

NORBERT MIELENZ<sup>1</sup>, LUTZ SCHÜLER<sup>1</sup> und EILDERT GROENEVELD<sup>2</sup>

## Simultane Zuchtwertschätzung mit Reinzucht- und Kreuzungsleistungen unter Dominanz

### Summary

Title of the paper: **Joint genetic evaluation of purebred and crossbred data under dominance**

Currently available software packages are not able to handle the joint genetic evaluation of pure and crossbred data correctly. Instead, the same traits originating in the two purebreds and the crossbred are treated as three separate traits and analysed in a three trait animal model. Using selection index theory it can be demonstrated that this procedure contains model violations even if only additive genetic effects are considered. The effectiveness of the correct model which allows different contributions of the parental lines to the genetic variance of the cross including animal specific dominance effects is assessed on the basis of different selection indices. The sources of information chosen reflect those available in typical chicken breeding programs. The genetic parameters required for index construction - in particular the dominance variance and the genetic correlation between the pure and cross breeds - were derived using a two locus model. If the purebred contribute extremely differently to the crossbred variance large losses in efficiency can be observed. With contributions of the sire line of 11, 19, 37 and 40% to the additive genetic variance of the cross corresponding losses in efficiency of selection were 13.1, 6.5, 0.6 and 0.2% respectively. Not considering the dominance variance - depending on its proportion relative to the total genetic variance - lead to a moderate loss of efficiency from 0.1 to 2.6%.

Key Words: genetic evaluation, selection index, purebred and crossbred data, dominance

### Zusammenfassung

Die korrekte Nutzung von Reinzucht- und Kreuzungsleistungen in der Zuchtwertschätzung (ZWS) ist mit den heute verfügbaren Verfahren und Softwarepaketen nicht möglich. Als Ausweg werden gleiche Merkmale, erfaßt in der Vaterlinie, der Mutterlinie und an den Kreuzungstieren, als verschiedene Merkmale interpretiert und mit einem Dreimerkmals-Tiermodell ausgewertet. Mit Hilfe der Indextheorie wird verdeutlicht, daß diese Vorgehensweise einen Modellfehler enthält, auch bei Beschränkung auf ausschließlich additiv genetische Effekte. Die Wirksamkeit von Modellen, welche unterschiedliche Beiträge der Elternlinie zur genetischen Varianz in Kreuzung abbilden und tierspezifische Dominanzeffekte einschließen, wird unter Verwendung der Indexkonstruktion überprüft. Die gewählten Informationsquellen entsprechen typischen Verhältnissen der Geflügelzucht. Die zur Indexkonstruktion notwendigen genetischen Parameter, insbesondere die Dominanzvarianzen und die genetischen Korrelationen zwischen den Reinzuchten und der Kreuzung, wurden mit einem 2-Locus-Modell abgeleitet. Die Indexkonstruktion zeigte, daß Nichtberücksichtigung extrem unterschiedlicher Beiträge der Ausgangslinien zur Kreuzungsvarianz starke Effizienzverluste verursachen kann. Für Beiträge der Vaterlinie zur additiv genetischen Varianz in Kreuzung von 11%, 19%, 37% und 40% lagen die Effizienzverluste bei 13,1%, 6,5%, 0,6% und 0,2%. Dagegen führte die Nichtberücksichtigung von Dominanz, in Abhängigkeit von den Anteilen der Dominanzvarianzen an den genetischen Varianzen, generell zu moderaten Effizienzreduzierungen von 0,1% bis maximal 2,6%.

Schlüsselwörter: Zuchtwertschätzung, Selektionsindex, Reinzucht- und Kreuzungsleistungen, Dominanz

### 1. Einleitung

Nahezu bei allen Nutztierarten, speziell jedoch in der Geflügel- und Schweinezucht, stellen heute Kreuzungen zur Erzeugung der Endprodukte die bevorzugte Methode dar.

Dabei ist die simultane Berücksichtigung von Reinzucht- und Kreuzungsleistungen (RZ/KR) sowohl bei der Varianzkomponentenschätzung (VKS) als auch bei der Zuchtwertschätzung (ZWS) für viele Tierarten in hohem Maße bedeutungsvoll für die praktische Zuchtarbeit. Ob bei der ZWS Reinzucht- und Kreuzungsleistungen als verschiedene Merkmale interpretiert werden müssen, hängt von den Schätzungen für die genetische Korrelation  $r_{pc}$  zwischen beiden ab. Zur Schätzung von  $r_{pc}$  ist es zum Standard geworden, auf ein Mehrmerkmals-Tiermodell die REML-Methode anzuwenden (vgl. GÖTZ und PESCHKE, 1993; BRANDT, 1994; BÖSCH u.a., 1997, FISCHER, 1998). Dazu werden das gleiche Merkmal, gemessen an den Reinzuchtlinien 1 und 2 sowie der daraus gebildeten Kreuzung, als verschiedene Merkmale aufgefaßt. Dadurch gelingt die Abbildung unterschiedlicher genetischer Varianzen in den Reinzuchten und der Kreuzung, wobei zusätzlich verschiedene genetische Korrelationen zwischen Vaterlinie und Kreuzung sowie zwischen Mutterlinie und Kreuzung auftreten können. Von WEI und VAN der WERF (1992) und ausführlich von SPILKE u.a. (1998) mit einer Simulationsstudie wurde gezeigt, daß ein derartiges Dreimerkmalsmodell auch bei Beschränkung auf ausschließlich additiv genetische Effekte einen Modellfehler enthält. Es muß die einschneidende Annahme getroffen werden, daß beide Elternlinien gleiche Beiträge zur genetischen Varianz in Kreuzung liefern. Auch die Dominanz, welche neben unterschiedlichen Allelfrequenzen an gewissen Genorten genetische Korrelationen  $r_{pc}$  kleiner Eins verursachen kann, läßt sich mit dem in der Praxis zur Zeit eingesetzten suboptimalen Dreimerkmalsmodell nicht abbilden. Ziel dieser Arbeit ist deshalb der Effizienzvergleich des üblichen aber inkorrekten Dreimerkmalsmodells mit Erweiterungen, die erstens ungleiche Beiträge der Elternlinien zur genetischen Varianz in Kreuzung und zweitens Dominanzeffekte berücksichtigen.

## 2. Modellierung von Reinzucht- und Kreuzungsleistungen

Zur Abbildung unterschiedlicher Beiträge der Ausgangslinien zur additiv genetischen Varianz in Kreuzung bedarf es der bei WEI und VAN der WERF (1992) beschriebenen Vorgehensweise. Gemäß obiger Autoren besitzt ein Vater aus Linie 1 einen additiv genetischen Effekt  $g_{11}^s$  in Reinzucht und einen additiv genetischen Effekt  $g_{13}^s$  in Kreuzung. Analog wird einer Mutter aus Linie 2 ein Reinzuchteffekt  $g_{22}^d$  und ein Kreuzungseffekt  $g_{23}^d$  zugeordnet. Mit den genetischen Effekten der Reinzuchteltern bei formaler Einbeziehung von tierspezifischen Dominanzeffekten lassen sich dann die Leistungen der Reinzuchteltern und eines Kreuzungsnachkommen wie folgt beschreiben:

$$(1) \quad \begin{aligned} y_1^s &= \mu_1 + g_{11}^s + d_1^s + u_1^s \\ y_2^d &= \mu_2 + g_{22}^d + d_2^d + u_2^d \\ y_3^o &= \mu_3 + \frac{1}{2}(g_{13}^s + g_{23}^d) + d_3^o + \varepsilon_3^o \end{aligned}$$

Bei der Darstellung von  $y_3^o$  wurde das Mendelian Sampling bereits in die Zufallsabweichung  $\varepsilon_3^o$  aufgenommen. Für die additiv genetischen Effekte von Vater s

und Mutter  $d$  sind zwei Varianz-Covarianz-Matrizen (VC-Matrizen) einzuführen.

$$(2) \quad \text{Var} \begin{pmatrix} g_{11}^s \\ g_{22}^s \\ g_{13}^s \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_1^2 & \sigma_{13} \\ \sigma_{13} & \sigma_{3a}^2 \end{pmatrix}; \quad \text{Var} \begin{pmatrix} g_{22}^d \\ g_{23}^d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_2^2 & \sigma_{23} \\ \sigma_{23} & \sigma_{3b}^2 \end{pmatrix}$$

Hierbei sind z.B.:

$\sigma_{3a}^2$  (bzw.  $\sigma_{3b}^2$ ) – genetische Varianz der Kreuzungseffekte der Reinzuchttiere aus Linie 1 (bzw. 2); also Beitrag der Elternlinie 1 (bzw. 2) zur genetischen Varianz in Kreuzung

Die Erweiterung des Modells von WEI und VAN der WERF (1992) um tierspezifische Dominanzeffekte wurde von LO u.a. (1997) abgeleitet. In dieser Arbeit wird gezeigt, daß bei Einbeziehung der Dominanzverwandschaft mit den Dominanzvarianzen in Reinzucht 1,2 und in Kreuzung drei zusätzliche genetische Varianzkomponenten eingeführt werden müssen. Es sei bemerkt, daß zur Aufstellung der Misch-Modell-Gleichungen (MMG) neben den Inversen der additiv genetischen Verwandtschaftsmatrizen in Linie 1 und 2 auch die Inversion der Dominanzverwandschaftsmatrizen in Linie 1, 2 und in Kreuzung erforderlich sind. Kovarianzen zwischen den Dominanzeffekten von Reinzucht- und Kreuzungstieren können nicht auftreten, weil die genetischen Kovarianzen zwischen Eltern und Nachkommen rein additiv genetisch begründet sind. Folglich sind gemäß LO u.a. (1997) die tierspezifischen Dominanzeffekte  $d_1^s$ ,  $d_2^d$  und  $d_3^o$  untereinander unkorreliert und es gilt:

$$(3) \quad \text{Var}(d_1^s) = \sigma_{d_1}^2; \quad \text{Var}(d_2^d) = \sigma_{d_2}^2; \quad \text{Var}(d_3^o) = \sigma_{d_3}^2$$

Bei der Modellierung der Kreuzungsleistungen als drittes Merkmal müssen pro Tier 3 additiv genetische Effekte formuliert werden. Für die zugehörige VC-Matrix gilt:

$$(4) \quad \text{Var} \begin{pmatrix} g_{11}^s \\ g_{22}^s \\ g_{13}^s \end{pmatrix} = \text{Var} \begin{pmatrix} g_{11}^d \\ g_{22}^d \\ g_{23}^d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_1^2 & 0 & \sigma_{13} \\ 0 & \sigma_2^2 & \sigma_{23} \\ \sigma_{13} & \sigma_{23} & \sigma_3^2 \end{pmatrix}$$

Vergleicht man die Darstellungen (2) und (4) so wird wegen  $\text{Var}(g_{13}^s) = \text{Var}(g_{23}^d) = \sigma_3^2$  ersichtlich, daß bei der Formulierung als Dreimerkmalsmodell unterschiedliche Beiträge  $\sigma_{3a}^2$  und  $\sigma_{3b}^2$  der Reinzuchten zur Kreuzungsvarianz  $\sigma_3^2$  nicht abbildbar sind.

### 3. Indexkonstruktion

Zur Überprüfung der Modellansätze aus Abschnitt 2 hinsichtlich ihrer Effizienz bei der ZWS wird die Indexkonstruktion von HAZEL (1943) herangezogen. Die untersuchten Informationsquellen beruhen auf Zuchtstrukturen, welche für das Geflügel typisch sind. Beim Geflügel stehen zur ZWS für Hähne aus Linie 1, ein geschlechtsbegrenztes Merkmal wie die Legeleistung unterstellt, im Rahmen einer Zweistufenselektion fol-

gende Informationsquellen zur Verfügung: Vollgeschwister in Reinzucht ( $VG_1$ ), Halbgeschwistermittel in Reinzucht ( $HG_1$ ), Halbgeschwistermittel in Kreuzung ( $HG_3$ ), Nachkommenmittel in Reinzucht ( $NK_1$ ) und das Nachkommenmittel in Kreuzung ( $NK_3$ ). Die für einen männlichen Probanden unterstellten Informationsstrukturen enthält die Abbildung. Wie beim Geflügel üblich wurden die Vollgeschwestern des Probanden in das Halbgeschwistermittel integriert. Die konkreten Besetzungszahlen der Voll-, Halb- und Nachkommenmittel gehen ebenfalls aus der Abbildung hervor. So setzen sich  $HG_1$  und  $HG_3$  aus 5 Vollgeschwistergruppen vom Umfang 5 zusammen während in  $NK_1$  und  $NK_3$  jeweils 3 Vollgeschwistergruppen vom Umfang 4 einfließen.

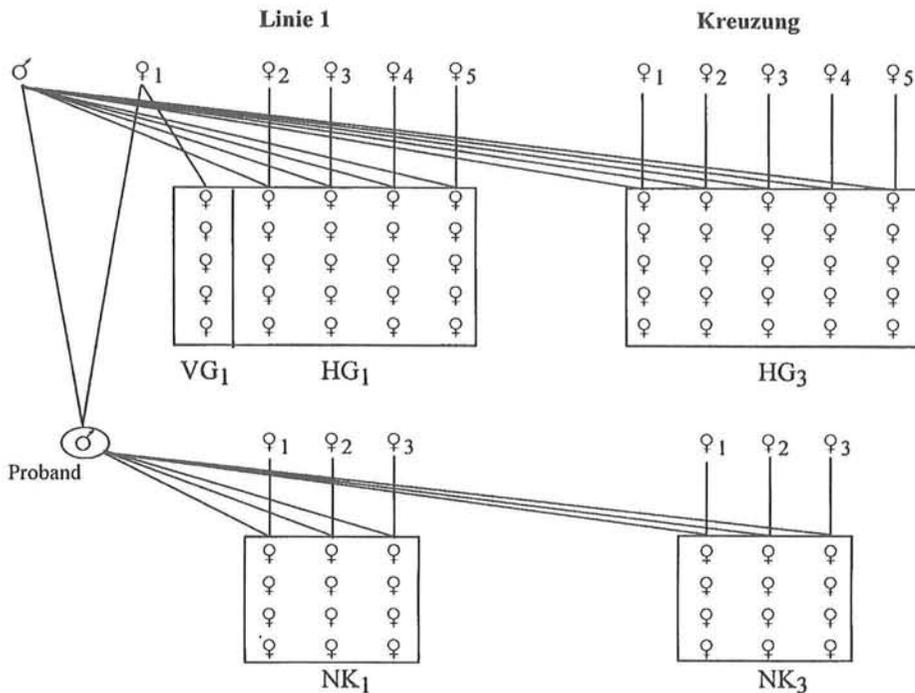


Abb.: Informationsstruktur für die Indexkonstruktion eines männlichen Probanden (Information structure for index construction of males)

Zur Bestimmung der Indexgewichte und der Selektionserfolge werden die VC-Matrix der Informationsquellen und die Kovarianzen zwischen Informationsquellen und Gesamtzuchtwert benötigt (HENDERSON, 1963). Verwendet man das vollständige Modell (1) bis (3) so ergeben sich z.B. die folgenden Varianzen und Kovarianzen für die Informationsquellen  $VG_1$  und  $NK_3$ :

$$\begin{aligned}
 \text{Var}(VG_1) &= \frac{1}{n_1} (\sigma_{y_1}^2 + (n_1 - 1) (\frac{1}{2} \sigma_1^2 + \frac{1}{4} \sigma_{d_1}^2)) \\
 (5) \quad \text{cov}(VG_1, NK_3) &= \frac{1}{4} \sigma_{13} \\
 \text{Var}(NK_3) &= \frac{1}{m_3 n_3} (\sigma_{y_3}^2 + (n_3 - 1) (\frac{1}{2} \sigma_3^2 + \frac{1}{4} \sigma_{d_3}^2) + n_3 (m_3 - 1) \frac{1}{4} \sigma_{3a}^2)
 \end{aligned}$$

Hierbei sind  $n_1$  und  $n_3$  die Anzahl der Tiere in den entsprechenden Vollgeschwistergruppen während  $m_3$  die Anzahl der Vollgeschwistergruppen im Nachkommenmittel  $NK_3$  angibt. Betrachtet man in (5) die Varianz des Nachkommenmittels in Kreuzung, so fließen hier die genetischen Kovarianzen zwischen Voll- und Halbgeschwistern ein. Die Kovarianz zwischen 2 Vollgeschwistern ist wegen  $\sigma_3^2 = \frac{1}{2}(\sigma_{3a}^2 + \sigma_{3b}^2)$  gleich  $\frac{1}{2} \sigma_3^2 + \frac{1}{4} \sigma_{d_3}^2$ . Die genetische Kovarianz zwischen Halbgeschwistern kommt durch einen Reinzucht Vater aus Linie 1 zustande. Folglich ist diese Kovarianz nicht gleich  $\frac{1}{4} \sigma_3^2$  sondern gleich  $\frac{1}{4} \sigma_{3a}^2$ . Treten Vollgeschwister in den Informationsquellen auf, so ist generell ein Viertel der Dominanzvarianz zu berücksichtigen. Auf den hier dargestellten Sachverhalt wird bereits im Anhang der Arbeit von WEI und VAN der WERF (1994) hingewiesen. Die Autoren geben die genetische Korrelation zwischen Halbgeschwistern in Kreuzung mit  $0.25h_c^2$  an. Dabei ist  $h_c^2$  die Heritabilität in Kreuzung, aber geschätzt aus der Varianz der Kreuzungseffekte der Reinzucht Väter.

Setzt man für den Gesamtzuchtwert  $H = a_R g_{11}^s + a_K g_{13}^s$ , so gilt für die Kovarianzen zwischen Zuchtwert und den ausgewählten Informationsquellen:

$$\begin{aligned}
 (6) \quad \text{cov}(VG_1, H) &= \frac{1}{2} \sigma_1^2 a_R + \frac{1}{2} \sigma_{13} a_K \\
 \text{cov}(NK_3, H) &= \frac{1}{2} \sigma_{13} a_R + \frac{1}{2} \sigma_{3a}^2 a_K
 \end{aligned}$$

In Darstellung (6) sind  $a_R$  (bzw.  $a_K$ ) das ökonomische Gewicht für den Zuchtwert eines männlichen Probanden in Reinzucht (bzw. Kreuzung). Für die Modellrechnungen wurde  $a_R = 1$  und  $a_K = 3$  gesetzt. Durch obige Definition des Gesamtzuchtwertes erhalten die tierspezifischen Dominanzeffekte in Modell (1) den Charakter einer Störgröße. Eine andere Situation würde sich ergeben, falls die spezielle Kombinationseignung durch wiederholte Anpaarung im Zuchtprogramm ausgenutzt werden kann.

Im weiblichen Geschlecht steht für die Indexkonstruktion zusätzlich die Eigenleistung ( $EL_2$ ) zur Verfügung. Weiterhin ist die ausschließliche Verfügbarkeit von Reinzuchtnachkommen des weiblichen Probanden zu beachten. Die Schwestern des Probanden können aber Nachkommen in Kreuzung aufweisen, welche für den Probanden Nichten in Kreuzung ( $NT_3$ ) darstellen (vgl. FISCHER, 1998). Bei den Autoren liegt ein FORTRAN-Programm vor, welches die Indexkonstruktion in beiden Geschlechtern für die charakterisierten Informationsquellen gestattet. Da die vorliegenden Leistungen zeitlich versetzt anfallen, können im Programm neben den Tierzahlen in den Voll-, Halb- und Nachkommenmitteln auch die Quellen im Index variiert werden.

#### 4. Vergleich der Modelle

Für die Indexkonstruktion wurden die nachfolgend aufgeführten suboptimalen Modelle **unterstellt**.

Suboptimales Modell 1 (SUB1(+A, -D) oder kurz SUB1):

Die Aufteilung der additiv genetischen Varianz in Kreuzung  $\sigma_3^2$  in die Komponenten  $\sigma_{3a}^2$  und  $\sigma_{3b}^2$  ist bekannt. Die Dominanz wird nicht berücksichtigt. Um die phänotypische Varianz aufrecht zu erhalten, fließen die Dominanzvarianzen zu jeweils 50% in die additiv genetische und die Umweltvarianz ein.

Suboptimales Modell 2 (SUB2(-A, +D) oder kurz SUB2):

Die 3 Dominanzvarianzen werden als bekannt, dagegen die Aufteilung von  $\sigma_3^2$  als unbekannt vorausgesetzt. Es wird also die Annahme  $\sigma_{3a}^2 = \sigma_{3b}^2 = 0.5 \cdot (\sigma_{3a}^2 + \sigma_{3b}^2)$  getroffen.

Suboptimales Modell 3 (SUB3(-A, -D) oder kurz SUB3):

Sowohl unbekannte Aufteilung von  $\sigma_3^2$  als auch unbekannte Dominanzvarianzen werden unterstellt. Die Dominanzvarianzen werden wie bei (SUB1) zu jeweils 50% auf die genetische und die Umweltvarianz addiert.

Die Modellvarianten SUB1 und 3 entsprechen rein additiven Modellen. Das Modell SUB2 schließt Dominanzeffekte ein, kann aber nicht unterschiedliche Beiträge der Elternlinien zur genetischen Varianz in Kreuzung abbilden. Die Aufteilung der Dominanzvarianz zu gleichen Teilen in genetische und Umweltvarianz erscheint willkürlich. Es ist jedoch schwierig vorherzusagen, welche Schätzfehler auftreten, falls Dominanz wirkt, aber die VKS mit einem ausschließlich additiven Tiermodell erfolgt. In diesem Fall ziehen die tierspezifischen Dominanzeffekte, als Bestandteil der Resteffekte, Korrelationen zwischen diesen nach sich.

Im nächsten Schritt wird der Selektionserfolg mit den Varianten SUB1,2 und 3 dem Selektionserfolg resultierend aus der Indexkonstruktion mit dem vollständigen, sprich optimalen Modell (OPT) gegenübergestellt (vgl. WEI und VAN der WERF, 1994; UIMARI und MÄKI-TANILA, 1992).

Dazu bedarf es noch der Vorgabe von zumindest genetisch begründeten Parameterkonstellationen für die Varianzen und Kovarianzen in Modell (1) bis (3).

Auf Grund der großen Schwierigkeiten bei der VKS mit dem nichtadditiven Modell (1) bis (3), wurde zur Ableitung der Parametersätze das 2-Locus-Modell von WEI u.a. (1991a,b) verwendet. Die obigen Autoren unterstellten an den Loci jeweils 2 Allele mit der genotypischen Ausprägung (-1,d,1). In der Vater- und Mutterlinie werden an den Loci gleiche Allele definiert.

Die Frequenzen  $f_{ij}$  der Allele von Linie  $j$  an Locus  $i$  können jedoch ebenso wie der Dominanzgrad  $d$  an den Loci unterschiedlich ausfallen. Die Populationen sollen sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden. Die Berechnung der additiv genetischen Varianzen und Kovarianzen erfolgte wie bei WEI u.a. (1991a,b) ausführlich beschrieben, mit Hilfe der mittleren paternalen und maternalen Alleleffekte. Tabelle 1 enthält die untersuchten Varianten für die Allelfrequenzen, wobei bis auf Variante 10 an Lo-

cus 1 vollständige und an Locus 2 Überdominanz vorausgesetzt wurde. Für die Indexkonstruktion erfolgte die Wahl der Umweltvarianzen derart, daß  $h^2 = 0.2$  in Reinzucht 1, 2 und in Kreuzung eingehalten wird.

Tabelle 1

Genetische Parameterkonstellation für die Indexkonstruktion in Abhängigkeit von den Allelfrequenzen  $f_{ij}$  und dem Dominanzgrad  $d$  (Genetic parameters assumed for index construction depending on frequencies of alleles  $f_{ij}$  and the degree of dominance  $d$ )

Nr.	Locus 1			Locus 2			genetische Parameter					
	$f_{11}$	$f_{12}$	$d$	$f_{21}$	$f_{22}$	$d$	$\sigma_1^2$	$\sigma_{3a}^2$	$\sigma_{3b}^2$	$\sigma_{d_1}^2$	$\sigma_{d_2}^2$	$r_{13}$
1	0,1	0,5	1,0	0,5	0,7	1,5	1,083	0,260	2,040	0,595	0,563	0,987
2	0,1	0,5	1,0	0,1	0,7	1,5	1,454	0,209	3,653	0,105	0,260	0,875
3	0,1	0,1	1,0	0,1	0,7	1,5	1,454	0,612	2,616	0,105	0,203	0,786
4	0,1	0,1	1,0	0,7	0,1	1,5	0,650	2,616	0,612	0,429	0,203	0,731
5	0,9	0,5	1,0	0,5	0,7	1,5	0,507	0,260	0,440	0,595	0,563	0,650
6	0,9	0,5	1,0	0,1	0,7	1,5	0,878	0,209	2,053	0,105	0,260	0,454
7	0,9	0,1	1,0	0,1	0,7	1,5	0,878	0,612	2,040	0,105	0,203	0,304
8	0,9	0,1	1,0	0,1	0,9	1,5	0,878	0,590	0,878	0,105	0,105	-0,020
9	0,1	0,1	1,0	0,7	0,7	1,5	0,650	0,650	0,650	0,429	0,429	1,000
10	0,9	0,1	0,0	0,5	0,9	1,5	0,680	0,680	0,600	0,000	0,000	1,000

Durch die Varianten 1 bis 8 wird eine genetische Korrelation  $r_{13}$  zwischen 0,987 und -0,020 abgegriffen. Die Varianten 9 und 10 zeigen, daß genetische Korrelationen  $r_{13}$  zwischen Reinzuchtlinie 1 und Kreuzung kleiner als Eins nur auftreten können, falls sowohl Allelfrequenzdifferenzen bestehen als auch Dominanz vorliegt.

Der Genauigkeitsverlust durch die Indexkonstruktion mit lediglich suboptimaler Parameterwahl gemäß der Varianten SUB1,2 und 3 wurde mit Hilfe des nachfolgenden Quotienten ( $R$ ) und dem daraus abgeleiteten Effizienzverlust ( $R_{\text{eff}}$ ) quantifiziert.

$$(7) \quad R = \frac{R_{\text{sub}}}{R_{\text{opt}}} = \frac{r_{I(\text{sub}),H}}{r_{I(\text{opt}),H}} \quad R_{\text{eff}} = (1 - R)100\%$$

In Formel (7) sind  $R_{\text{sub}}$  und  $r_{I(\text{sub}),H}$  (bzw.  $R_{\text{opt}}$  und  $r_{I(\text{opt}),H}$ ) der Selektionserfolg und die Korrelation zwischen Index und Zuchtwert bei suboptimaler (bzw. optimaler) Parameterwahl.

## 5. Ergebnisse

Die Resultate der Indexkonstruktion für einen männlichen Probanden mit der Informationsstruktur gemäß der Abbildung und den genetischen Parametern der Varianten 1 bis 8 aus Tabelle 1 unter Verwendung des Effizienzkriteriums (7) sind in der Tabelle 2 aufgeführt.

Die Tabelle 2 enthält neben der Nummer des Parametersatzes, welche der entsprechenden Nummer in Tabelle 1 entspricht, den zugehörigen Beitrag der Vaterlinie zur genetischen Varianz in Kreuzung. Dieser Beitrag entspricht dem Quotienten

$V_a^2 = \sigma_{3a}^2 / (\sigma_{3a}^2 + \sigma_{3b}^2)$  und liegt für gleiche Beiträge der Elternlinien bei 50%. Zur Veranschaulichung wurden weiterhin die Quotienten  $d_1^2$  (bzw.  $d_3^2$ ) aus Dominanz- und genetischer Varianz in Reinzucht 1 (bzw. Kreuzung) aufgenommen. Die Spalte für SUB1 zeigt Effizienzverluste auf, falls ein korrektes rein additives Modell ohne Dominanzeffekte bei der Indexkonstruktion verwendet wird. Liegen gemäß Locusvariante Eins die Anteile der Dominanzvarianz an der genetischen Varianz bei 36% bzw. 33%, so ergibt sich ein Effizienzverlust von 2,6% im männlichen und 2,0% im weiblichen Geschlecht. Die Betrachtung der Spalte für SUB2 liefert die möglichen Effizienzverluste, falls unterschiedliche Beiträge der Elternlinien zur genetischen Varianz in Kreuzung unkorrekt, aber die Dominanzeffekte korrekt im Modell berücksichtigt werden. Besteht z.B., wie in Variante Eins ausgewiesen, ein Verhältnis von 0,26 zu 2,04, was einem Anteil von 11,0% entspricht, so ruft die Nichtbeachtung dieser Anteile einen Verlust von 13,1% für männliche Probanden und von 12,7% für weibliche Probanden hervor. Für Anteile von  $\sigma_{3a}^2$ , die weniger extrem von 50% abweichen, wie B. bei den Varianten 5 (bzw. 8) beträgt der Effizienzverlust im männlichen Geschlecht nur noch 0,6% (bzw. 0,2%).

Tabelle 2

Quotient der Korrelationen zwischen Index und Zuchtwert männlicher und weiblicher Probanden der Vaterlinie bei suboptimaler (SUB1, 2 und 3) zu optimaler Parameterwahl (OPT) (Ratio of correlations among index and breeding value for males and females in the sire line of pseudo-optimal (SUB1, 2 and 3) to optimal choice of parameters (OPT))

Nr.	Quotienten aus Varianzen			$r_{sub}/r_{opt}$					
	$V_a^2$	$d_1^2$	$d_3^2$	SUB1(+A,-D)		SUB2(-A,+D)		SUB3(-A,-D)	
				$\sigma$	$\varphi$	$\sigma$	$\varphi$	$\sigma$	$\varphi$
1	0,11	0,36	0,33	0,974	0,980	0,869	0,873	0,842	0,856
2	0,05	0,07	0,12	0,994	0,994	0,747	0,750	0,735	0,740
3	0,19	0,07	0,11	0,998	0,999	0,935	0,936	0,928	0,930
4	0,81	0,40	0,11	0,999	0,999	0,979	0,979	0,987	0,980
5	0,37	0,54	0,62	0,978	0,984	0,994	0,994	0,967	0,973
6	0,09	0,11	0,19	0,987	0,988	0,818	0,820	0,804	0,807
7	0,23	0,11	0,13	0,999	0,999	0,964	0,963	0,960	0,959
8	0,40	0,11	0,13	0,999	0,999	0,998	0,998	0,998	0,998

Die letzte Spalte für SUB3 enthält die Ergebnisse für den Fall, daß sowohl die Aufteilung als auch die Dominanzvarianzen unbekannt sind, also ein unkorrektes rein additives Modell zur Anwendung kommt. Variante SUB3 kann folglich mit dem herkömmlichen 3-Merkmalsmodell gleich gesetzt werden. Die Effizienzverluste erhöhen sich innerhalb der Varianten zusätzlich bei Widerspiegelung der starken Abhängigkeit von den vorgegebenen Varianzkomponenten und den daraus gebildeten Anteilsquotienten. Die Reduzierungen der Effizienz bei der ZWS in Linie 1 im weiblichen und männlichen Geschlecht bewegten sich innerhalb der Varianten in der gleichen Größenordnung.

Weniger bedeutungsvolle Effizienzverluste (bzw. aus einem anderen Blickwinkel Effizienzgewinne) zeigt Tabelle 3. Aufgrund der Ergebnisse aus Tabelle 2 beschränkt sich

die Angabe des Effizienzkriteriums (7) auf das männliche Geschlecht.

Bei der Ableitung der Resultate wurden die Dominanzgrade an Locus 1 und 2, beide Allelfrequenzen an Locus 1 und die Allelfrequenz der Vaterlinie an Locus 2 fest vorgegeben. Durch Variation der Allelfrequenz in der Mutterlinie an Locus 2 ergaben sich 9 verschiedene Parametersätze. Die Effizienzverluste für die SUB2-Variante fallen im Vergleich zu den Ergebnissen von Tabelle 2 weniger einschneidend aus. Dies liegt an der Tatsache, daß der Anteil von  $\sigma_{3a}^2$  bei den extremen Verhältnissen, welche für Frequenzen  $f_{22}=0,1, 0,2, 0,3$  und  $0,4$  zustande kommen, größer als der Anteil von  $\sigma_{3b}^2$  ausfällt. In den Formeln (5) und (6) ist bei Variante SUB2 anstelle von  $\sigma_{3a}^2$  mit  $\sigma_3^2 = (\sigma_{3a}^2 + \sigma_{3b}^2)/2$  zu rechnen.

Tabelle 3

Effizienzverlust bei der Indexkonstruktion für männliche Probanden mit suboptimaler Parameterwahl (SUB1,2 und 3) in Abhängigkeit der Allelfrequenz von Linie 2 an Locus 2 (mit  $f_{11} = 0,9$ ,  $f_{12} = 0,5$ ,  $d = 1,0$  und  $f_{21} = 0,5$ ,  $d = 1,5$ ) (Lost of efficiency by index construction for males with pseudo-optimal parameter choice (SUB1,2,3) depending on the frequencies of alleles on line 2 at locus 2)

$f_{22}$	wahre Parameter					$r_{sub}/r_{opt}$		
	$r_{13}$	$\sigma_{3a}^2$	$\sigma_{3b}^2$	$d_1^2$	$d_3^2$	SUB1	SUB2	SUB3
0,1	0,989	2,60	0,20	0,54	0,17	0,999	0,989	0,997
0,2	0,983	1,99	0,34	0,54	0,28	0,998	0,992	0,990
0,3	0,972	1,46	0,44	0,54	0,37	0,996	0,994	0,998
0,4	0,951	1,03	0,50	0,54	0,45	0,994	0,996	0,999
0,5	0,913	0,68	0,52	0,54	0,52	0,990	0,999	0,993
0,6	0,831	0,43	0,50	0,54	0,58	0,984	0,999	0,981
0,7	0,650	0,26	0,44	0,54	0,62	0,978	0,994	0,967
0,8	0,281	0,19	0,34	0,54	0,63	0,983	0,993	0,972
0,9	-0,201	0,20	0,20	0,54	0,59	0,997	1,000	0,997

Folglich wird eine Unterschätzung durch die zusätzliche Addition von  $0,5\sigma_d^2$  teilweise wieder kompensiert. Dagegen wurde in Tabelle 2 bei den Varianten 1,2,3, 6 und 7 eine Überschätzung von  $\sigma_{3a}^2$  durch die zusätzliche Addition von 50% der Dominanzvarianz weiter erhöht.

Die Tabellen 2 und 3 enthalten Ergebnisse der ZWS lediglich aus Sicht der Vaterlinie. Berücksichtigt man zusätzlich die ZWS in der Mutterlinie, so gewinnt die Varianzkomponente  $\sigma_{3b}^2$  an Bedeutung. Für die Allelfrequenzen 0,1, 0,2, 0,3 und 0,4 aus Tabelle 2 wird offensichtlich  $\sigma_{3b}^2$  durch  $\sigma_3^2$  überschätzt, wobei die teilweise Addition von Dominanzvarianz diese Überschätzung verstärkt. Folglich können geringe Effizienzverluste in der Vaterlinie mit hohen Verlusten in der Mutterlinie gekoppelt sein.

Die Varianten mit Werten für  $f_{22}$  von 0,6, 0,7, 0,8 und 0,9 ziehen moderate Verhältnisse von  $\sigma_{3a}^2$  zu  $\sigma_{3b}^2$  nach sich. Die Nichtberücksichtigung von Dominanz und des Anteils von Linie 1 an der genetischen Varianz in Kreuzung bedingen Effizienzeinbußen von 1,9, 3,3, 2,8 und 0,3 Prozent. Für  $f_{22} = 0,9$  stimmen  $\sigma_{3a}^2$  und  $\sigma_{3b}^2$  überein.

Folglich ergibt sich in der zugehörigen Zeile von Spalte SUB2 eine Eins, die nicht aus Rundung resultiert.

## 6. Schlußfolgerungen

Die Ausführungen zur Modellierung von Reinzucht- und Kreuzungsleistungen sowie die anschließende Indexkonstruktion in den Abschnitten 2 bis 5 zeigen, daß herkömmliche 3-Merkmalsmodelle zur ZWS mit Reinzucht- und Kreuzungsleistungen nur suboptimal sind. Allerdings besitzt das inkorrekte Dreimerkmalsmodell den großen Vorteil, daß für seine Anwendung in der praktischen Zuchtarbeit routinemäßig Standardsoftware zur Verfügung steht.

Durch die Arbeiten von WEI und VAN der WERF (1992) sowie von LO u.a. (1997) sind die modelltheoretischen Grundlagen zur Berücksichtigung ungleicher Beiträge der Elternlinien zur additiv genetischen Varianz in Kreuzung und zur Einbeziehung von Dominanz bei der simultanen ZWS mit Reinzucht- und Kreuzungsleistungen geschaffen worden. Die Umsetzung der abgeleiteten Modelle und Algorithmen in allgemein nutzbare Software steht noch aus.

Die Nichtberücksichtigung ungleicher Beiträge der Elternlinie zur genetischen Varianz in Kreuzung kann (wie mit Hilfe der Indexkonstruktion aufgezeigt) zu erheblichem Effizienzverlust bei der ZWS führen. Dazu wurden bei Verwendung eines 2-Locus-Modells extrem unterschiedliche Beiträge der Ausgangslinien in die Untersuchungen aufgenommen. Die Verluste traten am stärksten hervor, falls die Unter- bzw. Überschätzung eines Anteils durch Aufteilung der Dominanzvarianz nicht kompensiert sondern zusätzlich verstärkt wurde.

Die Berücksichtigung von Dominanz läßt in Modellen, welche die ungleichen Beiträge der Ausgangspopulationen zur genetischen Varianz in Kreuzung bereits einschließen, noch zusätzliche Effizienzgewinne erwarten. Für die mit dem 2-Locus-Modell erzeugten Parameterkonstellationen ergaben sich in Abhängigkeit von den Anteilen der Dominanzvarianz an den genetischen Varianzen Effizienzgewinne zwischen 0,1 und 2,6%. An dieser Stelle sei auf die Arbeit von MISZTAL u.a. (1998) verwiesen. In der zitierten Arbeit ist eine Tabelle mit Schätzungen für die additiv genetische und die Dominanzvarianz für Merkmale, erfaßt an Schweinen sowie Milch- und Fleischrindern, zu finden. Der geschätzte Anteil der Dominanzvarianz an der genetischen Varianz erreichte mit 78% für das 21-tage Wurfgewicht beim Schwein und mit 47% für das Absetzgewicht beim Fleischrind die höchsten Werte. Beim Milchrind lagen die Anteile der geschätzten Dominanzvarianz an der phänotypischen Varianz bei rund 10%. Untersuchungen von VARONA u.a. (1998) mit Daten von Milchrindern ergaben Rangkorrelationen  $>0,999$  zwischen den Zuchtwerten, geschätzt mit rein additiven Modellen, und den Zuchtwerten, geschätzt mit Modellen, die neben additiven zusätzlich Dominanzeffekte enthielten. Allerdings fanden die Autoren teilweise erhebliche Unterschiede und Rangverschiebungen für die mit beiden Modellen geschätzten additiv genetischen Zuchtwerte, falls bestimmte Tiergruppen (z.B. charakterisiert durch die An-

zahl Vollgeschwister) ausgewertet wurden.

Die obigen Ergebnisse basieren auf Programmen, welche von MISZTAL (1997) in den letzten Jahren zur VKS und ZWS für Tiermodelle mit Dominanzeffekten entwickelt wurden. Mit diesen Programmen lassen sich große praxisrelevante Datensätze auswerten, wobei pseudooptimale Methoden zur VKS zum Einsatz kommen. Da jedoch nur Einmerkmalsmodelle gerechnet werden können, ist keine simultane Zuchtwertschätzung mit Reinzucht- und Kreuzungsleistungen zu haben. Den Autoren sind keine Programme bekannt, die zur VKS und ZWS mit Reinzucht- Kreuzungsleistungen genutzt werden könnten, falls ungleiche Beiträge der Reinzuchten zur genetischen Varianz in Kreuzung vorliegen und der Modellfehler, hervorgerufen durch Ignorieren von Dominanzeffekten, nicht akzeptiert werden soll. Denkt man an die Erhöhung des Zuchtfortschrittes, den derartige Modelle zur Schätzung der additiv genetischen Zuchtwerte erwarten lassen, so scheinen Größenordnungen von 1% bis 2% realistisch. Allerdings fällt dieser Fortschritt auf jeder neuen Generation in beiden Elternlinien an, und er ist gratis zu haben ohne die zusätzliche Erfassung einer einzigen neuen Leistung.

### Literatur

- BÖSCH, M.; RÖHE, R.; LOOFT, H.; KALM, E.:  
Schätzung der genetischen Beziehungen zwischen Reinzucht- und Kreuzungsleistungen für die Fruchtbarkeit beim Schwein. Vortragstagung der DGfZ/GfT, Bonn (1997)
- BRANDT, H.:  
Die Beziehungen zwischen Produktionsmerkmalen von Reinzucht- und Kreuzungsschweinen und Konsequenzen für die Optimierung der Selektion. Habilitationsschrift Göttingen (1994)
- FISCHER, R.:  
Schätzung genetischer Parameter für Reinzucht- und Kreuzungsleistungen beim Schwein. Dissertation Halle (1998)
- GÖTZ, K.-U.; PESCHKE, W.:  
Zuchtwertschätzung von Pietrain-Ebern anhand von Reinzucht-Kreuzungsinformationen. Vortragstagung der DGfZ/GfT, Göttingen (1993)
- HAZEL, L. N.:  
Genetics basis for selection indices. *Genetics* 28 (1943), 476-490
- HENDERSON, C.R.:  
Selection index and expected genetic advance. *Statistical genetics and Plant Breeding*, NAS-NRC Publ. 982 (1963), 141-163
- LO, L.L.; FERNANDO, R.L.; GROSSMAN, M.:  
Genetic evaluation by BLUP in two-breed terminal crossbreeding systems under dominance. *J. Anim. Sci* 75 (1997), 2877-2884
- MISZTAL, I.:  
Estimation of variance components with large-scale dominance model. *J. Dairy Sci.* 80 (1997), 965-974
- MISZTAL, I.; VARONA, L.; CULBERTSON, M.; GENGLER, N.; BERTRAND, J.K.; MABRY, J.; LAWLOR, T.J.; VAN TASSELL, C.P.:  
Studies on the value of incorporating effect of dominance in genetic evaluations of dairy cattle, beef cattle and swine. *Proc. 6<sup>th</sup> WCGALP* (1998) Armidahl
- 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
- UIMARI, P.; MÄKI-TANILA, A.:  
Accuracy of genetic evaluations in dominance genetic models allowing for inbreeding. *J. Anim. Breed. Genet.* 109 (1992), 401-407

- VARONA, L.; MISZTAL, I.; BERTRAND, J.K.; LAWLOR, T.J.:  
Effect of full sibs on additive breeding values under the dominance model for stature in united states holsteins. *J. Dairy Sci.* **81** (1998), 1126-1135
- WEI, M.; VAN DER STEEN, H.A.M.; VAN DER WERF, J.H.J.; BRASCAMP, E.W.:  
Relationship between purebred and crossbred parameters. I Variances and covariances under the one-locus model. *J. Anim. Breed. Genet.* **108** (1991a), 253-261
- WEI, M.; VAN DER WERF, J.H.J.; BRASCAMP, E.W.:  
Relationship between purebred and crossbred parameters . II Genetic correlation between purebred and crossbred performance under the model with two loci. *J. Anim. Breed. Genet.* **108** (1991b), 262-269
- WEI, M.; VAN DER WERF, J.H.J.:  
A linear mixed model for combined crossbred and purebred selection. In: *Habilitationsschrift, Wageningen* (1992)
- WEI, M.; VAN DER WERF, J.H.J.:  
Maximizing genetic response in crossbreds using both purebred and crossbred information. *Animal Production* **59** (1994), 401-413

Eingegangen: 16.02.1999

Akzeptiert: 02.09.1999

Anschriften der Verfasser

Dr. NORBERT MIELENZ, Uni.-Prof. Dr. habil. LUTZ SCHÜLER  
Institut für Tierzucht und Tierhaltung mit Tierklinik der  
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg  
Adam-Kuckhoff-Straße 35  
D-06108 Halle

E-Mail: mielenz@landw.uni-halle.de, schueler@landw.uni-halle.de,

Dir. u. Prof. Dr. EILDERT GROENEVELD  
Institut für Tierzucht und Tierverhalten, FAL Mariensee  
Höltyst. 10  
D-31535 Neustadt

E-Mail: eg@tzv.fal.de