatiolle ovat seuraavat:

1. kaikki diagonaalelementit = 1,
2. kaikki peruspölvien eläimiä vastaavat rivi- ja sarake-elementit = 0,
3. muut elementit voidaan laskea kaavalla $d_{fg} = (a_{hj}a_{ik} + a_{hk}a_{ij})/4$, missä eläimen f vanhemmat ovat h ja i ja eläimen g vanhemmat ovat j ja k ; a on \mathbf{A} :n elementti.

Muodostetaan \mathbf{D} esimerkkitapaukselle (kuva 2). \mathbf{D} :n muodostaminen aloitetaan laittamalla jokaiseen diagonaaliin 1 sekä peruspölvien eläimien vastaavien rivien ja sarakkeiden ei-diagonaalelementteihin 0, jolloin \mathbf{D} :ksi saadaan:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & - & 0 & - & - \\ 0 & 0 & - & 1 & 0 & - & - \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & - & - & 0 & - & - \\ 0 & 0 & - & - & 0 & - & - \end{bmatrix}$$

Loput elementit saadaan edellä olleen laskukaavan avulla:

$$d_{34} = d_{43} = (a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21})/4 = (1 \cdot 1 + 0 \cdot 0)/4 = .25$$

$$d_{67} = d_{76} = (a_{44}a_{55} + a_{45}a_{54})/4 = (1 \cdot 1 + 0 \cdot 0)/4 = .25$$

$$d_{36} = d_{63} = (a_{14}a_{25} + a_{15}a_{24})/4 = (.5 \cdot 0 + 0 \cdot .5)/4 = 0$$

Samalla periaatteella lasketaan jäljellä olevat elementit, jolloin lopulliseksi D :ksi saadaan:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & .25 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .25 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & .25 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & .25 & 1 \end{bmatrix}$$

2.5.2 Eläimet ovat sukusiitetyjä

Jos eläimet ovat sukusiitettyjä ja ominaisuuteen vaikuttaa dominanssi (ei epistasiaa), geneettistä varianssia kuvaa 5 eri tunnuslukua (HARRIS, 1964). Näistä kaksi on tuttuja, additiivinen varianssi σ_a^2 ja dominanssivarianssi σ_d^2 . Näiden kahden lisäksi tarvitaan kolme uutta tunnuslukua: dominanssivarianssi homotsygoottien välillä σ_b^2 , homotsygoottien kovarianssi additiivisen vaikutuksen ja dominanssivaikutuksen välillä σ_{ad} sekä sukusiitostaantuma u_s . Dominanssivariassi homotsygoottien välillä voidaan ilmaista lausekkeella

$$\sigma_b^2 = \delta^2 - u_s^2,$$

missä δ^2 on neliöity keskimääräinen dominanssivaikutus ja u_s^2 on neliöity sukusiitostaantuma (HARRIS, 1964). Täysin sukusiitetyille eläimille ge-

neettinen varianssi on

$$\sigma_g^2 = 2\sigma_a^2 + 2\sigma_{a\delta} + \sigma_\delta^2.$$

Jos eläimet eivät ole sukusiitettynä

$$\sigma_g^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2.$$

Yleisessä muodossa

$$\sigma_g^2 = (1 + F)\sigma_a^2 + (1 - F)\sigma_d^2 + F\delta^2 + 2F(\sigma_{a\delta}) - F^2u_\delta^2,$$

missä F on yksilön sukusiitosaste.

Sukusiitetylle populaatiolle D :tä ei voida muodostaa suoraan A :sta. Säännöt D :n muodostamiselle on esitetty SMITH & MÄKI-TANILAN (1990) artikkelissa. Itse asiassa SMITH & MÄKI-TANILA (1990) eivät muodosta suoraan D :tä, vaan he muodostavat gameetteihin perustuvan laajennetun genomitaulun E , josta voidaan tarvittaessa edelleen muodostaa A :ta ja D :tä vastaavat osat sekä kovariansseja $\sigma_{a\delta}$ vastaava AD -matriisi. E :n muodostamista varten lasketaan additiivisille sekä dominanssivaikutuksille ensimmäiset ja toiset momentit (SMITH & MÄKI-TANILA, 1990).

additiivinen:

$$E(a_i) = 0 \quad (\text{kaikilla } i\text{:n arvoilla})$$

dominanssi:

$$E(d_{ij}) = \begin{cases} 0 & (i \neq j; i \in \theta) \\ u_\delta & (i = j \in \theta) \\ 1/2E(d_{xj}) + 1/2E(d_{yj}) & (i \neq j; i \notin \theta) \\ 1/2E(d_{xx}) + 1/2E(d_{yy}) & (i = j \notin \theta) \end{cases}$$

additiivinen \times additiivinen:

$$E(a'_i a'_j) = \begin{cases} 0 & (i \neq j; i \in \theta) \\ \sigma_a^2 & (i = j \in \theta) \\ 1/2E(a'_x a'_j) + 1/2E(a'_y a'_j) & (i \neq j; i \notin \theta) \\ 1/2E(a'_x a'_x) + 1/2E(a'_y a'_y) & (i = j \notin \theta) \end{cases}$$

additiivinen \times dominanssi:

$$E(a'_i d_{km}) = \begin{cases} 0 & (i \neq k \text{ tai } i \neq m; i \in \theta) \\ \sigma_{a\delta} & (i = k = m \in \theta) \\ 1/2E(a'_x d_{km}) + 1/2E(a'_y d_{km}) & (i \neq k, i \notin \theta) \\ 1/2E(a'_x d_{xm}) + 1/2E(a'_y d_{ym}) & (i = k; i \neq m; i \notin \theta) \\ 1/2E(a'_x d_{xx}) + 1/2E(a'_y d_{yy}) & (i = j = m \notin \theta) \end{cases}$$

$$E(d'_{ij} a_k) = \begin{cases} 0 & (i \neq k \text{ tai } j \neq k; i \in \theta) \\ 1/2E(d'_{xj} a_k) + 1/2E(d'_{yj} a_k) & (i \neq j; i \neq k; i \notin \theta) \\ 1/2E(d'_{xx} a_k) + 1/2E(d'_{yy} a_k) & (i = j; i \neq k; i \notin \theta) \end{cases}$$

dominanssi \times dominanssi:

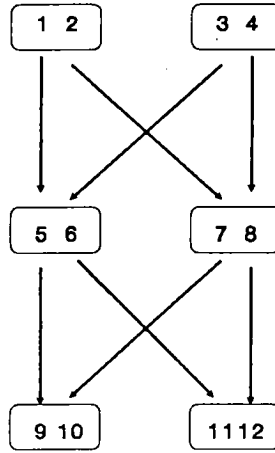
$$E(d'_{ij} d_{km}) = \begin{cases} 0 & (i \neq j \text{ tai } k \neq m; \\ & i \neq k \text{ tai } j \neq m; i \in \theta) \\ u_{\delta}^2 & (i = j \neq k = m; i \in \theta) \\ \sigma_d^2 & (i \neq j; k \neq m; i = k; \\ & j = m; i \in \theta) \\ \delta^2 & (i = j = k = m \in \theta) \\ 1/2E(d'_{xj} d_{km}) + 1/2E(d'_{yj} d_{km}) & (i \neq j; i \neq k; i \notin \theta) \\ 1/2E(d'_{xx} d_{km}) + 1/2E(d'_{yy} d_{km}) & (i = j; i \neq k; i \notin \theta) \\ 1/2E(d'_{xj} d_{xm}) + 1/2E(d'_{yj} d_{ym}) & (i \neq j; i = k; i \neq m; i \notin \theta) \\ 1/2E(d'_{xx} d_{xx}) + 1/2E(d'_{yy} d_{yy}) & (i = j = k = m; i \notin \theta) \end{cases}$$

Edellä esitetyissä rekursiokaavoissa θ merkitsee peruspölvien gameetteja ja $i > j, k, m, k > m$ ja i :n vanhempaisgameetit ovat x ja y .

Otetaan esimerkkinä D :n muodostaminen edellä esitettyjen sääntöjen avulla tapaukselle, jossa täyssidaret on pariteltu keskenään. Ei-sukusiitettyjen eläinten välinen matriisi voidaan muodostaa suoraan A :sta, joten laskuesimerkiksi eläinten välisestä dominanssikovarianssista otetaan vain tapaus, jossa toisena osapuolena on sukusiitetty eläin (täyssidarparituksessa syntynyt). Kuvassa 2 on esitetty kuusi eläintä gameetteineen. Esimerkiksi toiseksi viimeisen eläimen gameetit ovat 9 ja 10.

$$\text{Var}(d_{10-9}) = E(d_{10-9}d_{10-9}) - E(d_{10-9})E(d_{10-9})$$

Jotta varianssi pystyttäisiin laskemaan, ensimmäinen ja toinen momentti on laskettava ensin.



Kuva 2: Esimerkkiin liittyvä gameettien polveutuminen.

$$\begin{aligned}
 E(d_{10-9}d_{10-9}) &= \\
 &= 1/2 [E(d_{7-9}d_{7-9}) + E(d_{8-9}d_{8-9})] \\
 &= 1/4 [E(d_{7-5}d_{7-5}) + E(d_{7-6}d_{7-6}) + E(d_{8-5}d_{8-5}) + E(d_{8-6}d_{8-6})] \\
 &= 1/8 [E(d_{1-5}d_{1-5}) + E(d_{2-5}d_{2-5}) + E(d_{1-6}d_{1-6}) + E(d_{2-6}d_{2-6}) \\
 &\quad + E(d_{3-5}d_{3-5}) + E(d_{4-5}d_{4-5}) + E(d_{3-6}d_{3-6}) + E(d_{4-6}d_{4-6})] \\
 &= 1/16 [E(d_{1-1}d_{1-1}) + E(d_{2-1}d_{2-1}) + E(d_{2-1}d_{2-1}) + E(d_{2-2}d_{2-2}) \\
 &\quad + E(d_{1-3}d_{1-3}) + E(d_{1-4}d_{1-4}) + E(d_{2-3}d_{2-3}) + E(d_{2-4}d_{2-4}) \\
 &\quad + E(d_{3-1}d_{3-1}) + E(d_{3-2}d_{3-2}) + E(d_{4-1}d_{4-1}) + E(d_{4-2}d_{4-2}) \\
 &\quad + E(d_{3-3}d_{3-3}) + E(d_{3-4}d_{3-4}) + E(d_{4-3}d_{4-3}) + E(d_{4-4}d_{4-4})] \\
 &= 1/16 [4\delta^2 + 12\sigma_d^2] \\
 &= \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2
 \end{aligned}$$

ja

$$\begin{aligned}
E(d_{10-9}) &= 1/2 [E(d_{7-9}) + E(d_{8-9})] \\
&= 1/4 [E(d_{7-5}) + E(d_{7-6}) + E(d_{8-5}) + E(d_{8-6})] \\
&= 1/8 [E(d_{1-5}) + E(d_{2-5}) + E(d_{1-6}) + E(d_{2-6}) \\
&\quad + E(d_{3-5}) + E(d_{4-5}) + E(d_{3-6}) + E(d_{4-6})] \\
&= 1/16 [E(d_{1-1}) + E(d_{2-1}) + E(d_{2-1}) + E(d_{2-2}) \\
&\quad + E(d_{1-3}) + E(d_{1-4}) + E(d_{2-3}) + E(d_{2-4}) \\
&\quad + E(d_{3-1}) + E(d_{3-2}) + E(d_{4-1}) + E(d_{4-2}) \\
&\quad + E(d_{3-3}) + E(d_{3-4}) + E(d_{4-3}) + E(d_{4-4})] \\
&= 1/16 [4u_\delta] \\
&= \frac{1}{4}u_\delta
\end{aligned}$$

Varianssiksi saadaan

$$\begin{aligned}
\text{Var}(d_{10-9}) &= E(d_{10-9}d_{10-9}) - E(d_{10-9})E(d_{10-9}) \\
&= \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2 - \frac{1}{4}u_\delta * \frac{1}{4}u_\delta \\
&= \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2 - \frac{1}{16}u_\delta^2
\end{aligned}$$

Samalla tavalla voidaan muodostaa kaikki tarvittavat varianssit ja kovarianssit yksilöiden välille ja lopullisiksi varianssi-kovarianssi -matriiseiksi saadaan

$\text{Var}(a) = A\sigma_a^2$, missä

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 1 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 1 & \frac{1}{2} & \frac{3}{4} & \frac{3}{4} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 1 & \frac{3}{4} & \frac{3}{4} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{3}{4} & \frac{3}{4} & 1\frac{1}{4} & \frac{3}{4} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{3}{4} & \frac{3}{4} & \frac{3}{4} & 1\frac{1}{4} \end{bmatrix}$$

$$\text{Var}(d) =$$

$$\begin{bmatrix} \sigma_d^2 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{8}\sigma_d^2 & \frac{1}{8}\sigma_d^2 \\ 0 & \sigma_d^2 & 0 & 0 & \frac{1}{8}\sigma_d^2 & \frac{1}{8}\sigma_d^2 \\ 0 & 0 & \sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 \\ 0 & 0 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 \\ \frac{1}{8}\sigma_d^2 & \frac{1}{8}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2 - \frac{1}{16}u_\delta^2 & \frac{7}{32}\sigma_d^2 + \frac{1}{16}\delta^2 - \frac{1}{32}u_\delta^2 \\ \frac{1}{8}\sigma_d^2 & \frac{1}{8}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{1}{4}\sigma_d^2 & \frac{7}{32}\sigma_d^2 + \frac{1}{16}\delta^2 - \frac{1}{32}u_\delta^2 & \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2 - \frac{1}{16}u_\delta^2 \end{bmatrix}$$

$$\text{Cov}(a, d') + \text{Cov}(d, a') = AD\sigma_{a\delta}, \text{ missä}$$

$$AD = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & 1 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & 1 \end{bmatrix}$$

2.5.3 D:n käänteismatriisi

D :n käänteismatriisin suoraa muodostamista ei tässä työssä käytetä, joten sen esittely suoritetaan vain pintapuolisesti.

D :n kääntämiseen ei ole ollut saatavilla samantapaisia yksinkertaisia sääntöjä kuin A :n kääntämiselle. Ensimmäisen algoritmin D :n käänteismatriisin muodostamiseksi ovat esittäneet SMITH & MÄKI-TANILA (1990). Oleellista siinä on laajennetun genomitaulun (E) johtaminen ja sen kääntäminen matriisiin blokkirakennetta hyödyntäen. SMITH & MÄKI-TANILAN (1990) algoritmin avulla voidaan dominanssin yhteydessä

ottaa sukusiitos huomioon. Tämä algoritmi on laadittu eläinjalostuksessa tyyppillisille isoille aineistoille.

Jos sukusiitosta ei ole populaatiossa tai sitä ei oteta huomioon, voidaan D kääntää HOESCHELE & VANRADENin (1991) esittämän algoritmin avulla. Koska dominanssivaikutus ei periydy suoraan vanhemmilta jälkeläiselle, vaan on kullekin vanhempaisparille tyyppinen, ovat HOESCHELE & VANRADEN (1991) käsitelleet dominanssia ennemmin eri vanhempaisparien välisenä samankaltaisuutena kuin yksittäisten eläinten välisenä samankaltaisuutena. Tämän johdosta HOESCHELE & VANRADEN (1991) ovatkin esittäneet säännöt 'vanhempaisluokkamatriisin' käänteismatriisiin (H^{-1}) suoralle muodostamiselle D^{-1} sijasta. Sekamalliyhtälöissä tarvittava D^{-1} saadaan kuitenkin yksinkertaisella laskukaavalla H^{-1} :stä, mutta tällöin sekamalliyhtälöön on sisällytettävä vanhempaisparin vaikutus.

2.6 Dominanssivarianssin estimointi

2.6.1 Tilastolliset menetelmät

Dominanssivarianssin estimointi on vaikeampaa kuin additiivisen varianssin, koska dominanssivarianssia esiintyy vain tiettyjen sukulaisten välillä (esim. täyssisarret). Dominanssivarianssin estimoinnissa on yleensä käytetty täyssisaranalyysia. Täyssisaranalyysin malli on hierarkkinen, jossa tekijöinä ovat isä ja emä isä-tekijän sisällä. Koska isävariassi sisältää 1/4 additiivisesta varianssista ja emävariassi koostuu 1/4 additiivisesta varianssista ja 1/4 dominanssivarianssista (taulukko 5), dominanssivarianssi saadaan vähentämällä isävarianssista emävariassi ja kertomalla saatu erotus neljällä. Epistaattinen variassi oletetaan nolllaksi.

Toisessa käytetyssä mallissa tekijöinä ovat isä, emänisä sekä niiden välinen yhdysvaikutus. Jos epistaattinen variassi oletetaan nolllaksi, dominanssivarianssi saadaan kertomalla yhdysvaikutuksen variassi 16:lla (LEE & HENDERSON, 1969).

Mallin tekijöitä on estimoitu joko ANOVA:an perustuvilla menetelmillä (esim. Henderson 1) tai kehittyneemmällä Maximum Likelihoodiin perustuvilla menetelmillä lähinnä REML:illä. Ongelmana täyssisaranalyysissä on dominanssivarianssin erottaminen yhteisestä ympäristöstä johtuvasta varianssista, maternaalisesta varianssista ja epistaattisesta varianssista. Tämän vuoksi dominanssivarianssin estimaatit voivat olla hyvinkin harhaisia. Toisaalta, jos kyseessä on nautakarja, täyssisarryhmät ovat yleensä pieniä. Joten estimaattien virhevariassit ovat pääsääntöisesti korkeita. Vasta alkionsiirto on mahdollistanut suuret täyssisarryhmät.

Taulukko 5: Täyssisaranalyysin varianssikomponentit sekä niitä vastaavat geneettiset varianssikomponentit (FALCONER, 1981).

Lähde	Aineistosta lasketut varianssikomponentit	Geneettiset varianssikomponentit
Isät	σ_S^2	$1/4\sigma_a^2$
Emät	σ_D^2	$1/4\sigma_a^2 + 1/4\sigma_d^2 + \sigma_{ec}^2$
Jälkeläiset	σ_W^2	$1/2\sigma_a^2 + 3/4\sigma_d^2 + \sigma_{ew}^2$

σ_{ec}^2 =pysyvien ympäristötekijöiden varianssi

σ_{ew}^2 =satunnaisten ympäristötekijöiden varianssi

Isän ja emänisän väliseen yhdysvaikutukseen perustuvat estimaatit voivat olla harhattomampia kuin täyssisaranalyysin estimaatit, koska ympäristövarianssi ei sisälly yhdysvaikutusvarianssiin. Isä x emänisä -yhdysvaikutuksesta saaduilla estimaateilla on yleensä suurempi virhevarianssi kuin täyssisaranalyysistä lasketuilla estimaateilla, koska yhdysvaikutusvarianssi selittää vain 1/16 osan dominanssivarianssista, kun täyssisaranalyysin emävarianssi selittää 1/4 dominanssivarianssista.

Dominanssivarianssi voidaan myös estimoida eläinmallin avulla samaan tapaan kuin additiivinen varianssi estimoidaan. REML:ssä dominanssivarianssi voidaan ratkaista iteratiivisesti lausekkeilla:

$$\hat{\sigma}_e^2 = [\mathbf{y}'\mathbf{y} - (\text{ratkaisuvektori})'(\text{oikean puolen vektor})]/(m - r)$$

$$\hat{\sigma}_d^2 = (\hat{\mathbf{g}}_2' \mathbf{D}^{-1} \hat{\mathbf{g}}_2 + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr} \mathbf{D}^{-1} \mathbf{C}_{22})/n,$$

missä m on tulosten lukumäärä, r on kiinteitä tekijöitä vastaavan kerroinmatriisin aste, n on arvosteltavien eläinten määrä, $\hat{\mathbf{g}}_2$ on dominanssiarvot sisältävä vektori ja \mathbf{C}_{22} on sekamalliyhtälöiden vasemman puolen kääntematriisin dominanssitekijää vastaava osamatriisi. Ongelmana eläinmallin ja REML:n käytössä on matriisien kääntäminen.

2.6.2 Dominanssivarianssin estimaatteja

Dominanssivarianssin estimaatit 305-päivän maito- ja rasvatuotokselle poikkeavat paljon tutkimuksesta riippuen. ALLAIRE & HENDERSON (1965) käyttivät dominanssivarianssin estimoinnissa isä-emänisä -yhdysvaikutusmallia. Dominanssivarianssin osuudeksi fenotyyppisestä varianssista (d^2)

ALLAIRE & HENDERSON (1965) saivat 0.162 ensimmäisen laktaatiokauden 305-päivän maitotuotokselle ja 0.239 ensimmäisen laktaatiokauden 305-päivän rasvatuotokselle. Tutkijat eivät pitäneet estimaatteja luotettavina, koska niihin liittyi suuri virhevarianssi. LEE & HENDERSON (1969) käyttivät myös isän ja emänisän yhdysvaikutusta 305-päivän maitotuotoksen dominanssivarianssin arvioimisessa. LEE & HENDERSON (1969) saivat isä-emänisä-yhdysvaikutuksen varianssiksi 0.01 % kokonaisvariانسista, joten $d^2 = 0.0016$.

VANRADEN (1989) käytti myös isän ja emänisän yhdysvaikutusta, kun hän arvioi dominanssivarianssia 305-päivän maito- ja rasvatuotokselle. VANRADEN (1989) käytti REML:ä varianssikomponenttien estimoimisessa. Yhdysvaikutuksen varianssiksi hän sai 0.19 % kokonaisvariانسista kummallekin ominaisuudelle, joten $d^2 = 0.03$. TEMPELMAN & BURNSIDE (1990) käyttivät REML:ä, kun he arvioivat dominanssivarianssin suuruutta 305-päivän maito- ja rasvatuotokselle. Mallina TEMPELMAN & BURNSIDE (1990) käyttivät hierarkkista isä-emä-mallia. Heidän aineistonsa pohjautui alkiosiiirron avulla syntyneisiin täyssiisaryhmiin. TEMPELMAN & BURNSIDE (1990) saivat d^2 arvoksi maitotuotokselle 0.06 ja rasvatuotokselle 0.24.

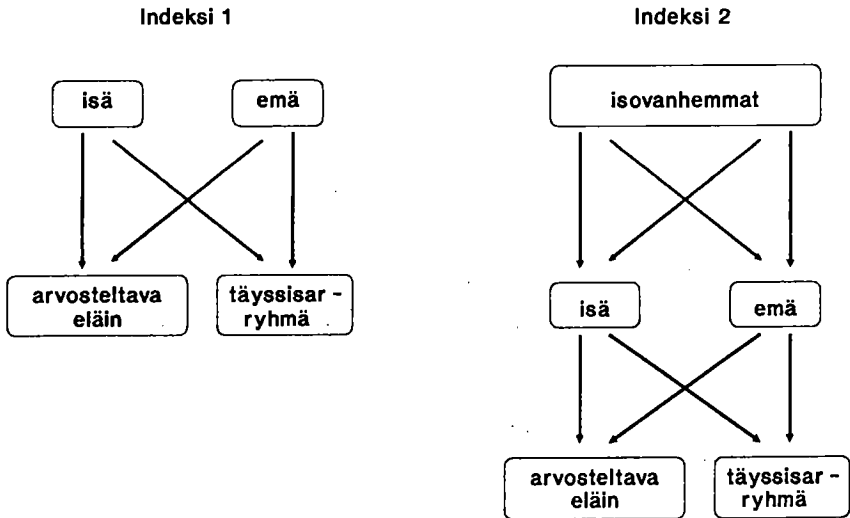
Yhteenvedona dominanssivarianssin estimaateista voidaan sanoa, että ne vaihtelevat paljon tutkimuksesta toiseen. Mitään yhtenäistä kuvaa dominanssivarianssin merkityksestä maidontuotannossa ei tutkimusten perusteella voi saada.

3 Arvosteluvarmuudet valintaindeksillä

3.1 Valintaindeksit

Arvosteluvarmuuksien laskemisen tarkoituksena oli katsoa, miten olemassaolevan dominanssin huomiottajättäminen vaikuttaa. Jos sukulaisten välillä on additiivisen kovarianssin lisäksi dominanssista johtuvaa samankaltaisuutta eikä sitä arvostelussa oteta huomioon, sen voi olettaa laskevan arvostelun luotettavuutta.

Ensimmäisenä esimerkkinä laskuissa käytettiin tapausta, jossa yksilön tuloksen X_3 lisäksi oli käytettävissä tulostiedot kummaltakin vanhemmalta (X_1 ja X_2) sekä täyssidarten tulosten keskiarvo X_4 , indeksi 1; toisessa esimerkissä arvosteluvarmuudet laskettiin kolmannen sukupolven eläimelle, joka oli syntynyt täyssidarparituksesta, indeksi 2 (kuva 3). Tällöin arvostelussa oli käytettävissä yksilön tuloksen X_6 lisäksi vanhempien (X_3 ja X_4), täyssidarten X_5 ja isovanhempien (X_1 ja X_2) tulokset. Täyssidarparituksesta syntyneiden eläinten sukusiitosaste on 0.25.



Kuva 3: Valintaindeksissä käytetyt sukulaistiedot; indeksi 1 ja 2.

Indeksi 1:

$$I_1 = b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 + b_4X_4$$

Indeksi 2:

$$I_2 = b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 + b_4X_4 + b_5X_5 + b_6X_6$$

3.2 Tilastolliset mallit

Oletetaan, että tuloksien taustalla oleva todellinen (täydellinen) malli on

Malli 1:

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{a} + \mathbf{d} + \mathbf{e}$$

\mathbf{y} = havaintovektori

$\boldsymbol{\mu}$ = keskiarvovektori

\mathbf{a} = additiivisten arvojen vektori

\mathbf{d} = dominanssiarvojen vektori

\mathbf{e} = jäännöstekijöitä vastaava vektori

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{\mu} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{C}_1 & \mathbf{C}_2 & \mathbf{R} \\ \mathbf{C}'_1 & \mathbf{G}_1 & \mathbf{C}_3 & \mathbf{0} \\ \mathbf{C}'_2 & \mathbf{C}'_3 & \mathbf{G}_2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{R}' & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

Arvostelumalleina käytettiin täydellisen mallin lisäksi mallia, joka ei sisältänyt dominanssi vaikutusta (malli 2) tai se otettiin sukusiitoksen yhteydessä likimääräisesti huomioon (malli 3).

Malli 2:

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{a} + \boldsymbol{\epsilon}$$

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \boldsymbol{\epsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{\mu} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \boldsymbol{\epsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{V}} & \mathbf{C}_1 & \hat{\mathbf{R}} \\ \hat{\mathbf{C}}'_1 & \mathbf{G}_1 & \mathbf{0} \\ \hat{\mathbf{R}}' & \mathbf{0} & \hat{\mathbf{R}} \end{bmatrix}$$

Malli 3:

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{a} + \mathbf{d} + \mathbf{e}$$

$$E \begin{bmatrix} y \\ a \\ d \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} y \\ a \\ d \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{V} & \hat{C}_1 & \hat{C}_2 & R \\ \hat{C}_1' & G_1 & 0 & 0 \\ \hat{C}_2' & 0 & G_2 & 0 \\ R' & 0 & 0 & R \end{bmatrix}$$

Arvosteluvarmuuskien laskemisessa tarvittavat V , \hat{V} , C_1 ja \hat{C}_1 on esitetty indekseille 2, koska indeksissä 1 tarvittavat matriisit ovat niiden osamatriiseja. C_1' :stä on esitetty vain arvosteltavaa eläintä vastaava rivi. t tarkoittaa täyssisarthen määrää.

$$V = \begin{bmatrix} v_{11} & v_{12} & v_{13} & v_{14} & v_{15} & v_{16} \\ & v_{22} & v_{23} & v_{24} & v_{25} & v_{26} \\ & & v_{33} & v_{34} & v_{35} & v_{36} \\ & & & v_{44} & v_{45} & v_{46} \\ & & & & v_{55} & v_{56} \\ & & & & & v_{66} \end{bmatrix}$$

Malli 1:

$$v_{11} = v_{22} = v_{33} = v_{44} = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2$$

$$v_{12} = 0$$

$$v_{13} = v_{14} = v_{23} = v_{24} = \frac{1}{2}\sigma_a^2$$

$$v_{15} = v_{16} = v_{25} = v_{26} = \frac{1}{2}\sigma_a^2 + \frac{1}{8}\sigma_d^2 + \frac{1}{8}\sigma_{a\delta}$$

$$v_{34} = \frac{1}{2}\sigma_a^2 + \frac{1}{4}\sigma_d^2$$

$$v_{35} = v_{36} = v_{45} = v_{46} = \frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{1}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\sigma_{a\delta}$$

$$v_{55} = \frac{5}{4}\sigma_a^2 + \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2 - \frac{1}{16}u_\delta^2 + \sigma_{a\delta} + \sigma_e^2$$

$$v_{56} = \frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{7}{32}\sigma_d^2 + \frac{1}{16}\delta^2 - \frac{1}{32}u_\delta^2 + \frac{1}{2}\sigma_{a\delta}$$

$$v_{66} = \left(\frac{5}{4}\sigma_a^2 + \sigma_{a\delta} + \frac{3}{4}\sigma_d^2 + \frac{1}{4}\delta^2 + \sigma_e^2\right)$$

$$+ (t-1)\left(\frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{1}{2}\sigma_{a\delta} + \frac{7}{32}\sigma_d^2 + \frac{1}{16}\delta^2 + \frac{1}{32}u_\delta^2\right)/t - \frac{1}{16}u_\delta^2$$

$$C_1' = \left[\frac{1}{2}\sigma_a^2 \quad \frac{1}{2}\sigma_a^2 \quad \frac{3}{4}\sigma_a^2 \quad \frac{3}{4}\sigma_a^2 \quad \frac{5}{4}\sigma_a^2 + \frac{1}{2}\sigma_{a\delta} \quad \frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{1}{4}\sigma_{a\delta} \right]$$

Malli 2:

$$v_{11} = v_{22} = v_{33} = v_{44} = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2$$

$$v_{12} = 0$$

$$v_{13} = v_{14} = v_{15} = v_{16} = \frac{1}{2}\sigma_a^2$$

$$v_{23} = v_{24} = v_{25} = v_{26} = v_{34} = \frac{1}{2}\sigma_a^2$$

$$v_{35} = v_{36} = v_{45} = v_{46} = v_{56} = \frac{3}{4}\sigma_a^2$$

$$v_{55} = \frac{5}{4}\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2$$

$$v_{66} = \left(\frac{5}{4}\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2 + (t-1)\frac{3}{4}\sigma_a^2\right)/t$$

$$\hat{C}'_1 = \left[\begin{array}{cccccc} \frac{1}{2}\sigma_a^2 & \frac{1}{2}\sigma_a^2 & \frac{3}{4}\sigma_a^2 & \frac{3}{4}\sigma_a^2 & \frac{5}{4}\sigma_a^2 & \frac{3}{4}\sigma_a^2 \end{array} \right]$$

Malli 3:

$$v_{11} = v_{22} = v_{33} = v_{44} = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2$$

$$v_{12} = 0$$

$$v_{13} = v_{14} = v_{15} = v_{16} = \frac{1}{2}\sigma_a^2$$

$$v_{23} = v_{24} = v_{25} = v_{26} = \frac{1}{2}\sigma_a^2$$

$$v_{34} = \frac{1}{2}\sigma_a^2 + \frac{1}{4}\sigma_d^2$$

$$v_{35} = v_{36} = v_{45} = v_{46} = \frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{1}{8}\sigma_d^2$$

$$v_{55} = \frac{5}{4}\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2$$

$$v_{56} = \frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{5}{16}\sigma_d^2$$

$$v_{66} = \left(\frac{5}{4}\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2 + (t-1)\left(\frac{3}{4}\sigma_a^2 + \frac{1}{8}\sigma_d^2\right)\right)/t$$

$$\hat{C}'_1 = \left[\begin{array}{cccccc} \frac{1}{2}\sigma_a^2 & \frac{1}{2}\sigma_a^2 & \frac{3}{4}\sigma_a^2 & \frac{3}{4}\sigma_a^2 & \frac{5}{4}\sigma_a^2 & \frac{3}{4}\sigma_a^2 \end{array} \right]$$

3.3 Laskuesimerkit

Arvosteluvarmuuden laskemiseksi tarvittavat kaavat on esitetty jalostusarvojen laskemista käsittelevässä osassa. Laskemisessa käytettiin apuna

MATLAB-ohjelmaa. Laskuissa fenotyyppinen varianssi pidettiin vakiona (1.0). Arvosteluvarmuudet laskettiin kolmella eri peruspolveen laajan määritelmän heritabiliteetin arvolla (H^2). Heritabiliteetilla laajan määritelmän mukaan tarkoitetaan koko genotyyppisen varianssin suhdetta fenotyyppiseen varianssiin. Peruspolveen genotyyppinen varianssi koostuu additiivisesta ja dominanssivarianssista.

Laskuissa käytettiin kolmea eri geenifrekvenssiä. Geenifrekvenssi vaikuttaa additiivisen ja dominanssivarianssin suhteeseen. Myös sukusiitoksen yhteydessä tarvittavat dominanssivarianssi homotsygoottien välillä (σ_{δ}^2), homotsygoottien kovarianssi additiivisen ja dominanssiarvon välillä ($\sigma_{a\delta}$) sekä sukusiitostaantuma (u_{δ}) laskettiin geenifrekvenssien perusteella. Varianssikomponenttien laskemisessa käytettiin kaavoja kaksiaakseliselle lokukselle. Lokusten lukumäärä ei ole laskuissa oleellinen, koska varianssien suhteet pysyvät samana lokusmäärän lisääntyessä. Tarvittavat varianssit saatiin seuraavasti (esim. JACQUARD, 1970):

$$\begin{aligned}\sigma_a^2 &= 2pq\alpha^2 \\ \sigma_d^2 &= 4p^2q^2d^2 \\ \delta^2 &= 4pq(p^3 + q^3)d^2 \\ u_{\delta}^2 &= 4p^2q^2d^2 \\ \sigma_{a\delta} &= 2pq(p - q)\alpha d,\end{aligned}$$

missä p on dominoivan alleelin frekvenssi ja $\alpha = \alpha_1 - \alpha_2$. α_1 on fenotyyppiä 'lisäävän' alleelin keskimääräinen vaikutus ja α_2 on vastaavasti fenotyyppiä 'vähentävän' alleelin keskimääräinen vaikutus. Dominanssi-poikkeama (d) ja homotsygoottin genotyypin arvo (a) saatiin osittamalla peruspolveen genotyyppinen varianssi additiiviseen- ja dominanssivarianssiin. Tällöin varianssin laskukaavoihin jäi tuntemattomaksi tekijäksi vain a ja d , jotka oletettiin olevan yhtä suuria (täydellinen dominanssi), ja ne voitiin ratkaista yhtälöistä. Täyssisar määrää vaihteli yhdestä kymmeneen.

4 Tulokset teoreettisista laskelmista

4.1 Satunnaisesti paritettu populaatio

Jos ominaisuuteen vaikuttavat vain additiiviset geenivaikutukset, eläinten arvosteluvarmuus paranee heritabiliteetin kasvaessa ja informaation lisääntyessä. Mitä korkeampi on ominaisuuden heritabiliteetti, sitä vähemmän sukulaisten tuloksilla on merkitystä arvosteluvarmuuteen yksilön tulokseen verrattuna eli heritabiliteetin noustessa täyssidarten vaikutus arvosteluvarmuuteen pienenee (taulukko 6).

4.1.1 Arvostelu täydellisellä mallilla

Kun ominaisuuteen vaikuttaa additiivisten geenivaikutusten lisäksi dominanssi, arvosteluvarmuudet laskevat (taulukko 7). Huonoin arvosteluvarmuus saatiin ominaisuudelle, jossa suurin osa geneettisestä varianssista oli dominanssista johtuvaa. Tällaisessa ominaisuudessa dominoivan alleelin frekvenssi on korkea. Täyssidarten määrää lisäämällä pystyttiin parantamaan arvosteluvarmuutta. Suurin etu täyssidarinformaation lisäyksestä oli alhaisilla H^2 :n arvoilla. Huonoimmat arvosteluvarmuudet saatiin, kun geenifrekvenssi oli korkea, kun ympäristö aiheutti paljon vaihtelua ja kun täyssidaria oli vähän.

Verrattaessa taulukoiden 6 ja 7 arvosteluvarmuuksia havaitaan arvosteluvarmuuden laskevan ratkaisevasti, jos geneettisestä varianssista suurin osa on dominanssista johtuvaa.

4.1.2 Arvostelu epätäydellisellä mallilla

Seuraavaksi tarkasteltiin sellaisen tilastollisen mallin vaikutusta arvosteluvarmuuksiin, joka ei sisällä dominanssitekijää (malli 2). Eli dominanssin yhteydessä tällainen malli on 'epätäydellinen', koska se aliarvioi täyssidarten välisen kovarianssin ja siten sen olettaisi huonontavan arvosteluvarmuutta täydelliseen malliin verrattuna (esim. SALES & HILL, 1976).

Taulukossa 8 on esitetty malleilla 2 ja 1 saatujen arvosteluvarmuuksien suhteita. Arvosteluvarmuuksien suhteet osoittavat, että dominanssin sisällyttämisellä tilastolliseen malliin arvosteluvarmuudet paranivat. Yleisenä suuntana oli, että täydellisen mallin paremmuus verrattuna epätäydelliseen malliin kasvoi dominoivan alleelin frekvenssin kasvaessa. Täyssidarmäärän lisäämisellä oli samansuuntainen vaikutus. Samoin, kun jäännösvarienssi pieneni, arvosteluvarmuus parani. Näyttää siis siltä, että mitä enemmän täyssidarten välillä on dominanssista johtuvaa samankaltaisuutta ja mitä enemmän sitä indeksissä painotetaan sitä enemmän mallien

Taulukko 6: Heritabiliteetin (h^2) vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri täyssisarmäärillä, kun ominaisuuteen vaikuttavat vain additiiviset geenivaikutukset. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oman tuloksen lisäksi vanhempien ja täyssisararten tulokset (indeksi 1).

h^2	täyssisarmäärä			
	1	4	7	10
0.2	0.536	0.580	0.609	0.629
0.6	0.816	0.824	0.829	0.832
1.0	1.000	1.000	1.000	1.000

Taulukko 7: Arvosteluvarmuudet täydellisellä mallilla (malli 1), kun ominaisuuteen vaikuttaa additiivisten geenivaikutusten lisäksi dominanssi. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oman tuloksen lisäksi vanhempien ja täyssisararten tulokset (indeksi 1).

		täyssisarmäärä			
		1	4	7	10
$p = 0.1$	$H^2 = 0.2$	0.524	0.568	0.597	0.617
	0.6	0.800	0.808	0.813	0.816
	1.0	0.975	0.975	0.975	0.975
$p = 0.5$	$H^2 = 0.2$	0.449	0.493	0.521	0.542
	0.6	0.700	0.712	0.718	0.722
	1.0	0.845	0.845	0.845	0.845
$p = 0.9$	$H^2 = 0.2$	0.245	0.275	0.296	0.312
	0.6	0.402	0.422	0.432	0.438
	1.0	0.498	0.505	0.508	0.509

p = dominoivan alleelin frekvenssi

H^2 = laajan määritelmän heritabiliteetti

Taulukko 8: Mallin 2 antamien arvosteluvarmuuksien suhteet mallin 1 antamiin arvosteluvarmuuksiin, kun eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oman tuloksen lisäksi vanhempien ja täyssisararten tulokset (indeksi 1).

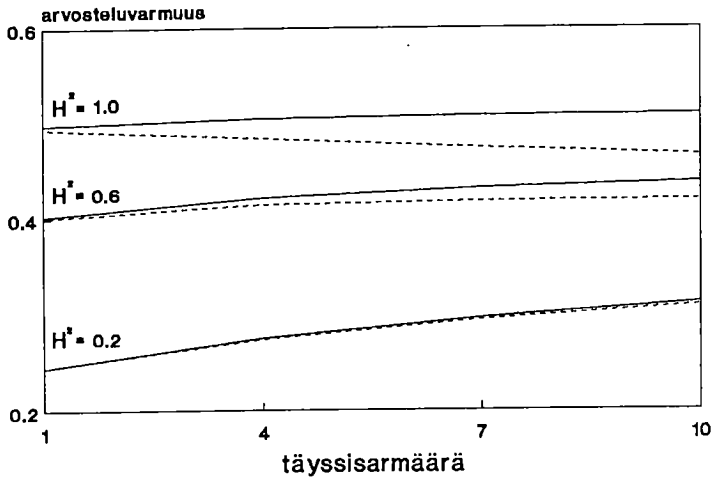
		täyssisarmäärä			
		1	4	7	10
$p = 0.1$	$H^2 = 0.2$	1.000	1.000	1.000	1.000
	0.6	1.000	1.000	1.000	1.000
	1.0	1.000	1.000	0.999	0.999
$p = 0.5$	$H^2 = 0.2$	1.000	1.000	0.999	0.999
	0.6	0.999	0.997	0.995	0.993
	1.0	0.997	0.990	0.986	0.983
$p = 0.9$	$H^2 = 0.2$	1.000	0.997	0.995	0.992
	0.6	0.997	0.982	0.968	0.957
	1.0	0.991	0.959	0.934	0.916

antamat arvosteluvarmuudet poikkeavat toisistaan. Pienen suhde (0.916) saatiin tapaukselle, jossa dominanssivarianssi oli 4.5 kertaa suurempi kuin additiivinen varianssi ($p = 0.9$), jäännösvarienssi oli nolla ja täyssisaria oli kymmenen.

Mallien antamia arvosteluvarmuuksia on esitetty vielä kuvassa 4 kolmella eri H^2 :n arvolla, kun suurin osa geneettisestä varianssista on dominanssista johtuvaa. Kuvassa 4, samoin kuin kaikissa muissa arvosteluvarmuuksiin liittyvissä kuvissa, x-akselilla on täyssisararten määrä ja y-akselilla ovat arvosteluvarmuudet.

Täydellisen mallin (yhtenäinen viiva) antamat arvosteluvarmuudet parantavat, kun täyssisararten määrä kasvoi (kuva 4). Täyssisarmäärän lisäyksen antama hyöty oli suurin alhaisilla H^2 :n arvoilla. Sen sijaan, kun arvostelussa ei otettu dominanssia huomioon (katkonainen viiva), arvosteluvarmuudet jäivät täydellisellä mallilla saatuja arvosteluvarmuuksia pienemmiksi ja korkeilla H^2 :n arvoilla täyssisarmäärän lisäys jopa huononsi arvosteluvarmuutta. Alhaisilla H^2 :n arvoilla täyssisarmäärän lisäyksellä oli edelleen arvosteluvarmuutta parantava vaikutus, vaikka käytettiin epätäydellistä mallia.

Kun H^2 pidettiin vakiona (1.0) ja muutettiin geenifrekvenssejä eli



Kuva 4: Arvosteluvarmuudet mallilla 1 (yhtenäinen viiva) ja 2 (katkoviiva) kolmella eri H^2 :n arvolla, kun geenifrekvenssi on 0.9 ja kun dominanssi on täydellistä. Arvostelussa käytettiin indeksiä 1.

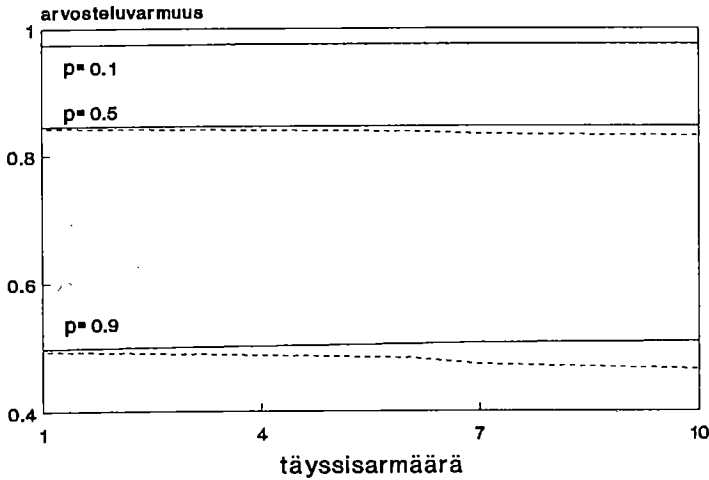
additiivisen- ja dominanssivarianssin suhteita (kuva 5), mallien antamat arvosteluvarmuudet poikkesivat toisistaan sitä enemmän mitä suurempi dominanssivarianssi oli suhteessa additiiviseen varianssiin.

Kuvan 5 alin viiva ($p = 0.9$) vastaa kuvan 4 ylintä viivaa ($H^2 = 1.0$); mitta-asteikot ovat kuitenkin erilaisia. Kun verrataan kuvia 4 ja 5 keskenään, voidaan vahvistaa käsitystä, jonka mukaan additiivisen- ja dominanssivarianssin suhteella on vaikutusta eri mallien antamiin arvosteluvarmuuksiin.

4.2 Sukusiitetty populaatio

Seuraavaksi indeksiä muutettiin siten, että se sisälsi tiedot myös isovanhemmilta ja arvosteltava eläin oli täyssisarparituksen tuloksena sukusiitetty (indeksi 2).

Taulukossa 9 on esitetty arvosteluvarmuudet, kun dominanssi ei vaikuta ominaisuuteen. Koska indeksi 2 sisälsi enemmän informaatiota kuin indeksi 1, olivat arvosteluvarmuudetkin korkeampia. Tämä näkyy etenkin alhaisilla heritabiliteetin tasoilla. Myös täyssisararten vaikutus arvostelu-



Kuva 5: Arvosteluvarmuudet mallilla 1 (yhtenäinen viiva) ja 2 (katkoviiva) kolmella eri geenifrekvenssitasolla (p), kun $H^2 = 1.0$ ja kun dominanssi on täydellistä. Arvostelussa käytettiin indeksiä 1.

varmuuteen väheni, koska käytössä oli myös muita informaatiolähteitä (isovanhemmat).

4.2.1 Arvostelu täydellisellä mallilla

Kuten indeksi 1:n myös indeksi 2:n tapauksessa arvosteluvarmuudet laskivat, kun ominaisuuteen vaikutti dominanssi (taulukko 10). Kuitenkaan dominanssi ei aiheuttanut niin suuria arvosteluvarmuuden menetyksiä kuin indeksi 1:n tapauksessa, koska arvostelussa oli käytettävissä myös isovanhempien tiedot ja koska arvosteltava eläin oli sukusiitety. Etenkin tämä tuli esille, kun geenifrekvenssi oli korkea. Koska indeksin muuttaminen vaikutti näin radikaalisti arvosteluvarmuuksiin, myöskään seuraavaksi esitettyjä epätäydellisten mallien antamien arvosteluvarmuuksien suhteita täydellisen mallin antamiin arvosteluvarmuuksiin ei voida verrata indeksien 1 ja 2 välillä.

Taulukko 9: Heritabiliteetin vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri täyssisar-
määrillä, kun ominaisuuteen vaikuttavat vain additiiviset geenivaikutuk-
set. Eläimen arvostelussa oli käytettävissä sen oma tulos sekä vanhem-
pien, isovanhempien että täyssisararten tulokset (indeksi 2).

h^2	täyssisar määrä			
	1	4	7	10
0.2	0.624	0.666	0.692	0.710
0.6	0.857	0.863	0.866	0.868
1.0	1.000	1.000	1.000	1.000

Taulukko 10: Arvosteluvarmuudet täydellisellä mallilla, kun ominaisuus-
teen vaikuttaa additiivisten geenivaikutusten lisäksi dominanssi. Eläimen
arvostelussa oli käytettävissä sen oma tulos sekä vanhempien, isovanhem-
pien että täyssisararten tulokset (indeksi 2).

		täyssisar määrä			
		1	4	7	10
$p = 0.1$	$H^2 = 0.2$	0.570	0.611	0.638	0.657
	0.6	0.797	0.805	0.810	0.813
	1.0	0.943	0.943	0.944	0.944
$p = 0.5$	$H^2 = 0.2$	0.533	0.577	0.606	0.625
	0.6	0.750	0.761	0.767	0.771
	1.0	0.865	0.866	0.866	0.866
$p = 0.9$	$H^2 = 0.2$	0.514	0.564	0.591	0.609
	0.6	0.667	0.690	0.701	0.708
	1.0	0.721	0.734	0.741	0.744

Taulukko 11: Mallin 2 antamien arvosteluvarmuuksien suhteet mallin 1 antamiin arvosteluvarmuuksiin eri geenifrekvensseillä (p) ja H^2 :n arvoilla. Arvostelussa käytettiin indeksiä 2.

		täyssisarmäärä			
		1	4	7	10
$p = 0.1$	$H^2 = 0.2$	0.997	0.997	0.997	0.997
	0.6	0.998	0.997	0.997	0.996
	1.0	0.999	0.999	0.999	0.999
$p = 0.5$	$H^2 = 0.2$	1.000	1.000	1.000	0.999
	0.6	0.999	0.998	0.998	0.997
	1.0	0.995	0.993	0.992	0.992
$p = 0.9$	$H^2 = 0.2$	0.951	0.959	0.962	0.962
	0.6	0.965	0.953	0.946	0.942
	1.0	0.972	0.954	0.944	0.938

4.2.2 Arvostelu epätäydellisillä malleilla

Taulukoissa 11 ja 12 on verrattu eri mallien antamia arvosteluvarmuuksia keskenään. Kun geenifrekvenssi on 0.1, tärkein geneettinen varianssikomponentti on additiivinen varianssi, joten kaikki kolme mallia antoivat hyvin samanlaisia arvosteluvarmuuksia.

Kun geenifrekvenssi on 0.5, kovarianssia additiivisen ja dominanssiarvon välillä ei ole. Tällöin malli 3, jossa dominanssi otettiin likimääräisesti huomioon ja kovarianssin additiivisten- ja dominanssiarvojen välillä oletettiin olevan = 0, antoi melkein yhtä hyviä arvosteluvarmuuksia kuin täydellinen malli. Malli 3 oli puhtaaseen additiiviseen malliin 2 verrattuna sitä parempi mitä korkeampi H^2 oli. Erot olivat kuitenkin pieniä.

Suurimmat erot täydellisen mallin 1 ja kahden epätäydellisen mallin (2 ja 3) välillä saatiin, kun geenifrekvenssi oli korkea (0.9). Tällöin dominanssiin liittyvät varianssikomponentit ovat suuria suhteessa additiiviseen varianssiin. Tässä tapauksessa myös epätäydellisten mallien erot olivat suurimmat. Malli 3 antoi selvästi parempia arvosteluvarmuuksia kuin malli 2.

Suurin ero mallien välille saatiin geenifrekvenssillä 0.9, kun täyssisarvia oli 10 ja ympäristöstä johtuva varianssi oli = 0. Tällöin mallin 2

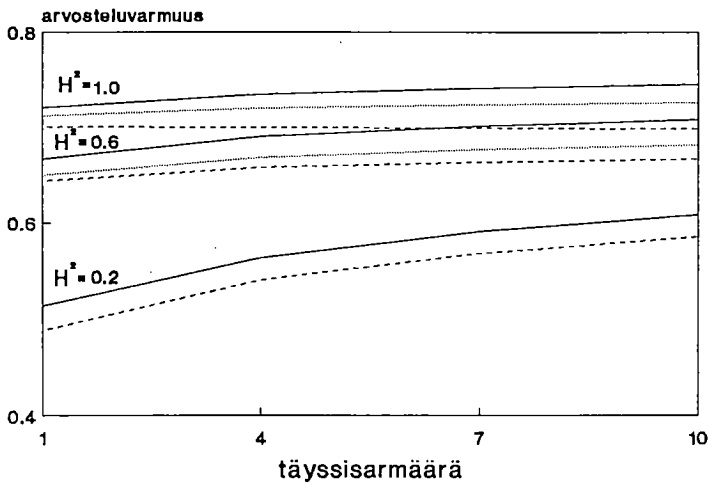
Taulukko 12: Mallin 3 antamien arvosteluvarmuuksien suhteet mallin 1 antamiin arvosteluvarmuuksiin eri geenifrekvensseillä (p) ja H^2 :n arvoilla. Arvostelussa käytettiin indeksiä 2.

		täyssisar määrä			
		1	4	7	10
$p = 0.1$	$H^2 = 0.2$	0.996	0.997	0.997	0.997
	0.6	0.997	0.997	0.996	0.996
	1.0	0.999	0.999	0.999	0.999
$p = 0.5$	$H^2 = 0.2$	1.000	1.000	1.000	1.000
	0.6	1.000	0.999	0.998	0.998
	1.0	0.998	0.997	0.997	0.997
$p = 0.9$	$H^2 = 0.2$	0.952	0.959	0.961	0.963
	0.6	0.975	0.968	0.965	0.963
	1.0	0.988	0.980	0.976	0.974

antaman arvosteluvarmuuden suhde mallin 1 antamaan arvosteluvarmuuteen oli 0.94, mallin 3 suhde malliin 1 oli 0.97 ja mallin 2 suhde malliin 3 oli 0.96. Koska kyseessä oli valintaindeksi eikä BLUP, sukusiitoksen aiheuttama populaation keskiarvon aleneminen oletettiin tunnettavan ja tulokset korjatuiksi niiden suhteen.

Käsitellään tarkemmin kahta 'reunatapausta'. Kuvissa 6 ja 7 on esitetty arvosteluvarmuuksien kehitys täyssisar määrän kasvun suhteen. Kuvassa 6 H^2 :n arvot muuttuvat geenifrekvenssin ollessa vakio 0.9 ja kuvassa 7 muuttuvat geenifrekvenssit H^2 :n ollessa vakio (1.0).

Jos verrataan kuvan 6 eri malleja keskenään, H^2 :n ja täyssisar määrän kasvaessa mallin 1 (yhtenäinen viiva) antamat arvosteluvarmuudet paranivat. Nopeinta paraneminen täyssisar määrän suhteen oli alhaisilla H^2 :n arvoilla. Jos malli ei sisältänyt dominanssitekijää (mallia 2, katkonainen viiva), arvosteluvarmuudet paranivat täyssisar määrän lisääntyessä kahdessa alimmassa tapauksessa, mutta huononivat ylimmissä tapauksessa. Eli kuten indeksin 1 kohdalla mitä enemmän täyssisar ryhmän tietoja painotettiin sitä huonommin malli 2 toimi. Jos taas käytettiin mallia 3 (pisteytetty viiva), jossa dominanssi otettiin likimääräisesti huomioon, saatiin parempia arvosteluvarmuuksia kuin mallilla 2, mutta edelleen huonompia



Kuva 6: Arvosteluvarmuudet malleilla 1 (yhtenäinen viiva), 2 (katkonainen viiva) ja 3 (pisteiviivoitus) kolmella eri H^2 :n arvolla, kun geenifrekvenssi on 0.9 ja dominanssi täydellistä. (Indeksi 2)

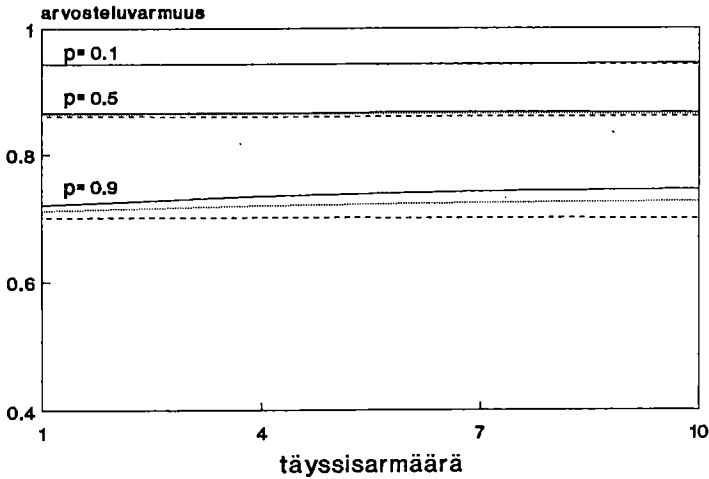
kuin mallilla 1. Malli 3 näyttää toimivan parhaiten korkeilla H^2 :n arvoilla. Kun H^2 oli 0.2, mallien 2 ja 3 arvosteluvarmuudet eivät eronneet toisistaan (viivat päällekkäin).

Kun additiivinen varianssi on pääasiallinen varianssikomponentti ($p = 0.1$), eri mallien arvosteluvarmuudet eivät eronneet toisistaan (kuva 7). Jos taas pääasiallinen varianssikomponentti oli dominanssiin liittyvä, malli 1 oli selvästi parempi kuin mallit 2 ja 3.

Loppupäätelmänä indeksin 2 tapauksesta voidaan sanoa, että suurimmat erot täydellisen mallin ja kahden epätäydellisen mallin välillä saatiin, kun geenifrekvenssi oli korkea ja kun täyssisarinformaatiota oli paljon. Samassa tapauksessa myös kahden epätäydellisen mallin erot olivat suurimmat. Toiseksi havaittiin, että likimääräinen malli (malli 3) toimi hyvin, jos additiivisten ja dominanssiarvojen välillä ei ollut kovarianssia.

4.3 Arvosteltavalla eläimellä ei ole omaa tulosta

Lopuksi tarkasteltiin vielä indeksejä, jotka olivat muuten samanlaisia kuin edellä olleet indeksit lukuunottamatta, että arvosteltavalla eläimellä ei ol-



Kuva 7: Arvosteluvarmuudet malleilla 1 (yhtenäinen viiva), 2 (katkonainen viiva) ja 3 (pisteviivoitus) kolmella eri geenifrekvenssitasolla, kun $H^2 = 1.0$ ja kun dominanssi on täydellistä. (Indeksi 2)

lut omaa tulosta. Arvosteluvarmuudet laskivat kaikissa tapauksissa edelisiin indekseihin verrattuna, mikä onkin luonnollista, koska tärkein informaatiolähde eli oma tulos puuttui. Samalla, kun arvosteluvarmuudet laskivat kauttaaltaan, myös eri mallien erot pienenevät. Esimerkiksi indeksiä 1 vastaava tapaus, jossa geenifrekvenssi oli 0.9, täyssisaria oli kymmenen ja jossa H^2 :n arvo oli 0.2, arvosteluvarmuus mallilla 1 oli 0.271 ja mallilla 2 0.269. Vastaavat arvot sellaisen indeksi 1:n tapauksessa, jossa arvosteltavalla eläimellä oli oma tuotos, olivat 0.312 ja 0.309.

Samantyyppisiä olivat tulokset myös indeksiä 2 vastaavalle tapaukselle, jossa arvosteltavalla eläimellä ei ollut omaa tulosta. Nyt eri mallien erot olivat hyvin pieniä, korkeimmillaan 0.5 %-yksikön luokkaa (arvosteluvarmuuksien suhde oli pienimmillään .991). Esimerkiksi, kun geenifrekvenssi oli 0.9, täyssisaria 10 ja H^2 :n arvo oli 0.2, indeksi 2, jossa arvosteltavalla eläimellä ei ollut tulosta, antoi arvosteluvarmuudeksi 0.520 mallilla 1 ja 0.515 mallilla 2. Vastaavat arvot sellaisen indeksi 2:n tapauksessa, jossa arvosteltavalla eläimellä oli oma tulos, olivat 0.609 ja 0.586.

5 Monte Carlo -simulaatiotutkimus

Simulaatiotutkimuksen tärkeimpänä tarkoituksena oli selvittää, miten eri tilastollisilla malleilla sukusiitostaantuma voidaan ottaa huomioon. Toisaalta haluttiin katsoa tukevatko simulaatiotulokset valintaindeksille saatuja teoreettisia arvosteluvarmuuksia.

5.1 Simulaatio-ohjelma

Simulaatio-ohjelma kirjoitettiin FORTRAN- ohjelmointikielellä. Ohjelma rakennettiin aliohjelmista, joita kutsutaan sekä pääohjelmasta että aliohjelmista. Jokainen aliohjelma pyrkii hoitamaan itsenäisen osan simulaation kulussa. Käsiteltävä populaatio on jaettu suljettuihin linjoihin, joiden lukumäärä voidaan ohjelman kutsussa määrätä (simulaation toistojen määrä). Pääohjelmassa avataan myös tarvittavat tiedostot kirjoittamista varten. Toiseen tiedostoon tallennetaan jokaisen eläimen sukupuolikoodi, isän ja emän numerot, fenotyyppinen, additiivinen ja dominanssiarvo sekä sukusiitosaste. Toiseen tiedostoon tallennetaan eläimen arvostelutulokset.

Simuloitavaan ominaisuuteen oletetaan vaikuttavan äärellinen määrä lokuksia, joilla kaikilla on sama vaikutus genotyyppiin. Lokusten määrä, homotsygootin genotyypin arvo (a), dominanssipoikkeama (d) sekä dominoivan alleelin geenifrekvenssi (p) annetaan ohjelman alussa. Näiden tietojen avulla peruspolven eläimille luodaan genotyypit ja lasketaan niiden arvo.

Jos lokuksen 1 dominoivan alleelin geenifrekvenssi on esim. 0.7, tulee kunkin eläimen ensimmäisen lokuksen ensimmäiseksi alleeliksi 70% todennäköisyydellä dominoiva alleeli. Simulaatiohjelmassa tämä tapahtuu siten, että jokaisen lokuksen alleeli määrätään generoimalla satunnaisluku tasajakaumasta

$$x \sim Tas(0, 1).$$

Jos saatu satunnaisluku on pienempi kuin lokuksen dominoivan alleelin frekvenssi, lokuksen alleeliksi tulee dominoiva alleeli. Jos saatu satunnaisluku on geenifrekvenssiä isompi, lokuksen alleeliksi tulee resessiivinen alleeli. Kun lokuksen kummatkin alleelit on määrätty edellä esitetyllä tavalla, saadaan kyseisen lokuksen genotyyppi yksinkertaisesti antamalla sille ohjelman kutsussa määrätty arvo sen mukaan onko lokus resessiivinen tai dominoiva homotsygootti vai heterotsygootti. Peruspolven eläimen lopullinen genotyyppinen arvo saadaan laskemalla kaikkien lokusten genotyyppiset arvot yhteen. Lokusten välillä ei oleteta olevan epistasiaa eikä kytkentöjä.

Yksilön genotyyppinen arvo muodostuu seuraavasti:

$$\sum G_i = \sum (\mu + A_i + D_i),$$

missä G_i on lokuksen i genotyyppinen arvo, A_i on lokuksen i additiivinen arvo, D_i on lokuksen i dominanssiarvo ja μ on peruspopulaation keskiarvo. Populaation keskiarvo lasketaan kaavalla (FALCONER, 1981):

$$\mu = a(p - q) + 2pqd.$$

Eläimen additiivinen geneettinen arvo saadaan laskemalla jokaisen lokuksen alleeleille niiden keskimääräinen vaikutus α_1 ja α_2 (FALCONER, 1981):

$$\alpha_1 = q(a + d(q - p))$$

ja

$$\alpha_2 = -p(a + d(q - p)).$$

α_1 :n ja α_2 :n laskemisessa käytetään peruspopulaation geenifrekvenssejä.

Kun eläimelle on laskettu additiivinen geneettinen arvo, saadaan dominanssiarvo yksinkertaisesti vähentämällä genotyypisestä arvosta additiivinen geneettinen arvo. Koska additiivinen geneettinen arvo laskettiin poikkeamana populaation keskiarvosta, mutta genotyyppinen arvo suoraan absoluuttisena arvona, täytyy dominanssiarvoa laskettaessa ensin vähentää yksilön genotyypisestä arvosta populaation keskiarvo, jotta laskettu dominanssiarvo olisi myös poikkeama populaation keskiarvosta.

Eläimen fenotyyppinen arvo saadaan lisäämällä genotyypiseen arvoon ympäristöstä johtuva vaihtelu (E_i). Ympäristövaihtelun suuruus (σ_e^2) määritetään ohjelman kutsussa. Ympäristövaikutus generoidaan kaavalla:

$$E_i = \sigma_e x,$$

missä

$$x \sim N(0, 1).$$

Tämän jälkeen eläimille lasketaan sukusiitosasteet ja arvostellaan eläinmalli-BLUP:n avulla. Parhaimman ennusteen saaneet eläimet valitaan seuraavan sukupolven vanhemmiksi. Sekä valittavien eläinten että syntyvien jälkeläisten määrää voidaan vaihdella.

Seuraavan sukupolven yksilöille generoidaan genotyyppi vanhempien genotyyppien perusteella. Jälkeläinen saa puolet geeneistä isältä ja puolet äidiltä. Esimmäinen alleeli saadaan ottamalla satunnaisesti isän alleeli vastaavasta lokuksesta. Esimerkiksi, jos isän genotyyppi olisi B/b (olkoon

B dominoiva ja b resessiivinen alleeli), tulisi jälkeläisen ensimmäiseksi alleeliksi B tai b yhtä suurilla todennäköisyyksillä. Jos isän genotyyppi olisi B/B, tulisi jälkeläisen ensimmäiseksi alleeliksi B 100% todennäköisyydellä. Samaan tapaan generoidaan kaikki lokukset. Jälkeläisen genotyypin arvo saadaan samaan tapaan kuin vanhempienkin, samoin additiivinen ja dominanssiarvo. Kaavoissa käytettiin peruspopulaation keskiarvoa.

5.2 Tilastolliset mallit

Simulaatio-ohjelmassa eläinten arvostelussa käytettiin eläinmalli-BLUP:a. Jokaisella eläimellä oletetaan olevan yksi tuotos. Tilastolliset mallit ovat seuraavat.

Malli 1:

$$y = \mu + a + \epsilon$$

- y = havaintovektori
- μ = keskiarvovektori
- a = additiivisten arvojen vektori
- ϵ = jäännösvektori

Malliin liittyvät oletukset:

$$E = \begin{bmatrix} y \\ a \\ \epsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} y \\ a \\ \epsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} V & G_1 & R_1 \\ G_1' & G_1 & 0 \\ R_1' & 0 & R_1 \end{bmatrix}$$

Malli 2:

$$y = \mu + bF + a + \epsilon,$$

- y = havaintovektori
- μ = keskiarvovektori
- bF = eläimen tuloksen regressio sukusiitosasteen suhteen
- a = additiivisten arvojen vektori
- ϵ = jäännösvektori

Mallissa sukusiitosaste esiintyy kovariaattina, jonka tarkoituksena on ottaa sukusiitostaantuma huomioon. Malliin liittyvät oletukset ovat samat kuin edellisessä mallissa.

Malli 3:

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{bF} + \mathbf{a} + \mathbf{d} + \mathbf{e},$$

- \mathbf{y} = havaintovektori
 $\boldsymbol{\mu}$ = keskiarvovektori
 \mathbf{bF} = eläimen tuloksen regressio sukusiitosasteen suhteen
 \mathbf{a} = additiivisten arvojen vektori
 \mathbf{d} = dominanssiarvojen vektori
 \mathbf{e} = jäännösvektori

Sisällyttämällä \mathbf{d} malliin pyrittiin pienentämään jäännöstermin osuutta vaihtelusta. Malliin liittyvät oletukset:

$$\mathbb{E} = \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{\mu} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \text{ ja } \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{G}_1 & \mathbf{G}_2 & \mathbf{R}_2 \\ \mathbf{G}'_1 & \mathbf{G}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{G}'_2 & \mathbf{0} & \mathbf{G}_2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{R}'_2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{R}_2 \end{bmatrix}$$

Additiivisen geenettisen vaikutuksen varianssi-kovarianssi -matriisi \mathbf{G}_1 on $\mathbf{A}\sigma_a^2$. Additiivisen sukulaisuusmatriisin (\mathbf{A}) muodostamisessa otettiin sukusiitosasteet huomioon. Dominanssivaikutuksen varianssi-kovarianssi -matriisi \mathbf{G}_2 saatiin muodostamalla dominanssisukulaisuusmatriisi \mathbf{D} additiivisesta sukulaisuusmatriisista ja kertomalla matriisin alkiot dominanssivarianssilla σ_d^2 . Tällä tavoin muodostettu \mathbf{D} ei ole oikea sukusiitoksen yhteydessä, mutta sen muodostaminen on helpompaa kuin täydellisen \mathbf{D} -matriisin. \mathbf{R}_1 :n oletettiin olevan diagonaalimatriisi diagonaalialkioinaan sen satunnaisen vaihtelun suuruus, jota malli ei pysty selittämään eli ympäristöstä johtuvan varianssin lisäksi se sisälsi dominanssista johtuvan varianssin. \mathbf{R}_2 sitävästoin sisälsi vain ympäristöstä johtuvan varianssin diagonaalialkioinaan.

Sekamalliyhtälöryhmänä esitettynä mallit ovat seuraavat:

Malli 1:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{1} & \mathbf{1}' \\ \mathbf{1} & \mathbf{I} + \mathbf{A}^{-1}\lambda_1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\boldsymbol{\mu}} \\ \hat{\mathbf{a}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{y} \\ \mathbf{I}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_a^2}.$$

Malli 2:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{1} & \mathbf{1}'\mathbf{F} & \mathbf{1}' \\ \mathbf{F}'\mathbf{1} & \mathbf{F}'\mathbf{F} & \mathbf{F}' \\ \mathbf{1} & \mathbf{F} & \mathbf{I} + \mathbf{A}^{-1}\lambda_1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{y} \\ \mathbf{F}'\mathbf{y} \\ \mathbf{I}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

λ_1 on kuten mallissa 1 ja \mathbf{F} on vektori, joka sisältää eläinten sukusiitosasteet.

Malli 3:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{1} & \mathbf{1}'\mathbf{F} & \mathbf{1}' & \mathbf{1}' \\ \mathbf{F}'\mathbf{1} & \mathbf{F}'\mathbf{F} & \mathbf{F}' & \mathbf{F}' \\ \mathbf{1} & \mathbf{F} & \mathbf{I} + \mathbf{A}^{-1}\lambda_2 & \mathbf{I} \\ \mathbf{1} & \mathbf{F} & \mathbf{I} & \mathbf{I} + \mathbf{D}^{-1}\gamma \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}} \\ \hat{\mathbf{d}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{1}'\mathbf{y} \\ \mathbf{F}'\mathbf{y} \\ \mathbf{I}\mathbf{y} \\ \mathbf{I}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_e^2} \text{ ja } \gamma = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_e^2}.$$

Ohjelma soveltuu vain pienten populaatioiden arvosteluun, koska tarvittavia sukulaisuusmatriisien kääntematriiseja ei muodostettu suoraan, vaan ne käännettiin tietokoneen muistissa. Samoin yhtälöryhmien ratkaisussa ei käytetty tietokoneaikaa säästäviä epäsuoria ratkaisumenetelmiä kuten iteraatiota, vaan yhtälöryhmät ratkaistiin kääntämällä yhtälöryhmän vasen puoli ja kertomalla saatu matriisi oikean puolen kanssa.

5.3 Simulaatioesimerkit

Simulaatio toteutettiin kolmelle tapaukselle. Kaikissa tapauksissa ominaisuuteen oletettiin vaikuttavan 64 lokusta. Samoin kaikissa tapauksissa seuraavan polven vanhemmat valittiin jalostusarvon ennusteeseen perustuen. Sukupolvien määrä oli neljä. Simulaation toistojen lukumäärä oli 100.

Jokaisessa sukupolvessa laskettiin linjojen keskiarvot ja varianssit eläinten fenotyyppisille, additiivisille ja dominanssiarvoille sekä sukusiitos-asteelle. Samoin eläinten arvostelutuloksista laskettiin linjojen keskiarvot ja varianssit sekä $\hat{\mathbf{a}}$:lle että $\hat{\mathbf{d}}$:lle (harhalle (η)). Näiden tulosten avulla voitiin edelleen laskea virheen keskineliö, MSE (Mean Squared Error) lausekkeella:

$$MSE = PEV + \eta^2,$$

missä

$$PEV = Var(\hat{a} - a)$$

ja

$$\eta = E(\hat{a} - a).$$

MSE:n käyttö eri mallien paremmuuden vertaamisessa perustuu siihen, että se ottaa ennustevirheen varianssin (PEV) lisäksi myös harhan huomioon.

Seuraavaksi esitetään kolmen eri esimerkin populaatiokoko, paritussysteemit (seuraavan polven tuottamiseen käytettyjen urosten ja naaraiden lukumäärä sekä jälkeläisten määrä paritusta kohden), dominoivan alleelin frekvenssi ja ominaisuuden varianssit. Varianssit on laskettu peruspopulaatiolle, josta kaikki linjat on perustettu. Varianssit laskettiin seuraavasti (FALCONER, 1981):

$$\sigma_a^2 = 2pq(a + d(q - p))^2$$

ja

$$\sigma_d^2 = (2pqd)^2.$$

Koska kaikkien lokusten vaikutukset ovat samoja, kerrottiin yhden lokuksen vaikutus lokusten määrällä (64).

Simulaatioesimerkki 1:

Populaatiokoko:	16
Paritussysteemi:	2 urosta, 4 naarasta ja 4 jälkeläistä
Geenifrekvenssi:	$p = .5$
Varianssit:	$\sigma_a^2 = 32$ $\sigma_d^2 = 16$ $\sigma_e^2 = 58.67$
Heritabiliteetit:	$h^2 = .30$ ja $H^2 = .45$

Simulaatioesimerkki 2:

Populaatiokoko:	16
Paritussysteemi:	2 urosta, 4 naarasta ja 4 jälkeläistä
Geenifrekvenssi:	$p = .9$
Varianssit:	$\sigma_a^2 = 0.4608$ $\sigma_d^2 = 2.0736$ $\sigma_e^2 = 0.01$
Heritabiliteetit:	$h^2 = .18$ ja $H^2 = 1.0$

Simulaatioesimerkki 3:

Populaatiokoko:	20
Paritussysteemi:	2 urosta, 2 naarasta ja 10 jälkeläistä
Geenifrekvenssi:	$p = .9$
Varianssit:	$\sigma_a^2 = 0.4608$ $\sigma_d^2 = 2.0736$ $\sigma_e^2 = 0.01$
Heritabiliteetit:	$h^2 = .18$ ja $H^2 = 1.0$

Esimerkissä 1 pyrittiin jäljittelemään kohtalaisen hyvin periytyvää ominaisuutta, jossa on myös huomattava dominanssivarianssi. Koska alleelifrekvenssit olivat yhtäsuuret (0.5), ei sukusiitoksen yhteydessä normaalisti esiintyvää kovarianssia additiivisen ja dominanssivaikutuksen välillä ole (HARRIS, 1964). Esimerkeissä 2 ja 3 otettiin ääritapaus, jossa ominaisuus on vain heikosti periytyvä, mutta siihen vaikuttaa suuri dominanssivarianssi.

6 Tulokset Monte Carlo -simulaatiotutkimuksesta

Simulaatiotutkimuksen tuloksista on ensin esitetty populaation kehitystä kuvaavia tunnuslukuja ja myöhemmin arvosteluun liittyviä tunnuslukuja. On syytä huomauttaa, että simulaatioissa käytetty mallien numerointi poikkeaa teoreettisten laskelmien yhteydessä käytetystä. Taulukoissa olevat simulaatioesimerkit 1,2 ja 3 viittaavat sivun 47 simulaatioesimerkkeihin.

6.1 Populaatioista lasketut todelliset arvot

Populaation keskiarvo parani ensimmäisen sukupolven jälkeen (taulukot 13, 14 ja 15). Tämä on luonnollista, koska linjan perustajaeläimistä valittiin fenotyypin perusteella parhaat eläimet seuraavan sukupolven vanhemmiksi eikä sukusiitostaantuma vielä vaikuttanut. Karsitut eläimet säilytettiin kuitenkin sekamalliyhtälöissä, jotta jälkeläiset tulisivat oikein regressoiduiksi perustajaeläimiin nähden.

Kolmannessa sukupolvessa populaation keskiarvo alkoi laskea sukusiitostaantuman vaikutuksesta. Geneettinen edistyminen ei siis pystynyt kumoamaan sukusiitoksen aiheuttamaa populaation keskiarvon laskua (HILL, 1969). Vain esimerkissä 3 neljännen sukupolven keskiarvo oli suurempi kuin edellisen sukupolven keskiarvo (taulukko 15).

Valinnan ansiosta populaatiot edistyivät geneettisesti. Jos ominaisuuteen vaikuttavat vain additiiviset geenivaikutukset ja jos populaatio on äärellinen, populaation geneettiseen edistymiseen vaikuttavat sattuma, valinta ja perheiden määrä. Sattuma vaikuttaa pienentämällä additiivista varianssia (FALCONER, 1981). Valinta aiheuttaa myös varianssin pienemistä kytkentäepätasapainon kautta (BULMER, 1971) ja perheiden vähäinen määrä heikentää valintaintensiteettiä äärettömään populaatioon verrattuna (HILL, 1976). Kun ominaisuuteen vaikuttaa myös dominanssi, tilanne hankaloituu. Mitään kattavaa teoriaa dominanssin vaikutuksesta additiiviseen varianssiin valinnan yhteydessä ja siten populaation geneettiseen edistymiseen ei ole. ROBERTSON (1952) esitti artikkelissaan sukusiitoksen vaikutuksen additiiviseen varianssiin dominanssin yhteydessä. Tätä teoriaa ovat laajentaneet myöhemmin AVERY & HILL (1979). Jos dominoiva alleeli on hyvin yleinen ja jos dominanssi on täydellistä, sukusiitos ensin lisää linjan sisäistä varianssia ja sukusiitosasteen noustessa tarpeeksi korkeaksi pienentää sitä.

Additiivisen varianssin vaikutus edistymiseen voidaan selvästi havaita vertaamalla 0.5 ja 0.9 (taulukot 13 ja 14) geenifrekvenssillä saatuja tuloksia keskenään. Koska 0.5 geenifrekvenssillä additiivinen varianssi on

Taulukko 13: Simulaatioesimerkki 1. Populaation kehittymistä kuvaavia todellisten arvojen keskiarvoja, kun eläinten valinnassa on käytetty kolmea eri tilastollista mallia.

Malli	Sukupolvi	\bar{y}	\bar{a}	\bar{d}	\bar{F}
1	1	31.75	0.00	-0.29	0.00
	2	34.91	3.04	-0.26	0.00
	3	33.71	5.56	-3.92	0.13
	4	33.16	7.53	-6.61	0.22
2	1	31.75	0.00	-0.29	0.00
	2	34.91	3.04	-0.26	0.00
	3	33.71	5.56	-3.92	0.13
	4	32.78	7.59	-7.04	0.23
3	1	31.75	0.00	-0.29	0.00
	2	34.91	3.04	-0.26	0.00
	3	33.75	5.54	-3.87	0.13
	4	33.20	7.62	-6.66	0.22

1: $y = \mu + a + \epsilon$

2: $y = \mu + bF + a + \epsilon$

3: $y = \mu + bF + a + d + e$

\bar{y} = populaation keskiarvo

\bar{a} = additiivisten arvojen ka

\bar{d} = dominanssiarvojen ka

\bar{F} = sukusiitosasteiden ka

selvästi suurempi kuin 0.9 geenifrekvenssillä, geneettinen edistyminenkin oli nopeampaa. Samoin lisättäessä valintaintensiiteettiä (taulukot 14 ja 15) geneettinen edistyminen nopeutui. Toisaalta sukusiitoskin lisääntyi valintaintensiiteetin noustessa, joten sukusiitostaantumisen lisääntyminen kumosi geneettisen edistymisen, jolloin fenotyyppiset arvot olivat taulukossa 15 pienempiä kuin taulukossa 14. Luultavasti myöhemmissä sukupolvissa esimerkin 3 fenotyyppiset arvot tulisivat ylittämään esimerkin 2 fenotyyppiset arvot.

Arvostelussa käytetyt eri mallit eivät vaikuttaneet ratkaisevasti geneettiseen edistymiseen. Tämä ei niinkään johtunut itse malleista, vaan koska populaation koko oli pieni, valinnan vaihtoehdot olivat vähäisiä. Tällöin samat eläimet tulivat valituiksi mallista riippumatta. Myös va-

Taulukko 14: Simulaatioesimerkki 2. Populaation kehittymistä kuvaavia todellisten arvojen keskiarvoja, kun eläinten valinnassa on käytetty kolmea eri tilastollista mallia.

Malli	Sukupolvi	\bar{y}	\bar{a}	\bar{d}	\bar{F}
1	1	62.71	0.00	-0.01	0.00
	2	62.98	0.20	0.06	0.00
	3	62.13	0.46	-1.05	0.14
	4	61.84	0.62	-1.49	0.22
2	1	62.71	0.00	-0.01	0.00
	2	62.98	0.20	0.06	0.00
	3	62.13	0.46	-1.05	0.14
	4	61.82	0.68	-1.58	0.25
3	1	62.71	0.00	-0.01	0.00
	2	62.98	0.20	0.06	0.00
	3	62.07	0.43	-1.09	0.14
	4	61.94	0.65	-1.43	0.23

- 1: $y = \mu + a + \epsilon$ \bar{y} = populaation keskiarvo
 2: $y = \mu + bF + a + \epsilon$ \bar{a} = additiivisten arvojen ka
 3: $y = \mu + bF + a + d + e$ \bar{d} = dominanssiarvojen ka
 \bar{F} = sukusiitosasteiden ka

littavien eläinten sukusiitosasteet olivat samansuuruisia, joten sukusiitos-
 taantuma ei aiheuttanut suuria eroja eläinten tuotosten välille.

Sukusiitosasteet olivat korkeita neljännessä sukupolvessa vaihdellen
 0.25–0.35 välillä. Korkein keskimääräinen sukusiitosaste oli esimerkissä
 3, jossa valinta oli tehokkainta.

6.2 Mallien antamat estimaatit additiivisista arvoista

Vertailtaessa eri tilastollisten mallien antamia additiivisten arvojen
 ennusteita todellisiin arvoihin havaitaan, että malli, joka ei sisältänyt su-
 kusiitosastetta kovariaattina (malli 1), antoi harhaisia ennusteita. Harhan
 oli sitä suurempi mitä korkeampi arvosteltavan joukon keskimääräinen

Taulukko 15: Simulaatioesimerkki 3. Populaation kehittymistä kuvaavia todellisten arvojen keskiarvoja, kun eläinten valinnassa on käytetty kolmea eri tilastollista mallia.

Malli	Sukupolvi	\bar{y}	\bar{a}	\bar{d}	\bar{F}
1	1	62.77	0.01	0.04	0.00
	2	62.98	0.25	0.02	0.00
	3	61.26	0.46	-1.91	0.24
	4	61.56	0.82	-1.98	0.35
2	1	62.77	0.01	0.04	0.00
	2	62.98	0.25	0.02	0.00
	3	61.26	0.46	-1.91	0.24
	4	61.54	0.82	-2.00	0.35
3	1	62.77	0.01	0.04	0.00
	2	62.98	0.25	0.02	0.00
	3	61.38	0.44	-1.78	0.22
	4	61.63	0.79	-1.87	0.33

1: $y = \mu + a + \epsilon$

2: $y = \mu + bF + a + \epsilon$

3: $y = \mu + bF + a + d + e$

\bar{y} = populaation keskiarvo

\bar{a} = additiivisten arvojen ka

\bar{d} = dominanssiarvojen ka

\bar{F} = sukusiitosasteiden ka

sukusiitosaste oli (taulukot 16, 17 ja 18). Kun malliin sisällytettiin sukusiitos kovariaattina, malli antoi joko harhattomia ennusteita (malli 3) tai malli hiukan yliarvio eläinten additiivisen arvon (malli 2). Mallin 2 antamat liian korkeat ennusteet johtunevat siitä, että mallissa sukusiitostaantuman oletettiin olevan lineaarinen suhteessa sukusiitosasteeseen, vaikka sukusiitostaantuma kehittyikin valinnan vaikutuksesta hitaammin kuin, mitä sukusiitosaste olisi edellyttänyt (FALCONER, 1981).

Ennusteiden hajonta oli suurin mallin ollessa yksinkertainen (malli 1). Toisaalta myös ennustevirheen varianssi ja MSE olivat tällöin suurimpia. MSE:n suuruuteen vaikutti etenkin mallin 1 harhaisuus, koska MSE sisältää harhan neliötermin.

Lopuksi tarkastellaan vielä harhaa sukusiitoksen suhteen. Kuvassa 8

Taulukko 16: Simulaatioesimerkki 1. Eläinten arvosteluun liittyviä tunnuslukuja.

M	S	a	\hat{a}	Harha	Var(a)	Var(\hat{a})	PEV	MSE	r
1	1	0.00	0.00	0.00	29.76	9.01	20.59	20.59	0.54
	2	3.04	2.93	-0.11	24.35	7.14	17.20	17.21	0.52
	3	5.56	3.78	-1.78	21.35	6.28	16.53	19.69	0.43
	4	7.53	3.96	-3.57	20.43	5.79	15.69	28.44	0.44
2	1	0.00	0.00	0.00	29.76	9.01	20.59	20.59	0.54
	2	3.04	2.93	-0.11	24.35	7.14	17.20	17.21	0.52
	3	5.56	5.55	-0.01	21.35	5.22	16.07	16.07	0.46
	4	7.59	7.83	0.24	19.39	4.58	14.59	14.65	0.46
3	1	0.00	0.00	0.00	29.76	9.01	20.59	20.59	0.54
	2	3.04	2.93	-0.11	24.35	6.69	17.17	17.18	0.52
	3	5.54	5.44	-0.10	22.02	5.08	16.54	16.55	0.46
	4	7.63	7.72	0.10	19.08	4.46	14.44	14.45	0.46

M= arvostelussa käytetty malli

S= sukupolvi

r= arvosteluvarmuus

on esitetty linjojen keskimääräinen harha eri malleilla esimerkin 2 viimeiselle sukupolvelle. Additiivisen mallin (malli 1) antamien ennusteiden harha on riippuvainen sukusiitosasteesta. Malli 2 lievästi yliestimoi additiivisia arvoja, mutta yliestimointi ei näytä olevan riippuvainen sukusiitosasteesta. Malli 3 toimi parhaiten.

Yhteenvetona simulaatiotuloksista voidaan todeta, että sukusiitostaantumana yhteydessä puhdas additiivinen malli antoi harhaisia ennusteita eläimen additiivisesta arvosta ja että harha oli sitä suurempi mitä korkeampi oli eläimen sukusiitosaste. Jos malliin sisällytettiin sukusiitostaantumana huomioon ottava sukusiitosaste kovariaattina ja dominanssi-vaikutus, saatiin harhattomia ennusteita. Jos malli sisälsi additiivisen vaikutuksen lisäksi kovariaattitermin, mutta ei dominanssi-vaikutusta, mallin antamat ennusteet olivat hieman yliestimoituja. Tarkimmat ennusteet saatiin dominanssin sisältävällä (likimääräisellä) mallilla, jos tarkkuutta

Taulukko 17: Simulaatioesimerkki 2. Eläinten arvosteluun liittyviä tunnuslukuja.

M	S	a	\hat{a}	Harha	$\text{Var}(a)$	$\text{Var}(\hat{a})$	PEV	MSE	r
1	1	0.00	0.00	0.00	0.46	0.08	0.38	0.38	0.40
	2	0.20	0.23	0.03	0.38	0.08	0.31	0.31	0.38
	3	0.46	0.05	-0.41	0.28	0.16	0.27	0.43	0.38
	4	0.62	-0.05	-0.67	0.27	0.11	0.19	0.63	0.53
2	1	0.00	0.00	0.00	0.46	0.08	0.38	0.38	0.40
	2	0.20	0.23	0.03	0.38	0.08	0.31	0.31	0.38
	3	0.46	0.49	0.04	0.28	0.08	0.21	0.21	0.48
	4	0.68	0.78	0.10	0.23	0.08	0.16	0.17	0.53
3	1	0.00	0.00	0.00	0.46	0.08	0.38	0.38	0.40
	2	0.20	0.22	0.03	0.38	0.05	0.31	0.31	0.39
	3	0.43	0.41	-0.02	0.28	0.07	0.20	0.20	0.49
	4	0.65	0.65	0.00	0.25	0.07	0.16	0.16	0.56

M= arvostelussa käytetty malli

S= sukupolvi

r= arvosteluvarmuus

mitataan joko *PEV*:n tai *MSE*:n suhteen. On myös huomattava, että mallin tarkentuessa ennusteiden hajonta pieneni.

Simulaatioaineistosta lasketut *PEV*-arvot tukivat teoreettisten laskelmien tuloksia. Arvosteluvarmuudet eivät tukeneet yhtä selvästi teoreettisia laskelmia mutta on huomattava, että populaation äärellisyys vaikutti tuloksiin.

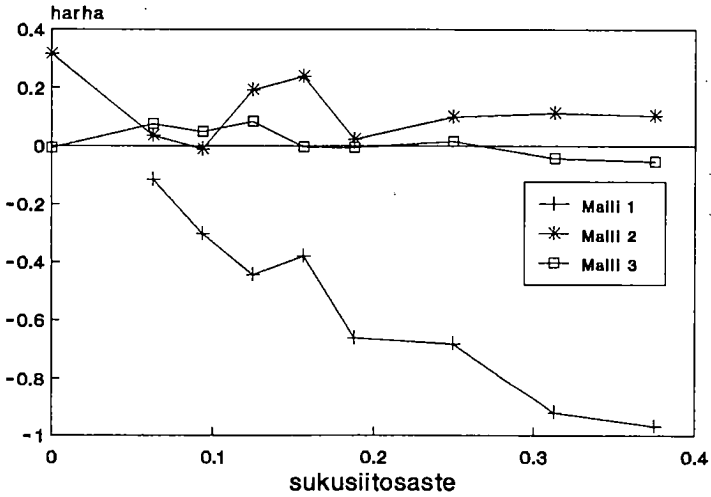
Taulukko 18: Simulaatioesimerkki 3. Eläinten arvosteluun liittyviä tunnuslukuja.

M	S	a	\hat{a}	Harha	$\text{Var}(a)$	$\text{Var}(\hat{a})$	PEV	MSE	r
1	1	0.00	0.00	0.00	0.43	0.04	0.35	0.35	0.41
	2	0.25	0.23	-0.02	0.32	0.11	0.28	0.28	0.37
	3	0.46	-0.42	-0.88	0.26	0.14	0.17	0.35	0.58
	4	0.82	-0.48	-1.30	0.19	0.10	0.14	0.37	0.55
2	1	0.00	0.00	0.00	0.43	0.04	0.35	0.35	0.41
	2	0.25	0.23	-0.02	0.32	0.11	0.28	0.28	0.37
	3	0.46	0.52	0.06	0.26	0.13	0.17	0.17	0.58
	4	0.82	0.93	0.11	0.19	0.11	0.15	0.16	0.53
3	1	0.00	0.00	0.00	0.43	0.04	0.35	0.35	0.41
	2	0.25	0.23	-0.02	0.32	0.04	0.27	0.27	0.36
	3	0.44	0.41	-0.03	0.27	0.09	0.17	0.17	0.58
	4	0.79	0.74	-0.05	0.19	0.08	0.13	0.13	0.56

M= arvostelussa käytetty malli

S= sukupolvi

r= arvosteluvarmuus



Kuva 8: Harha sukusiitoksen suhteen eri tilastollisilla malleilla esimerkin 2 viimeiselle sukupolvelle.

7 Yhteenvedo ja johtopäätökset

Dominanssi otettiin huomioon eläinten jalostusarvon arvioimisessa. Käsitellyt esimerkit oli valittu niin, että ne mahdollisimman hyvin vastasivat tapauksia, joissa dominanssista johtuviin ongelmiin törmätään.

Kun dominanssi otettiin tilastollisessa mallissa huomioon, arvosteluvarmuudet olivat parempia kuin mallin, joka ei sisältänyt dominanssia. Täydellisen mallin käytöstä oli eniten hyötyä, kun ominaisuuden dominanssivarianssi oli suuri suhteessa additiiviseen varianssiin.

Toisaalta havaittiin, että täyssidarmäärän lisäys antoi lisää painoa täydellisen mallin käyttölle; olipa esimerkeissä tapauksia, joissa täyssidarmäärän lisäys jopa huononsi epätäydellisen mallin arvosteluvarmuuksia. Kun ympäristövarianssi oli pieni, eri mallien antamat arvosteluvarmuudet poikkesivat eniten toisistaan.

Simulaatiotutkimuksen tarkoituksena oli jäljitellä joitain teoreettisia esimerkeistä. Toisena tarkoituksena oli ottaa huomioon sukusiitostaantumai aiheuttama populaation keskiarvon lasku. Koska teoreettiset laskelmat tehtiin valintaindeksillä, oli yhtenä oletuksena sukusiitostaantumai tunteminen ja tuotosten korjaaminen sen suhteen. Käytännössä tämä ei ole mahdollista, vaan sukusiitostaantumai on otettava mallissa huomioon esim. kovariaattina. Tällöin siirrymme valintaindeksistä BLUP:iin. Käytännön ohjelmointiin liittyvistä syistä käsiteltävät simulaatiot tehtiin pienille populaatiolle, minkä takia simulaatiotulosten ja indeksitulosten välillä ei välttämättä ole odotettavissa yhdenmukaisuuksia.

Simulaatiosta saadut tulokset tukevat käsitystä, jonka mukaan dominanssin huomioon ottaminen parantaa jalostusarvon ennustamista. Etenkin tämä näkyi ennustevirheen varianssin pienenemisenä, toisaalta myös jalostusarvon ennusteiden varianssi pieneni. Simulaatio osoitti myös sukusiitostaantumai huomioimisen tarpeellisuuden. Malli, jossa sukusiitostaantumai ei otettu huomioon, oli selvästi harhainen. Harhan suuruus oli riippuvainen sukusiitosasteesta. Sen sijaan mallit, joissa sukusiitostaantumai otettiin huomioon kovariaatin avulla antoivat harhattomia ennusteita.

Kun mietitään tutkimuksen käytännön sovellutuksia, tulee ensimmäisenä mieleen sen hyödyntäminen lähellä fitness-ominaisuuksia olevien tuotanto-ominaisuuksien esim. emakon porsastuotannon arvostelussa. Fitness-ominaisuudet ovat olleet luonnon valinnan kohteena vuosituhan-
sia. Sen vaikutuksesta additiivinen vaihtelu on hävinnyt ja resessiiviset alleelit ovat säilyneet harvinaisina populaatiossa. Tällöin geneettinen vaihtelu on pääosin dominanssista johtuvaa (ROBERTSON, 1955). Kun

otetaan huomioon täyssisarten välinen dominanssista johtuva samankaltaisuus, parannetaan jalostusarvon ennusteiden varmuutta.

Toisaalta tutkimuksen valossa voidaan todeta, että puhtaalla additiivisella mallilla arvostellut sukusiitetyt eläimet saavat todelliseen jalostusarvoon verrattuna liian alhaisia estimaatteja ominaisuuksissa, joihin dominanssi vaikuttaa. Sukusiitetyjä eläimiä siis aliarvioidaan jalostusvalinnoissa.

Yhtenä dominanssivaikutusten käytön esteenä on ollut sekamalliyhtälöissä tarvittavan vastaavan käänteismatriisin yksinkertaisen tai sukusiitetyle populaatiolle käyvän algoritmin puuttuminen. Nyt nämä puutteet on kuitenkin poistettu (SMITH & MÄKI-TANILA, 1990; HOESCHELE & VANRADEN, 1991). Seuraava vaativa tehtävä on saada luotettavat estimaatit dominanssiin liittyville varianssikomponenteille.

Tuotantoeläinten geneettinen taso voidaan maksimoida tarkoituksenmukaisten parituskumppanien valinnalla. Paritusvalinnan käytäntöön soveltaminen vaatii suurten sukulaisuusmatriisien uudelleen järjestämistä jokaista paritusyhdistelmää varten. Tämä on tällä hetkellä vielä kallista ja aikaa vievää. Tulevaisuudessa paritusvalintaa voidaan soveltaa käytäntöön. Luonnollisin algoritmi tällä alueella on ns. lineaarinen ohjelmointi (JANSEN & WILTON, 1984; TORO & PÉREZ-ENCISO, 1990).

Kirjallisuusluettelo

- ALLAIRE, F.R. & HENDERSON, C.R. 1965. Specific combining abilities among dairy sires. *J. Dairy Sci.* 48:1096-1100.
- AVERY, P.J. & HILL, W.G. 1979. Variance in quantitative traits due to linked dominant genes and variance in heterozygosity in small population. *Genetics* 91:817-844.
- BERESKIN, B., SHELBY, C.E., ROWE, K.E., REMPEL, W.E., DETTNER, A.E. & NORTON, H.W. 1970. Inbreeding and swine productivity in Minnesota experimental herds. *J. Anim. Sci.* 31:278-288.
- BIDANEL, J.P., CARITEZ, J.C. & LEGAULT, C. 1989. Estimation of cross-breeding parameters between Large White and Meishan porcine breeds. I Reproductive performance. *Genet. Sel. Evol.* 21:507-526.
- BULMER, M.G. 1971. The effect of selection on genetic variability. *Amer. Natur.* 105:201-211.
- CROW, J.F. & KIMURA, M. 1970. An introduction to population genetics theory. 591 s. Harper & Row. New York.
- DICKERSON, G. 1969. Experimental approaches in utilising breed resources. *Anim. Breed. Abstr.* 37:191-202.
- FALCONER, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 340 s. 2nd ed. Longman. London.
- HARRIS, D.L. 1964. Genotypic covariances between inbred relatives. *Genetics* 50:1319-1348.
- HENDERSON, C.R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. *Proc. Anim. Breed. Genet. Symposium in honor of Dr J.L. Lush ASAS and ADSA*, Champaign, Illinois.
- HENDERSON, C.R. 1985. Best linear unbiased prediction of nonadditive merits in noninbred population. *J. Anim. Sci.* 60:111-117.
- HERMAS, S.A., YOUNG, C.W. & RUST, J.W. 1987. Effects of mild inbreeding on productive and reproductive performance of Guernsey cattle. *J. Dairy Sci.* 70:712-715.
- HILL, W.G. 1969. The rate of selection advance for non-additive loci. *Genet. Res. Camb.* 13:165-173.
- HILL, W.G. 1976. Order statistics of correlated variables and implications in genetic programmes. *Biometrics* 32:889-902.
- HILL, W.G. 1982. Dominance and epistasis as components of heterosis. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.* 99:161-168.

- HILL, W.G. & WEBB, A.J. 1982. Genetics of reproduction in the pig. Control of pig reproduction. Ed. D.J.A.Cole & G.R.Foxcroft. 664 s. Butterworths. London.
- HOESCHELE, I. & VANRADEN, P.M. 1991. Rapid method to compute inverses of dominance relationship matrices for noninbred population. *J. Dairy Sci* 74:557-569.
- HUDSON, G.F.S. & VAN VLECK, L.D. 1984a. Inbreeding of artificially bred dairy cattle in the Northeastern United States. *J. Dairy Sci.* 67:161-170.
- HUDSON, G.F.S. & VAN VLECK, L.D. 1984b. Effects of inbreeding on milk and fat production, stayability and calving interval of registered Ayrshire cattle in the Northeastern United States. *J. Dairy Sci.* 67:171-179.
- JACQUARD, A. 1970. The genetic structure of population. Masson & cie Editeurs. Paris.
- JANSEN, G.B. & WILTON, J.W. 1984. Linear programming in selection of livestock. *J. Dairy Sci.* 67:897-901.
- KACSER, H. & BURNS, J.A. 1981. The molecular basis of dominance. *Genetics* 97:639-666.
- KEMPTHORNE, O. 1957. An introduction to genetic statistics. 545 s. John Wiley & Sons. New York.
- LEE, A.J. & HENDERSON, C.R. 1969. Components of genetic variance in milk yield. *J. Dairy Sci.* 52:780-789.
- MCALLISTER, A.J. 1986. The role of crossbreeding in breeding programs for intensive milk production in temperate climates. 3rd World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. Lincoln. NE. U.S.A. vol IX:47-61.
- MÄNTYSAARI, E. & STRANDÉN, I. 1990. Johdatus eläinravostelumalleihin — valintaindeksistä BLUPiin. 81 s. MTTK. Jokioinen.
- NITTER, G. 1978. Breed utilization for meat production in sheep. *Anim. Breed. Abstr.* 46:131-143.
- PEDERSEN, J. & CHRISTENSEN, L.G. 1989. Heterosis for milk production traits by crossing Red Danish, Finnish Ayrshire and Holstein-Friesian cattle. *Livestock Prod. Sci.* 23:253-266.
- ROBERTSON, A. 1952. The effect of inbreeding on the variation due to recessive genes. *Genetics* 37:189-207.
- ROBERTSON, A. 1955. Selection in animals: synthesis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20:225-229.

- ROBISON, O.W., MCDANIEL, B.T. & RINCON, E.J. 1981. Estimation of direct and maternal additive and heterotic effects from crossbreeding experiments in animals. *J. Anim. Sci.* 52:44-50.
- SALES, J. & HILL, W.G. 1976. Effect of sampling errors on efficiency of selection indices. *Anim. Prod.* 22:1-17.
- SELLIER, P. 1976. The basis of crossbreeding in pigs; a review. *Livestock Prod. Sci.* 3:203-226.
- SMITH, S.P. & MÄKI-TANIILA, A. 1990. Genotypic covariance matrices and their inverses for models allowing dominance and inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 22:65-91.
- TEMPELMAN, R.J. & BURNSIDE, E.B. 1990. Additive and nonadditive genetic variation for production traits in Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 73:2206-2213.
- THOMSON, G.M. & FREEMAN, A.E. 1967. Effects on inbreeding and selection in a closed Holstein-Friesian herd. *J. Dairy Sci.* 50:1824-1827.
- TORO, M.A. & PÉREZ-ENCISO M. 1990. Optimization of selection response under restricted inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 22:93-107.
- TORO, M.A., SILIO, L., RODRIGÁÑEZ, J. & DOBAO, M.T. 1988. Inbreeding and family index selection for prolificacy in pigs. *Anim. Prod.* 46:79-85.
- VAN DER WERF, J.H.J. 1990. Influence of nonadditive effects on genetic parameters of milk yield. *Proc. 4th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. Edinburgh. U.K.* vol XIV:118-121.
- VAN KROSIGK, C.M. & LUSH, J.L. 1958. Effect of inbreeding on production in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 41:105-113.
- VANRADEN, P.M. 1989. Estimates of nonadditive genetic variation for milk and fat yields of Holsteins. *J. Dairy Sci.* 72 (Suppl 1):59 (Abstr).
- VAN VLECK, D. 1988. Notes on the theory and application of selection principles for the genetic improvement of animals. 7th ed. Ithaca. New York.

KOTIELÄINJALOSTUKSEN TIEDOTE-SARJASSA ILMESTYNYT:

1. UUSITALO, H. , 1975. Valintaindeksien rakentaminen kanojen jalostusarvostelua varten. *Lisensiaattityö*, 119 s.
2. RUOHOMÄKI, H. , 1975. Nuoren lihanaudan teurasominaisuuksien arvioimisesta. *Lisensiaattityö*, 197 s.
3. MAIJALA, K. , 1975. Kotieläinjalostus ja sen tutkimus. *Esitelmä maataloustutkimuksen päivillä*, 26 s.
4. HELLMAN, T. , 1975. Maidon lysotsyymiaktiivisuudesta ja utaretulehduksesta Viikin karjassa. *Pro gradu-työ*, 77 s.
5. MAIJALA, K. , 1975. Pohjoismaiden maataloustuotanto tulevaisuuden resurssitilanteessa. *Esitelmä Pohjoismaiden Maataloustutkijain Yhdistyksen 15. kongressissa Reykjavikissa*, 36 s.
6. MAIJALA, K. , 1975. 50 vuotta kotieläinten jalostustutkimusta Suomessa — tutkimus tänään ja huomenna. *Esitelmä Maa- ja kotitalouden Erikoisyhdistysten Liiton luentopäivillä Helsingissä 28.11.1974*, 21 s.
7. NIEMINEN, P. , 1975. Ultraäänikuvauksella arvioidun lihakuuden yhteys sonnien kasvukoetuloksiin. *Pro gradu-työ*, 95 s.
8. MAIJALA, K. , 1975. Yleisiä näkökohtia kotieläinten jalostustavoitteiden määrittelyssä. *Esitelmä Pohjoismaiden Maataloustutkijain Yhdistyksen 15. kongressissa Reykjavikissa 3.7.1975*, 18 s.
9. OJALA, M., PUNTILO, M.-L., VARO, M. ja LAAKSO, P. , 1976. Sonniemittauksia yksilötestausasemilla. 45 s.
10. HELLMAN, T., OJALA, M. ja VARO, M. , 1976. Ultraäänikuvauksen käyttö pössien yksilöarvostelussa. 15 s.
11. LINDSTRÖM, U. , 1976. Voidaanko jalostuksella vaikuttaa utaretulehdusalttiuteen? 19 s.
12. RUOHOMÄKI, H. ja HAKKOLA, H. , 1976. Lihantuotantokokeiden tuloksia. 15 s.
13. Lammaspäivä 2.2.1977. 21 s.
14. JOKINEN, L. ja LINDSTRÖM, U. , 1977. Pillereiden ei-uusintatulokset 4 vuoden säilytyksen jälkeen verrattuna tuloksiin 1 vuoden säilytyksen jälkeen. 12 s.
15. LINTUKANGAS, S. , 1977. Erilaisten virhelähteiden ja erityisesti tuotoston ja maantieteellisen alueen vaikutus Ay-sonniemittauksien jälkeläisarvosteluun. *Pro gradu-työ*, 114 s.

16. MAIJALA, K. ja SYVÄJÄRVI, J. , 1977. Mahdollisuudesta kehittää monisynnyttävää nautakarjaa valinnan avulla. 23 s.
- 17a.-d. Rehuhyötysuhdetta käsittelevät esitelmät. *Suomen Maataloustieteellisen Seuran kokous 26.1.1977*,
18. RUOHOMÄKI, H. , 1977. Erirotuisten lihanautojen elopainot ja iät 160 kilon teuraspainossa. 12 s.
19. Nauta- ja sikapäivä 14.11.1977. 23 s.
20. LINDSTRÖM, U. , 1978. Maidon valkuainen. 13 s.
21. HELLMAN, T. ja OJALA, M. , 1978. Karjujen ultraäänikuvaus. 23 s.
22. LINDSTRÖM, U. , 1978. Jalostuksella terveempiä eläimiä. 21 s.
23. RUOHOMÄKI, H. , 1978. Nuorten lihanautojen mittojen ja painojen välisistä yhteyksistä kasvukauden aikana sekä mittojen merkityksestä elopainon arvioimisessa. 39 s.
24. LINDSTRÖM, U. , 1978. Ravintohuolto meillä ja muualla. 10 s.
25. LINDSTRÖM, U. , 1978. *Matkakertomus Euroopan Kotieläintuotantoliiton (EAAP) 29. vuosikokouksesta Tukholmassa 5.-7.6.1978*, 16 s.
26. HAAPA, M. , 1978. Kasvatusasematoiminnasta Tanskassa. *Matkakertomus*, 27 s.
27. RUOHOMÄKI, H. , 1978. Lihanautakokeiden tuloksia II. 19 s.
28. LINDSTRÖM, U. , 1978. Pihvisonnien käyttö lypsykarjoissa. 14 s.
29. LAMPINEN, K. , 1978. Poikimaväli ja/tai siemennysten määrä tiineyttä kohti lehmien hedelmällisyyden mittoina sonnien jälkeläisarvostelussa. *Pro gradu-työ*, 86 s.
30. MROUÉ, B. , 1979. Pässien yksilökokeen käyttöarvo kasvuominaisuuksien arvostelussa. *Lisensiaattityö*, 150 s.
31. BONSDORFF, M. VON, NÄSI, M., SEPPÄLÄ, J., HELLMAN, T. ja KENTTÄMIES, H. , 1979. *Selostus nautakarjatalouden jatkokoulutuskurssista "The Management and Breeding of Cattle", Edinburgh - Aberdeen 7.-20.5.1978*, 79 s.
32. RUOHOMÄKI, H. , 1979. Lihanautakokeiden tuloksia III. 26 s.
33. KALLIO, M. , 1979. Sperman määrän ja laadun perinnöllisyydestä Salpausselän Keinosiemennysyhdistyksen sonneilla. *Laudaturtyö*, 110 s.
34. KATAJAMÄKI, U. , 1979. Yksilöarvostelun mahdollisuudet suomenlampaan lihantuotantokyvyn jalostamisessa. *Pro gradu-työ*, 83 s.

35. LAHDENRANTA, M. , 1979. Emien vaikutus oriiden juoksijajälkeläisarvosteluun suomenhevosella. *Pro gradu-työ*, 145 s.
36. LINDSTRÖM, U. , 1979. Kohti pehmeämpää teknologiaa ruoantuotannossa. 11 s.
37. LINDHOLM, S. , 1979. Suomalaisten lehmien lypsettävyys ja siihen vaikuttavat tekijät. *Laudaturtyö*, 51 s.
38. LEUKKUNEN, A. , 1979. Pahnuekoko ja porsimisväli emakon hedelmällisyyden kuvaajina keinosiemennyskarjujen jälkeläisarvostelussa kenttäaineiston perusteella arvioituna. *Pro gradu-työ*, 72 s.
39. PUNTILA, M.-L. , 1979. Ultraäänimittaukset nuorten sonnien teuraslaata arvioitaessa. *Pro gradu-työ*, 97 s.
40. RUOHOMÄKI, H. , 1980. Lihakarjakokeiden tuloksia IV. 29 s.
41. Jalostuspäivä 9.4.1980. 43 s.
42. Lammaspäivä 24.4.1980. 33 s.
43. SIRKKOMAA, S. , 1980. Simulointitutkimus sukusiitoksen ja voimakkaan valinnan käytöstä munijakanojen jalostuksessa. *Pro gradu-työ*, 90 s.
44. RUOHOMÄKI, H. , 1980. Eri rotuisten lihanautojen elopainot ja iät 160, 180, 210 ja 250 kilon teuraspainossa. 13 s.
45. MAIJALA, K. , 1981. Kotieläinten perinnöllisen muuntelun säilyttäminen. 52 s.
46. RUOHOMÄKI, H. , 1981. Lihakarjakokeet vuosina 1960-1980. 30 s.
47. Jälkeläisarvosteluseminaari 12.5.1981. 44 s.
48. MAIJALA, K. , 1981. Jalostus ja lisääntyminen vaikuttavina tekijöinä lihanaudan tuotannossa. 20 s.
49. SYRJÄLÄ-QVIST, L., BOMAN, M. ja MOISIO, S. , 1981. Lammastalouden rakenne ja merkitys elinkeinona Suomessa. 25 s.
50. LEUKKUNEN, A. , 1982. Keinosiemennyskarjujen jälkeläisarvostelu tyttärien porsimistulosten perusteella. *Lisensiaattityö*, 88 s.
51. LAURILA, T. , 1982. Kilpailutulosten käyttö ratsuhevosten suorituskyvyn mittaamisessa. *Pro gradu-työ*, 84 s.
52. LINDSTRÖM, U. , 1982. Merkkigeenien ja -aineiden käyttöarvosta kotieläinjalostuksessa. 13 s.
53. LEUKKUNEN, A. , 1982. Heikkolaatuisen rehun hyväksikäytön geneettinen edistäminen. 24 s.
54. OJALA, M. , 1982. Eri kudoslajien kasvurytmi naudoilla. 22 s.

55. OJALA, M. , 1982. Vanhempien tuotantotietojen ja eräiden ympäristötekijöiden yhteys sonnien kasvukoetuloksiin. *Laudaturtyö*, 54 s.
56. OJALA, M. , 1982. Kilpailutulosten käyttöarvosta ravihevosten jalostuksessa. *Lisensiaattityö*, 16 s.
57. KENTTÄMIES, H. , 1982. Naudanlihantuotantoon vaikuttavista geneettisistä tekijöistä ja ympäristötekijöistä sekä kasvun mittaamisesta kenttäkokeissa. *Lisensiaattityö*, 104 s.
58. HUHTANEN, P. , 1982. Suomenkarjan kokonaistaloudellisuus muihin rotuihin verrattuna. *Laudaturtyö*, 82 s.
59. KUOSMANEN, S. , 1983. 305-pv:n maitotuotoksen ennustaminen osatuotostietojen perusteella. *Pro gradu-työ*, 100 s.
60. HEISKANEN, M.-L. , 1983. Hevosen keinosiemennys tuore- ja pakastespermalla. *Pro gradu-työ*, 63 s.
61. MARKKULA, M. , 1984. Kanojen yleiseen sairaudenvastustuskykyyn liittyviä tekijöitä. 24 s.
62. MÄNTYSAARI, E. , 1984. Valintaindeksi jälkeläisarvosteltujen keinosiemennyssonniin kokonaisjalostusarvon kuvaajana. *Pro gradu-työ*, 86 s.
63. LAUKKANEN, H. , 1984. Maidon sähkönjohtokykyyn vaikuttavat tekijät ja johtokyvyn käyttömahdollisuuksista utaretulehduksen vastustamisessa. *Pro gradu-työ*, 68 s.
64. SYVÄJÄRVI, J. , 1984. Tutkimuksia maitorotuisten sonnien jälkeläisarvostelun varmistamiseksi ja monipuolistamiseksi. *Lisensiaattityö*, 14 s. *LIITE: Tarkkailulehmien maidon solupitoisuuden vaihtelu ja yhteys maidontuotantoon.* 78 s.
65. MAIJALA, K. , 1984. Ulkomaisia kokemuksia suomenlampaasta ja sen risteytyksistä. 27 s.
66. ARONEN, P. , 1985. Liharotuisten nautojen painoihin vaikuttavista tekijöistä ja painojen korjaamisesta. *Pro gradu-työ*, 80 s.
67. JUGA, J. , 1985. Karjansisäinen lehmien arvostelu. *Pro gradu-työ*, 93 s.
68. HIMANEN, A. , 1985. Tilatason jalostussuunnitelmien toteutuminen. *Pro gradu-työ*, 45 s.
69. SEVÓN-AIMONEN, M.-L. , 1985. Risteytysvaikutus sikojen tuotantominaisuuksissa. *Pro gradu-työ*, 89 s.
70. SAASTAMOINEN, M. , 1985. Lypsylehmän karkearehun syönti- ja hyväksikäyttökyvyn jalostusmahdollisuudet. *Pro gradu-työ*, 76 s.
71. FALCK-BILLANY, H. , 1985. Celltalets samt vissa polymorfa proteiners användbarhet vid avel för mastitresistens. *Pro gradu-työ*, 54 s.

72. FALCK-BILLANY, H. ja MAIJALA, K. , 1985. Jalostusvalinnan mahdollisuudet muuttaa maidon rasva- ja valkuaiskoostumusta. 38 s.
- 73a. OJALA, M. , 1986. Use of race records for breeding evaluation of trotters in Finland. *Väitöskirja*, 18 s. , 4 liitettä.
- 73b. OJALA, M. , 1986. Use of race records for breeding evaluation of trotters in Finland. *Väitöskirjan lyhennelmä*, 18 s.
74. SÄYNÄJÄRVI, M. , 1986. Sukusiitoskertoimet suomalaisessa ayrshirepopulaatiossa ja sukusiitoksen vaikutukset eri ominaisuuksiin. *Pro gradu-työ*, 59 s.
75. PYLVÄNÄINEN, H. , 1987. Ravikilpailuominaisuuksien perinnölliset tunnusluvut eri ikävuosina ja ikävuosien välillä. *Pro gradu-työ*, 87 s.
76. LAMPINEN, A. , 1987. Maitorotuisten keinosiemennyssonnien kasvukyky ja sen arvostelu. *Pro gradu-työ*, 79 s.
77. ALASUUTARI, T. , 1987. Maitorotuisten sonnien tyttären karsiintuminen ja sonnien jalostusarvojen toistuvuus. *Pro gradu-työ*, 127 s.
78. TIKKANEN, S. , 1987. Minkin pentuekoon periytyvyys. *Pro gradu-työ*, 46 s.
79. TUORI, M. , 1987. Lypsykäyrän muotoa kuvaavien tunnuslukujen ja lypsykauden tuotosten toistuvuus Viikin karjassa. *Laudaturtyö*, 65 s.
80. MÄNTYÄHO, M. , 1988. Maidon rasvahappokoostumukseen vaikuttavista tekijöistä. *Pro gradu-työ*, 82 s.
- 81a. SIRKKOMAA, S. , 1988. Use of inbreeding to increase the response to selection. *Väitöskirja*, 29 s. , 5 liitettä.
- 81b. SIRKKOMAA, S. , 1988. Use of inbreeding to increase the response to selection. *Väitöskirjan lyhennelmä*, 29 s.
82. SIRKKOMAA, S. ja OJALA, M. , 1988. Geeniteknologian hyväksikäyttömahdollisuudet kotieläinjalostuksessa. 50 s.
83. LIUTTULA, M. , 1988. Lammastarkkailun tulosten käyttömahdollisuudet lampaanjalostuksessa. *Pro gradu-työ*, 92 s.
84. RAJAKANGAS, A.-M. , 1988. Lypsylehmien rakenneominaisuuksien perinnölliset tunnusluvut. *Pro gradu-työ*, 75 s.
85. VOUTILAINEN, U. , 1989. Punnitustarkkailun tulosten käyttömahdollisuudet lihakarjan jalostuksessa. *Pro gradu-työ*, 72 s.
86. UKKONEN, M. , 1989. Lypsettävyysominaisuuksien vaihteluun vaikuttavat tekijät ja perinnölliset tunnusluvut. *Pro gradu-työ*, 79 s.
87. MAIJALA, K. , 1989. Naudan geenikartoitus. 17 s.

88. RAUKOLA, I. , 1990. Sonniin sperman määrä- ja laatutekijöiden yhteydet ja niiden vaihteluun vaikuttavat tekijät. *Pro gradu-työ*, 60 s.
89. KORHONEN, T. , 1990. Maidon laktoosipitoisuuteen vaikuttavat tekijät sekä laktoosipitoisuuden yhteydet solulukuun ja maidon muihin aineosiin. *Pro gradu-työ*, 63 s.
90. TORNIAINEN, P. , 1991. Maidon aineosien vaihteluun vaikuttavat tekijät ja perinnölliset tunnusluvut Suomen lypsykarjaroduissa. *Pro gradu-työ*, 71 s.
91. UIMARI, P. , 1991. Dominanssin vaikutus eläinten jalostusarvojen ennustamisessa. *Pro gradu-työ*, 61 s.

ISBN 951-45-5855-3

ISSN 0356-1429

Helsinki 1991

Yliopistopaino