



Doctoral Thesis

## Der Selektionsindex, ein Hilfsmittel für die künstliche Selektion

**Author(s):**

Le Roy, Henri Louis

**Publication Date:**

1955

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-000276742> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Prom. Nr. 2505

# **Der Selektionsindex, ein Hilfsmittel für die künstliche Selektion**

VON DER  
EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE  
IN ZÜRICH

ZUR ERLANGUNG DER WÜRDE EINES  
DOKTORS DER TECHNISCHEN WISSENSCHAFTEN

GENEHMIGTE  
PROMOTIONSARBEIT

VORGELEGT VON

**Henri Louis Le Roy**  
von Delsberg (Bern)

Referent: Herr Prof. Dr. H. Lörtscher

Korreferent: Herr Prof. Dr. A. Linder

---

Zürich 1955

L. Speich, Reproduktionsanstalt, Brandschenkestraße 47/49

#### IV. Diskussion und Zusammenfassung

Das Streben nach einem züchtungstechnischen und wirtschaftlichen Optimum durch geeignete Zuchtwahl verlangt in der Tier- und Pflanzenzucht die Lösung eines vielseitigen Fragenkomplexes. Bevor ein Selektionsprogramm aufgestellt werden kann, müssen daher die Zusammenhänge, d.h. die biometrischen Grundlagen und die ihnen zugrunde liegenden Beobachtungen und Hypothesen über die Genwirkung näher untersucht und geprüft werden. Der erste Teil der Arbeit ist deshalb einer kritischen Darstellung der biometrischen Grundlagen der künstlichen Selektion und damit der Indexberechnung gewidmet.

Ein erstes bedeutsames Problem liegt in der Kennzeichnung von Ursachen und Wirkungen, die zur Merkmalsprägung führen. Im Prinzip bilden der Genotyp und die Umwelt die Wirkungsquellen, doch erwachsen aus dieser einfachen Hypothese im Bestehen möglicher Korrelationen und Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umwelt nicht zu unterschätzende Schwierigkeiten, die oft übersehen werden. Aus diesem Grunde erscheint es zweckmässig, vorerst die Wirkungen von Genotyp und Umwelt unabhängig voneinander darzustellen und anschliessend die Beziehungen zwischen ihnen und die sich daraus ergebenden Folgen zu behandeln. Mit Hilfe der von S. Wright entwickelten Methode der Pfadkoeffizienten lässt sich ein System von Ursache und Wirkung eindeutig zur Darstellung bringen. Ihre Anwendung auf genetische Probleme führt zu der in jüngster Zeit so häufig, oft zwar kritiklos berechneten Grösse der Heritabilität. Ihre Unterteilung in eine Heritabilität im engeren ( $h_e^2$ ) und weiteren ( $h_w^2$ ) Sinn, wie sie Lush vornimmt, erfordert eine nähere Betrachtung der durch additive Genwirkung, Dominanz- und Epistasewirkung bedingten Variationsanteile  $V(Ga)$ ,  $V(Do)$  und  $V(Ep)$ . Bei der üblichen Selektion und Paarung von Gutem zu Gutem ist nur  $V(Ga)$  direkt bedeutsam. Bestimmend für den Selektionserfolg wird damit  $h_e^2 = V(Ga)/(V(Ge) + V(U))$  und nicht  $h_w^2 = V(Ge)/(V(Ge) + V(U))$ . Die allgemeine Verwendung von Heritabilitätswerten wird fragwürdig, wenn zwischen Genotyp und Umwelt Wechselbeziehungen (Interaktion) bestehen. In diesem Fall können  $h_e^2$ - und  $h_w^2$ -Werte, die aus fremdem Unterlagematerial bestimmt wurden, nur mit Vorbehalt für ein örtlich begrenztes Selektionsprogramm eingeführt werden. Den Beziehungen zwischen Gen-

und Umweltwirkung wird in der Arbeit dadurch Rechnung getragen, dass die Umwelt in eine solche 1. Ordnung (U') und eine solche 2. Ordnung (U) aufgeteilt wird.

Unter die Umwelt 1. Ordnung werden Einflüsse eingeordnet, die eine Aenderung der Genwirkung zur Folge haben, während zur Umwelt 2. Ordnung jene Einflüsse gerechnet werden, die sich in ein Schema additiver Wirkung von der Art

$$p = ge + u' = ga + do + ep + u'$$

einbauen lassen.

Die optimale Wirkung der Selektion nach einem Index ist nur bei konstanter Umwelt erster Ordnung zu erwarten, da sowohl die Heritabilitätswerte als auch die genetischen Korrelationen zwischen den berücksichtigten Merkmalen in verschiedenen Umwelten 1. Ordnung ändern können. Der züchterische und damit auch wirtschaftliche Nutzen eines Selektionsindex wird dadurch vermindert, besonders wenn in verschiedenen Umwelten 1. Ordnung die natürliche Selektion ungleiche Veränderungen der Genfrequenz zur Folge hat. Korrelative Beziehungen zwischen Genotyp- und Umweltwirkung können auch innerhalb eines Systems Umwelt 1. Ordnung bestehen und Komplikationen hervorrufen. Die Grenzwerte für  $h_e^2$  und  $h_w^2$  betragen nur dann 0 und +1, wenn die Hypothese  $0 \leq r_{Ge.U} \leq +1$  gilt. Wird  $r_{Ge.U}$  kleiner als Null, d.h. negativ (unterer Grenzwert = -1), so kann z.B.  $h_e^2$  Werte grösser als 1 annehmen und im extremen Fall den Grenzwert

$$\frac{V(Ge)}{[V(Ge) + V(U) + 2Kov(Ge.U)]} \rightarrow 0 \quad \text{erreichen.}$$

Für  $r_{Ge.U}$  gleich oder grösser als Null gilt als Grenzwert die Beziehung

$$\underbrace{h^2}_{[r_{Ge.U} = 0]} \longrightarrow \underbrace{2h^2}_{[r_{Ge.U} = +1]} \quad ,$$

wenn  $V(Ge) = V(Ga) = V(U)$  ist. Die Berechnung der Heritabilität ist daher nur für eine konstante Umwelt 1. Ordnung und bei  $r_{Ge.U}$  annähernd Null wirklich sinnvoll.

Aus der Definition geht hervor, welche Bedeutung der Bestimmung der Variationskomponenten  $V(Ga)$ ,  $V(Do)$ ,  $V(Ep)$  bzw.  $V(Ge)$  zukommt. Ihre Berechnung unter Annahme bestimmter Hypothesen über die Art der Genwirkung bei zwei Allelen und zwei Genstellen wird in einem besonderen Abschnitt eingehend behandelt. Es folgt daraus, dass die genetische Variation in einen fixierbaren (beruhend auf additiver Genwirkung) und einen nicht fixierbaren Anteil (beruhend auf dominanter und epistatischer Genwirkung) aufteilbar ist. Die nicht fixierbare Variation kann mit der umweltbedingten vereinigt werden, da sie ähnlich wirkt. Dies führt zum Begriff der Heritabilität im engeren Sinne ( $h_e^2$ ), die bei konstanter Umwelt 1. Ordnung und  $r_{Ge.U}=0$  einen züchtungstechnisch wertvollen Populationsparameter darstellt. Auch zeigt sich, dass das Verhältnis  $V(Ga)/V(Ge)$  grossen Schwankungen unterliegt, die sowohl durch die Genfrequenz als auch durch die Genwirkung bedingt werden.

Da sich die Berechnungen auf 2 Allele und zwei Genstellen beschränken und eine vereinfachte Hypothese über Genwirkung und Genfrequenz ( $p_A = p_B$ ) zugrunde liegt, dürfen ihre Ergebnisse nur in ihren grossen Linien und prinzipiellen Aspekten verallgemeinert und auf das Verhalten polygen bedingter Merkmale übertragen werden.

Das Verhältnis  $V(Ga)/V(Ge)$  spiegelt sich sehr deutlich in jenem von  $V(Ga)/[V(Ge)+V(U)] = h_e^2$ . Sofern  $r_{Ge.U} \sim 0$  ist, kann demnach eine Analyse die nur die Genwirkung, dagegen nicht die Genfrequenz in Rechnung stellt, trotzdem wertvolle Informationen hinsichtlich des zu befolgenden Selektionsprogrammes vermitteln.

In der Haustierzucht erfolgt die künstliche Selektion praktisch immer innerhalb kleinerer Populationen (Zuchten, Rassen) mit mehr oder weniger starken verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere untereinander. Das Mass kollateraler Verwandtschaft zwischen den Tieren, sowohl als auch der Grad der Inzucht beeinflussen die genetische Variation und es ist deshalb wichtig, diese Verhältnisse zu kennen. Für den durch additive Genwirkung bedingten Variationsanteil gilt die Beziehung

$$\left[ \begin{array}{c} V(Ga) \\ \text{innerhalb Inzuchtgruppe} \end{array} \right] = \left[ \begin{array}{c} V(Ga) \\ \text{zufällige Paarung} \end{array} \right] \cdot [1-F],$$

wenn  $F$  dem durchschnittlichen Inzuchtgrad der Population entspricht. Die Methode zur Bestimmung des Inzucht- und Verwandtschaftsgrades nach S. Wright wird zu diesem Zweck ausführlich dargestellt.

Auf den im ersten Teil behandelten genetisch-statistischen Grundlagen und Hypothesen aufbauend folgt anschliessend die Konstruktion von Selektionsindexen. Als einfachste Form eines Indexes wird aus der biometrischen Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp die Regressionsgleichung

$$I = \hat{G} = \bar{G} + b_{G/P} (P - \bar{P}) = \bar{G} + r_{G,P} \frac{\sigma_G}{\sigma_P} (P - \bar{P})$$

abgeleitet. Sie misst den Wert, um welchen der Genotyp ( $G$ ) des Individuums mit dem Phänotyp ( $P$ ) über dem genotypischen Populationsdurchschnitt ( $\bar{G}$ ) liegt, wie aus der untenstehenden Beziehung hervorgeht:

$$\Delta G = \hat{G} - \bar{G} = r_{G,P} \frac{\sigma_G}{\sigma_P} (P - \bar{P}) .$$

Wird anstelle eines einzelnen Tieres eine ganze Individuengruppe in Betracht gezogen und die Verteilung des zu berücksichtigenden Merkmals als "normal" vorausgesetzt, so vereinfacht sich die Beziehung auf

$$\Delta G = r_{G,P} \cdot \sigma_G \cdot \frac{z}{b} ,$$

wobei  $b$  dem Anteil der zur Zucht aus der Gesamtpopulation auserwählten Individuen und  $z$  dem Abszissenwert entspricht, der die Teilpopulation in Richtung unerwünschter Merkmalsausprägung abgrenzt. Diese Beziehung erlaubt ihrerseits die Wirksamkeit verschiedener Selektionsmethoden zu prüfen. Dabei zeigt sich, dass die Auswahl nach einem Index den optimalen Erfolg verspricht. Der Selektionserfolg kann entweder pro Jahr oder pro Generation gemessen werden. Das Jahr bietet als Bezugsbasis bestimmte Vorteile, da dadurch z.B. der Einfluss unterschiedlicher Generationsintervalle ausgeschaltet werden kann.

Dem Selektionsindex kann entweder die Eigenleistung eines Tieres oder der Familiendurchschnitt, in welchem das zu beurteilende Individuum mitberücksichtigt wird, zugrunde gelegt werden. Diese beiden Bewertungsgrössen sind einander dann ebenbürtig, wenn die Beziehung

$$h_J^2 = \frac{[1+(n-1)r]^{2-n}}{rn(n-1)} \quad \text{erfüllt ist, wobei } n \text{ der Anzahl}$$

Individuen der Familie,  $r$  dem Verwandtschaftsgrad der Familienglieder und  $h_J^2$  der Heritabilität des einmalig geprüften Merkmals entspricht. Ist die rechte Seite der Gleichung wertmässig kleiner als  $h_J^2$ , so erweist sich die Individualesektion (Massenselektion) wirksamer als die Familienselektion und umgekehrt. Der höchstmögliche Erfolg der Zuchtwahl ist dann zu erwarten, wenn im Index sowohl die Eigen- als auch die Familiendurchschnittsleistung Berücksichtigung findet.

Die Konstruktion von Selektionsindexen baut auf die Theorie der Mehrfachregression auf. Die Art ihrer Berechnung wird unter Berücksichtigung der Eigenleistung des Tieres, des Familiendurchschnittes und der Kombination dieser beiden Bewertungskriterien im einzelnen dargestellt. Die numerische Lösung der Normalgleichungen zur Bestimmung der standardisierten partiellen Regressionskoeffizienten (Pfadkoeffizienten) erfolgt mit Hilfe der Matrizenrechnung. Als Ganzes vermitteln die drei Beispiele einen guten Einblick in die Arbeitsweise der Biometrik im allgemeinen und der Pfadkoeffiziententheorie im besonderen, und es wird auch gezeigt, wie Selektionsindexe auf ihre Wirksamkeit hin untersucht werden können.

Viele der in der Nutztierzucht interessierenden Leistungseigenschaften wiederholen sich im Verlaufe des Lebens der Tiere (Milchleistung, Eierleistung, Wollertrag u.a.m.). Am Mass der Wiederholbarkeit wird erkennbar, dass der Durchschnitt aus mehreren aufeinander folgenden Leistungsäusserungen die erbliche Veranlagung zuverlässiger zum Ausdruck bringt als das einmalige Prüfungsergebnis. Dieser Präzisionsgewinn kann jedoch mehr als aufgewogen werden, wenn durch die Berücksichtigung der Durchschnittsleistung im Index das Generationenintervall erheblich verlängert wird.

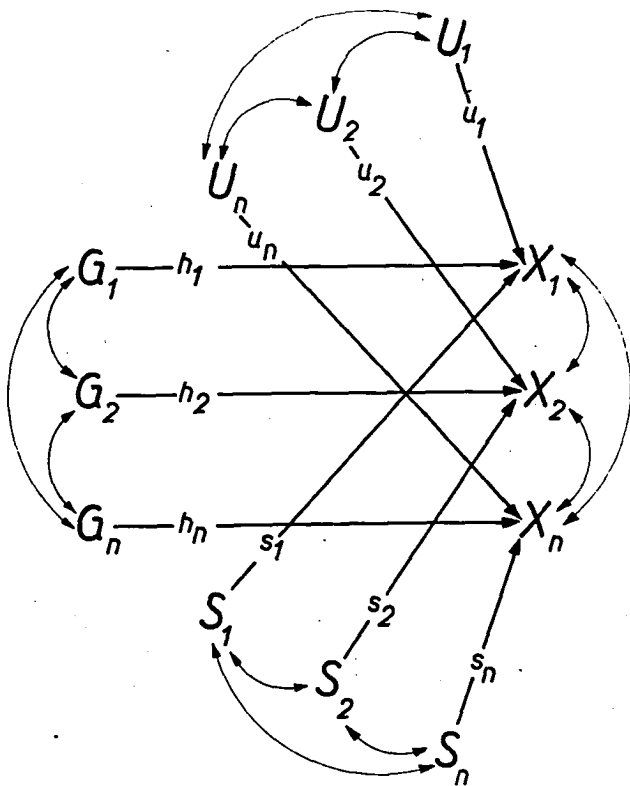
In Ergänzung der Eigen- und Familiendurchschnittsleistung können die Ahnen- und die Voll- und Halbgeschwisterleistungen als weitere Bewertungsgrundlage herangezogen werden. Bei jüngeren Tieren und für geschlechtsbegrenzte Merkmale bildet die Abstammungsbewertung, bei multiparen Gattungen die Beurteilung nach den Geschwisterleistungen die alleinige Bewertungsgrundlage bis eine Nachzuchtprüfung möglich wird. Unter Verwendung der Korrelationskoeffizientenmatrix wird für zwei Ahnengenerationen und Voll- und

Halbgeschwister das Bewertungsprinzip für ein Merkmal dargestellt. Die in der Matrizenrechnung eingeführten Vereinfachungen sind angegeben, so dass daraus die Indexberechnung auch für weniger einfache Verhältnisse abgeleitet werden können. Wird die Heritabilität für das betreffende Merkmal in die Beziehung für die Mehrfachkorrelation ( $r_{G.I}$ ) eingesetzt, so vermittelt die mehrfache Bestimmtheit ( $r_{G.I}^2$ ) ein Mass für die relative Wirksamkeit verschiedener Indexe.

Anschliessend an die Indexberechnung auf Grund der Vorfahren- und Geschwisterleistungen wird das Prinzip des Nachkommentestes und die Indexberechnung unter Berücksichtigung mehrerer Merkmale behandelt. Diese letztere, für die praktische Anwendung unumgängliche Erweiterung, lässt sich ebenfalls mit Hilfe der Mehrfachregression lösen. Dazu muss eine genaue Charakterisierung der biometrischen Beziehungen zwischen den zu berücksichtigenden Merkmalen (phäno- und genotypische Korrelationen) gemacht werden, damit das notwendige Gleichungssystem für die Indexberechnung aufgestellt werden kann. Die wechselseitigen Beziehungen zwischen den Merkmalen sind anhand eines biometrischen Modells zu ermitteln und in die auf Grund eines statistischen Modells bestimmten Gleichungen einzusetzen. Die letzteren führen dann zu einer Matrix, aus welcher sowohl die partiellen Regressionskoeffizienten als auch die mehrfache Bestimmtheit ermittelt werden können.

Jede Berechnung eines Selektionsindexes stützt sich auf die phänotypischen und genotypischen Korrelationen und Variationen, sowie auf die Heritabilität und die wirtschaftliche Bedeutung der im Index berücksichtigten Merkmale. Die einzelnen Komponenten lassen sich aus der Variations- und Kovariationsanalyse beurteilen. Ihre Anwendung wird an dem in Abb. 32 wiedergegebenen Korrelations- und Pfadkoeffizientendiagramm dargelegt. Es liegt ihm die Hypothese  $p = ga + u + s$  zugrunde, wobei  $s$  für den Einfluss von Faktoren steht, die sich spezifisch auf eine Individuengruppe (Wurf) auswirken.





Es ist z. B.  $r_{X_i X_j} = h_i \cdot h_j \cdot r_{G_i G_j} + u_i \cdot u_j \cdot r_{U_i U_j} + s_i \cdot s_j \cdot r_{S_i S_j}$ .

Die Grössen  $r_{G_i G_j}$  usw. lassen sich auf Grund einer Kovariationsanalyse bestimmen.

**Abb. 32:** Die biometrischen Beziehungen zwischen den phänotypisch-, genotypisch- und umweltbedingten und auf besonderen Faktoren beruhenden Korrelationen.

Zusammenfassend ist hervorzuheben, dass die Konstruktion von Selektionsindexen auf der Theorie der multiplen Regression aufbaut. In einem System von Ursachen und Wirkungen, wie es im Verhalten von Genotypus und Phänotypus verwirklicht ist, lassen sich die Beziehungen aus biometrischen und statistischen Modellen, in denen die hypothetischen Voraussetzungen deutlich in Erscheinung treten, abschätzen. Die Anwendung der Pfadkoeffizienten hat dabei den Vorteil, dass sie die Hypothese einfach additiver Wirkung der einzelnen Ursachfaktoren in Erinnerung ruft, weil sie an sich aus dieser Hypothese heraus von Sewall Wright entwickelt worden ist.

"Fact without theory is chaos.  
Theory without fact is fantasy".

Walt Whitman

## V. Schlusswort

Zum Schluss möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. Lörtscher, auf dessen Veranlassung die Arbeit ausgeführt wurde, für die mannigfaltige Unterstützung und das Interesse, welches er ihrem Fortgang entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

Ebenso gebührt mein Dank den Herren Professoren Dr. A. Linder, Eidg. Technische Hochschule, Zürich und Dr. J. L. Lush. Iowa State College, Ames, die mich in vorzüglicher Weise in das Arbeitsgebiet der mathematischen Statistik und Populationsgenetik einführten.

Meiner Frau, die mir stets mit kameradschaftlicher Geduld zur Seite stand, möchte ich an dieser Stelle für ihr Verständnis und ihre Hilfe recht herzlich danken.