

Heritabilita II

- metody odhadu koeficientu heritability

prof. Ing. Tomáš Urban, Ph.D.
urban@mendelu.cz



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Variance kvantitativní vlastnosti

Projev kvantitativní vlastnosti je ovlivněn genetickými a protřeďovými faktory: $P = G + E$

Základní ?

Kolik z celkové variance v populaci je způsobeno genetickými příčinami a kolik prostřeďovými

$$V_P = V_G + V_E$$

Odhalení genetické komponenty variance (určuje stupeň, kterým vlastnosti odpovídají na selekci)



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Komponenty (~ složky) variance

Odhad genetických parametrů je synonymem pro odhad komponent pozorovatelné variance (včetně kovariancí) mezi příbuznými jedinci do příčinných komponent (V_A , V_D , V_I , V_{EP} , V_{ET})

Využití znalosti stupně příbuznosti mezi jedinci a z toho vyplývající očekávané kovariance mezi nimi



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Proč předpokládáme, že komplexní vlastnost může mít genetický základ?

Protože je podobnost ve vlastnosti mezi příbuznými jedinci než mezi nepříbuznými!

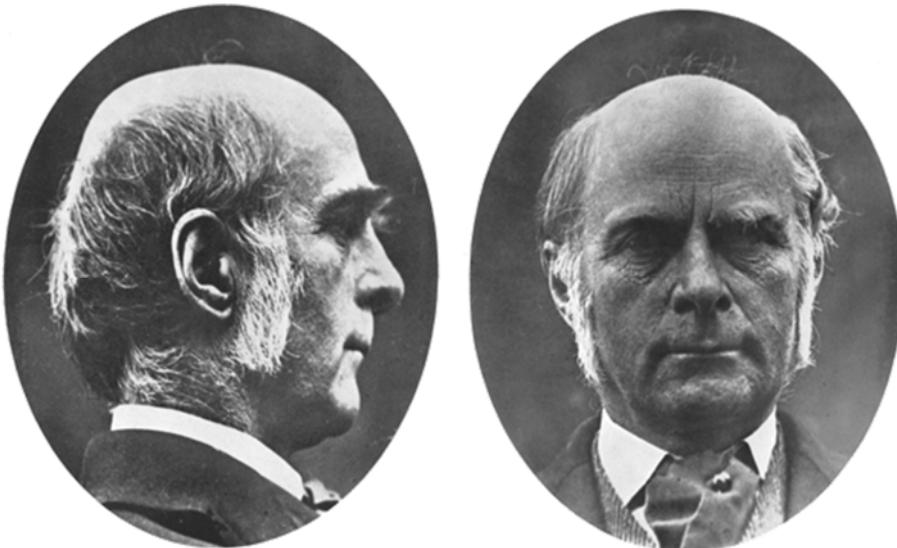


INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Francis Galton F.R.S. 1822-1911

Chtěl kvantifikovat tyto rodinné podobnosti.
Založil biometrický přístup (regrese a korelace)



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Vymyslel korelační koeficient (r)

- Možno měřit stupeň asociace pro proměnnou mezi 2 příbuznými jedinci

Pro vlastnost, která je kompletně geneticky determinovaná, s malým vlivem nebo bez vlivu prostředí, se očekává, že r bude stejný jako **koeficient příbuznosti**



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Koeficient příbuznosti vyjadřuje podíl genů sdílených dvěma jedinci

Příklady koeficientů příbuznosti

1. stupeň (rodič, sourozenci, dítě)	$\frac{1}{2}$
2. stupeň (strýc, neteř, vnuček)	$\frac{1}{4}$
3 . stupeň (bratranec, pra-)	$\frac{1}{8}$
4 . stupeň (bratranec z 2. kolena)	$\frac{1}{16}$



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Metody pro rozdělení fenotypové variance do dílčích komponent

Princip: fenotypová podobnost mezi příbuznými jedinci poskytuje informaci o stupni genetických rozdílů mezi jedinci

- aditivní komponenta primárně určuje stupeň, kterým se potomci podobají rodičům
 - tak ovládá míru odpovědi vlastnosti na selekci (ΔG)

$$V_A \sim V_{PH}$$



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Genetická podobnost

Aditivně genetická podobnost ‘additive genetic relationship (A)’ mezi jedinci x a y je a_{XY}

Podíl alel, které jedinci x a y mají společné (IBD)

Rodič – potomek $a = 0,5$
polosourozenci $a = 0,25$



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Příbuznost

Zdroj	Stupeň příbuznosti	Regresní koeficient
	R	b
Vlastní užitkovost	1	h^2
Rodič	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} h^2$
Prarodič	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4} h^2$
Praprarodič	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8} h^2$
Vl. sourozenci – dvojče	1	h^2
Vlastní sourozenec	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} h^2$
Polosouzenec	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4} h^2$
Potomek	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} h^2$



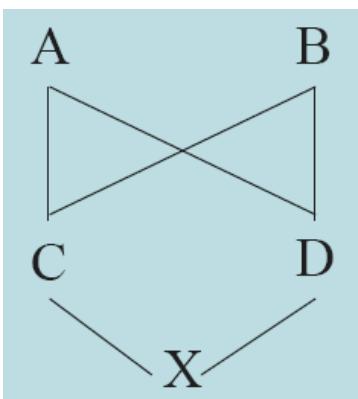
INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Aditivně genetická příbuznost

$$a_{ii} = 1 + 0,5(a_{om})$$

$$a_{ij} = 0,5(a_{jo} + a_{jm})$$



	A	B	C	D	X
A	1	0	0,5	0,5	0,5
B	0	1	0,5	0,5	0,5
C	0,5	0,5	1	0,5	0,75
D	0,5	0,5	0,5	1	0,75
X	0,5	0,5	0,75	0,75	1,25

$$\begin{aligned} a_{CD} &= (0,5 * 0,5) + (0,5 * 0,5) = 0,5 \\ &= 0,5(a_{CA} + a_{CB}) = 0,5(0,5 + 0,5) = 0,5 \end{aligned}$$

$$a_{XX} = 1 + (a_{cd}/2) = 1,25$$



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Genetická podobnost

koeficient příbuznosti („coefficient of relationship“)
(r_{xy})

Podobný k a_{xy} , ale je upraven pro inbreeding rodičů
(0 – 1)

$$r_{xy} = \frac{a_{xy}}{\sqrt{(1+F_x)(1+F_y)}}$$



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Podobnost mezi příbuznými jedinci

Měření stejné vlastnosti na dvou příbuzných jedincích X a Y

$$P_X = A_X + E_X$$

$$P_Y = A_Y + E_Y$$

Korelace mezi fenotypy stejné vlastnosti existuje pro páry příbuzných jedinců v důsledku **podobnosti genů** a **podobného prostředí**

Kovariance mezi PH stejné vlastnosti příbuzných jedinců = genetická příbuznost x genetická variace

$$\text{COV}_{AxAy} = r_{XY} \cdot V_A$$



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

$$r_{xy} = \frac{\text{COV}_{x,y}}{\sigma_x \sigma_y}$$

Obecný vzorec korelace

$$r_{AxAy} = \frac{\text{COV}_{AxAy}}{\sigma_{A_x} \sigma_{A_y}} = \frac{\text{COV}_{AxAy}}{\sigma_A^2} = \frac{r_{XY} V_A}{V_A}$$

**Korelace mezi PH
příbuzných jedinců
je rovna koeficientu
příbuznosti**

$$r_{P_X P_Y} = \frac{\text{COV}_{AxAy} + \text{COV}_{E_x E_y}}{\sigma_{P_X} \sigma_{P_Y}} = \frac{\text{COV}_{AxAy}}{V_P} = \frac{r_{XY} V_A}{V_P} = r_{XY} h^2$$

$$\text{COV}_{E_x E_y} = 0$$

Předpoklad: zvířata jsou chována v různém
prostředí bez prostředkové korelace

**Korelace mezi fenotypy
příbuzných jedinců
je rovna koeficientu
příbuznosti x heritabilita**



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Závěr

Fenotypová podobnost mezi příbuznými jedinci závisí na stupni příbuznosti (podobné geny) a heritabilitě

$$r_{P_X P_Y} = r_{XY} h^2$$

Genetická podobnost mezi příbuznými jedinci závisí na stupni příbuznosti: kovariance mezi PH:

$$\text{COV}_{A_X A_Y} = r_{XY} V_A$$



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Způsoby odhadování heritability

Odpověď na selekci:

$$\hat{h}^2 = \frac{\Delta G}{d}$$

Regresce potomek – rodič:

$$\hat{h}^2 = 2 b_{P-R}$$

Regresce potomek – střed rodičů:

$$\hat{h}^2 = b_{P-OM}$$

Korelace polosourozenců:

$$\hat{h}^2 = 4 \hat{\rho}$$

Korelace vlastních sourozenců:

$$\hat{h}^2 = 2 \hat{\rho}$$

VCE s AM:

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_P^2}$$



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Metody

- podobnost rodičů a potomků
- rozklad proměnlivosti
- neparametrické metody
- selekční experimenty



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

1. podobnost rodičů a potomků

- regrese potomka na rodiče: $h^2 = 2.b_{xy}$
- regrese potomka na průměr rodičů: $h^2 = b_{xy}$
- regrese průměru potomků na průměr rodičů: $h^2 = b_{xy}$
- korelace mezi sourozenci: $h^2 = 2.r_{xy}$
- korelace mezi polosourozenci: $h^2 = 4.r_{xy}$



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Regresce potomek – rodič

$$\hat{h}^2 = 2.b_{p.r}$$

Model statistický: $Z_i = \beta X_i + e_i$

Z_i – střední hodnota potomka i-tého otce

β - regrese Z na X

X_i – pozorovaná hodnota u i-tého otce

e_i – náhodná chyba spojená s Z_i

Př.: Ve velké neinbrední populaci slepic byla zjišťována ve věku osmi týdnů živá hmotnost kohoutů s přesností na jeden gram. V pohlavní dospělosti bylo 17 kohoutků náhodně pářeno se slepicemi a u jejich potomků samčího pohlaví byla opět zjišťována živá hmotnost ve stejném věku. Zjišťovaný genetický parametr, koeficient dědivosti, se bude vztahovat na populaci otců.



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Výpočet vstupních hodnot regresního stavu

$$SS_{xz} = \sum_i x_i \cdot z_i - \frac{\bar{x} \cdot \bar{z}}{n} \quad \text{cov}_{xz}$$

$$SS_x = \sum_i x_i^2 - \frac{\bar{x}^2}{n} \quad \text{V}_x$$

$$SS_z = \sum_i z_i^2 - \frac{\bar{z}^2}{n} \quad \text{V}_z$$

$$b_{zx} = \frac{\sum_i x_i \cdot z_i - \bar{x} \cdot \bar{z}}{\sum_i x_i^2 - \bar{x}^2} = 0,215$$

n	x _i	z _i	x _i ²	z _i ²	x _i · z _i
1	601	910	361201	828100	546910
2	733	983	537289	966289	720539
3	793	976	628849	952576	773968
4	795	1050	632025	1102500	834750
5	818	1080	669124	1166400	883440
6	838	1040	702244	1081600	871520
7	854	1040	729316	1081600	888160
8	880	1025	774400	1050625	902000
9	882	994	777924	988036	876708
10	895	1030	801025	1060900	921850
11	952	1021	906304	1042441	971992
12	953	1078	908209	1162084	1027334
13	961	964	923521	929296	926404
14	979	976	958441	952576	955504
15	995	1110	990025	1232100	1104450
16	997	1041	994009	1083681	1037877
17	1040	1035	1081600	1071225	1076400
\sum_i	14966	17353	13375506	17752029	15319806
	$\Sigma x_i = \bar{x}$	$\Sigma z_i = \bar{z}$			

$$h^2 = 2.b_{zx} = 0,43$$



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Střední chyba odhadu

$$se_{b_{zx}} = \sqrt{\frac{s_{b_{zx}}^2}{SS_x}} = \sqrt{\frac{SS_z - \frac{(SS_{xz})^2}{SS_x}}{SS_x \cdot (n-2)}} = 0,099 \quad se_{h^2} = 2 \cdot se_{b_{zx}} = 0,198$$

$$h^2 \pm se_{h^2} = 0,43 \pm 0,198$$



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

**Následuje výsledek této regresní analýzy (variance a kovariance),
který byl získán v programu SAS.**

The REG Procedure

Dependent Variable: x

Analysis of Variance

Source	DF	Squares	Sum of Square	Mean F Value	Pr > F
Model	1	9256.15665	9256.15665	4.72	0.0463
Error	15	29443	1962.86015		
Corrected Total	16	38699			
Root MSE	44.30418	R-Square	0.2392		
Dependent Mean	1020.76471	Adj R-Sq	0.1885		
Coeff Var	4.34029				

Parameter Estimates

Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	t Value	Pr > t
Intercept	1	831.44274	87.84239	9.47	<.0001
x	1	0.21505	0.09903	2.17	0.0463



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

U některých druhů hospodářských zvířat může být otec připravován na několik matek a každá matka může mít několik potomků. Vliv otců může být odstraněn na základě výpočtu **regrese potomků na matku uvnitř otců** podle modelu:

- Model: $Z_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta(x_{ij} - \bar{x}_{..}) + e_i$

Z_{ij} – střední hodnota potomků z páření i-tého otce a j-té matky

μ - obecný střed populace

α_i – vliv i-tého otce

β - regrese Z na X

X_{ij} - pozorovaná hodnota j-té matky pářené s i-tým otcem

$\bar{x}_{..}$ - fenotypový průměr

e_i – náhodná chyba spojená s z_{ij} (odchylka od Z_{ij})

Tabulka analýzy variance a kovariance:

Zdroj proměnlivosti	Součet čtverců odchylek		Stupeň volnosti	Průměrný čtverec		Součet produktů xz	Střední produkt xz
	SS _x	SS _z		df	MS _x	MS _z	SP
Mezi otcí	SS _{sx}	SS _{sz}	df _s = s-1			<i>tato data nejsou třeba k výpočtům</i>	
Mezi matkami uvnitř otců	SS _{dx}	SS _{dz}	df _d = d - s	MS _{dx}	MS _{dz}	SP _{dxz}	MP _{dxz}
Celková	SS _{cx}	SS _{cz}	df _c = d - 1	-	-	-	-

s – počet otců (sire), d – počet matek (dam), S – součet čtverců, MS – střední čtverec, Sp – součet produktů, MP – střední produkt (variance)



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

$$\text{COV}_{d_{ZX}} = \frac{SP_{d_{ZX}}}{df_d} = MP_{d_{ZX}}$$

Odhad regrese a dědivosti mezi matkami a dcerami uvnitř otců:

$$b_{zx} = \frac{\text{COV}_{d_{ZX}}}{\text{var}_{d_x}} = \frac{MP_{d_{ZX}}}{\sigma_{d_x}^2} = \frac{\frac{SP_{d_{ZX}}}{d-s}}{\frac{S_{d_{ZX}}}{d-s}} = \frac{SP_{d_{ZX}}}{S_{d_x}}$$

$$h^2 = 2 \cdot b_{zx}$$

Odhad střední chyby koeficientu regrese a dědivosti:

$$s_{b_{zx}}^2 = \frac{S_{d_z} - \frac{(SP_{d_{ZX}})^2}{S_{d_x}}}{d-s-1}$$

$$se_{b_{zx}} = \sqrt{\frac{s_{b_{zx}}^2}{S_{d_x}}}$$

$$se_{h^2} = 2 \cdot se_{b_{zx}}$$

$$h^2 \pm se_{h^2}$$



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Otcové	Matky	x_{ij}	Potomci	z_{ij}	X_i	Z_i	n_i	X^2_{ij}	z^2_{ij}	$x_{ij} \cdot z_{ij}$
1	754		808					568516	652864	609232
1	648		700		2283	2228	3	419904	490000	453600
1	881		720					776161	518400	634320
2	740		725					547600	525625	536500
2	712		840		2264	2365	3	506944	705600	598080
2	812		800					659344	640000	649600
3	765		780		1572	1620	2	585225	608400	596700
3	807		840					651249	705600	677880
4	969		850					938961	722500	823650
4	849		802		2550	2482	3	720801	643204	680898
4	732		830					535824	688900	607560
5	740		806		1481	1641	2	547600	649636	596440
5	741		835					549081	697225	618735
6	831		830					690561	688900	689730
6	639		800		2203	2134	3	408321	640000	511200
6	733		504					537289	254016	369432
Σ	12353		12470				16	9643381	9830870	9653557

$$b_{zx} = \frac{SP_{d_{zx}}}{SS_{d_x}} = 0,10 \quad h^2 = 2 \cdot b_{zx} = 0,20$$

$$SP_{d_{zx}} = \sum \sum x_{ij} \cdot z_{ij} - \sum_i \frac{X_{i \cdot} \cdot Z_{i \cdot}}{n_i}$$

$$\text{cov}_{d_{zx}} = MP_{d_{zx}} = \frac{SP_{d_{zx}}}{d-s}$$

mezi matkami
uvnitř otců

SS pro X

$$SS_{d_x} = \sum \sum x_{ij}^2 - \sum_i \frac{X_{i \cdot}^2}{n_i}$$

SS pro Y

$$SS_{d_z} = \sum \sum z_{ij}^2 - \sum_i \frac{Z_{i \cdot}^2}{n_i}$$

Výpočet součtu
produků
(součinů)
vlastností X a Z



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Následuje výsledek této analýzy variance a kovariance, který byl získán v programu SAS

The GLM Procedure

Dependent Variable: P

Source	DF	Sum of Squares			Mean Square	F Value	Pr > F
		R-Square	Coeff Var	Root MSE			
Model	6	31134.0501		5189.0083		0.58	0.7409
Error	9	80929.6999		8992.1889			
Corrected Total	15	112063.7500					
		0.277824	12.16708	94.82715	779.3750		
Source	DF	Type I SS	Mean Square	F Value	Pr > F		
O	5	30330.58333	6066.11667	0.67	0.6534		
M	1	803.46673	803.46673	0.09	0.7718		
Parameter	Estimate	Std. Error	t Value	Pr > t			
Intercept	637.7152160 B	252.2943565	2.53	0.0324			
O 1	28.6599564 B	77.9408706	0.37	0.7216			
O 2	74.9615501 B	77.7257832	0.96	0.3600			
O 3	93.4869989 B	88.2822372	1.06	0.3172			
O 4	104.4042276 B	86.6005504	1.21	0.2587			
O 5	108.5484483 B	86.5896538	1.25	0.2416			
O 6	0.0000000 B	.	.	.			
M	0.1002516	0.3353824	0.30	0.7718			

P - užitkovost potomků; M - užitkovost matek; O - otcové



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

2. Rozklad proměnlivosti

- z analýzy variance
- teoreticky vychází z předpokladu fenotypové podobnosti příbuzných jedinců
- Čím si jsou příbuzní podobnější náhodní jedinci v populaci, tím pro danou vlastnost odhadujeme vyšší hodnotu koeficientu heritability



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Využití užitkovostí rodin k odhadu heritability

- Vysoká heritabilita
- Nízká heritabilita

- **nízká** variance v rodinách
- **vysoká** variance mezi rodinami

- **vysoká** variance v rodinách
- **nízká** variance mezi rodinami



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

		Typ podobnosti rodiny								
		Žádná			Střední			Vysoká		
Otec	Hodnota jedinců	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Var mezi rodinami	1	1	1	3	2	1	1	1	2	3
	2	2	2	2	1	3	1	2	3	
	3	3	3	1	2	3	1	2	3	
Var v rodinách		Nízká			Střední			Velká		
		Velká			Střední			Nízká		
		h^2			nízká			střední		

Celková var = var mezi rodinami + var v rodinách

Stená jako covv rodinách



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Odhad dědivosti

Nutná variance mezi a v rodinách

Více rodin > větší přesnost odhadu

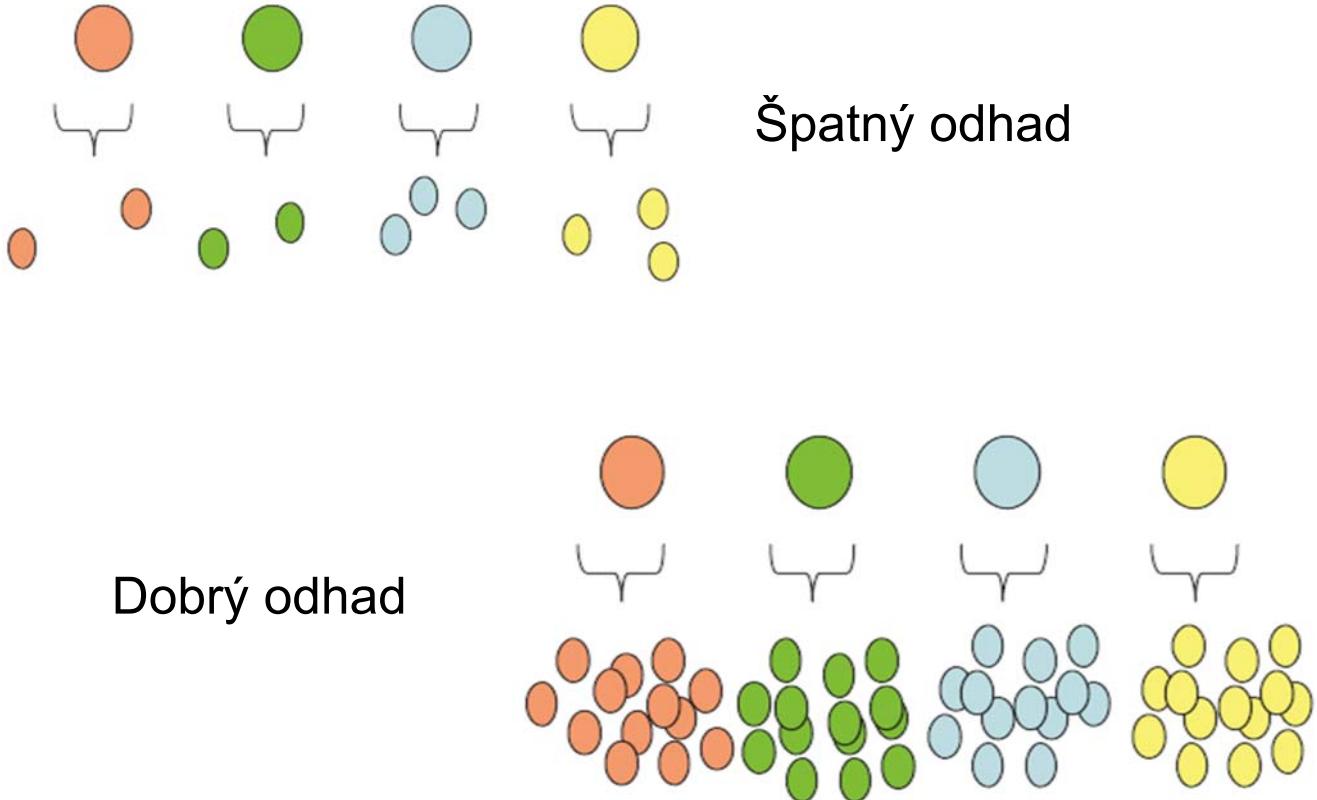
Variance mezi rodinami = kovariance v rodinách

Vysoká variance mezi rodinami (jsou odlišné) = vysoká kovariance v rodinách (členové v rodinách jsou podobní)



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Odhad h^2 u rodin polosourozenců

• **Variance mezi rodinami polosourozenců**

$$= \text{kovariance mezi polosourozenci} = \frac{1}{4} V_A$$

• **Variance v rodinách polosourozenců**

$$= \text{reziduální varianci} = V_P - \frac{1}{4} V_A = \frac{3}{4} V_A + V_E + V_D$$

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P} = \frac{4V_S}{V_P}$$



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Odhad h^2 u rodin vlastních sourozenců

- Komplikovanější odhad > společné prostředí > V_{EC} (efekt maternálního prostředí) a V_D (efekt dominance)
- **Variance mezi rodinami úplných sourozenců**
= kovariance mezi úplných sourozenci
= $\frac{1}{2} V_A + V_{EC} + \frac{1}{4} V_D$
- **Variance v rodinách úplných sourozenců**
= reziduální varianci = $V_P - (\frac{1}{2} V_A + V_{EC} + \frac{1}{4} V_D)$
= $\frac{1}{2} V_A + V_E + \frac{3}{4} V_D$

Často bývá h^2 přeodhadnuto, protože je obtížné oddělit genetické a ostatní efekty



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Metody odhadu genetických parametrů

Analýza variance (ANOVA) – **nejmenší čtverce**

Balancovaná data

Nebalancovaná data

Hendersonovy metody (SAS, Harvey, SPSS, ...)

Věrohodnostní metody – **maximální věrohodnost**

Maximální věrohodnost (ML)

Restringovaná maximální věrohodnost (REML)

Bayesian Methody

Monte Carlo, Gibbs Sampling



INVESTICE DO ROZVOJE Vzdělávání

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky

Komponenty variance	Odhadované parametry
V_A	Heritabilita
V_E	
V_{EP}	Opakovatelnost
kovariance	Korelace



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována
Evropským sociálním fondem
a státním rozpočtem České republiky