

# GENETIKA POPULACÍ KVANTITATIVNÍCH ZNAKŮ

# **Třídění kvant. znaků z hlediska populačního**

- 1. Anatomické rozměry a poměry**
- 2. Fyziologické parametry**
- 3. Psychické funkce**

# Třídění kvant. znaků z hlediska dědičných onemocnění

## 1. Vzácné vady a choroby

četnost pod 1%

rozštěpové vady, srdeční vady, polydaktylie ap.

## 2. Vady a choroby se střední četností

četnost menší než 5%

řada těžkých duševních onemocnění :

schizofrénie, slabomyslnost (oligofrénie), aj.

## 3. Vady a choroby s vysokou populační frekvencí

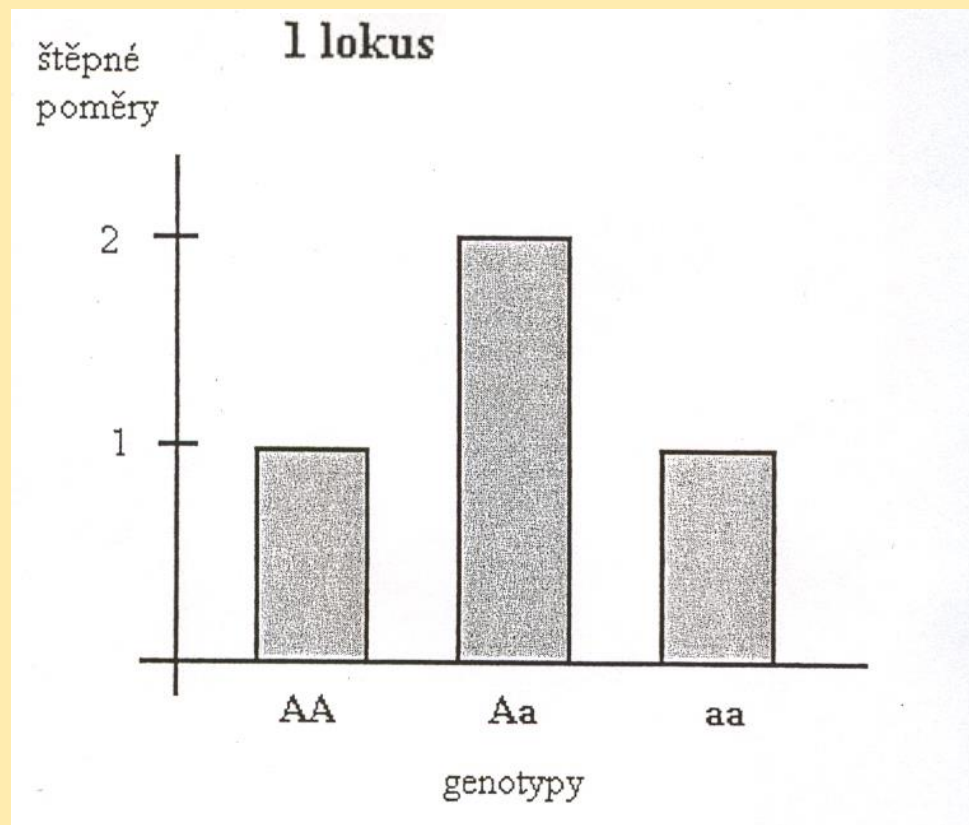
hypertenze, diabetes, vředové poruchy žaludku, atopie aj.

# Základní rozdíly mezi kvalitativními a kvantitativními znaky

<b>Ukazatel</b>	<b>Kvalitativní</b>	<b>Kvantitativní</b>
<b>Genetická determinace</b>	<b>Geny velkého účinku majorgeny</b>	<b>Geny malého účinku polygeny</b>
<b>Proměnlivost znaku (vlastnosti)</b>	<b>Diskontinuitní - aleternativní</b>	<b>Kontinuitní - normální rozdělení</b>
<b>Vliv podmínek prostředí</b>	<b>Nulový, <math>G = P</math></b>	<b>Různý, <math>G+E = P</math></b>
<b>Metody studia dědičnosti</b>	<b>Klasická genetická analýza</b>	<b>Biometrické metody</b>
<b>Možnosti studia dědičnosti</b>	<b>Na úrovni jedince i na úrovni populací</b>	<b>Pouze ve statistických populacích</b>
<b>Základní genetické parametry</b>	<b>Genové a genotypové frekvence</b>	<b>Heritabilita a opakovatelnost</b>

# Proměnlivost kvantitativních znaků a vlastností

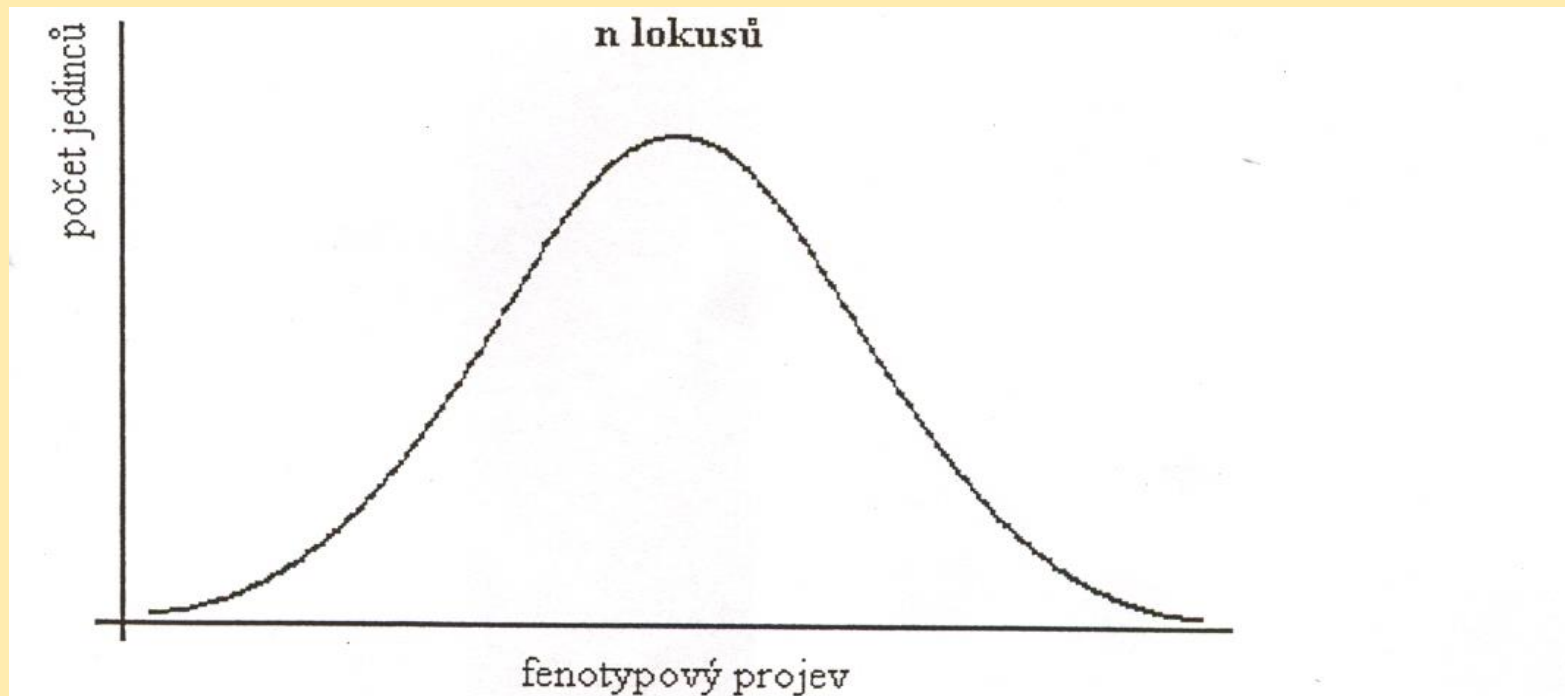
## Diskontinuitní proměnlivost kvantitativních znaků



# Proměnlivost kvantitativních znaků a vlastností

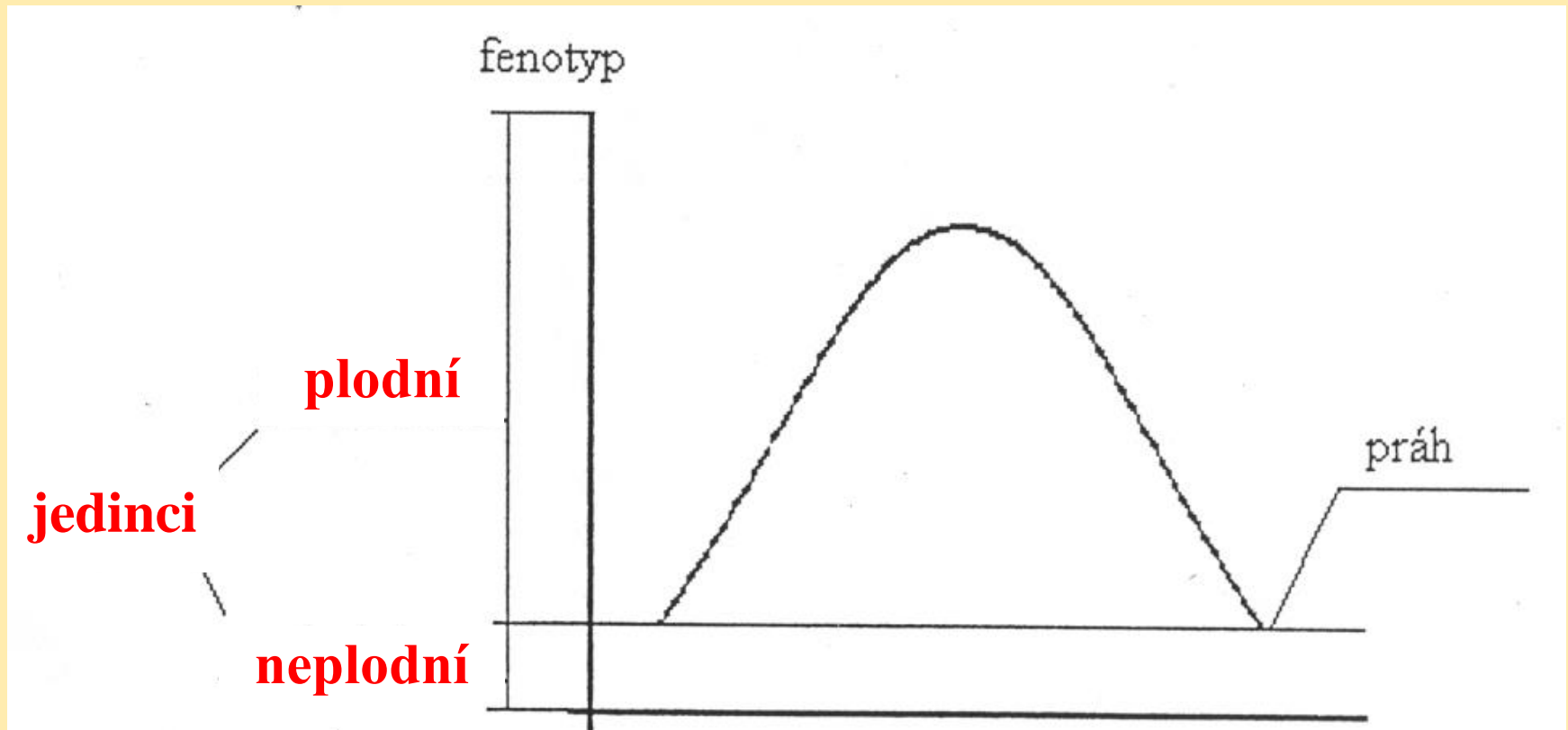
Kontinuítní proměnlivost kvantitativních znaků

Gaussova křivka



# Proměnlivost kvantitativních znaků a vlastností

## Prahové znaky (kategoriální)



# Duplicitní faktory kumulativní bez dominance

Zbarvení obilek pšenice, barva kůže lidí aj.

Účinek dominantních alel se **sčítá** bez ohledu na příslušnost k alelickému páru. **ADITIVITA**

Dominantní alela = **aktivní alela**

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Štěpný poměr 1 : 4 : 6 : 4 : 1

**ZESVĚTLOVÁNÍ**

Aktivních alel

4 3 2 1 0



# Duplicitní faktory kumulativní bez dominance

$$(a + b)^n$$

**n** počet zúčastněných alel

$$(a + b)^4$$

$$1a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + 1b^4$$



Štěpný poměr



počet alel

# Triplicitní kumulativní faktory bez dominance

## délka uší u králíků

geny  $L_1, L_2, L_3$

genotyp  $l_1l_1l_2l_2l_3l_3$  fenotyp 10 cm

1 aktivní alela = 2cm

genotyp  $L_1L_1L_2L_2L_3L_3$  fenotyp 22 cm

# Triplicitní kumulativní faktory bez dominance

(délka uší u králíků)

P  $L_1L_1L_2L_2L_3L_3$  x  $l_1l_1l_2l_2l_3l_3$   
 22 cm 10 cm

F<sub>1</sub>  $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$   
 16cm

F <sub>2</sub>	$L_1L_2L_3$	$L_1L_2l_3$	$L_1l_2L_3$	$l_1L_2L_3$	$L_1l_2l_3$	$l_1L_2l_3$	$l_1l_2L_3$	$l_1l_2l_3$
$L_1L_2L_3$	$L_1L_1L_2L_2L_3L_3$	$L_1L_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1L_1L_2l_2L_3L_3$	$L_1l_1L_2L_2L_3L_3$	$L_1L_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3L_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$
$L_1L_2l_3$	$L_1L_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1L_1L_2L_2l_3l_3$	$L_1L_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1L_1L_2l_2l_3l_3$	$L_1l_1L_2L_2l_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2l_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2l_3l_3$
$L_1l_2L_3$	$L_1L_1L_2l_2L_3L_3$	$L_1L_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1L_1l_2l_2L_3L_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3L_3$	$L_1L_1l_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1l_2l_2L_3L_3$	$L_1l_1l_2l_2L_3l_3$
$l_1L_2L_3$	$L_1l_1L_2L_2L_3L_3$	$L_1l_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3L_3$	$l_1l_1L_2L_2L_3L_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1L_2L_2L_3l_3$	$l_1l_1L_2l_2L_3L_3$	$l_1l_1L_2l_2L_3l_3$
$L_1l_2l_3$	$L_1L_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1L_1L_2l_2l_3l_3$	$L_1L_1l_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1L_1l_2l_2l_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2l_3l_3$	$L_1l_1l_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1l_2l_2l_3l_3$
$l_1L_2l_3$	$L_1l_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2L_2l_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1L_2L_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2l_3l_3$	$l_1l_1L_2L_2l_3l_3$	$l_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1L_2l_2l_3l_3$
$l_1l_2L_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3L_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1l_2l_2L_3L_3$	$l_1l_1L_2l_2L_3L_3$	$L_1l_1l_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1l_2l_2L_3L_3$	$l_1l_1l_2l_2L_3l_3$
$l_1l_2l_3$	$L_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1L_2l_2l_3l_3$	$L_1l_1l_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1L_2l_2L_3l_3$	$L_1l_1l_2l_2l_3l_3$	$l_1l_1L_2l_2l_3l_3$	$l_1l_1l_2l_2L_3l_3$	$l_1l_1l_2l_2l_3l_3$

štěpný poměr

1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1

akt. alel

6 5 4 3 2 1 0

cm

22 20 18 16 14 12 10

# Triplicitní kumulativní faktory bez dominance

$$(a + b)^n$$

$$(a + b)^6$$

$$1a^6 + 6a^5b + 15a^4b^2 + 20a^3b^3 + 15a^2b^4 + 6ab^5 + 1b^6$$

# Štěpný poměr - distribuce fenotypů

Rozvinutý binom  $(1+1)^n$

n počet zúčastněných alel

## Pascalův trojúhelník

$(1+1)^0$						1										
$(1+1)^1$						1	1									
$(1+1)^2$						1	2	1								
$(1+1)^3$						1	3	3	1							
$(1+1)^4$						1	4	6	4	1						
$(1+1)^5$						1	5	10	10	5	1					
$(1+1)^6$						1	6	15	20	15	6	1				
$(1+1)^7$						1	7	21	35	35	21	7	1			
$(1+1)^8$						1	8	28	56	70	56	28	8	1		
$(1+1)^9$						1	9	36	84	126	126	84	36	9	1	
$(1+1)^{10}$						1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1

Počet fenotypů  $2^n$

Počet rozdílných genotypů  $3^n$

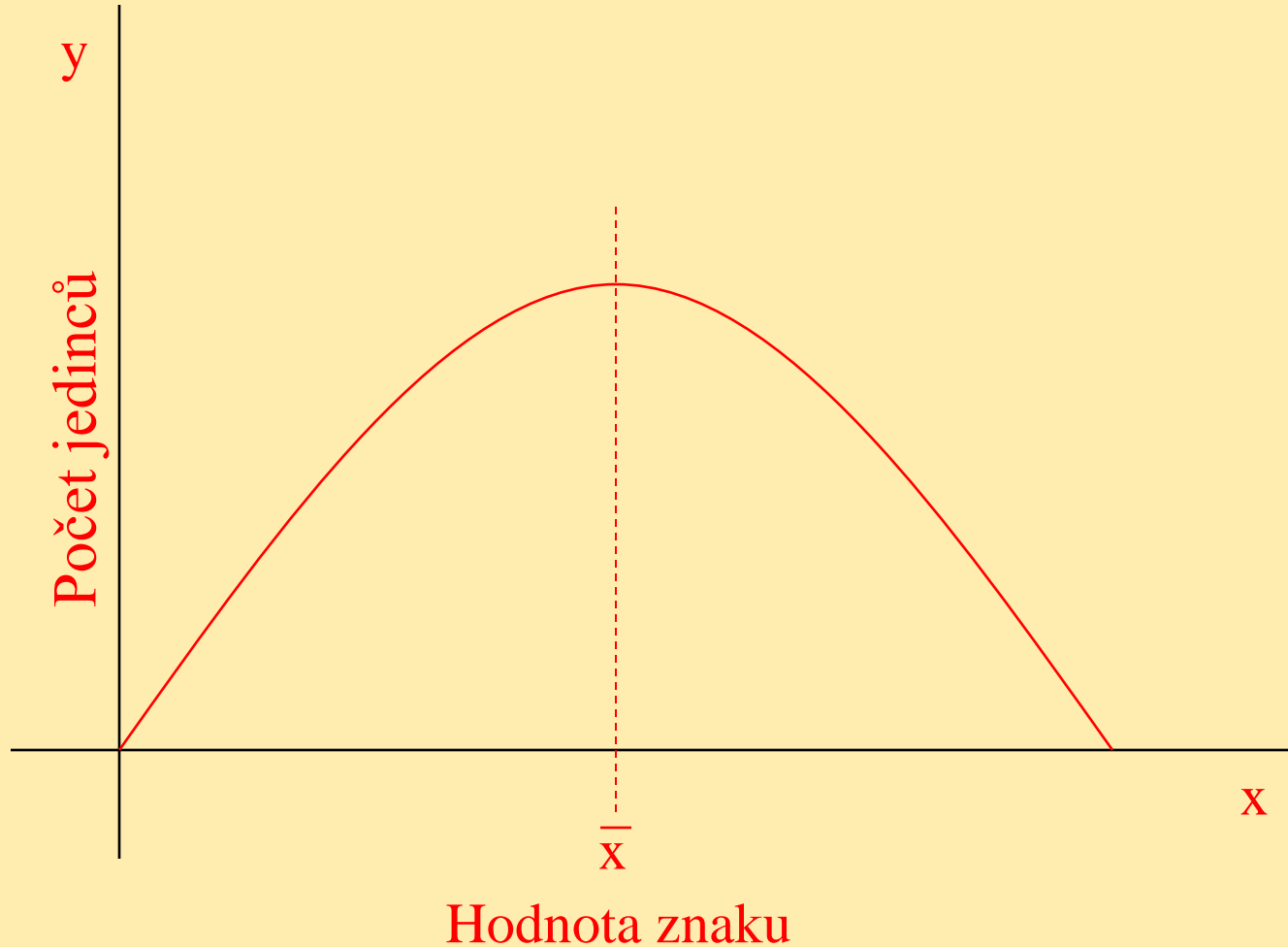
$n$  = počet alelických párů

$$2^{10} = 1\ 024 \quad 3^{10} = 59\ 049$$

$$2^{20} = 1\ 048\ 580 \quad 3^{20} = 3\ 486\ 700\ 000$$

# Distribuce fenotypů při vysokém počtu zúčastněných lokusů

## Normální rozdělení četností

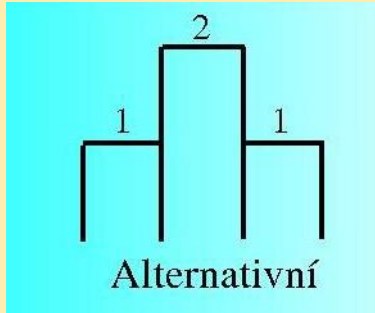


U polygenní dědičnosti je fenotyp **kromě** genů ovlivněn **také** prostředím, rozdělení fenotypů je kontinuální.



# Znaky

## Kvalitativní



$$G = P$$
$$E = 0$$

vliv vnějšího prostředí

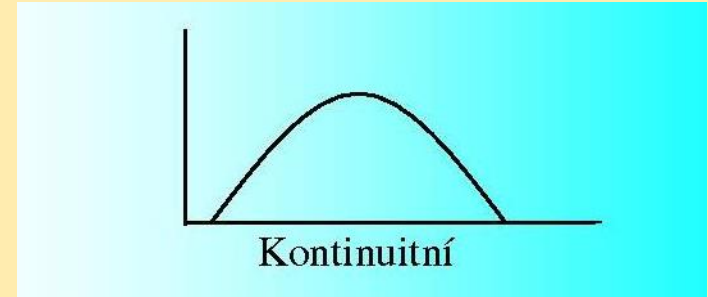
Gen 1 → znak 1  
Gen 2 → znak 2

1 gen = 1 znak  
majorgeny

metody genetické analýzy  
(křížení, rodokmeny, genotypizace)

metody studia

## Kvantitativní



$$P = G + E$$
$$E > 0$$

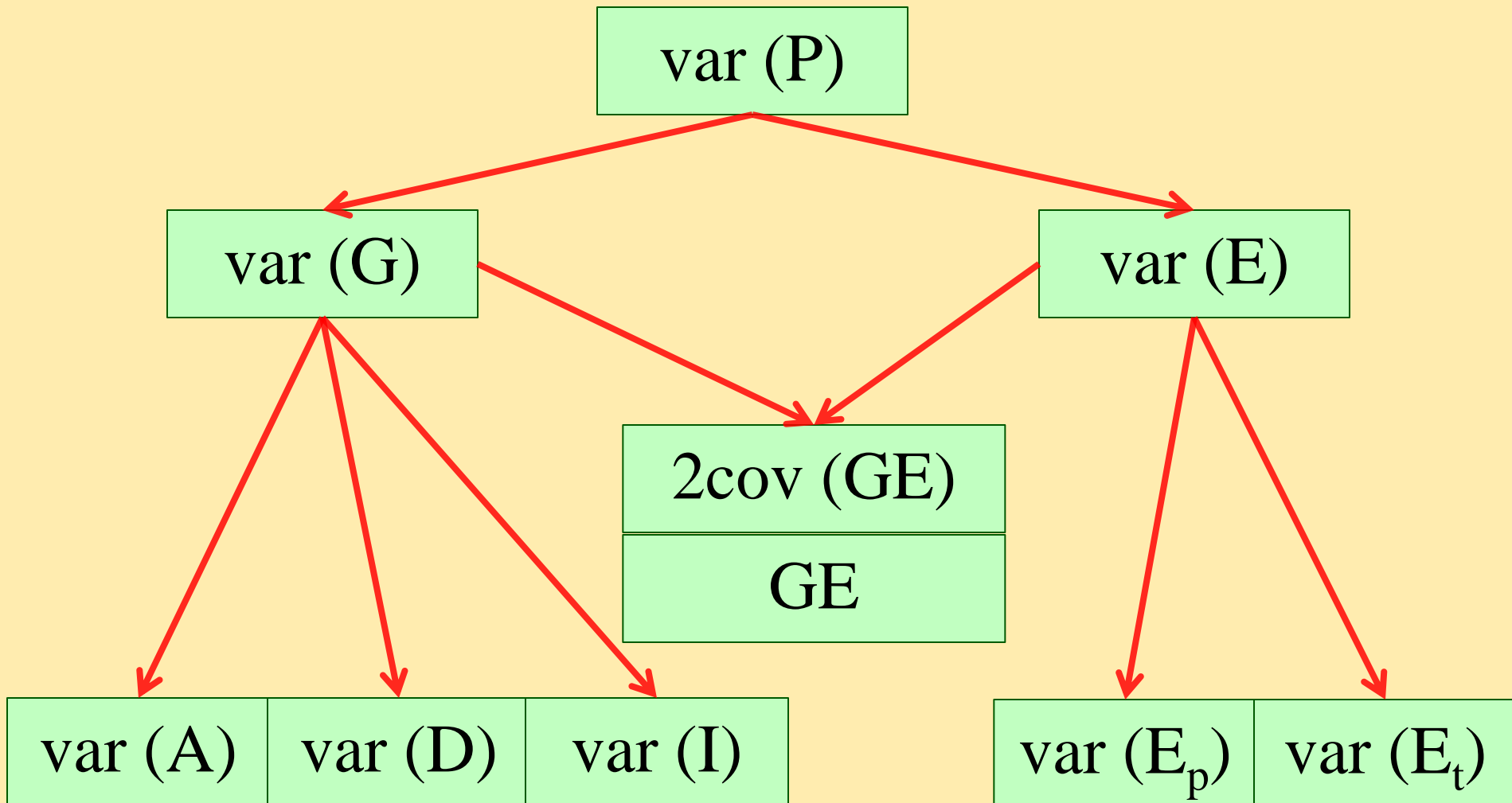
dědičnost

Gen 1 → znak 1  
Gen 2 → znak 1  
Gen 3 → znak 1  
Gen n → znak 1

více genů = 1 znak  
minorgeny (polygeny)

populačně genetické analýzy  
(matematika, statistika)

# Složky fenotypové proměnlivosti



# Složky fenotypové proměnlivosti

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_{E_p}^2 + \sigma_{E_t}^2 + \sigma_{GE}^2 + 2\text{cov}_{GE}$$

$\sigma_A^2$  genetická proměnlivost způsobená aditivními účinky genů

$\sigma_D^2$  genetická proměnlivost způsobená dominantními účinky genů

$\sigma_I^2$  genetická proměnlivost způsobená interalelovými interakcemi

$\sigma_{E_t}^2$  proměnlivost vlivem náhodného (dočasného) působení prostředí

$\sigma_{E_p}^2$  proměnlivost způsobená vlivem trvale působícího prostředí (velká část života)

$\sigma_{GE}^2$  proměnlivost podmíněná interakcí genotypu a prostředí

$2\text{cov}_{GE}$  korelace mezi genotypem a prostředím - jako jejich kovariance

Např.: seřadíme – li genotypy produkující v určitém prostředí podle hodnoty znaku do vzestupné řady a bude-li **existovat interakce GE**, pak tytéž genotypy budou v kvalitativně odlišném prostředí vykazovat jiné pořadí.

# Dědičnost kvantitativních znaků

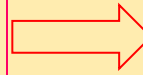
FENOTYP je součet genotypových hodnot na jednotlivých lokusech a uplatnění vlivu prostředí (aditivita)

ZÁKLADNÍ CÍL – stanovit podíl genotypu a prostředí na proměnlivosti daného znaku

# Genetické parametry

Heritabilita, korelace

primární GP



sekundární GP

- genetický rozptyl
- prostřed'ový rozptyl
- kovariance

- heritabilita
- opakovatelnost
- genetické a  
prostřed'ové  
korelace

# Heritabilita = dědivost

- do jaké míry je znak podmíněný geneticky?
- do jaké míry je předáván z rodičů na potomky?
- číselně vyjadřujeme koeficientem heritability  $h^2$ ;
- od 0 do 1;
- $h^2$  je mírou dědivosti

# Platí pro

- určitou populaci
- v určitém čase
- v konkrétních podmínkách

**Tedy nemá ! obecnou platnost.**

**Musíme ji zjišťovat vždy znovu pro každou populaci.**



# Hodnota dědivosti závisí na

- metodě výpočtu
- struktuře populace
- sezónnosti vlastnosti
- pohlavním dimorfismu
- četnosti souboru
- přesnosti výpočtu
- ( u selektovaných populací na úrovni užitečnosti, podmínkách chovu, úrovni plemenářské práce, meziplemenných rozdílech)

Biometrickými metodami se stanoví  
genotypová, prostřed'ová a fenotypová  
proměnlivost, variance, daného znaku

$$V_p = V_g + V_e$$

Z POMĚRU  $V_g$  a  $V_p$  se stanoví základní genetický parametr kvantitativních znaků

DĚDIVOST  
HERIABILITA

$$h^2 = \frac{V_g}{V_p} = \frac{V_g}{V_g + V_e}$$

# Metody výpočtu $h^2$

1. podobnost rodičů a potomků
2. rozklad proměnlivosti
3. neparametrické metody
4. selekční experimenty

Vždy ! jen ze souborů příbuzných jedinců.

# 1. podobnost rodičů a potomků

hodnoceno korelační nebo regresní analýzou

A. korelace nebo regrese 1 potomka na 1 rodiče:

B. korelace nebo regrese

B1 - potomka na průměr rodičů:

B2 - rodiče na průměr potomků

B3 - průměru rodičů na průměr potomků

C. korelace nebo regrese

C1 - mezi polosourozenci

C2 - mezi úpl. sourozenci

C3 - mezi dvojčaty

## 2. rozklad proměnlivosti

- z analýzy variance
- teoreticky vychází z předpokladu podobnosti příbuzných
- je-li znak dědivý, jsou si příbuzní podobnější než náhodní jedinci v populaci

## Intraklasní korelační koeficient $\rho$ (ró)

$$\rho = \frac{V_G}{V_P} = \frac{1}{4}h^2$$



hodnota závisí na tom, jaká je příbuznost  
(genetická podobnost) porovnávaných  
jedinců:

pokud porovnáváme polosourozence, je  
jejich genetická podobnost = 0,25 (proto je  
výsledek roven  $\frac{1}{4} h^2$ )

# 3. neparametrické metody

- obtížně měřitelné znaky
- neznáme fenotyp, známe pořadí
- korelační koeficient dle Spearmana
- stanovíme pořadí rodičů a nezávisle pořadí potomků;
- difference mezi pořadím
- **častěji se použ. u volně žijících druhů**



# 4. selekční experiment

- a) selekční pokus
- b) realizovatelná dědivost
- c) realizovaná dědivost v genetickém zisku

# U lidí

se často používá metoda dvojčat, tj. metoda gemelologická.

$d$  = koeficient genetické determinace

$$d = h^2 = \frac{V_G}{V_P} = 2 (r_{MZ} - r_{DZ})$$

# Holzingerův index

$$H = \frac{r_{MZ} - r_{DZ}}{1 - r_{DZ}}$$

Nebo

$$H = \frac{V_{DZ} - V_{MZ}}{V_{DZ}}$$

Holzingerův index ale nelze interpretovat jako podíl genetické variance na celkové fenotypové.

Tudíž jej také nelze interpretovat jako heritabilitu!!!

## Pozor!

Sociální a rodinná struktura lidské společnosti způsobuje, že v rodině je prostředí homogennější, než v celé populaci. Zvl. sourozenci jsou vystaveni podobným podmínkám již od prenatálního období.

Proto korelace mezi sourozenci má často negenetické příčiny – tzv. negenetická familiární korelace.

# U lidí

Negenetická familiární korelace se obtížně zjišťuje a ještě hůře měří.

Očekávat ji lze zejména u psychických vlastností. U těch je rozklad fenotypové variance na její kauzální složky velmi obtížný.

# Intervaly $h^2$

<b>0,00</b>	<b>-</b>	<b>0,40</b>	<b>nízká</b>
<b>0,41</b>	<b>-</b>	<b>0,70</b>	<b>střední</b>
<b>0,71</b>	<b>-</b>	<b>1,00</b>	<b>vysoká</b>

Např:

nízká - cukrovka, žaludeční vředy

střední - astma

vysoká - luxace kloubů, obezita

# Průměrné hodnoty odhadů $h^2$

<b>Znak</b>	<b><math>h^2</math></b>
<b>hmotnost</b>	<b>střední</b>
<b>anatomické rozměry</b>	<b>Střední - vyšší</b>



# Průměrné hodnoty odhadů $h^2$ u lidí

Nejvyšší dědivost mají znaky biochemické.

Znaky s nejsložitějším, polygenním genovým základem,  
mají dědivost nižší.

# Průměrné hodnoty odhadů $h^2$ u lidí

<b>Znak</b>	<b><math>h^2</math></b>
<b>IQ v rasově homogenní společnosti s obdobnou výchovou dětí</b>	<b>0,7-0,9</b>
<b>Korelace rodič-potomek při oddělení od rodiče klesá, heritabilita je tedy ca</b>	<b>0,25-0,30</b>

# Průměrné hodnoty odhadů $h^2$ u lidí

<b>Znak – struktura intelligence</b>	<b><math>h^2</math></b>
<b>Abstraktní myšlení, tvorba pojmů, kategorizace</b>	<b>Nad 0,73</b>
<b>Tvorba a pochopení vztahů</b>	<b>0,69</b>
<b>Praktický početní úsudek</b>	<b>0,56</b>
<b>Paměť</b>	<b>0,54</b>

# Průměrné hodnoty odhadů $h^2$ u lidí

**Znak – struktura  
intelligence**

**$h^2$**

**Konstruktivní představivost, teor.  
početní myšlení, prostorová  
představivost, obecný praktický  
přístup, jazykový cit**

**Pod 0,50  
(v tomto  
pořadí 0,47-  
0,09)**

V potomstvu dvou rodičů s nadprůměrným IQ

je poměr dětí

nadprůměrných : ku průměrným : podprůměrným

71 : 25 : 4

V potomstvu jednoho rodiče nadprůměrného a  
jednoho průměrného

je poměr dětí

nadprůměrných : ku průměrným : podprůměrným

33 : 43 : 24

V potomstvu dvou rodičů podprůměrných

je poměr dětí

nadprůměrných : ku průměrným : podprůměrným  
5 : 35 : 60

# Geneticky podmíněná onemocnění s kvantitativní dědičností

## 1. Vzácné vady a choroby

četnost pod 1%

rozštěpové vady, srdeční vady, polydaktylie ap.

## 2. Vady a choroby se střední četností

četnost menší než 5%

řada těžkých duševních onemocnění :

schizofrénie, slabomyslnost (oligofrénie), aj.

## 3. Vady a choroby s vysokou populační frekvencí

hypertense, diabetes, vředové poruchy žaludku, atopie aj.



<i>Nemoc</i>	$k_{MZ}$	$k_{DZ}$	<i>H</i>
manicko-depresivní psychóza	<b>67,0</b>	<b>5,0</b>	<b>0,65</b>
diabetes mellitus	<b>47,1</b>	<b>9,7</b>	<b>0,41</b>
bronchiální astma	<b>47,0</b>	<b>24,0</b>	<b>0,30</b>
tuberkulóza	<b>37,2</b>	<b>15,3</b>	<b>0,26</b>
hypertenze	<b>25,0</b>	<b>6,6</b>	<b>0,20</b>
reumatická horečka	<b>20,2</b>	<b>6,1</b>	<b>0,15</b>
nádor – stejný orgán	<b>6,8</b>	<b>2,6</b>	<b>0,04</b>
nádor – různé orgány	<b>15,9</b>	<b>12,9</b>	<b>0,03</b>
úmrtí na akutní infekci	<b>7,9</b>	<b>8,8</b>	<b>- 0,01</b>

# Korelace inteligence mezi různě vzdálenými příbuznými

<b>Shoda genů</b>	<b>Příbuznost</b>			
<b>100 %</b>	jednovaječná dvojčata			
<b>50 %</b>	rodič – dítě	úplní sourozenci		
<b>25 %</b>	prarodič – vnouče	poloviční sourozenci	teta - neteř	strýc - synovec
<b>12.5 %</b>	praprarodič – pravnouče	prastrýc – prasinovec	poloviční strýc – poloviční synovec	bratřenci / sestřenice

# Dosud provedeno pouze pět velkých studií na odloučených jednovaječných dvojčatech

<b>Autor</b>	<b>Počet párů</b>	<b>Průměrná korelace</b>
Newman a kol. (1973)	19	0,71
Shields (1962)	37-38	0,75
Juel-Nielson (1980)	12	0,69
Bouchard a kol. (1990)	42-48	0,75
Pedersen a kol. (1992)	45	0,78

# Korelace IQ příbuzných

<b>Příbuznost</b>	<b>žijící společně</b>	<b>žijící odděleně</b>
jednovaječná dvojčata	0,86	0,72
dvojvaječná dvojčata	0,60	-
sourozenci	0,47	0,24
rodič – dítě	0,42	0,22
adoptivní rodič – adoptivní dítě	0,19	-
nepříbuzné děti v adoptivní rodině	0,34	-
nepříbuzné děti z toho jedno adoptované	0,29	-

# Základní genetické parametry

## opakovatelnost

opakovatelnost v čase vyjadřuje opakování vlastností několikrát za život jedince. Př. počet mlád'at v jednotlivých vrzích.

# Základní genetické parametry

## opakovatelnost

Opakovatelnost v prostoru, topografická, vyjadřuje, jak se vlastnost opakuje na různých částech těla. Např. vztah mezi jemností vlny na hřbetě a bocích ovce, mezi počtem mléčných žláz v pravé a levé polovině.

# Metody výpočtu opakovatelnosti

Prakticky lze pro stanovení koeficientu opakovatelnosti využít dvě základní metody:

- interklasní korelaci
- intraklasní korelaci

# Heteroze

## Vznik heteroze

**1. Heterozygotnost per se** – vychází ze zjištění, že hybridní zdatnost kříženců je v přímé úměře ke stupni heterozygotnosti. Předpokládá tedy nahromadění heterozygotních lokusů v genotypu hybridu.

Heterozygotnost je nejvyšší u kříženců dvou outbredních populací, kde je realizován 100% heterozní efekt. U generací odvozených od této  $F_1$  generace se postupně vytrácí.

**Podíl hybridních genových kombinací** zjišťujeme na základě rodičovských gamet, jak uvádí následující tabulka:



# Heteroze

## Vznik heteroze

### 1. Heterozygotnost per se

Generace hybridů	Gamety		četnost genových kombinací	podíl hybridních kombinací
	otcovské	mateřské		
$F_1: A \times B$	a	b	ab	1
$F_2: (AB) \times (AB)$	$0,5a + 0,5b$	$0,5a + 0,5b$	$0,25a + 0,5ab + 0,25b$	0,5
$A \times (AB)$	a	$0,5a + 0,5b$	$0,5aa + 0,5ab$	0,5
$C \times (AB)$	c	$0,5a + 0,5b$	$0,5ca + 0,5cb$	1
$(CD) \times (AB)$	$0,5c + 0,5d$	$0,5a + 0,5b$	$0,25ca + 0,25cd + 0,25da + 0,25db$	1

# Heteroze

## Vznik heteroze

- 2. Teorie dominance** vychází z předpokladu, že u heterozygotních kříženců na jednom lokusu příznivá alela, zpravidla dominantní, překryje účinek alely nepříznivé. Tím se stává, že užitek kříženců leží nad střední hodnotou výchozích rodičovských populací. Schématicky vyjádříme tuto skutečnost jako

$$AA = Aa > aa$$

# Heteroze

## Vznik heteroze

- 3. Teorie superdominance** vychází z předpokladu, že u heterozní efekt může být vyvolán nejen kumulací příznivých genů obsažených v různých lokusech, nýbrž také heterozygotní konstitucí jednotlivých lokusů. To znamená, že heterozygotní stav je lepší, než obě homozygotní konstituce

$$AA < Aa > aa$$

# Heterozní efekt

- a) hypotetický heterozní efekt
- b) skutečný heterozní efekt
- c) obyčejný heterozní efekt
- d) specifický heterozní efekt

# Heterozní efekt

a) hypotetický heterozní efekt

- je definován jako zvýšení hodnoty hybridu  $x_{F1}$  nad střední hodnotu rodičů nebo rodičovských populací

$$x_{F1} > \frac{x_{P1} + x_{P2}}{2}$$

# Heterozní efekt

## b) skutečný heterozní efekt

- je dosažen, pokud hybridní potomstvo dosahuje lepší užitkovosti než obě rodičovské populace:

$$P_1 < F_1 > P_2$$

# Heterozní efekt

## c) obyčejný heterozní efekt

- vzniká ve zvláštních případech meziplenného křížení, kdy hybridní potomek je lepší než mateřská populace, tj.

$$F_1 > P_1$$

# Heterozní efekt

d) specifický heterozní efekt

- nastane v případě, když hybridní potomek je lepší než otcovská populace

$$F_1 > P_2$$