

Aus dem Institut für Tierzucht und Tierhaltung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel ¹⁾ und der Lohmann Tierzucht GmbH, Cuxhaven²⁾

RAINER RÖHE¹⁾, JOACHIM KRIETER¹⁾ und RUDOLF PREISINGER²⁾

Bedeutung der Varianzkomponentenschätzung für die Zucht von landwirtschaftlichen Nutztieren – eine Übersicht

Herrn Professor Dr. Dr. h.c. mult. Ernst Kalm zum 60. Geburtstag gewidmet

Summary

Title of the paper: The importance of variance components estimation in breeding of farm animals - a review

The present paper showed the importance of variance components estimation in animal breeding. Beside the use of variance components for estimation of breeding values, the components have a high importance on further breeding aspects, such as indication of selection limits, optimisation of test period, change of performance during growth, and determination of the best selection traits. Maternal and non-additive genetic variance components can be estimated and their high influence on choice of the optimal selection strategy are explained. Standard errors of crossbreeding parameters are influenced by genetic relationships and are only unbiased when using all genetic variances and covariances among animals. Genotype-environmental-interaction and heterogeneous variances, which result in high reduction in selection response, can be obtained in a variance components estimation. The high value of Bayesian methods in order to describe the sampling variance of variance components and to account for the standard error of estimation of variance components in the estimation of breeding values is explained.

Key Words: variance components, breeding programmes, maternal effects, dominance, crossbreeding, genotype environmental interaction, quantitative trait loci

Zusammenfassung

Aus der vorliegenden Arbeit wird die zentrale Bedeutung der Varianzkomponentenschätzung für die Tierzucht deutlich. Neben der Nutzung der Varianzkomponenten für die Zuchtwertschätzung haben sie eine große Bedeutung für weitere züchterische Fragestellungen wie dem Aufdecken von Selektionsgrenzen, der Bestimmung des optimalen Prüfungszeitraums, der Veränderung von Leistungen im Wachstumsverlauf und der Bestimmung geeigneter Selektionsmerkmale. Es lassen sich maternale und nicht-additiv genetische Effekte aufdecken, die bedeutende Auswirkungen auf die optimale Selektionsstrategie besitzen. Die Schätzfehler von Kreuzungsparametern werden bei Verwendung aller genetischen Varianzen und Kovarianzen zwischen verwandten Tieren unverzerrt geschätzt. Genotyp-Umwelt-Interaktionen und heterogene Varianzen, die den Zuchtfortschritt wesentlich vermindern, können im Rahmen einer Varianzkomponentenschätzung aufgedeckt werden. Auf der Basis von Varianzkomponenten lassen sich molekular und quantitativ genetische Informationen im BLUP-Tiermodell simultan schätzen. Der große Nutzen von Bayesschen-Verfahren zur genauen Beurteilung des Schätzfehlers der Varianzkomponenten und zur Einbeziehung des Schätzfehlers der Varianzkomponenten in der Zuchtwertschätzung wird aufgezeigt.

Schlüsselwörter: Varianzkomponentenschätzung, Zuchtplanung, maternale Effekte, Dominanz, Kreuzungszucht, Genotyp-Umwelt-Interaktionen, quantitative Merkmalsgene

1. Einleitung

Die Kenntnis der genetischen und umweltbedingten Varianzen und Kovarianzen zwischen ökonomisch wichtigen Merkmalen ist die Grundvoraussetzung für die Schätzung von Zuchtwerten von landwirtschaftlichen Nutztieren. Diese Parameter werden im Rahmen einer Varianzkomponentenschätzung für die jeweilige Population geschätzt und gelten somit spezifisch für die analysierte Population und einen begrenzten Zeitraum. Jedoch ist die Schätzung der Varianzkomponenten nicht nur bedeutend für die Zuchtwertschätzung, sondern kann für zahlreiche andere Fragestellungen der Zucht herangezogen werden, die im folgenden anhand von verschiedenen Forschungsarbeiten dargestellt werden sollen. Dabei werden wissenschaftliche Forschungsarbeiten verwendet, die sich auf die landwirtschaftlichen Nutztierspezies Pferd, Rind, Schwein, Schaf und Geflügel beziehen. Eine zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Anwendungsmöglichkeiten der Varianzkomponentenschätzung bei landwirtschaftlichen Nutztieren ist in der Literatur bisher nicht vorhanden. Des Weiteren werden Selektionsstrategien aufgezeigt, die sich aus den Ergebnissen der Varianzkomponentenschätzung ableiten lassen, mit der Zielsetzung, die Effizienz der Zucht weiter zu steigern. Zudem werden anwendungsorientierte Entwicklungen bis zur Molekulargenetik aufgezeigt und diskutiert.

2. Methoden der Varianzkomponentenschätzung

In der Tierzucht erfolgt mittels Varianzkomponentenschätzung die Aufteilung der phänotypischen Varianz (σ_y^2) zumindest in die Varianzkomponenten der additiv genetischen Varianz (σ_a^2) und der residualen umweltbedingten Varianz (σ_e^2). Die Genauigkeit der Schätzung von Varianzkomponenten ist durch die Verwendung des Tiermodells, bei dem alle verwandtschaftlichen Beziehungen der analysierten Population berücksichtigt werden, erheblich gesteigert worden. Mit dem Tiermodell werden die Varianzkomponenten der Basispopulation geschätzt, so dass nachfolgende Selektion und Inzucht diese Varianzkomponenten nicht beeinflussen. Eine umfangreiche Darstellung der Methoden der Varianzkomponentenschätzung in der Tierzucht ist HOFER (1998) zu entnehmen, so dass im Folgenden nur kurz auf zwei Methoden eingegangen wird. Als Methode der Wahl hat sich in der Tierzucht die Methode Restricted Maximum Likelihood (REML) herauskristallisiert. Zum einen können durch Verwendung dieser Methode die gesamten verwandtschaftlichen Beziehungen berücksichtigt werden, zum anderen wird bei diesem Verfahren der Teil der Likelihood-Funktion maximiert, der unabhängig von den fixen Umweltfaktoren ist. Als weitere Methode zur Schätzung von Varianzkomponenten werden seit neuem Bayessche-Verfahren verwendet. Alle Schlussfolgerungen bei Bayesschen-Verfahren beruhen auf der sogenannten posteriori Verteilung $f(\theta | y)$, d.h. des zu schätzenden Parameters θ bei gegebenen Daten y . Diese posteriori Verteilung wird auf der Grundlage des Bayesschen-Theorems bestimmt. Die Schwierigkeit der Schätzung der posteriori Verteilung des Parameters liegt in der Integration einer multidimensionalen Verteilung, in der die Dimension bei Verwendung des Tiermodells zumindest gleich der Anzahl der Tiere, Stufen der systematischen Umweltfaktoren und der Anzahl der genetischen und umweltbedingten Parameter ist. Erst durch Anwendung von Markov Chain Monte Carlo Verfahren wie Gibbs

Sampling ist die numerische Integration dieser mehrdimensionalen Verteilung möglich. Einige der Vorteile von Bayesschen-Verfahren sind die bessere Beurteilung des Schätzfehlers der Parameter auf der Basis der posteriori Verteilung und die Möglichkeit der Einbeziehung von Vorinformationen über die Varianzkomponenten in Form der a priori Verteilung.

3. Nutzung von Varianzkomponenten in der Tierzucht

3.1 Zuchtwertschätzung

Für die Zuchtwertschätzung werden die Varianz- und Kovarianzkomponenten der ökonomisch wichtigen Merkmale benötigt. Nur unter der Bedingung, dass diese genetischen Varianzen und Kovarianzen den wahren Parametern entsprechen, sind die Zuchtwerte „Best Linear Unbiased Prediction (BLUP)“. Dies bedeutet, dass eine Abweichung der geschätzten von den wahren genetischen Parametern die Genauigkeit der Zuchtwertschätzung sowie die Varianz des Schätzfehlers der Zuchtwerte beeinflusst. In einer Simulationsstudie zur Robustheit der BLUP-Zuchtwertschätzung bei Verwendung von geschätzten genetischen Parametern zeigen HERRENDÖRFER et al. (1999) auf, dass die Genauigkeit der geschätzten BLUP-Zuchtwerte auf der Grundlage der BLUP-Formel überschätzt wird.

In Bayesschen-Analysen kann die Varianz des Schätzfehlers der Varianzkomponenten berücksichtigt werden, indem die genetischen Varianzen und Kovarianzen aus der gemeinsamen posteriori Dichteverteilung herausintegriert werden. Dadurch erfolgt die Schätzung der Zuchtwerte auf der Basis der marginalen posteriori Dichteverteilung $p(\text{Zuchtwert} \mid \text{Daten})$ im Gegensatz zur konditionalen Dichteverteilung $p(\text{Zuchtwert} \mid \text{Daten und genetischen (Ko)Varianzen})$. Infolgedessen wird der Schätzfehler der Varianzkomponenten in der Zuchtwertschätzung berücksichtigt. Zudem kann der Schätzfehler eines jeden Zuchtwertes von dessen posteriori Dichteverteilung abgeleitet werden, der ebenfalls den Schätzfehler der Varianzkomponenten beinhaltet. Eine approximative Schätzung der Genauigkeit der Zuchtwerte, wie es häufig in der Praxis der Fall ist, würde somit wegfallen. Jedoch ist die Schätzung der marginalen posteriori Dichteverteilung eines jeden Zuchtwertes unter praktischen Bedingungen aufgrund des hohen Rechenaufwandes derzeit nicht möglich. Die Vergangenheit hat aber gezeigt, dass durch Anstieg der Leistungsfähigkeit von Computern und Verbesserung von Lösungsalgorithmen nach einer gewissen Zeit nicht für möglich gehaltene Analysen realisiert werden konnten.

3.2 Zuchtplanerische Kriterien

Da der Zuchterfolg eine direkte Funktion der additiv genetischen Varianz ist, ist die Schätzung dieser Varianzkomponente der bedeutendste Faktor für zuchtplanerische Fragestellungen, wie z.B. der Vorausschätzung des möglichen Selektionserfolges bzw. des relativen Selektionserfolges je Merkmal. Daneben steigt die Genauigkeit der Zuchtwertschätzung mit der Heritabilität an. Zudem sind die genetischen Korrelationen zwischen den Selektions- bzw. Zuchtwertmerkmalen von entscheidender Bedeutung für den Gesamtzuchtfortschritt aller ökonomisch wichtigen Merkmale. Insbesondere Merkmale, die in züchterisch unerwünschter Weise genetisch korreliert sind, wie

z.B. Schlachtkörperwert- und Fleischbeschaffenheitsmerkmale, können zu einer erheblichen Reduktion des Gesamtzuchtfortschritts führen.

3.2.1 Selektionsgrenzen und optimaler Prüfungszeitraum

Auf der Grundlage der geschätzten Heritabilitäten und genetischen Korrelationen zwischen Teilleistungen lassen sich Selektionsgrenzen und der optimale Prüfungszeitraum ableiten. SAVAS et al. (1998) stellten durch Schätzung der Varianzkomponenten von Teilleistungen von Legehennen fest, dass die jahrelange intensive Selektion auf höhere Legeleistung in den analysierten Linien zu einer deutlichen Reduktion der genetischen Varianz in der Legespitze (25. bis 33. Lebenswoche) mit Heritabilitäten für unterschiedliche Generationen von bis zu $h^2 = 0,02$ führte. In späteren Legeabschnitten steigen die Heritabilitäten an und weisen ein ähnliches Niveau wie die der Gesamtlegeleistung über 40 Produktionswochen von $h^2 = 0,23$ bis 0,30 auf. Unter anderem aufgrund der geringen genetischen Varianz in der Legespitze wurde die Selektion, die bisher nach 44 Lebenswochen erfolgte, um 8 Wochen auf 52 Wochen verschoben.

3.2.1 Veränderung von Leistungen im Wachstumsverlauf

Die Futteraufnahme sollte im Wachstumsverlauf dem Proteinansatzvermögen angepasst werden, um die günstigste Futterverwertung zu erzielen. VON FELDE et al. (1996) schätzten für die Futteraufnahme in verschiedenen Wachstumsabschnitten Heritabilitäten von $h^2 = 0,16, 0,24, 0,30$ und $0,26$ sowie genetische Korrelationen zwischen diesen Wachstumsabschnitten von $0,18$ bis $0,99$. Durch die hohe Variation der Heritabilitäten und die sehr unterschiedlichen genetischen Korrelationen ist eine optimale Veränderung der Futteraufnahme entsprechend des Proteinansatzvermögens nur unter Berücksichtigung dieser Parameter möglich. Eine weitere Möglichkeit der Veränderung der Futteraufnahme im Wachstumsverlauf ist die Verwendung von nicht-linearen Funktionen (LORENZO-BERMEJO et al., 1999). Dabei ist wiederum die genetische Determinierung der Funktionsparameter entscheidend für die Beurteilung der Effizienz dieser Funktionen.

3.2.1 Bestimmung geeigneter Selektionsmerkmale

Die Heritabilität ist eine der wichtigsten Kriterien für die Selektionswürdigkeit von Merkmalen. Neben der Heritabilität ist die genetische Korrelation zwischen Hilfsmerkmalen und Zuchtwertmerkmalen von entscheidender Bedeutung für die Verwendung dieser Hilfsmerkmale. Aber auch die Eignung von neuentwickelten Merkmalen wie die Wurzel der Platzziffer für Turniersportprüfungen beim Pferd kann im Rahmen einer Varianzkomponentenschätzung hinsichtlich genetischer Parameter und der Verteilung der Residuen überprüft werden (HASSENSTEIN et al., 1999a). Inwieweit Merkmale zusammengefasst werden können, lässt sich ebenfalls aufgrund der geschätzten Varianzkomponenten feststellen. Durch die Analyse von neu entwickelten linearen Beschreibungsmerkmalen des Fundaments beim Schwein stellten SCHULZE et al. (1998) fest, dass diese Merkmale eine geringe Korrelation aufweisen und damit als eigenständige Merkmale züchterisch zu bearbeiten sind. Die bisher verwandte Gesamtbeurteilung des Fundaments in einer Note ist somit züchterisch ineffizient.

3.3 Wiederholbarkeits- oder Mehrmerkmalsmodell

Im Weiteren kann auf der Basis der geschätzten Varianzkomponenten analysiert werden, ob wiederholte Leistungen in einem Wiederholbarkeitsmodell oder Mehrmerkmalsmodell geschätzt werden sollten. Nach HENDERSON (1987) ist ein Wiederholbarkeitsmodell für wiederholte Leistungen eines Tieres zu verwenden, wenn die genetischen Korrelationen zwischen wiederholten Leistungen gleich eins sind, die genetischen Varianzen der wiederholten Leistungen übereinstimmen und die umweltbedingten Varianzen und Korrelationen zwischen wiederholten Leistungen ein gleiches Niveau aufweisen. Dabei gelten die genetischen Korrelationen zwischen wiederholten Leistungen eines jeden Tieres als wichtigstes Kriterium für die Entscheidung, ob ein Wiederholbarkeits- oder Mehrmerkmalsmodell zur Zuchtwertschätzung herangezogen werden sollte. Des Weiteren können die im Zeitablauf anfallenden wiederholten Leistungen beim Mehrmerkmalsmodell entsprechend dem ökonomischen Gewicht zu einem optimalen Index zusammengefasst werden. Zudem wird bei Verwendung eines Mehrmerkmalsmodells der Einfluss der Vorselektion auf nachfolgende wiederholte Leistungen in der Zuchtwertschätzung berücksichtigt.

Für die Milchmengenmerkmale zeigen Analysen von REENTS et al. (1998), dass die genetischen Korrelationen zwischen den ersten drei Laktationen mit Werten bis $r_g = 0,86$ von eins abweichen, so dass die ersten drei Laktationen als unterschiedliche Merkmale in der Zuchtwertschätzung behandelt werden. Außerdem lässt sich die genetisch bedingte Persistenz über die Laktationen für jedes Tier identifizieren. In der Schweinezucht liegen vor allem Reproduktionsmerkmale als wiederholte Leistungsmerkmale vor, wobei für das Merkmal der lebend geborenen Ferkel insbesondere zwischen dem ersten und zweiten Wurf die geringste genetische Korrelation von $r_g = 0,49$ geschätzt wurde (ROEHE und KENNEDY, 1995). FISCHER et al. (1999a) empfehlen ebenfalls ein Mehrmerkmalsmodell für die Wurfleistung, um für den ersten Wurf neben direkten genetischen Effekten auch maternale Effekte schätzen zu können sowie unterschiedliche Kovariablen wie Erstferkelalter und Zwischenwurfzeit für erste und weitere Würfe zu berücksichtigen. Dies weist auf die hohe Flexibilität des Mehrmerkmalsmodells hinsichtlich Modellwahl der wiederholten Leistungen hin.

Ebenfalls beim Schaf wurden von SAVAS et al. (2000) mittlere genetische Korrelationen zwischen den Leistungen des ersten und zweiten Wurfes geschätzt ($r_g = 0,66$). Zudem zeigte sich in der gleichen Analyse eine auf Unabhängigkeit hinweisende genetische Korrelation zwischen der Zwischenlammzeit nach dem ersten und zweiten Wurf von $r_g = -0,09$. In der Pferdezucht zeigen die Ergebnisse von HASSENSTEIN et al. (1999b), dass zwischen Turniersportprüfungen für Reitpferde der Klassen A, L, M und S die genetischen Korrelationen im Bereich von $r_g = 0,34$ bis $0,62$ liegen und somit eine jede Prüfungsklasse als unterschiedliches Merkmal in der Zuchtwertschätzung behandelt werden sollte. Durch die Schätzung eines Zuchtwertes für jede Prüfungsklasse kann der Pferdezüchter zudem selbst entscheiden, welcher Klasse er die größte Präferenz zuordnet oder einem auf der Grundlage ökonomischer Gewichte berechneten Gesamtzuchtwert über alle Prüfungsklassen den Vorzug gibt.

Liegen zahlreiche wiederholte Beobachtungen vor, die untereinander unvollständige genetische Beziehungen aufweisen, führt die Verwendung eines Mehrmerkmalsmodells zu einer Vielzahl zu schätzender Parameter und damit zu einer hohen Überpara-

meterisierung der Analyse. Daher werden unter diesen Bedingungen neue Modelle wie „Random regression“, Kovarianzfunktionen oder autoregressive Modelle verwandt, für die auf der Basis dieser Modelle die Varianzkomponenten geschätzt werden müssen.

3.4 Maternale Effekte

Im Rahmen einer Varianzkomponentenschätzung kann die Bedeutung von maternalen Effekten für das jeweilige Merkmal analysiert werden (DIETL, 1989). Maternale Effekte umfassen mütterliche Einflussfaktoren, die auf die Leistungen der Nachkommen wirken, wie die pränatalen Effekte (intrauterine Ernährung, Uterusgröße, etc.) und die postnatalen Effekte (Milchleistung, Muttereigenschaften, etc.). Bezüglich der Nachkommen sind die maternalen Effekte ausschließlich als Umwelteffekte anzusehen, während es sich bezüglich der Mutter um Effekte mit genetischer und umweltbedingter Komponente handelt. Daher besteht das Modell der Varianzkomponentenschätzung bei Vorliegen von maternalen Effekten in einem direkten Effekt, der das genetische Potential des Nachkommens im jeweiligen Merkmal schätzt und in maternalen genetischen sowie maternalen umweltbedingten Effekten, die die Wirkungen der Mutter auf die Leistungen des Nachkommens wiedergeben. Aus den Simulationsstudien von ROEHE und KENNEDY (1993a) wird deutlich, dass maternale Effekte den Zuchtfortschritt wesentlich beeinflussen, sogar wenn die maternalen genetischen Effekte gering sind. Als Ursache wurde die enge Korrelation zwischen den geschätzten direkten und maternalen Zuchtwerten festgestellt. Dies beruht auf der engen Vererbung der direkten und maternalen genetischen Effekte über dieselben genetischen Pfade, wobei die maternalen genetischen Effekte eine Generation später als die direkten genetischen Effekte phänotypisch zur Ausprägung kommen.

Insbesondere in der Fleischrinderzucht sind zahlreiche Varianzkomponentenschätzungen auf der Basis von direkten-maternalen Effektmodellen durchgeführt worden, z. B. schätzten GROTHEER et al. (1997) für das Geburtsgewicht, 210-Tage-Gewicht und 365-Tage-Gewicht der Rasse Charolais direkte Heritabilitäten von $h^2_d = 0,38, 0,25$ und $0,33$ sowie maternale Heritabilitäten von $h^2_m = 0,16; 0,21$ und $0,13$. Hierdurch wird die große Bedeutung von maternalen Effekten insbesondere für das 210-Tage-Gewicht deutlich.

Aber auch in der Schweinezucht werden für Merkmale wie Geburtsgewicht (u.a. $h^2_d = 0,08; h^2_m = 0,22$; ROEHE, 1999) und Absetzgewicht (u.a. $h^2_d = 0,08; h^2_m = 0,16$; KAUFMANN et al., 1999) bedeutende direkte und maternale genetische Effekte geschätzt. Dabei leitet ROEHE (1999) auf der Grundlage von den Ergebnissen einer Varianzkomponentenschätzung analytisch ab, dass die wahren maternalen genetischen Effekte nur auf der Basis eines direkten-maternalen Effektmodells unter Verwendung von Einzelgewichtsinformationen der Ferkel geschätzt werden können. Eine aus praktischen Gesichtspunkten günstige Erhebung des gesamten Wurfgewichts bei Geburt und beim Absetzen führt zu einer Überschätzung der maternalen genetischen Veranlagung. Die Ursache liegt vor allem in der Addition der zahlreichen genetischen Kovarianzen zwischen den maternalen Effekten der Ferkel eines jeden Wurfes, so dass die genetische Varianz überproportional zur umweltbedingten Varianz ansteigt. Daher ist

eine effiziente Selektion auf Ferkelgeburtsgewicht, das nach ROEHE und KALM (2000) der bedeutendste Faktor für Saugferkelverluste ist, nur über ein direktes-maternales Effektmodell bei Messung des individuellen Ferkelgewichts möglich.

Eine wesentliche Problematik des direkten-maternalen Effektmodells stellt die Schätzung der genetischen Korrelation zwischen direkten und maternalen Effekten dar. Unter anderem weisen MEYER et al. (1993) und MACNEIL et al. (1998) darauf hin, dass die häufig im mittleren Bereich geschätzten negativen genetischen Korrelationen zwischen direkten und maternalen Effekten bei den Gewichtsmerkmalen in der Fleischrinderzucht durch unterschiedliche Managementfaktoren in den Herden verursacht werden, da die Autoren unter gleichen Managementbedingungen kaum von Null abweichende Korrelationen finden. Aber auch für das individuelle Ferkelgeburtsgewicht stellte ROEHE (1999) fest, dass sich die negative genetische Korrelation zwischen direkten und maternalen Effekten nach der Korrektur auf einheitliche Wurfgröße von $r_{g(d:m)} = -0,41$ auf $-0,22$ vermindert. In dieser Untersuchung konnten die Vorzüge einer Bayesschen-Analyse ausgenutzt werden, mit der die zuletzt genannte genetische Korrelation ($r_{g(d:m)} = -0,22$) als nicht signifikant ($P > 0,14$) festgestellt wurde. Außerdem beinhaltet das auf Bayessche-Verfahren beruhende 95%-Konfidenzintervall im Bereich von $r_{g(d:m)} = -0,55$ bis $0,17$ deutlich die Korrelation von Null. Somit ist die geschätzte negative genetische Korrelation zwischen direkten und maternalen genetischen Effekten des Ferkelgeburtsgewichts zum größten Teil durch den Umweltfaktor Wurfgröße induziert worden.

Liegen bei einem Merkmal gesicherte hohe negative Korrelationen zwischen direkten und maternalen genetischen Effekten vor, entwickelten ROEHE und KENNEDY (1993b) eine Selektionsstrategie, in der die Vaterlinie nur nach direkten genetischen Effekten selektiert wird und die Mutterlinie nach einem optimalen Verhältnis von direkten und maternalen Effekten, um den Gesamtzuchtfortschritt aus direkten und maternalen Effekten zu maximieren.

3.5 Nicht-additiv genetische Effekte

Ein weiterer Schwerpunkt der Varianzkomponentenschätzung liegt zur Zeit in der Identifizierung von nicht-additiv genetischen Varianzen. Hierbei steht die Schätzung von Dominanzeffekten als eine mögliche Erklärungshypothese von Heterosis im Mittelpunkt von zahlreichen neuen Untersuchungen. Die neuesten Schätzungen der Dominanzvarianz bei landwirtschaftlichen Nutztieren erfolgen im Rahmen eines Tiernomodels auf der Grundlage der Dominanzverwandtschaftsmatrix. In der Literatur werden Anteile der Dominanzvarianz an der phänotypischen Varianz von bis zu 18% für die Tageszunahme nach dem Absetzen bei Fleischrindern (GENGLER et al., 1998) und der Gesamteizahl von Legehennen (WEI und VAN DER WERF, 1993) geschätzt. Insbesondere in der zuletzt genannten Studie führte die Vernachlässigung der dominanzbedingten Effekte im Modell zu einer Überschätzung der Heritabilität. Daher ist eine unverzerrte Schätzung der Zuchtwerte der Legeleistung nur unter Einbeziehung von Dominanzeffekten gegeben. In der Zucht kann die Dominanzvarianz bei der speziellen Paarungsplanung ausgenutzt werden, indem die spezielle Kombinationseignung von Tieren geschätzt wird. In einer Simulationsstudie zeigen VARONA und MISZTAL (1998) auf, dass durch Nutzung der speziellen Kombinationseignung bei der Paarungs-

planung der Zuchterfolg um 6 bis 11% der elterlichen Kombinations-Standardabweichung erhöht werden kann, wenn der Anteil der Dominanzvarianz 10 bzw. 15% der phänotypischen Varianz beträgt.

3.6 Reinzucht- und Kreuzungsparameter

Um die Effizienz und die Notwendigkeit der Kreuzungszucht zu überprüfen, ist die Schätzung von Kreuzungsparametern notwendig. KOMENDER und HOESCHELE (1989) leiten analytisch ab, dass nur unter Berücksichtigung der genetischen und umweltbedingten Varianzkomponenten auf der Basis eines Tiermodells eine unverzerrte Varianz des Schätzfehlers erzielt wird. In einer Untersuchung von Fruchtbarkeitsmerkmalen stellte ROEHE (1998) fest, dass der Standardfehler der Kreuzungsparameter um 6 bis 238% ansteigt, wenn zusätzlich die genetischen Varianzen und Kovarianzen der Tiere berücksichtigt werden. Das heißt, ohne Berücksichtigung der genetischen Varianzkomponenten würde der Standardfehler unterschätzt werden und somit eine zu häufige Signifikanz der Kreuzungsparameter angenommen.

Ebenfalls wird die Varianzkomponentenschätzung zur Bestimmung der genetischen Korrelation ($r_{g(R;K)}$) zwischen Reinzucht (R) und Kreuzungsleistung (K) verwendet. Diese genetische Korrelation ist von sehr hoher züchterischer Bedeutung um festzustellen, ob der in Reinzucht erzielte Zuchtfortschritt an die Kreuzungstiere der Produktionsstufe übertragen wurde. Bei einer genetischen Korrelation zwischen Reinzucht und Kreuzungsleistung von eins ist das Zuchtziel der Leistungsverbesserung der Kreuzungstiere in der Produktionsstufe bei ausschließlicher Selektion auf Reinzuchtleistung vollständig erfüllt. Als Ursache einer von eins abweichenden genetischen Beziehung zwischen Reinzucht- und Kreuzungsleistung werden Genfrequenzdifferenzen zwischen Elternpopulationen in Kombination mit Dominanz und Epistasie angenommen (BAUMUNG et al., 1997). Ein großes Interesse findet zur Zeit die Schätzung der genetischen Beziehung zwischen Reinzucht- und Kreuzungsleistung vom Fruchtbarkeitsmerkmal lebend geborener Ferkel beim Schwein, wie die Untersuchungen von TÄUBERT und BRANDT (2000) mit $r_{g(R;K)} = 0,7$ bis 1, FISCHER et al. (1999b) mit $r_{g(R;K)} = 0,5$ bis 0,7 und BÖSCH et al. (2000) mit $r_{g(R;K)} = 0,40$ und 0,59 zeigen. WEI und VAN DER WERF (1994) empfehlen zur Verbesserung der Kreuzungsleistung in der Produktionsstufe die kombinierte Selektion nach Reinzucht- und Kreuzungsleistung, wobei der Vorteil dieser Selektionsmethode mit geringer werdender genetischer Korrelation zwischen Reinzucht- und Kreuzungsleistung ansteigt. Für Merkmale mit einer Heritabilität von $h^2 = 0,15$ ermittelten BIJMA und VAN ARENDONK (1998) einen um 1,1, 1,3 und 2,2 mal höheren asymptotischen Zuchtfortschritt bei kombinierter Selektion nach Reinzucht- und Kreuzungsleistung im Vergleich zur ausschließlichen Reinzucht, wenn die genetische Korrelation zwischen diesen Informationsquellen $r_{g(R;K)} = 0,9$, 0,7 und 0,4 beträgt. Bei der kombinierten Selektion ist nach SPILKE et al. (1998) und MIELENZ et al. (2000) die korrekte Modellierung von Reinzucht- und Kreuzungsleistung bei unterschiedlichen Beiträgen der Ausgangslinien zur Kreuzungsvarianz zu beachten. Im Gegensatz zu Fruchtbarkeitsmerkmalen weisen Mast- und Schlachtkörperwertmerkmale in der Literatur im allgemeinen eine hohe genetische Korrelation zwischen Reinzucht- und Kreuzungsleistung auf (u. a. SCHMUTZ et al., 1995; $r_{g(R;K)} = 0,73$ bis 0,99), so dass eine ausschließliche Berück-

sichtigung der Reinzuchtinformationen für diese Merkmale wahrscheinlich ausreicht.

3.7 Genotyp-Umwelt-Interaktionen und heterogene Varianzen

Die Rangfolgeveränderungen der Genotypen in unterschiedlichen Umwelten, sogenannte Genotyp-Umwelt-Interaktionen, können ebenfalls im Rahmen einer Varianzkomponentenschätzung festgestellt werden (u.a. MERKS, 1988; THOLEN et al., 1998). Zur Schätzung der Genotyp-Umwelt-Interaktionen kann direkt z.B. eine Vater-Prüfumwelt-Interaktion im Modell verwendet werden oder der Mehrmerkmalsansatz verwendet werden, indem Leistungen in unterschiedlichen Umwelten als verschiedene Merkmale angesehen werden. In der Analyse von VON FELDE (1996) wurde der Mehrmerkmalsansatz für die Schätzung von Genotyp-Umwelt-Interaktionen zwischen der Leistungsprüfung von Tieren in der Gruppenhaltung (GH) und in Einzelhaltung (EH) gewählt. Die geringsten Genotyp-Umwelt-Interaktionen und damit die höchste genetische Korrelation zwischen Prüfungsformen wurden für die Rückenspeckdicke ($r_{g(GH:EH)} = 0,71$) geschätzt, eine mittlere genetische Korrelation ergab sich für die tägliche Zunahme ($r_{g(GH:EH)} = 0,46$) und die geringste genetische Korrelation für die Fut-
teraufnahme ($r_{g(GH:EH)} = 0,30$). Da die Gruppenhaltung von Mastschweinen die Haltungsform der Praxis ist, ist aufgrund der zuletzt aufgeführten Ergebnisse eine Leistungsprüfung in Gruppenhaltung zwingend erforderlich.

Untersuchungen von WILLMS et al. (1998) zeigen auf, dass für gleiche Mast- und Schlachtkörperwertmerkmale beim Schwein in unterschiedlichen Betrieben unterschiedliche Varianzkomponenten auftreten können, die als heterogene Varianzen bezeichnet werden. Eine Selektion über die Betriebe führt zu einer ungerechtfertigten häufigeren Selektion von Tieren aus den Betrieben mit höherer Varianz. Daher ist bei der Zuchtwertschätzung die Berücksichtigung dieser heterogenen Varianzen notwendig.

3.8 Molekulargenetische Informationen

Durch die Genomanalyse stehen immer detailliertere Informationen über Genorte, die ein Leistungsmerkmal beeinflussen, sogenannte Quantitative Trait Loci (QTL), zur Verfügung. Demgegenüber werden die zahlreichen Gene, deren Lokalisation im Genom nicht bekannt ist und ebenfalls das Leistungsmerkmal beeinflussen, als Polygeneffekte zusammengefasst. FERNANDO und GROSSMANN (1989) haben ein Tiermodell entwickelt, in dem die simultane Schätzung von QTL- und Polygen-Zuchtwert erzielt wird. Zur Schätzung des Zuchtwertes ist die Kenntnis der Varianzkomponenten der QTL-Effekte und der Polygeneffekte erforderlich. Durch die Kombination der QTL- und Polygen-Zuchtwerte wird der Gesamtzuchtfortschritt unter der Bedingung von molekulargenetischen Informationen optimiert. Somit sind genetisch-statistische Methoden und Modelle vorhanden, die eine simultane züchterische Verbesserung von QTL- und Polygeneffekten ermöglichen. Der Einfluss einer ungenauen Schätzung der Varianz des QTL-Effektes auf den Zuchtfortschritt bei markergestützter Selektion wird von SPELMAN und VAN ARENDONK (1997) dargestellt. Eine weitere Herausforderung für die Varianzkomponentenschätzung wird die Berücksichtigung von multiplen QTL-Effekten sein, wobei NEJATI-JAVAREMI et al. (1997) einen Ansatz-

punkt durch die Verwendung der gesamten Allelen-Verwandtschaftsmatrix aufzeigen.

4. Schlussfolgerungen

Aus den vorhergehenden Ausführungen wird die zentrale Bedeutung der Varianzkomponentenschätzung für die Zucht und Zuchtplanung deutlich. Erst bei genauer Kenntnis der genetischen Parameter können Zuchtwertschätzung und Zuchtstrategien optimiert werden, um eine effiziente Zucht zu gewährleisten. Bei Vorliegen von molekulargenetischen Informationen sind die Varianzkomponenten des QTL- und Polygenefektes erforderlich, um diese Effekte in einer markergestützten Selektion optimal zu kombinieren. Zur Schätzung von Varianzkomponenten geben Bayessche-Verfahren sehr viel mehr Einblick in die Verteilung der geschätzten Parameter und daher ist die Modellselektion und die Beurteilung der Bedeutung von genetischen Parametern wesentlich weitreichender als bei den bisherigen klassischen Verfahren wie REML. Ebenfalls die Schätzung von Varianzkomponenten auf der Basis von nicht-linearen Modellen wie für die Optimierung der Futteraufnahme entsprechend der Proteinanzsatzkurve wird zu einer weiteren Verbesserung der Zucht, d.h. effizientere Verbesserung der Futterverwertung bei Masttieren, führen.

Literatur

- BAUMUNG, R.; SÖLKNER, J.; ESSL A.:
Correlation between purebred and crossbred performance under a two-locus model with additive by additive interaction. *J. Anim. Breed. Genet.* **114** (1997), 89-98
- BIJMA, P.; VAN ARENDONK, J.A.M.:
Maximizing genetic gain for the sire line of a crossbreeding scheme utilizing both purebred and crossbred information. *Anim. Sci.* **66** (1998), 529-542
- BÖSCH, M.; RÖHE, R.; LOOFT, H.; KALM, E.:
Selection on purebred and crossbred performance for litter size in pigs. *Arch. Tierz., Dummerstorf* **43** (2000), 249-262
- DIETL, G.:
Modelle und Methoden zur Berücksichtigung von Maternaleffekten bei der Parameterschätzung. In: *Populationsgenetische Grundlagen und ihre Umsetzung in der praktischen Tierzucht. Leipziger Tierzuchtsymposium* (1989), 103-115
- FERNANDO, R.L.; GROSSMANN, M.:
Marker assisted selection using best linear unbiased prediction. *Genet. Sel. Evol.* **21** (1989), 467-477
- FISCHER, R.; SPILKE, J.; Lengerken, G. v.:
Einbeziehung von Fruchtbarkeitsleistungen in die Zuchtwertschätzung beim Schwein. 1. Mitteilung: Berücksichtigung aufeinanderfolgender Wurfleistungen einer Sau. *Züchtungskunde, Stuttgart* **71** (1999a), 196-208
- FISCHER, R.; SPILKE, J.; Lengerken, G. v.:
Einbeziehung von Fruchtbarkeitsleistungen in die Zuchtwertschätzung beim Schwein. 2. Mitteilung: Einbeziehung von Reinzucht- und Kreuzungsleistungen. *Züchtungskunde, Stuttgart* **71** (1999b), 209-218
- GENGLER, N.; MISZTAL, I.; BERTRAND, J.K.; CULBERTSON M.S.:
Estimation of the dominance variance for postweaning gain in the U.S. Limousin Population. *J. Anim. Sci.* **76** (1998), 2515-2520
- GROTHER V.; RÖHE, R.; KALM, E.:
Entwicklung einer Zuchtwertschätzung für Fleischrinder in Deutschland. 2. Mitteilung: Schätzung genetischer Parameter. *Züchtungskunde, Stuttgart* **69** (1997), 349-365
- HASSENSTEIN, C.; RÖHE, R.; KALM, E.:
Genetisch statistische Analyse von neuentwickelten Merkmalen aus Turniersportprüfungen für Reitpferde. 1. Mitteilung: Merkmalsentwicklung und Heritabilitätsschätzung. *Züchtungskunde, Stuttgart* **71** (1999a), 106-117

- HASSENSTEIN, C.; RÖHE, R.; KALM, E.:
Genetisch statistische Analyse von neuentwickelten Merkmalen aus Turniersportprüfungen für Reitpferde. 2. Mitteilung: Genetische Korrelationen zwischen Prüfungsklassen und Zuchtwertschätzung. Züchtungskunde, Stuttgart 71 (1999b), 118-129
- HENDERSON, C.R.:
Theoretical aspects of genetic evaluation under the animal model. Proc. 38th Annual Meeting EAAP, Lissabon, Portugal (1987)
- HERRENDÖRFER, G.; TUCHSCHERER, A.; DIETL, G.; TUCHSCHERER, M.:
Die Robustheit von BLUP und EBLUP. Arch. Tierz. Dummerstorf 42 (1999), 303-318
- HOFER, A.:
Variance component estimation in animal breeding: a review. J. Anim. Breed. Genet. 115 (1998), 247-265
- KAUFMANN, D.; HOFER, A.; BIDANEL, J.P.; KÜNZI, N.:
Genetic parameters for individual birth and weaning weight and for litter size of Large White pigs. Proc. 50th Annual Meeting EAAP, Zürich, Schweiz (1999)
- KOMENDER, P.; HOESCHELE, I.:
Use of mixed-model methodology to improve estimation of crossbreeding parameters. Livest. Prod. Sci. 21 (1989), 101-113
- LORENZO-BERMEJO, J.; RÖHE, R.; KALM, E.:
Nichtlineare Modelle zur Schätzung der Futteraufnahme beim Schwein. Vortragstagung der DGfZ und GfT Gießen, 1999
- MACNEIL, M.D.; URICK, J.J.; SNELLING, W.M.:
Comparison of selection by independent culling levels for below-average birth weight and high yearling weight with mass selection for high yearling weight in line 1 Hereford cattle. J. Anim. Sci. 76 (1998), 458-467
- MERKS, J.W.M.:
Genotype x environment interactions in pig breeding programmes. PhD thesis; Wageningen, The Netherlands (1988)
- MEYER, K.; CARRICK, M.J.; DONNELLY, B.J.P.:
Genetic parameters for growth traits of Australian beef cattle from a multibreed selection experiment. J. Anim. Sci. 71 (1993), 2614-2622
- MIELENZ, N.; SCHÜLER, L.; GROENEVELD, E.:
Simultane Zuchtwertschätzung mit Reinzucht- und Kreuzungsleistungen unter Dominanz. Arch. Tierz., Dummerstorf 43 (2000), 87-98
- NEJATI-JAVAREMI, A.; SMITH, C.; GIBSON, J.P.:
Effect of total allelic relationship on accuracy of evaluation and response to selection. J. Anim. Sci. 75 (1997), 1738-1745
- REENTS, R.; DOPP, L.; REINHARDT, F.; SCHMUTZ, M.:
Beschreibung des Zuchtwertschätzverfahrens für Milchleistung (Testtagstiermodell). In: Aktueller Stand und neue Entwicklungen der Zuchtwertschätzung beim Rind. DGFZ-Schriftenreihe, Heft 11 (1998)
- ROEHE, R.:
Estimation of crossbreeding parameters of birth weight and litter size in swine using Bayesian analysis. Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. 23 (1998), 523-526
- ROEHE, R.:
Genetic determination of individual birth weight and its association with sow productivity traits using Bayesian Analyses. J. Anim. Sci. 77 (1999), 330-343
- ROEHE, R.; KALM, E.:
Estimation of genetic and environmental risk factors associated with pre-weaning mortality in piglets using generalized linear mixed models. Anim. Sci. 70 (2000), 227-240
- ROEHE, R.; KENNEDY, B.W.:
The influence of maternal effects on accuracy of evaluation of litter size in swine. J. Anim. Sci. 71 (1993a), 2353-2364
- ROEHE, R.; KENNEDY, B.W.:
Effect of selection for maternal and direct genetic effects on genetic improvement of litter size in swine. J. Anim. Sci. 71 (1993b), 2891-2904
- ROEHE, R.; KENNEDY, B.W.:
Estimation of genetic parameters for litter size in Canadian Yorkshire and Landrace swine with each parity of farrowing treated as a different trait. J. Anim. Sci. 73 (1995), 2959-2970

- SAVAS, T.; PREISINGER, R.; RÖHE, R.; KALM, E.:
Genetische Parameter und optimale Prüfdauer für Legeleistung anhand von Teillegeleistungen bei Legehennen. Arch. Tierz., Dummerstorf 41 (1998), 421-432
- SAVAS, T.; RÖHE, R.; KALM, E.:
Schätzung genetischer Parameter für die Fruchtbarkeitsleistung beim Schaf. Züchtungskunde, Stuttgart 72 (2000), 217-229
- SCHMUTZ, M.; RÖHE, R.; GÖTZ, K.-U.; PESCHKE, W.; KALM, E.:
Estimation of genetic parameters for Piétraains based on the performances of purebred and crossbred offspring tested on station. 2nd European Workshop on Advanced Biometrical Methods in Animal Breeding, Salzburg, Austria (1995)
- SCHULZE, V.; RÖHE, R.; LOOFT, H.; KALM, E.:
Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung des Exterieurs beim Schwein unter besonderer Berücksichtigung des Fundaments. Züchtungskunde 70 (1998), 43-60
- SPELMAN, R.J.; VAN ARENDONK, J.A.M.:
Effect of inaccurate parameter estimates on genetic response to marker-assisted selection in an outbred population. J. Dairy Sci. 80 (1997), 3399-3410
- SPIELKE, J.; GROENEVELD, E.; MIELENZ, N.:
Joint purebred and crossbred (co)variance estimation with a pseudo multiple trait model: loss in efficiency. J. Anim. Breed. Genet. 115 (1998), 341-350
- TÄUBERT, H.; BRANDT, H.:
Varianz- und Kovarianzkomponentenschätzung für die Wurfleistung von Reinzucht- und Kreuzungssauen. Züchtungskunde 72 (2000), 43-58
- THOLEN, E.; KIRSTGEN, B.; TRAPPMANN, W.; SCHELLANDER, K.:
Genotype*environmental interactions in a German pig breeding herdbook society using crossbred progeny information. Arch. Tierz. 41 (1998), 53-63
- VARONA, L.; MISZTAL, I.:
Prediction of parental dominance combinations for planned matings. Methodology and simulation results. Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. 25 (1998), 593-596
- VON FELDE, A.; ROEHE, R.; LOOFT, H.; KALM, E.:
Genetic association between feed intake and feed intake behaviour at different stages of growth of group-housed boars. Livest. Prod. Sci. 47 (1996), 11-22
- VON FELDE, A.:
Genetische Analyse der Futteraufnahme-Informationen von Jungebern aus Gruppenprüfung mit automatischen Fütterungsanlagen. Schriftenreihe des Institutes für Tierzucht und Tierhaltung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Heft 90, Diss. Kiel (1996)
- WEI, M.; VAN DER WERF, J.H.J.:
Animal model estimation of additive and dominance variances in egg production traits of poultry. J. Anim. Sci. 71 (1993), 57-65
- WEI, M.; VAN DER WERF, J.H.J.:
Maximizing genetic response in crossbreds using both purebred and crossbred information. Anim. Prod. 59 (1994), 401-413
- WILLMS, F.; ROEHE, R.; TIMM, H. H.; KALM, E.:
Schätzung genetischer Parameter für die Mutterlinien Large White und Landrasse unter Berücksichtigung unterschiedlicher Prüfumwelten. Züchtungskunde, Stuttgart 70 (1998), 338-350

Eingegangen: 22.06.2000

Akzeptiert: 30.08.2000

Anschriften der Verfasser

PD Dr. RAINER RÖHE, Prof. Dr. JOACHIM KRIETER
Institut für Tierzucht und Tierhaltung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Olshausenstr. 40
D-24098 Kiel

Prof. Dr. RUDOLF PREISINGER
Lohmann Tierzucht GmbH
Am Seedeich 9-11
D-27472 Cuxhaven