

27. Mai 1991

Diss. ETH

Diss. ETH Nr. 9430

**Modellrechnungen zur Berücksichtigung
von Milchgehaltsmerkmalen in der
Schweizerischen Rindviehzucht**

ABHANDLUNG

zur Erlangung des Titels
Doktor der Technischen Wissenschaften
der
EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE
ZÜRICH

vorgelegt von
CHRISTIAN STRICKER
Dipl. Ing. Agr. ETH
geboren am 13. Mai 1962
von Grabs SG

ETHICS ETH-BIB



00100001505242

Angenommen im Antrag von
Prof. Dr. N. Künzi, Referent
Dr. J. Moll, Korreferent

1991



N. Künzi

Diss. ETH Nr. 9430

**Modellrechnungen zur Berücksichtigung
von Milchgehaltsmerkmalen in der
Schweizerischen Rindviehzucht**

ABHANDLUNG

zur Erlangung des Titels
Doktor der Technischen Wissenschaften
der

EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE
ZÜRICH

vorgelegt von
CHRISTIAN STRICKER
Dipl. Ing. Agr. ETH
geboren am 13. Mai 1962
von Grabs SG

Angenommen im Antrag von
Prof. Dr. N. Künzi, Referent
Dr. J. Moll, Korreferent

1991

Herrn Prof. Dr. N. Künzi, Institut für Nutztierwissenschaften, ETH Zürich danke ich für die Ueberlassung des Themas der vorliegenden Arbeit, die grosszügige Unterstützung und den gewährten Freiraum bei der Durchführung dieser Arbeit sowie für die Uebernahme des Referates.

Herrn Dr. J. Moll, Institut für Nutztierwissenschaften, ETH Zürich möchte ich für die Uebernahme des Korreferates, das Interesse an dieser Arbeit und die vielen Diskussionen und Anregungen sowie die sorgfältige Durchsicht der Arbeit bestens danken.

Herrn R. Bernhardsgrütter, Institut für Angewandte Mathematik, ETH Zürich sei die kompetente Beratung in mathematischen Problemen bestens verdankt.

Das Bundesamt für Landwirtschaft hat mit dem gewährten Forschungskredit diese Untersuchung überhaupt ermöglicht.

Weiter danke ich allen Mitarbeitern der Gruppe Tierzucht am Institut für Nutztierwissenschaften für ihre Zusammenarbeit.

Meiner Mutter Gertrud danke ich von ganzem Herzen für die moralische Unterstützung und das grosse Verständnis, das sie mir während meiner Arbeit entgegenbrachte sowie für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes.

Meiner Freundin Bettina Furrer danke ich herzlich für die exakte Durchsicht des Manuskriptes.

Den Verantwortlichen des Laur Fonds der ETH Zürich danke ich für die Bewilligung eines Beitrages an die Druckkosten.

Summary

Model calculations for the consideration of milk content traits in Swiss cattle breeding

The aim of this thesis was to investigate the breeding possibilities of milk quality improvement. For that purpose a structured breeding program had to be established by model calculations.

In the first part, in an overview of several literary sources, the nomenclature of different milk constituents and the importance for the physiology of nutrition and for animal breeding was outlined. To cover the important quality aspects of the fat and protein fraction, several traits should in addition be incorporated into the breeding goal. This would reduce the selection response in the remaining traits compared with the actual situation. The genetically determined milk protein variants have to be treated as discrete traits in breeding planning and therefore cannot be covered with the usual quantitative methods of breeding planning.

In a second part, the basic theory for the simulation of different breeding strategies was presented. Index selection on 5 subpaths was assumed, with a two stage selection on the paternal paths (performance test of the young bulls, trait: daily gain). The aggregated genotype contained the traits milk, fat and protein yield, fat and protein content, daily carcass weight gain and meat portion. Depending on the subindex, information sources were the traits milk, fat and protein yield, fat and protein content, daily gain, daily carcass weight gain and muscling score. The two stage selection required a correction of the variance-covariance structure of the involved traits as well as of the selection intensity, since the normal distribution of the traits could no longer be assumed. With fixed and proportional restrictions of the selection responses in particular traits over all 5 subindexes, different breeding strategies were simulated. The different economic weights and selection responses for single traits demonstrated the consequences for dairy cattle breeding. The main results were:

- * The genetic gain for fat and protein content could be restricted to zero without significant loss in the genetic gain of the remaining traits. Increasing positive genetic gains in the protein content reduced the selection response in milk and fat yield.
- * A breeding model which did not realize any selection responses in fat and protein yield was no breeding alternative compared to the actual breeding program in Switzerland, because of the low selection responses in economically important traits (milk yield, fat and protein content).

- * The proportional restriction of the selection responses of protein yield and content as well as fat yield and content in the proportion 1 : 0.05 or the restriction of the protein and fat yield in the proportion 2 : 1 also had a negative influence to economically important traits (milk yield, fat and protein content, fat and protein yield). The selection responses of meat performance traits were increasing.
- * The models with proportional restrictions of the genetic gains of milk yield and protein content (2500 : 1, partly 1500 : 1 and 1000 : 1) together with the restriction of no selection response of fat content were alternatives with respect to breeding and economics which also took into account some physiological points of nutrition and aspects of political economics. The realized genetic gains could partly be compared with the breeding model with positive annual selection response of protein content (+0.02%) and no selection response of fat content.
- * The economic weights for the restricted traits, calculated within the different breeding models, showed that a change in the payment system for milk will hardly be avoidable if a proposed breeding model should be realized in Switzerland.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Literaturübersicht Milch Inhaltsstoffe	2
2.1	Nomenklatur der Milch Inhaltsstoffe	2
2.2	Die Eiweissfraktion der Milch	3
2.2.1	Caseine	3
2.2.2	Molkenproteine	7
2.2.3	Züchterische Aspekte	9
2.3	Die Fettfraktion der Milch	10
2.3.1	Die Struktur des Milchfettes	10
2.3.2	Entstehung und Bedeutung von Milchfett	11
2.3.3	Umweltbedingte Einflüsse auf den Fettgehalt	13
2.3.4	Genetisch bedingte Einflüsse auf den Fettgehalt	17
2.3.5	Züchterische Aspekte	18
3	Selektionsindex	20
3.1	Allgemeine Formulierung	20
3.1.1	Ableitung der Indexgleichungen	21
3.1.2	Selektionserfolg in einzelnen Merkmalen des Gesamtzuchtwerthes	23
3.1.3	Klassische Indexrestriktion	24
3.2	Optimale Indexrestriktion im Mehr-Pfade-Modell	25
3.2.1	Allgemeine Formulierung des Ansatzes von Niebel und Van Vleck (1983)	26
4	Auswirkungen von Selektion auf die genetische Varianz	38
4.1	Bivariate Normalverteilung, keine Selektion	38
4.2	Multivariate Normalverteilung, keine Selektion	41
4.3	Bivariate Normalverteilung, Selektion	41
4.4	Multivariate Normalverteilung, Selektion	45
4.5	Anpassung an die Indextheorie nach Cunningham (1975)	47
4.6	Stetige Selektion an aufeinanderfolgenden Generationen	51

5	Schätzen der Selektionsintensität bei schiefen Verteilungen	58
5.1	Zweistufenselektion, ein Merkmal	59
5.2	Zweistufenselektion, zwei korrelierte Merkmale	61
6	Modellannahmen	68
6.1	Verwendete Merkmale und Populationsparameter	68
6.2	Populationsstruktur	70
6.2.1	Pfad Jungtiere	71
6.2.2	Pfad Vater-Sohn	72
6.2.3	Pfad Vater-Tochter	73
6.2.4	Pfad Mutter-Sohn	74
6.2.5	Pfad Mutter-Tochter	75
6.3	Züchtungsmodelle	76
7	Ergebnisse und Diskussion	81
7.1	Keine Restriktionen, Referenzsituation	82
7.2	Fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt	84
7.2.1	Kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt	84
7.2.2	Kein Zuchtfortschritt in den Merkmalen Fett- und Eiweissgehalt	88
7.2.3	Kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt, jährlich fixe Zuchtfortschritte beim Eiweissgehalt	89
7.2.4	Ueberblick über die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmerkmalen	93
7.3	Fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen	96
7.3.1	Kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettmenge	96
7.3.2	Kein Zuchtfortschritt in den Merkmalen Fett- und Eiweissmenge	99
7.3.3	Ueberblick über die Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen	100
7.4	Proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen, z.T. kombiniert mit fixen Restriktionen der Zuchtfortschritte im Milchgehalt	103
7.4.1	Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1	103

7.4.2	Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1, fixe Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts in den Milchgehaltsmerkmalen	105
7.4.3	Ueberblick über die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen, z.T. kombiniert mit fixen Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Gehaltsmerkmalen	111
7.5	Proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehalten und -gehaltsmengen	114
7.5.1	Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweissmenge und -gehalt sowie Fettmenge und -gehalt je im Verhältnis 1 : 0.05	114
7.5.2	Ueberblick über die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchgehalt und -gehaltsmengen	116
7.6	Proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt, kombiniert mit fixer Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Fettgehalt	118
7.6.1	Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 2500 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt	118
7.6.2	Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1500 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt	121
7.6.3	Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1000 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt	123
7.6.4	Ueberblick über die proportionalen Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt	125
7.7	Schlussbemerkungen	128
8	Zusammenfassung	130
9	Literaturverzeichnis	132
	Anhang A	144
	Anhang B	149

1 Einleitung

Die Schweiz ist eines der wenigen Länder, in dem die Inhaltsstoffe der Milch bei deren Bezahlung noch wenig berücksichtigt werden. Eine allfällige regionale oder überregionale Bezahlung der Milch nach ihrem Gehalt würde aber die Frage aufwerfen, wie qualitative oder quantitative Gehaltsmerkmale im Zuchtziel berücksichtigt werden sollen und welcher Stellenwert ihnen neben anderen Eigenschaften zukommt.

Am Rohstoff Milch sind in den vergangenen Jahren zahlreiche Untersuchungen angestellt worden. In jüngerer Zeit wurden vor allem die Milcheiweisse und ihre verschiedenen Varianten mittels biochemischer Methoden eingehender charakterisiert. Es stellt sich die Frage nach wünschbaren Veränderungen der Milchzusammensetzung bezüglich Fett- und Eiweisskomponenten aus ernährungsphysiologischer und milchtechnologischer Sicht. Deshalb wird in einem ersten Teil in einer kurzen Literaturübersicht auf die Inhaltsstoffe der Milch eingegangen.

In vorliegender Arbeit sollen mittels Modellrechnungen verschiedene Zuchtrichtungen in einem strukturierten Zuchtprogramm erfasst und miteinander verglichen werden. Die theoretischen Grundlagen sind im einzelnen durch das 4-Pfade Modell (Rendel und Robertson, 1950), die Selektionsindextheorie (Hazel, 1943; Henderson, 1963), die Korrektur der Varianz-Covarianzstruktur der Merkmale unter Selektionsdruck (Pearson, 1903; Cochran, 1951; Bulmer, 1971) sowie durch die Korrektur der Selektionsintensität bei Zweistufenselektion (Rönningen, 1976) gegeben. Niebel und Van Vleck (1983) haben eine Methode entwickelt, die es erlaubt, mehrere Subindices eines Zuchtprogramms optimal zu restringieren, sodass die Zuchterfolge unter Einhaltung der Restriktionen über alle Indices maximiert werden. Dieser Ansatz soll, zusammen mit den oben genannten Verfahren, dazu verwendet werden, die sich aus den verschiedenen Züchtungsmodellen ergebenden Konsequenzen zu diskutieren.

2. Literaturübersicht Milch Inhaltsstoffe

Vorliegende Literaturübersicht berücksichtigt bezüglich Nomenklatur den Forschungsstand aus dem Jahr 1984 (Eigel et al., 1984). Untersuchungen zu einzelnen Milchproteinvarianten und Fettsäuren sowie zu den Einflüssen auf die Fettfraktion der Milch schliessen das Jahr 1986 ein.

2.1 Nomenklatur der Milch Inhaltsstoffe

Als wichtigste Komponenten der Milch Inhaltsstoffe werden Milcheiweiss, Milchfett, Lactose und diverse Mineralstoffe bezeichnet. Das Milcheiweiss besteht zu rund 80% aus Caseinen und 20% Molkenproteinen, die sich ihrerseits in Albumine (ca. 15%) und Globuline (ca. 5%) aufteilen (Töpel, 1976). Die Bestandteile der Eiweissfraktion sind in Tab. 1 aufgeführt.

Tabelle 1: Nomenklatur der Eiweissfraktion (Töpel, 1976)

- | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p><u>Caseine</u>:</p> <ul style="list-style-type: none">- α_{s_1} - Casein [12-15 g/l entrahmte Milch]. 5 Varianten des α_{s_1} - Caseingens bekannt: A, B, C, D und E.- α_{s_2} - Casein [3-4 g/l entrahmte Milch]. 4 Varianten des α_{s_2} - Caseingens bekannt: A, B, C und D.- β - Casein [9-11 g/l entrahmte Milch]. 7 Varianten des β - Caseingens bekannt: A¹, A², A³, B, C, D, E.- κ - Casein [2-4 g/l entrahmte Milch]. 2 Varianten des κ - Caseingens bekannt: A und B. |
| <p><u>Albumine</u>:</p> <ul style="list-style-type: none">- Serum Albumin [0.4 g/l entrahmte Milch].
Eine Variante bekannt: A.- α - Lactalbumin [0.6-1.7 g/l entrahmte Milch].
2 Varianten bekannt: A, B. |
| <p><u>Globuline</u>:</p> <ul style="list-style-type: none">- β-Lactoglobulin [2-4 g/l entrahmte Milch]. Sieben Varianten bekannt, eine zusätzliche Gegenstand von Untersuchungen: A, B, C, D, E, F, G, (Dr).- Immunoglobulin G₁ [0.3-0.6 g/l entrahmte Milch]- Immunoglobulin G₂ [0.05-0.1 g/l entrahmte Milch]- Immunoglobulin A^k [0.05-0.15 g/l entrahmte Milch]- Immunoglobulin M [0.05-0.1 g/l entrahmte Milch] |

Milchfett besteht chemisch aus einem Glycerinmolekül mit drei angelagerten Fettsäuren. Die Hauptfettsäuren des Milchfettes sind in Tab. 2 und 4 enthalten.

Tabelle 2: Hauptfettsäuren des Milchfettes (Töpel, 1976)

Name	Anzahl C-Atome	Anzahl ungesättigte Bindungen
Buttersäure	4	-
Capronsäure	6	-
Caprylsäure	8	-
Caprinsäure	10	-
Laurinsäure	12	-
Myristinsäure	14	-
Palmitinsäure	16	-
Stearinsäure	18	-
Oelsäure	18	1
Linolsäure	18	2
Linolensäure	18	3

Milchzucker (Lactose) als weiterer Milchbestandteil, ist ein Disaccharid, das bei Spaltung in je ein Molekül Glucose und Galactose zerfällt.

Als Mineralstoffe sind die Elemente Calcium, Phosphor, Magnesium, Kalium, Natrium, Kupfer und Chlor von Bedeutung, weitere Elemente sind z.T. in Spuren vorhanden.

2.2 Die Eiweißfraktion der Milch

2.2.1 Caseine

Für die in Tab. 1 erwähnten, genetisch determinierten Caseinvarianten ergeben sich unterschiedliche Genfrequenzen in den einzelnen Rinderrassen.

α_{s_1} -Casein

Zu den vier Varianten des α_{s_1} -Caseins, die seit längerer Zeit bekannt sind (Aschaffenburg, 1963; Hossain, 1974) ist in neuerer Zeit eine 5. Variante hinzugekommen (Eigel et al., 1984). In absteigender relativer Elektrophoresemobilität als A, D, B, C und E bezeichnet, ist die B-Variante in *Bos taurus* vorherrschend (Thompson et al., 1964; Thymann und Moustgaard, 1964; Aschaffenburg, 1965, 1968; King et al., 1965; Schmidt, 1966; Larsen und Thymann, 1966; Arave, 1967; Meyer, 1967; Macha und Muellerova, 1968; Corradini, 1969; Nakanishi et al., 1970; Petrushko, 1970; Mariani und Russo, 1971; Li und Gaunt, 1972; Thompson, 1971 in: Eigel et al., 1984; McLean et al., 1984; Schaar, 1985), wogegen die C-Variante in *Bos indicus* und *Bos grunniens* (Yak) dominiert (Osterhoff und Pretorius, 1966; Aschaffenburg et al., 1968; Grosclaude et al., 1976). Bereits existieren allerdings Hinweise darauf, dass mit diesen fünf Varianten noch nicht die gesamte Variation in der α_{s_1} -Caseinfraktion erklärt werden kann (Bell et al., 1981 in: Eigel et al., 1984).

Bezüglich Milch-, Fett-, Eiweiss-, Casein- und Molkeneiweissmenge finden Ng-Kwai-Hang et al. (1984), Buchberger et al. (1986), McLean (1986), Graml et al. (1986) und Aleandri et al. (1986) bei Tieren mit dem homozygoten BB-Genotyp durchschnittlich die besten Werte. Ausser bei Buchberger et al. (1986) wird in den Merkmalen Fett-, Eiweiss-, Casein- und Molkeneiweissgehalt allgemein eher der CC-Genotyp als die anzustrebende genetische Konstellation im α_{s_1} -Caseingen angesehen (Graml et al., 1985, 1986; Mc Lean, 1986). Indizien hierzu liefern die afrikanischen Rassen mit Fettgehalten der Milch von 5-6% und Genfrequenzen für die α_{s_1} -C-Variante von $\leq 90\%$ (Osterhoff und Pretorius, 1966; Aschaffenburg et al., 1968).

El Negoumy (1972) weist für den CC-Genotyp die kürzeste Labgerinnungszeit nach.

Die D- und E-Varianten des α_{s_1} -Caseingens sind sehr selten, sodass ihre Auswirkungen anhand praktischer Datenanalysen noch nicht ausreichend untersucht wurden.

α_{s_2} -Casein:

Erst seit jüngerer Zeit ist die Aminosäuresequenz von α_{s_2} -Casein bekannt, bzw. dessen Vorkommen in der Milch endgültig bewiesen (Brignon et al., 1976 und Brignon et al., 1977 in: Eigel et al., 1984). Die früher noch übliche Aufteilung in α_{s_2} - α_{s_6} -Caseine (Annan und Manson, 1969; Rose et al., 1970; Whitney et al., 1976) sollte nach Eigel et al. (1984) fallengelassen werden, da es sich auch hierbei mit hoher Wahrscheinlichkeit um Caseine mit der-

selben Aminosäuresequenz handelt, die sich einzig in ihrem Phosphorgehalt unterscheiden (Brignon et al., 1976 und Brignon et al., 1977 in: Eigel et al., 1984). Bis heute wurden vier genetische Varianten des α_{s_2} -Caseins mittels Gelelektrophorese entdeckt. Die Varianten A und D wurden in europäischen Rassen (*Bos taurus*) gefunden. Grosclaude et al. (1976) beobachteten zusätzlich zur A-Variante, die B-Variante in *Bos indicus* und *Bos taurus* in einem Gebirgstal in Nepal, in derselben Region fanden sie die C-Variante spezifisch beim Yak (*Bos grunniens*). Heute verfügt man praktisch noch über keine Untersuchungen zu den Auswirkungen der α_{s_2} -Caseinvarianten auf Gehalts- oder Mengenmerkmale der Milch.

β -Casein:

Eigel et al. (1984) beschreiben 7 genetische Varianten (A¹, A², A³, B, C, D, E) mittels Elektrophoresetechniken. In der Literatur erwähnte γ_1 -, γ_2 - und γ_3 -Fraktionen (Gordon et al., 1972, Swaisgood, 1972; Groves et al., 1972, 1973; Addeo et al., 1983) lassen sich auf die Proteolyse von β -Caseinen in der Milch zurückführen.

Die C- und D-Varianten des β -Caseins besitzen ein Phosphoratom weniger als die übrigen Varianten, wobei die A¹, A² und A³-Variante sich nur durch die Substitution von jeweils einer Aminosäure unterscheiden (Eigel et al., 1984).

Die Varianten A (A¹, A², A³), B und C weisen von der Genfrequenz her praktische Bedeutung auf, wobei die Rassen, die in Europa und den USA vertreten sind (*Bos taurus*), hohe Frequenzen für β -Casein A aufweisen (Aschaffenburg, 1961, 1963, 1968; Thompson et al., 1964; Thymann und Moustgaard, 1964; King et al., 1965; Kiddy et al., 1966; Larsen und Thymann, 1966; Schmidt, 1966; Arave, 1967; Aschaffenburg und Michalak, 1967; Meyer, 1967; Macha und Muellerova, 1968; Corradini, 1969; Macha, 1969; Petrushko, 1970; Mariani und Russo, 1971; Szmelik et al., 1971; Li und Gaunt, 1972; Thompson, 1971 in: Eigel et al., 1984; McLean et al., 1984; Ng-Kwai-Hang et al., 1984; Schaar, 1985). In indischen Rassen (*Bos indicus* und Kreuzungen) finden Aschaffenburg et al. (1968) und Grosclaude et al. (1976) für die C-, Osterhoff und Pretorius (1966) bei afrikanischen Rassen für die B-Variante hohe Frequenzen.

Kiddy et al., (1966), Aschaffenburg und Michalak (1967) und Li und Gaunt (1972) finden für die Rasse Jersey; Kiddy et al., (1966) und Li und Gaunt (1972) für die Rasse Guernsey und zusammen mit Arave (1967) auch für Holstein Friesian Kühe die höchsten Frequenzen für das A²-Gen, ebenso Li und Gaunt (1972) bei Ayrshire, Kiddy et al. (1966) beim Braunvieh und Szmelik et al. (1971) bei Simmentaler. Im Gegensatz dazu findet McLean et al. (1984) bei australischen Holstein Friesian Tieren die A¹ Genfrequenz am höchsten.

Die Beurteilung der heterozygoten AB- und AC-Genotypen und auch des homozygoten AA-Genotyps wird bei einigen Autoren dadurch erschwert, dass nicht bekannt ist, welche A-Variante (A^1 , A^2 , A^3) beim jeweiligen Genotyp an den verursachten Effekten beteiligt war (Aleandri et al., 1986; Buchberger et al., 1986; Graml et al., 1986; McLean, 1986). Die Resultate von Ng-Kwai-Hang et al. (1984) zeigen allein für die verschiedenen Allele des A-Gens beträchtliche Unterschiede in den Gehalts- und Mengenmerkmalen. Ganz allgemein zeigen die Untersuchungen dieser Autoren über die Genotypeneffekte am β -Caseinlocus auf, dass man sich über die Wirkung der einzelnen Genotypen nicht einig ist und es auch bei den Genotypen BB, BC und CC nicht ohne weiteres möglich ist, Rückschlüsse auf Milchinhaltstoffe zu ziehen.

Ng-Kwai-Hang et al. (1984) fanden für verarbeitungstechnisch wichtige Eigenschaften bessere Werte beim heterozygoten A^1A^2 -Typ (Labgerinnungszeit, Gallertfestigkeit) oder homozygoten A^1A^1 -Typ (Verfestigungszeit, Festigkeit des Käsebruchs).

κ -Casein:

Im Unterschied zu den anderen Caseinfraktionen bleibt κ -Casein bei Bedingungen, wo die übrigen Caseine ausfallen in Lösung, vermag andere Caseine durch Bildung von kolloidalen Micellen in Gegenwart von Calcium zu stabilisieren und wird durch verschiedene Enzyme, speziell das Labenzym an einer spezifischen Stelle hydrolysiert, was zur Zerstörung der Micellen führt und damit Voraussetzung zur Käsebruchformation ist. Gemäss Eigel et al. (1984) sind 2 Varianten (A und B) einwandfrei in der Milch nachgewiesen.

Quer durch alle Rassen sehr unterschiedliche Genfrequenzen, mit einer Tendenz zu einer eher höheren Frequenz der A-Variante (Woychik, 1964, 1965; Aschaffenburg, 1965; Larsen und Thymann, 1966; Osterhoff und Pretorius, 1966; Schmidt, 1966; Aschaffenburg und Michalak, 1967; Macha und Muellerova, 1968; Corradini, 1969; Mariani und Russo, 1971; Li und Gaunt, 1972; Nakanishi et al., 1970; Buchberger, 1982; McLean et al., 1984; Ng-Kwai-Hang et al., 1984; Schaar, 1985). Graml et al. (1986) finden beim Braunvieh bei allen Mengenmerkmalen jeweils den Genotyp AB oder BB überlegen, beim Fleckvieh ist allerdings der Genotyp AA klar besser vor AB und BB. Gemäss Aleandri et al. (1986) weist der BB-Genotyp die höchsten Eiweissgehaltswerte auf. Dem widersprechen die Resultate von Buchberger et al. (1986), Graml et al. (1985) und (1986). Gemäss diesen Autoren scheint die A-Variante in den Gehaltsmerkmalen generell die besseren Werte zu bringen. In den verarbeitungstechnisch wichtigen Eigenschaften zeigen Untersuchungen verschiedener Autoren zur Frage der Labgerinnungszeit (McLean, 1986; Marziali und Ng-Kwai-Hang, 1986; El Negoumy, 1972; Tervalta et al., 1983), dass der homozygote AA-Genotyp die höch

te (schlechteste) Gerinnungszeit aufweist. Die Autoren sind sich aber bezüglich AB- oder BB-Genotyp bei der kürzesten Gerinnungszeit nicht einig. Marziali und Ng-Kwai-Hang (1986) finden bessere Werte für Verfestigungszeit und Festigkeit des Käsebruchs beim BB-Genotyp; Tervala et al. (1983) beschreiben bessere Eigenschaften gleichermaßen für den AB- und BB-Genotyp bezüglich K_{20} (Zeit von der Labzugabe bis Lactodynamograph 20 mm anzeigt, in min.) und A_{10} (Festigkeit der Gallerte 10 min. nach Labzugabe) sowie A_{30} (Festigkeit des Käsebruchs 30 min. nach Labzugabe).

2.2.2 Molkenproteine

Als Molken- oder Serumproteine wird allgemein diejenige Gruppe von Eiweißen bezeichnet, die bei der Präzipitierung der Caseine bei pH 4.6 und 20° C in Lösung verbleiben. Als Hauptkomponenten dieser Fraktion gelten von der Gruppe der Globuline das β -Lactoglobulin und (in Abhängigkeit vom Laktationsstadium) die Immunoglobuline; von den Albuminen v.a. α -Lactalbumin und das bovine Serumalbumin (BSA).

Globuline

β -Lactoglobulin

Bis heute sind 7 genetische Varianten des β -Lactoglobulins bekannt. Die Positionen der jeweiligen Aminosäuren-Substitutionen sind für 5 dieser Varianten bekannt (A, B, C, D, E nach Eigel et al., 1984).

Untersuchungen über die Effekte der einzelnen Genotypen auf die Milchbestandteile sind von den Varianten A und B, und somit die Genotypen AA, AB und BB verfügbar, weil die Frequenzen der übrigen Varianten sehr klein sind (Aschaffenburg und Drewry, 1957; Bhattacharya et al., 1963; Aschaffenburg, 1965; Kiddy et al., 1965; Larsen und Thymann, 1966; Meyer, 1966; Aschaffenburg und Michalak, 1967).

In den Merkmalen Milch-, Fett- und Eiweissmenge scheint der β -Lactoglobulin AA-Genotyp, d.h. die A-Variante überlegen zu sein (Atroshi et al., 1982; Ng-Kwai-Hang, 1984; Aleandri et al., 1986; Buchberger et al., 1986; Graml et al., 1986; McLean, 1986). Einzig Graml et al. (1986) finden für das deutsche Fleckvieh z.T. unterschiedliche Resultate. Bezüglich der Caseinmenge scheint aber die B-Variante die höheren Erträge zu bringen (Graml et al., 1986; McLean, 1986), allerdings widersprechen dem die Resultate von Buchberger et al.

(1986). Entsprechend liegen dann die Molkenproteinmengen des AA-Genotyps bei Graml et al. (1986) und McLean (1986) höher, ebenso aber auch bei Buchberger et al. (1986). Einflüsse auf die Gehaltswerte sind aber von den β -Lactoglobulinvarianten anhand der hier zitierten Arbeiten nicht quantifizierbar, einzig beim Caseingehalt lässt sich vermuten, dass die β -Lactoglobulin B-Variante einen positiven Einfluss auf den Caseingehalt der Milch hat (Graml et al., 1985; Schaar et al., 1985; Buchberger et al., 1986), umgekehrt scheint die A-Variante aber den Molkenproteingehalt positiv zu beeinflussen.

Der homozygote BB-Genotyp weist bei Tervalá et al. (1983), McLean (1986), Marziali und Ng-Kwai-Hang (1986) jeweils die längste Labgerinnungszeit auf. Ueber die übrigen käse-technisch wichtigen Eigenschaften sind die Untersuchungen aber noch zuwenig zahlreich und widersprüchlich, um praktische Schlüsse ziehen zu können. Einzig bezüglich der Käseausbeute wird der BB-Genotyp mit grosser Wahrscheinlichkeit bessere Resultate liefern (Tervalá et al., 1983; Marziali und Ng-Kwai-Hang 1986, McLean, 1986).

Immunoglobuline

Wie das Bovine Serumalbumin sind auch die Immunoglobuline keine Stoffgruppe, die ausschliesslich in Milch, bzw. Milchserum vorkommen. Die Konzentration von Immunoglobulinen differiert zwischen den einzelnen Laktationsstadien der Kuh (Kollostrum - Normalmilch) beträchtlich.

In Säugetieren existieren normalerweise fünf Gruppen von Immunoglobulinen, nämlich IgG, IgA, IgM, IgD, und IgE (vgl. Tab. 1). Vier davon wurden in der Milch nachgewiesen, IgG, IgA, IgM, und IgE (Eigel et al., 1984).

Die Hauptkomponente im Kollostrum bildet IgG mit seinen zwei Untereinheiten IgG₁ und IgG₂. Während im Blutserum ungefähr identische Konzentrationen beider Immunoglobulin-Untereinheiten gefunden werden, ist im Kollostrum der Gehalt an IgG₁ ca. 15-20 mal grösser. Auch in der Normalmilch bleibt IgG₁ noch ungefähr 5 mal höher in seiner Konzentration als IgG₂. Erhöhte IgG₂-Werte der Normalmilch werden allgemein als Zeichen einer Euterezündung gewertet (Waite und Blackburn, 1957; Mackenzie und Lascelles, 1968 und Butler et al., 1972 in Eigel et al., 1984; Ziv und Gordin, 1973). Vermutliche Spaltprodukte von Immunoglobulinen, wahrscheinlich durch Proteolyse von IgG hervorgerufen, wurden ebenfalls beobachtet (Butler, 1973). Im allgemeinen richtet sich die Forschung über die bovinen Immunoglobuline nach Erkenntnissen, die in der Humanimmunologie etabliert sind.

Albumine

α -Lactalbumin

Drei genetische Varianten A, B und C sind bekannt. In europäischen Rassen kommt nur die B-Variante vor, wogegen in afrikanischen Rassen die Varianten A und B gefunden wurden (Aschaffenburg, 1963; Bhattacharya et al., 1963).

Untersuchungen über allfällige Effekte der einzelnen α -Lactalbuminvarianten auf Inhaltsstoffe der Milch oder verarbeitungstechnische Parameter fehlen wegen den streng geographisch getrennten bzw. rassenspezifischen Genfrequenzen und wären deswegen für unsere einheimischen Rassen nur von beschränktem Interesse.

Bovines Serumalbumin (BSA)

Das Serumalbumin der Milch entspricht dem Blutserumalbumin. Die komplette Aminosäuresequenz des BSA und dessen Struktur ist heute bekannt (Eigel et al., 1984). Obwohl noch keine Varianten des BSA bekannt sind, existiert vermutlich auch bezüglich dieses Proteins eine begrenzte Heterogenität (Spencer und King, 1971).

Proteine der Fettkügelchenmembran

Bei diesen Proteinen handelt es sich um eine Stoffgruppe, die in der heutigen Situation milchtechnologisch nur von untergeordneter Bedeutung ist, allerdings nur solange, als die Membranproteine in der Lage sind, ihre Funktion als Fettkügelchenmembran auszuüben. Ueber Definition und Nomenklatur der Proteine der Fettkügelchenmembran herrscht in der Literatur noch wenig Einigkeit.

2.2.3 Züchterische Aspekte

Die genetische Verankerung der einzelnen Milchproteinvarianten und ihre ernährungsphysiologische sowie wirtschaftliche Bedeutung legen eine züchterische Bearbeitung nahe. Dabei handelt es sich um diskrete Merkmale, für die jeweils direkt auf dem Genom ein zugehöriges Allel codiert und die deshalb nicht mehr die Eigenschaften normalverteilter Merkmale aufweisen. Werden nun solche Merkmale in die Zucht miteinbezogen, sind neue Methoden

zur Schätzung von Selektionserfolgen und Zuchtwerten anzuwenden, da die heute gebräuchlichen Methoden nur für quantitative Merkmale, die von einer sehr grossen Zahl von verschiedenen Allelen beeinflusst werden, Gültigkeit haben. Die Anpassung der Modelle, um auch diskrete Merkmale berücksichtigen zu können, würde auch die Kenntnis der Beziehungen zu den übrigen, in einem Zuchtziel berücksichtigten Merkmalen erfordern (vgl. Kap. 4, 5, 6). Deshalb ist die Berücksichtigung von einzelnen Proteinvarianten in einem Zuchtziel zuchtplanerisch kompliziert und heute mit dem Risiko verbunden, mit der Zucht auf einzelne Proteinvarianten damit korrelierte, unerwünschte Eigenschaften rasch in einer Population zu verbreiten. Zusätzlich können dann einmal aus der Population verdrängte Gene, ausser durch Einkreuzung, zu einem späteren Zeitpunkt nicht mehr wieder in die Population eingeführt werden.

2.3 Die Fettfraktion der Milch

2.3.1 Die Struktur des Milchlvettes

Milchlvet liegt in der Milch in grob disperser Form, als Fettkügelchen verteilt vor. Ein Liter Milch enthält ca. 2-6 Mia. solcher 2-5 μm grosser Fetttropfchen. Die durchschnittliche Fettzusammensetzung von Rindermilch ist in Tab. 3 aufgelistet:

Tab. 3: Zusammensetzung der Milchlvetide beim Rind (Christie, 1983)

Gewichts-% der gesamten Milchlvetide	
Triglyceride	97.5
Diglyceride	0.36
Monoglyceride	0.027
Cholesterol-Ester	Spuren
Cholesterol	0.31
Freie Fettsäuren	0.027
Phospholipide	0.6

Um den Fettkern, der sich aus Triglyceriden zusammensetzt, ist eine Phospholipidschicht angeordnet, wobei die hydrophilen Gruppen nach aussen in die sie umgebende Proteinmembran ragen. Diese Membranproteine sind für die gute Emulgierbarkeit und die kolloid-chemische

mische Stabilität des Milchfettes von Bedeutung. Je nach Anteil an gesättigten bzw. ungesättigten Fettsäuren handelt es sich um ein hartes bzw. weiches Fett. In der Milch des Rindes wurden bis heute mehr als 400 verschiedene Fettsäuren gezählt (Patton und Jensen, 1974). Nur wenige dieser Fettsäuren weisen praktische Bedeutung auf. Somit kann die Anzahl an Milchfettsäuren für den Zweck dieser Uebersicht durchaus auf die in Tab. 3 erwähnten reduziert werden.

Für standardisierte Rohmilch ist nicht die Variation des Fettgehaltes von Bedeutung, sondern die Variation im Fettsäuremuster. Das Milchfett trägt in Vollmilch nicht nur zum guten Geschmack des Nahrungsmittels bei, es bedingt auch z.B. in vielen Käsesorten die Ausbildung ganz spezifischer Eigenschaften.

2.3.2 Entstehung und Bedeutung von Milchfett

Nach Kirchgessner (1985) werden Fettsäuren mit weniger als 16 C-Atomen hauptsächlich im Euter selbst, aus den kurzkettigen Fettsäuren der Pansengärung synthetisiert; höhere gesättigte und ungesättigte Fettsäuren hingegen stammen aus den Fettreserven und/oder dem Futterfett und werden über die Blutbahn zum Euter transportiert und direkt übernommen. Hierin könnte eine teilweise Erklärung für das Absinken des Anteils an C 18-Fettsäuren im Milchfett bei höheren Milchleistungen liegen, denn eine Depotfettmobilisation ist nur in relativ engen biologischen Grenzen möglich (Renner und Senft, 1971; Karijord et al., 1982; Renner und Kosmack, 1974c).

Physiologisch gesehen erfolgt die Resorption von Milchfett im Organismus nicht über die Spaltprodukte Glycerin und Fettsäuren, sondern überwiegend in der Form der ganzen Fettkügelchen. Deshalb erfolgt auch die Resorption von Milchfett aus homogenisierter Milch schneller, was deren Verdaulichkeit erhöht. Der ernährungsphysiologische Wert des Milchfettes wird weitgehend durch dessen Fettsäuremuster bestimmt. Dieses zeichnet sich durch einen hohen Anteil an C 4 - C 10-Fettsäuren aus (ca. 12 Gewichts-% oder 30 Mol-%). Nur vereinzelte pflanzliche und kein in der menschlichen Ernährung übliches tierisches Fett weist einen so hohen Anteil an kurzkettigen Fettsäuren auf und ist deshalb auch nur annähernd so gut verdaulich wie das Milchfett (Drews et al., 1983).

Die gute Verdaulichkeit der kurzkettigen Fettsäuren des Milchfettes ist jedoch nur eine Komponente des ernährungsphysiologischen Wertes von Milchfett. Daneben ist für die Stoffwechselfvorgänge ebenso wichtig, ob die Fettsäuren in gesättigter oder ungesättigter Form vorliegen. Zu der Gruppe der ungesättigten Fettsäuren gehören auch die essentiellen Fettsäuren, wobei die wirkliche Anzahl essentieller Fettsäuren heute noch nicht genau be-

kannt ist (Gurr, 1983). Als essentiell wird eine Fettsäure dann bezeichnet, wenn der Organismus selbst die Fähigkeit diese oder Derivate derselben zu produzieren, verloren hat, aber darauf angewiesen ist. Gurr (1983) betrachtet bezüglich der Milchfettsäuren zumindest die Linolen- und Arachidonsäure als essentiell.

So gesehen gilt es also, ein Optimum zwischen der guten Verdaulichkeit des Milchfettes und dem physiologischen Wert der einzelnen Fettsäuren abzuwägen. Da aber Milchfett, wie die meisten natürlichen Nahrungsfette, allgemein eine gute Verdaulichkeit aufweist und heute ein Nahrungsmittel nicht mehr ausschliesslich seinem kalorischen Wert gemäss beurteilt wird, sollte dem Aspekt des Gehalts an ungesättigten Fettsäuren im Milchfett vermehrt Bedeutung beigemessen werden.

Tab. 4: Hauptfettsäuren des Milchfettes und ihre Anteile (ergänzt nach Töpel, 1976)

Trivialname	Formel	Masse-% * gefundener Bereich	Masse-% *		Mol-% *	
			Winter	Sommer	Winter	Sommer
<u>Gesättigte Fettsäuren:</u>						
Buttersäure	C_3H_7COOH	2.5-5.0	3.6	3.7	9.5	9.9
Capronsäure	$C_5H_{11}COOH$	2.5-3.5	2.0	1.7	4.1	3.5
Caprylsäure	$C_7H_{15}COOH$	1.0-3.0	0.5	1.0	0.8	1.6
Caprinsäure	$C_9H_{19}COOH$	1.6-3.6	2.3	1.9	3.2	2.6
Laurinsäure	$C_{11}H_{23}COOH$	2.3-7.0	2.5	2.8	2.9	3.4
Myristinsäure	$C_{13}H_{27}COOH$	5.0-30.0	11.1	8.1	11.5	8.5
Palmitinsäure	$C_{15}H_{31}COOH$	13.0-52.0	29.0	25.9	26.7	24.0
Stearinsäure	$C_{17}H_{35}COOH$	2.0-15.0	9.2	11.2	7.6	9.4
Arachinsäure	$C_{19}H_{39}COOH$	0.4-1.2	2.4	1.2	1.8	0.9
<u>Ungesättigte Fettsäuren:</u>						
Myristoleinsäure	$C_{13}H_{25}COOH$	0.9-1.6	0.9	0.6	0.9	0.6
Palmitoleinsäure	$C_{15}H_{29}COOH$	2.8-4.0	4.6	3.4	4.3	3.2
Oelsäure	$C_{17}H_{33}COOH$	25.0-45.0	26.7	32.8	22.4	27.7
Linolsäure	$C_{17}H_{31}COOH$	2.0-6.0	3.6	3.7	3.1	3.1
Linolensäure	$C_{17}H_{29}COOH$	bis 1.8 Masse-% im Reinfett				
Arachidonsäure	$C_{19}H_{31}COOH$	0.3-1.7	1.4	1.7	1.0	1.3

* Masse-% = Gramm in 100 Gramm FS-Gemisch

Mol-% = Mol in 100 Mol der Mischung

Ernährungsphysiologisch ist es nicht ganz korrekt, wenn von einem Stoffwechsel der Fettsäuren (FS) gesprochen wird, da sich dieser von den langkettigen zu den kurzkettigen stark unterscheidet. Wegen der "Wasserlöslichkeit" der kurzkettigen Fettsäuren werden diese direkt über die Pfortader, d.h. die Blutbahn in die Organe transportiert, wogegen die langkettigen Fettsäuren mittels Chylomikronen über das Lymphsystem abtransportiert werden.

Es scheinen sich bei der Anlagerung der Fettsäuren an das Glycerinmolekül, die kurzkettigen Fettsäuren bevorzugt an Pos. 3, die mittelkettigen an Pos. 2 und die Langkettigen an Pos. 1 anzulagern. Verdauungsversuche haben gezeigt, dass die Lipase des Pankreas mit höherer Affinität die Fettsäuren an Pos. 1 und 3 des Glycerin-FS-Esters angreift (Christie, 1983).

Ebenfalls zeigten Tomarelli et al. (1968) und Filer et al. (1969), dass Tryglyceride, die die Palmitinsäure (C 16) an Position 2 haben, durch Ratten und Säuglinge effizienter metabolisiert werden, als wenn ungesättigte Fettsäuren an dieser Position und die Palmitinsäure an Pos. 1 oder 3 angelagert ist. Allgemein scheint die Position der Anlagerung der Fettsäuren innerhalb des Glycerin-FS-Esters von nicht zu unterschätzender Bedeutung zu sein (Pitas et al., 1967).

Weil im Unterschied zu den vorgängig besprochenen Caseinen, wo für jeden Caseintyp ein Gen vorhanden ist, das Milchfett eine Stoffgruppe darstellt, wo zwar die Fähigkeit zur Fettsynthese-/mobilisation genetisch stark verankert ist, aber die einzelnen Fettsäuren (FS) oder deren Bausteine ursprünglich aus der Nahrung übernommen werden. Deshalb ist zuerst abzuklären, welche nichtgenetischen Einflussfaktoren auf den Fettgehalt und seine Zusammensetzung existieren.

2.3.3 Umweltbedingte Einflüsse auf den Fettgehalt

Die wichtigsten umweltbedingten Einflussfaktoren sind Fütterung, Jahreszeit, Laktationsperiode, Betriebsstandort, Erstkalbealter und Abkalbemonat (Renner und Kosmack, 1974a).

Fütterung

Ungefähr 50% der Milchfettsäuren werden im Euter selbst synthetisiert, der Rest direkt aus den Futterfetten via Blutbahn übernommen (Bartsch, 1979). Die kurzkettigen C 4 - C 10-FS werden vollumfänglich im Euter aus Essigsäure (Acetat) und β -Hydroxybuttersäure (-butyrat) synthetisiert, die gesättigten Fettsäuren der C 18-Reihe und die ungesättigten Fettsäuren werden jedoch nicht mehr über Essigsäure aufgebaut, sondern direkt aus dem Nahrungs- und

Depotfett übernommen. Mittellangkettige Fettsäuren mit 12-16 C-Atomen können auf beiden Wegen entstehen (Storry, 1972 in: Bartsch, 1979; Kirchgessner, 1985).

Durch verschiedene ungeschützte Oel- oder Fettzulagen zu einer Ration kann versucht werden die Fettsäurezusammensetzung bzw. den Fettgehalt der Milch zu beeinflussen. Brumby und Welch (1978) (in: Bartsch, 1979) fanden höhere Anteile an Acetat im Pansen bei Verfütterung von Kokosnussöl, jedoch einen 15%-igen Rückgang der Milchfettproduktion. Die Sekretion derjenigen Fettsäuren, die im Kokosnussöl vorkamen (C 12, C 14) war erhöht, der Anteil der anderen im Euter synthetisierten Fettsäuren signifikant tiefer. Ähnliche Resultate fanden Orth und Rohr (1966) bei Kokos- und Palmkernfett- sowie Rindertalg-; Rindsig und Schultz (1974) bei Rindertalg- und Storry et al. (1974) bei Lebertranverfütterung.

Spezifische Einflüsse einzelner Futtermittel auf den Fettgehalt und dessen Zusammensetzung wurden bereits von verschiedenen Autoren beobachtet (Brown et al., 1962; Antila, 1964; Parry et al., 1964; Hagemeister et al., 1979; Burgstaller et al., 1983; Banks et al., 1984; Böhm et al., 1985; Paulicks und Kirchgessner, 1986; Potthast, 1987).

Interessant ist, dass sich bei den Versuchen von Orth und Rohr (1966) mit Kokos- und Palmkernfett sowie Rindertalg der Eiweissgehalt jeweils verschlechterte und zudem die Kühe im Anschluss an die Versuchsphase lange Zeit benötigten, um wieder auf normale Fettgehaltswerte zu kommen, da dieser nach der Versuchsbeifütterung des jeweiligen Fettes stark abfiel. Der gleiche Effekt ist auch bei Banks et al. (1984) zu finden.

Mittels geschütztem Fett (Fettumhüllung mit Aldehyd-behandelter Proteinmatrix) als Futterzusatz wird versucht, den Fettgehalt, bzw. das Fettsäuremuster des Milchfettes unter Umgehung der Stoffwechselforgänge im Pansen zu verändern. Plowman et al. (1972) konnten so den Linolensäuregehalt der Milch drastisch erhöhen, ohne die Milchmengenproduktion zu tangieren. Auf diese Weise lassen sich mehrfach ungesättigte Fettsäuren auf relativ einfache Art im Milchfett "produzieren", ohne dass die Pansenfunktionen, wie das bei höheren Fettzulagen zur Ration normalerweise der Fall ist, in irgendeiner Weise gestört würden (MacLeod und Scheffer, 1977; Bines et al., 1978; Sharma et al., 1978; Smith et al., 1978).

Banks et al. (1984) finden abweichende Resultate im Vergleich zu Storry et al. (1980), die von einer generellen Erhöhung oder mindestens Beibehaltung des Milchfettgehaltes durch Zulage von gesättigten Fettsäuren oder Triglyceriden zur Ration sprechen. In den Untersuchungen von Banks et al. (1984) verhielten sich nur die freien Fettsäuren (FFA) in der von Storry et al. (1980) geschilderten Weise; Triglyceride in freier oder geschützter Form verminderten den Fettgehalt der Milch, wobei der Rückgang beim geschützten Fett grösser war. Alle drei Futterzulagen (FFA, Triglyceride frei und geschützt) führten zu einem Rückgang

des Anteils kurzkettiger Fettsäuren und zu einer Zunahme des Anteils C 18:0 und C 18:1 Fettsäuren. Der Rückgang der kurzkettigen Fettsäuren bei allen Fettzulagen kommt über die verminderte de novo Synthese im Euter zustande, die FFA führten zum geringsten, das geschützte Fett zum grössten Rückgang. Astrup et al. (1976) vermuteten bereits früher in unvollständig hydrierten langkettigen Fettsäuren potente Inhibitoren der Fettsäuresynthese im Euter.

Vor allem aufgrund von Fütterungseinflüssen existieren jahreszeitliche Unterschiede in der Fettsäurezusammensetzung des Milchfettes; während des Sommerhalbjahres weisen die ungesättigten Fettsäuren, während des Winterhalbjahres die gesättigten Fettsäuren deutlich höhere Anteile auf. Senft und Klobasa (1970) wiesen bei Kühen, die geweidet wurden erhöhte Gehalte an ungesättigten Fettsäuren in der Milch nach, was für die "weichere" Sommerbutter verantwortlich zeichnet. Obwohl der Anteil Fettsäuren an der totalen Trockensubstanz von Weidegras relativ gering ist, besteht der Hauptteil dieser Fette aus ungesättigten Fettsäuren, speziell der C 18:3-ungesättigten Fettsäuren (Hawke, 1973 in: Bartsch, 1979). Im Pansen des Wiederkäuers werden die meisten dieser Fettsäuren zu C 18 bzw. C 18:1-FS hydriert und erscheinen in dieser Form im Milchfett; ein kleiner Teil entgeht der Hydrierung und diese Fettsäuren werden als mehrfach ungesättigte Fettsäuren ins Milchfett eingebaut. Hawke (1963) wies die Effekte der Weide auf die Milchfettzusammensetzung an eineiigen Zwillingen nach; der Gehalt an ungesättigten Fettsäuren in der Milch von Tieren, die auf jungen Raygrasbeständen geweidet wurden war um 20% gegenüber denjenigen auf älteren Raygraswiesen erhöht.

Ein weiterer markanter Einfluss zeigt die Verfütterung einer Ration mit geringem Rohfaseranteil, was zu einer Verschiebung des Verhältnisses Acetat : Propionat (Essigsäure : Propionsäure) zugunsten von Propionat im Pansen führt. Die verminderte Verfügbarkeit von Acetat resultiert in einer verminderten Bildung kurz- und auch mittelkettiger Fettsäuren (Armstrong und Prescott, 1971 in: Bartsch, 1979; Kirchgessner, 1985). Dieser Mechanismus ist auch für die, als "low fat syndrome" bezeichnete Produktionseinbusse an Milchfett verantwortlich (Erhöhung ungesättigter FS, Rückgang kurzkettiger FS).

Laktationsstadium

Karijord et al. (1982) fanden signifikante Einflüsse des Laktationsstadiums auf den Gehalt aller Fettsäuren. C 6 - C 14-Fettsäuren zeigten ein Maximum, die meisten langkettigen Fettsäuren ein Minimum in der Mitte der Laktation.

Der Anteil an kurzkettigen Fettsäuren im Milchfett liegt zu Beginn der Laktation relativ hoch und weist in den ersten Tagen des ersten Laktationsmonates sein Maximum auf (Senft und Klobasa, 1970). Dem neugeborenen Kalb wird so ein gut verdauliches Fett zur Verfügung gestellt. Im Lauf der Laktationsperiode geht der Anteil kurzkettiger Fettsäuren laufend zurück, bis ein Wert von ca. 7% erreicht ist. Betrachtet man den Gehalt an kurzkettigen Fettsäuren pro Liter Milch, so beobachtet man ebenfalls eine rückläufige Tendenz, allerdings stellt sich gegen Ende der Laktation wegen den erhöhten Fettgehalten auch ein Anstieg der kurzkettigen Fettsäuren pro Liter Milch ein (Renner und Senft, 1971).

Der Anteil der mittelkettigen Fettsäuren (C 10 - C 16) am Milchfett liegt bei der Kollostralmilch sehr hoch, steigt bis in den 3./4. Laktationsmonat weiter an und geht dann bis zum Ende der Laktation laufend zurück. Der Gehalt dieser mittelkettigen Fettsäuren pro Liter Milch zeigt ebenfalls ein Maximum im 3./4. Laktationsmonat, zum Ende der Laktation ergibt sich aber erneut ein Anstieg, was wiederum auf den höheren Fettgehalt zurückgeführt werden kann (Renner und Senft, 1971).

Die ungesättigten Fettsäuren der C 18-Reihe haben ihren maximalen Anteil in der Kollostralmilch. Dieser geht dann von anfänglichen ca. 25% auf etwa 20% zurück, um gegen Ende der Laktation erneut bis ungefähr 30% anzusteigen. Der Gehalt dieser Fettsäuren pro Liter Milch verläuft hierzu weitgehend parallel. Dieser Umstand ist dafür verantwortlich, dass die Leistung an ungesättigten Fettsäuren im gesamten Gemelk nur bis ca. zum 4./5. Laktationsmonat absinkt und dann, trotz weiter zurückgehender Milchmengenleistung, etwa konstant bleibt (Renner und Senft, 1971). Diese Tatsache ist ausserdem von milchtechnologischer Bedeutung. Der milchverwertenden Industrie bereitet hinsichtlich der Butterkonsistenz sogenannte "altmelke" Milch keine Probleme, dieselbe Milch kann aber infolge veränderter Eiweiss- und Mineralstoffzusammensetzung in der Käseproduktion zu Schwierigkeiten führen (Renner und Senft, 1971). Ein Spezialfall beobachteten die gleichen Autoren bei der dreifach ungesättigten Linolensäure. Diese verhält sich von den übrigen Fettsäuren verschieden, weist in den ersten vier Laktationsmonaten nur mittlere Anteile von ungefähr 0.6% auf, nachdem im Kollostrum solche von 1.3-1.4% üblich sind. Ab dem 5. Laktationsmonat stellt sich ein laufender Anstieg bis auf Anteile von über 2% ein, was einem Zuwachs von 0.3 g/l auf 1.3 g/l Milch entspricht. Nur bei dieser Fettsäure ist zu beobachten, dass die absolute Leistung an Linolensäure (in Gramm) in der zweiten Laktationshälfte wesentlich erhöht ist.

2.3.4 Genetisch bedingte Einflüsse auf den Fettgehalt

Individuelle Unterschiede im Fettsäuremuster des Milchfettes weisen auf unterschiedliche genetische Veranlagung der Tiere hin (Renner und Kosmack, 1974b). Aristova und Vlasova (1962) beobachteten, dass der erhöhte Fettgehalt der Jersey Rasse eine wesentlich stärker gesteigerte Leistung an gesättigten, als an ungesättigten Fettsäuren mit sich bringt. Rothenbühler (1979) attestierte der Milch von Holstein Friesian Kühen sowohl im Laktationsdurchschnitt aus Winter-/Sommerfütterung, als auch in diesen beiden Perioden selber, höhere prozentuale Anteile an kurz- und mittelkettigen Fettsäuren im Milchfett im Vergleich zu den beiden übrigen Schweizer Rinderrassen Simmentaler Fleckvieh und Braunvieh.

Um züchterische Fortschritte im Fettgehalt der einheimischen Rinderrassen erzielen zu können, geht es v.a. darum, die negative Beziehung zwischen dem Gehalt an ungesättigten Fettsäuren und dem Fettgehalt der Milch auf genetische Ursachen hin zu untersuchen.

Karijord et al. (1982) finden genetisch und phänotypisch stark positive Korrelationen zwischen den Anteilen verschiedener kurzkettiger Fettsäuren und in gleicher Weise auch zwischen den Anteilen an verschiedenen ungesättigten C 18-FS. Die Korrelation zwischen kurzkettigen und ungesättigten Fettsäuren waren genetisch und phänotypisch in allen Fällen negativ.

Renner und Kosmack (1974c) fanden signifikant positive phänotypische Beziehungen zwischen:

- dem prozentualen Anteil der kurzkettigen Fettsäuren und der Milchmengenleistung
- dem prozentualen Anteil der mittellangkettigen Fettsäuren und dem Milchfettgehalt,
- dem prozentualen Anteil an kurz- und mittellangkettigen Fettsäuren und der Fettmengenleistung;
- dem Gehalt (g/l) an kurz- und mittellangkettigen Fettsäuren und der Fettmengenleistung

sowie signifikant negative phänotypische Korrelationen zwischen:

- dem prozentualen Anteil der C 18-ungesättigten Fettsäuren und dem Milchfettgehalt,
- dem prozentualen Anteil an C 18-ungesättigten Fettsäuren und der Fettmengenleistung.

Die jeweils stärkeren Zusammenhänge in der gleichen Richtung bestanden bei den genetischen Korrelationen.

Die ermittelten Korrelationen zur Milchmengenleistung weisen darauf hin, dass die züchterisch angestrebte Erhöhung der Milchmengenleistung mit einem erhöhten Anteil an kurzket-

tigen und einem reduzierten Anteil an ungesättigten Fettsäuren verbunden ist.

Die ungesättigten C 18-FS sind genetisch in ihrem Anteil (%) (vgl. oben) und Gehalt (g/l) stark negativ mit der Fettmengenleistung korreliert, beim Gehalt wird diese Korrelation phänotypisch nicht signifikant positiv (Renner und Kosmack, 1974c).

Karijord et al. (1982) bestätigen die Untersuchungen von Renner und Kosmack (1974c) und finden genetisch und phänotypisch positive Korrelationen zwischen dem Anteil an kurzkettigen Fettsäuren und dem Milchfettgehalt, sowie genetisch und phänotypisch negative Korrelationen zwischen dem Anteil langkettiger Fettsäuren im Milchfett und dem Milchfettgehalt. Bereits beim Vergleich der Nachkommengruppen verschiedener Stiere fanden Renner und Kosmack (1974b), dass mit steigendem Fettgehalt der Milch der Anteil der gesättigten mittelkettigen Fettsäuren im Milchfett ebenfalls zunimmt, der der ungesättigten Fettsäuren aber abnimmt. Diese Beobachtung wird durch die bestehenden phänotypischen Korrelationen bestätigt.

Die genetischen Zusammenhänge zeigen, dass sich eine Selektion nach höheren Milchfettgehalten ungünstig auf das Fettsäuremuster auswirkt. Der Anteil der kurz- und mittelkettigen Fettsäuren würde ansteigen, derjenige der ungesättigten und langkettigen Fettsäuren im Milchfett sinken, allerdings nähme naturgemäss der Gehalt der einzelnen Fettsäuren pro Liter Milch trotzdem zu. Die Menge an ungesättigten Fettsäuren würde sich gemäss den phänotypischen Korrelationen von Renner und Kosmack (1974c) nur ca. halb so stark erhöhen, wie diejenige an mittelkettigen Fettsäuren, was darauf hindeutet, dass der tierische Organismus nur begrenzt in der Lage ist, bei erhöhtem Fettgehalt der Milch zusätzliche Fettreserven zu mobilisieren. Die Ergebnisse von Aristova und Vlasova (1962) deuten darauf hin, dass sich die beobachteten Tendenzen bei Milchfettgehalten von über 5% noch verstärken; sie wiesen nach, dass Jersey Kühe mit ihren hohen durchschnittlichen Fettgehalten, 85% mehr gesättigte und nur 45% mehr ungesättigte Fettsäuren pro kg Körpergewicht und Tag produzieren.

2.3.5 Züchterische Aspekte

Obwohl es sich beim Fettgehalt und dem Fettsäuremuster des Milchfettes um Merkmale handelt, die eine grosse Umweltabhängigkeit zeigen, weisen die Heritabilitätswerte (Renner und Kosmack, 1974b; Edwards et al., 1973) und Korrelationen (vgl. oben) ebenfalls eine genetische Kontrolle aus. Die Frage, ob Merkmale betreffend Fettgehalt oder Fettsäure-

muster in einem Selektionsentscheid mitberücksichtigt werden sollen, wird von Renner und Kosmack (1974c) negiert, da für die wesentlichen Qualitätsaspekte des Milchfettes mehrere Merkmale ins Zuchtprogramm aufgenommen werden müssten und dadurch der gesamte Selektionserfolg in allen berücksichtigten Merkmalen beeinträchtigt würde. Zudem weisen gemäss Renner und Kosmack (1974b, 1974c) nur die kurzkettigen Fettsäuren h^2 -Werte mit züchterischer Relevanz auf. Diese FS-Gruppe zeichnet sich zwar durch gute Verdaulichkeit aus und ist demzufolge von gewisser ernährungsphysiologischer Bedeutung, macht aber im Milchfett einen nur relativ geringen Anteil mit nicht sehr grosser Variabilität aus (vgl. Tab. 4). Für die ernährungsphysiologisch und milchtechnologisch wichtigen ungesättigten Fettsäuren ergeben sich aber Heritabilitäten, die eine züchterische Bearbeitung nicht erfolgversprechend erscheinen lassen.

Karijord et al. (1982) und Bartsch (1979) halten jedoch an der grundsätzlichen Möglichkeit durch Selektion die Fettsäurezusammensetzung zu ändern fest, allerdings als ein langwieriges Unterfangen (Bartsch, 1979) und infolge beschriebener Korrelationen der Fettsäuren untereinander und zum Milchfettgehalt unvorteilhaft bzw. schwierig zu realisieren (Karijord et al., 1982). Den genetischen Korrelationen zwischen Milchfettgehalt und Fettsäuremuster kann für ein zukünftiges Zuchtprogramm in dem Sinne praktische Bedeutung beigemessen werden, als sich Bemühungen um Verbesserung des Fettgehaltes der Milch zu Ungunsten der Qualität des Milchfettes auswirken. Dies hat in europäischen und insbesondere schweizerischen Marktverhältnissen deshalb keine Rechtfertigung mehr, weil Milch heute generell vermehrt Qualitätsaspekten genügen sollte, und nicht mehr allein gemäss ihrem energetischen Wert beurteilt wird.

3 Selektionsindex

Ein Ziel der Tierzucht ist die genetische Verbesserung von Nutztieren. Hierfür ist die klare Formulierung eines Zuchtziels unabdingbar. Sind darin mehrere Merkmale enthalten, stellt sich die Frage, auf welche Weise das formulierte Zuchtziel erreicht werden kann. Die Methode des Selektionsindex wurde von Smith (1936) zur Selektion nach mehreren Merkmalen in die Pflanzenzüchtung eingeführt und von Hazel (1943) für tierzüchterische Anwendungen weiterentwickelt. Bei Indexselektion erhält jedes zu selektierende Tier einen Wert zugeordnet, der aus verschiedenen, gemäss ihrer relativen Bedeutung gewichteten Merkmalen besteht. Hazel und Lush (1942) haben gezeigt, dass die Selektion nach einem Index der Selektion nach unabhängigen Selektionsgrenzen und diese ihrerseits der Tandemselektion bezüglich Zuchterfolg überlegen ist. Die Ueberlegenheit der Indexmethode wird mit zunehmender Anzahl Merkmale und ausgeglichener relativer Bedeutung derselben, grösser. Eine umfassende Darstellung der Indextheorie gibt Henderson (1963) und in Form eines Ueberblicks auch Lin (1978).

3.1 Allgemeine Formulierung

Sollen mittels eines Selektionsindex mehrere Merkmale gleichzeitig verbessert werden, müssen diese untereinander gewichtet werden. Das Zuchtziel wird dann als Gesamtzuchtwert T definiert:

$$T = \underline{w}' \cdot \underline{g}$$

wobei \underline{w} = Vektor der (wirtschaftlichen) Gewichte der Merkmale
im Gesamtzuchtwert
 \underline{g} = Vektor der additiv genetischen Werte der Merkmale
eines Tieres

Der so definierte Gesamtzuchtwert eines Tieres ist nicht direkt messbar und soll mit einem Selektionsindex geschätzt werden. Dazu werden gemessene Leistungen des Tieres selbst und/oder verwandter Tiere verwendet. Falls es nicht möglich ist, einzelne im Gesamtzuchtwert enthaltene Merkmale zu messen, werden Hilfsmerkmale zur Schätzung verwendet, die eine möglichst enge genetische Korrelation zu den nicht messbaren Merkmalen des Gesamtzuchtwertes aufweisen. Auch die Berücksichtigung von mehreren Informationsquellen zu einem Merkmal im Gesamtzuchtwert ist möglich. Es ergibt sich:

$I = \underline{b}' \cdot \underline{p}$ wobei \underline{b} = Vektor der Gewichte der Informationsquellen im Index
 \underline{p} = Vektor der phänotypischen Informationsquellen (meist Abweichungen vom Vergleichsdurchschnitt).

Im Selektionsindex werden die gemessenen Leistungen (Informationsquellen) so gewichtet, dass der Gesamtzuchtwert möglichst genau geschätzt wird, entweder dadurch, dass die Korrelation zwischen Index und Gesamtzuchtwert maximiert wird, oder über den Ansatz $E(I-T)^2 \rightarrow \text{Min}$. Es interessiert nun vor allem der Vektor \underline{b} der Gewichtungsfaktoren für die phänotypischen Informationsquellen, der den Index zur genauest möglichen Schätzung des Gesamtzuchtwertes macht.

3.1.1 Ableitung der Indexgleichungen

Es wird unterstellt, dass \underline{g} und \underline{p} multivariat normalverteilt sind, mit

$$E \begin{bmatrix} \underline{p} \\ \underline{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{\mu} \\ \underline{0} \end{bmatrix} \text{ und } \text{Var} \begin{bmatrix} \underline{p} \\ \underline{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{C} \\ \mathbf{C}' & \mathbf{G} \end{bmatrix},$$

- wobei $\underline{\mu}$ = Mittelwert der Informationen \underline{p} im Index
 \mathbf{V} = Varianz-Covarianz Matrix der Informationen \underline{p} im Index
 \mathbf{C} = Covarianzmatrix zwischen den Informationen \underline{p} im Index und den additiv genetischen Werten der Merkmale im Gesamtzuchtwert
 \mathbf{G} = Varianz-Covarianz Matrix der additiv genetischen Werte der Merkmale im Gesamtzuchtwert

Die Elemente der \mathbf{V} -Matrix zeigen auf der Diagonalen die Varianzen der einzelnen Informationsquellen und off-diagonal die Kovarianzen zwischen den Informationsquellen. Die \mathbf{C} -Matrix verknüpft über Kovarianzen die phänotypischen Informationsquellen mit den additiv genetischen Werten im Gesamtzuchtwert.

Die Varianz des Gesamtzuchtwertes lässt sich schreiben als:

$$\sigma_T^2 = E(T^2) = E(\underline{w}' \cdot \underline{g} \cdot \underline{g}' \cdot \underline{w}) = \underline{w}' \cdot E(\underline{g} \cdot \underline{g}') \cdot \underline{w} = \underline{w}' \cdot \mathbf{G} \cdot \underline{w}$$

die Varianz des Selektionsindex:

$$\sigma_1^2 = E(I^2) = E(\underline{b}' \underline{p} \underline{p}' \underline{b}) = \underline{b}' \cdot E(\underline{p} \underline{p}') \cdot \underline{b} = \underline{b}' \cdot \underline{V} \cdot \underline{b}$$

und die Kovarianz zwischen Index und Gesamtzuchtwert:

$$\sigma_{IT} = E(I \cdot T) = E(\underline{b}' \underline{p} \underline{g}' \underline{w}) = \underline{b}' \cdot E(\underline{p} \underline{g}') \cdot \underline{w} = \underline{b}' \cdot \underline{C} \cdot \underline{w}$$

Eine Möglichkeit, die Gewichtsfaktoren \underline{b} des Indexes möglichst genau zu schätzen besteht darin, die mittlere quadratische Abweichung $E(I-T)^2$ zu minimieren. Also:

$$\begin{aligned} E(I-T)^2 &= E(I^2 - 2 \cdot I \cdot T + T^2) \\ &= E(I^2) - 2 \cdot E(I \cdot T) + E(T^2) \\ &= \sigma_1^2 - 2 \cdot \sigma_{IT} + \sigma_T^2 \\ &= \underline{b}' \cdot \underline{V} \cdot \underline{b} - 2 \cdot \underline{b}' \cdot \underline{C} \cdot \underline{w} + \underline{w}' \cdot \underline{G} \cdot \underline{w} \end{aligned}$$

nach \underline{b} ableiten und Null setzen:

$$\begin{aligned} \frac{\partial E(I-T)^2}{\partial \underline{b}} &= 2 \cdot \underline{V} \cdot \underline{b} - 2 \cdot \underline{C} \cdot \underline{w} \\ &\implies 2 \cdot \underline{V} \cdot \underline{b} - 2 \cdot \underline{C} \cdot \underline{w} = 0 \\ &\implies \underline{V} \cdot \underline{b} = \underline{C} \cdot \underline{w} \quad \text{bzw.} \end{aligned}$$

$\underline{b} = \underline{V}^{-1} \cdot \underline{C} \cdot \underline{w}$

Nun wird aber die Kovarianz zwischen Index und Gesamtzuchtwert zur Varianz des Indexes:

$$\sigma_{IT} = \underline{b}' \cdot \underline{C} \cdot \underline{w} = \underline{b}' \cdot \underline{V} \cdot \underline{b} = \sigma_1^2$$

Die über obigen Ansatz maximierte Korrelation zwischen Index und Gesamtzuchtwert ergibt sich nun aus:

$$r_{I,T} = \frac{\sigma_{I,T}}{\sigma_I \cdot \sigma_T} = \frac{\sigma_1^2}{\sigma_1 \cdot \sigma_T} = \frac{\sigma_1}{\sigma_T}$$

und das Bestimmtheitsmass ist dann:

$$r_{I,T}^2 = \frac{\sigma_I^2}{\sigma_T^2}$$

3.1.2 Selektionserfolg in einzelnen Merkmalen des Gesamtzuchtwertes

Der Selektionserfolg in einem bestimmten Merkmal j des Gesamtzuchtwertes ergibt sich als Regression auf den Index:

$$\Delta G_j = i \cdot b_{g,j,I} \cdot \sigma_I, \quad \text{wobei } b_{g,j,I} = \text{Regressionskoeffizient zwischen additiv genetischem Wert } g \text{ des Merkmals } j \text{ und dem Index } I.$$

$$= i \cdot \frac{\sigma_{g,j,I}}{\sigma_I^2} \cdot \sigma_I = i \cdot \frac{b' \cdot c_j}{\sigma_I},$$

wobei $c_j =$ j -te Spalte der C-Matrix

da gilt:

$$\begin{aligned} b_{g,j,I} &= \frac{\sigma_{g,j,I}}{\sigma_I^2} = \frac{\text{COV}(g_j, b_1 p_1 + b_2 p_2 + \dots + b_n p_n)}{\sigma_I^2} \\ &= \frac{(b_1 \cdot \sigma_{g_j, p_1} + b_2 \cdot \sigma_{g_j, p_2} + \dots + b_n \cdot \sigma_{g_j, p_n})}{\sigma_I^2} \\ &= \frac{\underline{b}' \cdot (\text{j-te Kolonne der C-Matrix})}{\sigma_I^2} \\ &= \frac{b' \cdot c_j}{\sigma_I^2} \end{aligned}$$

$$\Rightarrow \Delta G_j = i \cdot \frac{b' \cdot c_j}{\sigma_I}$$

3.1.3 Klassische Indexrestriktion

Die Idee Selektionsindices zu restringieren findet sich ursprünglich bei Kempthorne und Nordskog (1959). Sie schlugen die Selektion nach einem Gesamtindex vor, unter der Nebenbedingung, dass in einem Merkmal des Gesamtzuchtwertes kein Zuchtfortschritt erzielt werden soll. Dies wird mit der Bedingung $\text{COV}(I, g_j) = 0$ für jedes Merkmal g_j des Gesamtzuchtwertes erreicht. Tallis (1962) entwickelte die Restriktionsmöglichkeit in der Art $\text{COV}(I, g_j) = k_j$ weiter, wobei k_j das Ausmass an genetischer Veränderung im Merkmal g_j angibt. Zuerst Cunningham (1969) und später Cunningham et al. (1970) geben einen einfachen Ansatz für die Restriktion $\text{COV}(I, g_j) = 0$ an, indem für jede Restriktion eine Hilfsvariable im Index hinzugefügt wird, sodass

$$\underline{V} \underline{b} = \underline{C} \underline{w}$$

zu

$$\begin{bmatrix} \underline{V} & \underline{c}_j \\ \underline{c}'_j & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \underline{b} \\ b_{n+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{C} \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \underline{w} \end{bmatrix}$$

wird. Zur \underline{V} -Matrix wird eine Zeile und korrespondierende Spalte (Zeile transponiert) von Kovarianzen zwischen dem additiv genetischen Wert des restringierten Merkmals und allen Merkmalen im Index hinzugefügt (Spalte \underline{c}_j der \underline{C} -Matrix). Das Diagonalelement ist 0 bzw. die Nullmatrix, wenn mehrere Merkmale im Index restringiert werden. Zur \underline{C} -Matrix wird je restringiertes Merkmal ein Nullvektor hinzugefügt. Der \underline{b} -Vektor der Gewichtungsfaktoren des restringierten Index berechnet sich unabhängig vom wirtschaftlichen Gewicht, das den restringierten Merkmalen zugeordnet wurde. Das "pseudowirtschaftliche" Gewicht eines restringierten Merkmals kann nachträglich durch Rücklösung aus der Indexgleichung berechnet werden. Dieses wirtschaftliche Gewicht ist dann für die korrekte Ermittlung der Varianz des Gesamtzuchtwertes sinnvollerweise zu verwenden. Ein unrestringierter Index mit den unter der Restriktion berechneten wirtschaftlichen Gewichten ergibt nun den gleichen \underline{b} -Vektor wie unter Restriktionsbedingungen, wo die wirtschaftlichen Gewichte der restringierten Merkmale keine Rolle spielen (vgl. Anhang A).

3.2 Optimale Indexrestriktion im Mehr-Pfade-Modell

Selektion findet in Nutztierpopulationen auf verschiedenen Pfaden und in unterschiedlicher Art und Weise statt. Als Pfade werden dabei die verschiedenen Wege der Weitergabe von Erbgut von einer Generation zur andern bezeichnet. Deshalb wird von einem 4-Pfade-Modell ausgegangen (Rendel und Robertson, 1950; Moll, 1987), da jeder Elter seine spezifischen Erbinformationen entweder über einen weiblichen oder männlichen Nachkommen weitergibt. Ueber mehrstufige Selektion kann aber ein einzelner Pfad auch in mehrere Selektionspfade aufgegliedert werden. In den folgenden Ausführungen wird deshalb auch der Begriff "Pfad" im Sinne eines "Selektionspfades" verwendet. In der Zuchtplanung wird meist Indexselektion auf allen Selektionspfaden angenommen. Dabei können auf den einzelnen Pfaden unterschiedliche Informationsquellen vorliegen. Dies führt, zusammen mit geschlechtsspezifischen Merkmalen und unterschiedlichen Prüfmöglichkeiten zu verschiedenen Selektionsindices auf den einzelnen Pfaden. Der Gesamtzuchtwert hingegen wird im allgemeinen für die Population als Ganzes definiert und deshalb über alle Pfade konstant beibehalten. Moll (1987) beschreibt, wie die Selektionsindices auf unterschiedliche Gesamtzuchtwerte auf den einzelnen Pfaden angepasst werden können.

Solange in der Nutztierzucht von mehreren Selektionspfaden mit jeweils spezifischen Subindices ausgegangen wird, kann jeder dieser Indices für sich allein berechnet werden. Ist man jedoch an einzelnen Merkmalen des Gesamtzuchtwertes, bzw. deren Veränderung in einer vorgegebenen Richtung interessiert, so muss der Selektionserfolg in diesen Merkmalen restringiert werden. Dabei ist es möglich ein Merkmal fix, d.h. auf einen vorzuzugenden Selektionserfolg, oder proportional zum Selektionserfolg in einem oder mehreren andern Merkmalen zu restringieren.

Die ursprüngliche Idee einzelne Selektionsindices fix zu restringieren (Kempthorne und Nordskog, 1959) wurde von Tallis (1962) auf proportionale Restriktionen erweitert. James (1968) zeigte, wie fixe und proportionale Restriktionen im gleichen Index kombiniert werden können. Harville (1974) und speziell (1975) findet, dass der Ansatz von Tallis (1962) nicht den maximalen Selektionserfolg bringt und zeigt Lösungen auf, die höhere genetische Veränderungen in den proportional restringierten Merkmalen zeigen. All diese Lösungen gelten aber nur für einen einzelnen Index innerhalb der Population. Niebel (1979) hat gezeigt, dass die so entwickelten Verfahren, auf verschiedene Subindices innerhalb einer Population angewendet, zu einem Verlust an Selektionserfolg führen. Dieser Verlust kann dadurch vermindert werden, dass die Restriktionsbedingungen nicht auf jedem einzelnen Selektionspfad (Subindex) gestellt und exakt eingehalten werden sollen, sondern nur für den Selektionserfolg der Gesamtpopulation erfüllt sein müssen. Dieses aufeinander abgestimmte

"Floaten" der Indexgewichte auf den verschiedenen Selektionspfaden erfordert das gleichzeitige Lösen des Gleichungssystems mit allen Subindices. Niebel und Van Vleck (1983) geben hierfür einen Lösungsansatz und erweitern den von Niebel (1979) gegebenen Algorithmus zusätzlich auf proportionale Restriktionen.

3.2.1 Allgemeine Formulierung des Ansatzes von Niebel und Van Vleck (1983)

Das Prinzip bei der Berechnung von Indexgewichten besteht darin, den Erwartungswert für den Selektionserfolg im Gesamtzuchtwert zu maximieren, entweder über Maximierung der Standardabweichung des Selektionsindex in der Art $E(I-T)^2 \rightarrow \text{Min}$ oder Maximierung des Korrelationskoeffizienten $r_{I,T}$ zwischen Index und Gesamtzuchtwert.

In Kapitel 3.1.1 sind die Indexgleichungen mit dem Ansatz $E(I-T)^2 \rightarrow \text{Min}$ abgeleitet. Die so erhaltene charakteristische Indexgleichung

$$\mathbf{V} \cdot \underline{\mathbf{b}} = \mathbf{C} \cdot \underline{\mathbf{w}}$$

kommt nun in den einzelnen Subindices zur Anwendung.

Wird nur mit einem Index innerhalb der Population selektiert, so beträgt der Zuchtfortschritt (ΔG) in Indexeinheiten pro Jahr (vgl. Kap. 3.1.2):

$$\Delta G/\text{Jahr} = \frac{i \cdot \sigma_I}{t}$$

- wobei i = Selektionsintensität
 σ_I = Standardabweichung des Index
 t = Generationsintervall

Bei Verwendung von mehreren Selektionsindices in einer Population kann der Selektionserfolg in Indexeinheiten pro Jahr nach Rendel und Robertson (1950) berechnet werden als:

$$\Delta G/\text{Jahr} = \sum_{i=1}^n c_i \cdot (\mathbf{b}'_i \cdot \mathbf{V}_i \cdot \mathbf{b}_i)^{\frac{1}{2}} = \underline{\mathbf{c}}' \cdot \underline{\boldsymbol{\pi}}$$

- wobei $\underline{\boldsymbol{\pi}}$ = Vektor der Standardabweichungen $(\mathbf{b}'_i \cdot \mathbf{V}_i \cdot \mathbf{b}_i)^{\frac{1}{2}}$ der einzelnen Subindices

\underline{c} = Vektor der Gewichtungsfaktoren c_i für die Standardabweichungen der einzelnen Subindices

Dabei gilt :

$$\underline{c} = \begin{bmatrix} q_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & q_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & q_n \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} i_1 \\ i_2 \\ \vdots \\ i_n \end{bmatrix} \cdot (\underline{q}' \cdot \underline{t})^{-1}$$

wobei \underline{q} = Vektor mit den Genanteilen $q_1 \dots q_n$, die die Pfade 1 ... n an die nächste Generation liefern.

\underline{i} = Vektor der Selektionsintensitäten in den einzelnen Pfaden (Subindices).

\underline{t} = Vektor der Generationenintervalle auf den Pfaden 1 ... n

Das Produkt $(\underline{q}' \cdot \underline{t})$ entspricht dem durchschnittlichen Generationenintervall über alle Pfade.

Die Selektionserfolge in den einzelnen Merkmalen des Gesamtzuchtwertes sind im Vektor \underline{f} gegeben als:

$$\underline{f} = \underline{M}' \cdot \underline{\beta}$$

wobei $\underline{\beta}$ = Vektor mit den Indexgewichten $[\underline{b}'_1, \underline{b}'_2, \dots, \underline{b}'_n]'$

\underline{M} = Matrix mit den Elementen $[c_1 \cdot C'_1 \cdot \sigma^{-1}_{I_1}, \dots, c_n \cdot C'_n \cdot \sigma^{-1}_{I_n}]'$.

Dimension: $(\sum_{i=1}^n m_i \text{ Informationsquellen}) \times \text{Anzahl Merkmale in T, } t_G$.

Dabei stehen die Zuchtfortschritte in den einzelnen Merkmalen zum Zuchtfortschritt in Indexeinheiten pro Jahr in folgender Beziehung:

$$\Delta G / \text{Jahr} = \underline{c}' \cdot \underline{\pi} = \underline{w}' \cdot \underline{f},$$

$$\text{denn } \underline{c}' \cdot \underline{\pi} = \sum_{i=1}^n c_i \cdot (\underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i)^{-\frac{1}{2}} = \sum_{i=1}^n c_i \cdot \sigma_{Ii}$$

$$\begin{aligned} \text{und } \underline{w}' \cdot \underline{f} &= \underline{w}' \cdot (\underline{M}' \cdot \underline{\beta}) \\ &= \underline{w}' \cdot \sum_{i=1}^n c_i \cdot \underline{C}'_i \cdot (\underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i)^{-\frac{1}{2}} \cdot \underline{b}_i \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{aber } \underline{w} &= \underline{C}_i^{-1} \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i \\ \underline{w}' &= (\underline{C}_i^{-1} \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i)' \\ &= \underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot (\underline{C}_i^{-1})' \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow &= \sum_{i=1}^n \underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot (\underline{C}_i^{-1})' \cdot c_i \cdot \underline{C}'_i \cdot (\underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i)^{-\frac{1}{2}} \cdot \underline{b}_i \\ &= \sum_{i=1}^n (\underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i) \cdot (\underline{b}'_i \cdot \underline{V}_i \cdot \underline{b}_i)^{-\frac{1}{2}} \cdot c_i \\ &= \sum_{i=1}^n c_i \cdot \sigma_{Ii} \end{aligned} \quad \text{Q.E.D.}$$

Ausgehend von den Definitionen und Notationen in Kapitel 3.1.1 ff. wird die Covarianzmatrix \underline{C} für Subindex i neu definiert als:

$$\underline{C}_i = \left[\underline{C}_{ui}, \underline{C}_{fi}, \underline{C}_{pi} \right] \text{ für } i = 1, \dots, n \text{ Subindices}$$

wobei \underline{C}_{ui} = Covarianzmatrix der t_{Gu} unrestringierten Merkmale in T und den m_i Informationsquellen für Subindex i . Dimension: $m_i \times t_{Gu}$

\underline{C}_{fi} = Covarianzmatrix der t_{Gf} fix restringierten Merkmale in T und den m_i Informationsquellen für Subindex i . Dimension: $m_i \times t_{Gf}$

\underline{C}_{pi} = Covarianzmatrix der t_{Gp} proportional restringierten Merkmale in T und den m_i Informationsquellen für Subindex i . Dimension: $m_i \times t_{Gp}$

In analoger Art wird der Vektor der wirtschaftlichen Gewichte aufgeteilt in

$$\underline{w} = \begin{bmatrix} \underline{w}'_u & \underline{w}'_f & \underline{w}'_p \end{bmatrix}'$$

wobei \underline{w}_u = Vektor der relativen wirtschaftlichen Gewichte der t_{Gu} unrestringierten Merkmale in T. Dimension: $t_{Gu} \times 1$

\underline{w}_f = Vektor der relativen wirtschaftlichen Gewichte der t_{Gf} fix restringierten Merkmale in T. Dimension: $t_{Gf} \times 1$

\underline{w}_p = Vektor der relativen wirtschaftlichen Gewichte der t_{Gp} proportional restringierten Merkmale in T. Dimension: $t_{Gp} \times 1$

Die Elemente des Vektors \underline{w}_f können die Werte Null annehmen, da sie die restringierten Gewichtungsfaktoren der einzelnen Subindices nicht beeinflussen. Dadurch wird aber die Varianz des Gesamtzuchtwerthes verfälscht. Korrekterweise müssen die restringierten wirtschaftlichen Gewichte für die Berechnung der Varianz des Gesamtzuchtwerthes nachträglich anhand des restringierten Lösungsvektors \underline{b} berechnet werden (vgl. Kap. 3.1.3 und Anhang A.1.3 und A.1.4). Die wirtschaftlichen Gewichte der proportional und selbstverständlich jene der unrestringierten Merkmale haben aber direkten Einfluss auf die Lösungen der Indexgleichungen.

Indexrestriktionen können grundsätzlich über Korrelationen zwischen Merkmalen im Gesamtzuchtwert und den Selektionindices oder über die Selektionserfolge in den einzelnen Merkmalen des Gesamtzuchtwerthes als fixe oder proportionale Restriktionen gestellt werden, wobei sich die Resultate nicht unterscheiden. Niebel und Van Vleck (1983) empfehlen Restriktionen nur dann über die Korrelation zwischen Merkmal und Index, wenn für Index und Gesamtzuchtwert standardisierte Variablen vorliegen (vgl. auch Harville, 1974). Da dies in tierzüchterischen Anwendungen i.d.R. nicht der Fall ist, beschränken sich folgende Ausführungen auf die Restriktionsmöglichkeiten über den Zuchtfortschritt in den Merkmalen des Gesamtzuchtwerthes. Niebel und Van Vleck (1983) definieren dazu die Transformationsmatrizen H bzw. H_0 und S_0 :

Die Transformationsmatrix H wird in drei Submatrizen U, F und P unterteilt und gebraucht, um mit C_1 Kovarianzen von Linearkombinationen der Merkmale im Gesamtzuchtwert für fixe und proportionale Restriktionen zu formen. Da in den folgenden Ausführungen die Gewichtung der Informationsquellen über die zu berechnenden Indexgewichte \underline{b} geschehen soll und deshalb keine vorgewählten Linearkombinationen fix oder proportional restringiert werden, vereinfachen sich F und P zu Einheitsmatrizen. Für das Handhaben von restringierten

Linearkombinationen von Merkmalen in T geben Niebel und Van Vleck (1983) genauere Ausführungen. Die Transformationsmatrix H wurde in vorliegender Arbeit durch das Wegfallen von Restriktionen auf Korrelationskoeffizienten und dem Verzicht auf Linearkombinationen vereinfacht.

$$H = \begin{bmatrix} & U & \\ \dots & \dots & \dots \\ F & 0 & \\ \dots & \dots & \dots \\ 0 & P & \end{bmatrix}$$

mit Dimension Anzahl Merkmale im Gesamtzuchtwert T, $t_G \times$ Anzahl restringierte Merkmale im Gesamtzuchtwert t_{Gr}

wobei U = Nullmatrix. Dimension: Anzahl unrestringierte Merkmale in T, $t_{Gu} \times$ Anzahl restringierte Merkmale in T, t_{Gr} ; also $t_{Gu} \times t_{Gr}$

F = Einheitsmatrix (keine Restriktionen auf Linearkombinationen von Merkmalen im Gesamtzuchtwert T). Dimension: Anzahl fix restringierte Merkmale in T, t_{Gf} ; also $t_{Gf} \times t_{Gf}$

P = Einheitsmatrix (keine Restriktionen auf Linearkombinationen von Merkmalen im Gesamtzuchtwert T). Dimension: Anzahl proportional restringierte Merkmale in T, t_{Gp} ; also $t_{Gp} \times t_{Gp}$

Die Matrix H_0 erhält man durch

$$H_0 = [\underline{w} \ H],$$

d.h. der Vektor der wirtschaftlichen Gewichte wird vor die Transformationsmatrix gestellt. Diese Matrix wird zur Bestimmung der restringierten wirtschaftlichen Gewichte gebraucht. Niebel und Van Vleck (1983) definieren eine zweite Transformationsmatrix S_0 , um fixe Restriktionen auf den Korrelationen zwischen Merkmalen des Gesamtzuchtwertes und dem Selektionsindex und auch proportionale Restriktionen ins Index-Gleichungssystem einzubringen.

$$S_0 = \begin{bmatrix} 1 : 0 : 0 : 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 : B : 0 : 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 : 0 : I : 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 : 0 : 0 : E \end{bmatrix}$$

wobei S_0 blockdiagonal, mit Dimension: $(t_{Gr} + 1) \times (t_{Gr} + 1 - v)$, v entspricht der Anzahl Gruppen (Merkmalsgruppen mit proportionalen Restriktionen zueinander).

1 = Skalar 1

B = nur für Restriktionen über Korrelationskoeffizienten gebraucht, fällt für tierzüchterische Anwendungen i.d.R. weg (vgl. Niebel und Van Vleck, 1983).

I = Einheitsmatrix, die mit den fixen Restriktionen auf den Selektionserfolgen korrespondiert. Dimension: (Anzahl fix restringierte Merkmale in T , t_{Gf} - Anzahl fixe Restriktionen auf den Korrelationen in der Gesamtpopulation). Da in vorliegender Arbeit keine Restriktionen auf Korrelationen berücksichtigt werden, ergibt sich also $t_{Gr} \times t_{Gf}$.

E = bezieht sich auf proportionale Restriktionen in den Merkmalen in T . Dimension: Anzahl proportional restringierte Merkmale in $T \times$ Anzahl proportional restringierte Merkmale in T - Anzahl Gruppen v).

Definition einer Gruppe:

Als Gruppe werden diejenigen Merkmale im Gesamtzuchtwert zusammengefasst, die untereinander, bzw. zueinander proportional restringiert sind, unabhängig vom Selektionserfolg in anderen Merkmalen in einer anderen Gruppe. Wird z.B. der Selektionserfolg des Merkmals Milchmenge (kg) an den Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt (%) im Verhältnis 1000:1 und an denjenigen des Merkmals Eiweissgehalt (%) im Verhältnis 1200:1 gekoppelt, so bilden diese drei Merkmale eine untereinander abhängige Gruppe (Milch kg - Fett %, Milch kg - Eiweiss %) mit dem Merkmal Milchmenge als gemeinsames Element. Dabei ist es nun nicht möglich eine proportionale Restriktion Fettgehalt : Eiweissgehalt zu stellen, denn dies würde die Beziehung der drei Merkmale untereinander unter Missachtung der genetischen Parameter bestimmen. Soll überdies auch eine proportionale Restriktion an das Verhältnis Tageszunahme : Fleischqualität gestellt werden, so bildet diese Restriktion eine zweite Gruppe, da sie unabhängig von der ersten erfüllt werden soll.

Das erste Element auf der Diagonalen der Matrix ist immer das Skalar 1. Alle Elemente offdiagonal der drei Submatrizen sind Null. Die Funktion der Submatrix E besteht darin, die proportionalen Restriktionen ins Gleichungssystem einzubringen und zu unterscheiden,

R_{0_i} für jeden Selektionspfad zu berechnen, die im gesamten Gleichungssystem die Berücksichtigung aller Restriktionen ermöglicht.

$$R_{0_i} = C_i \cdot H_0 \cdot S_0$$

mit Dimension: Anzahl Informationsquellen auf dem Pfad i (Subindex i), $t_{mi} \times$ (Anzahl restringierte Merkmale $t_{Gr} + 1$ - Anzahl Gruppen v)

Durch Weglassen der ersten Kolonne in R_{0_i} , die dem Produkt $V_i \cdot b_i$ entspricht, erhalten wir die $t_{mi} \times (t_{Gr} - v)$ dimensionierte Matrix R_i für $i = 1, 2, \dots, n$. Zusätzlich ist der Vektor \underline{a} definiert als

$$\underline{a} = [\underline{\rho}', \underline{g}_f', \underline{0}']'$$

mit Dimension: $(t_{Gr} - v) \times 1$

wobei $\underline{\rho}$ = Vektor der fixen Restriktionen auf den Korrelationen (vgl. Niebel und Van Vleck, 1983), fällt für die hier beschriebenen Anwendungen weg.

\underline{g}_f = Vektor der fixen Restriktionen auf den Zuchtfortschritten.
Dimension: $t_{Gr} \times 1$.

$\underline{0}$ = Nullvektor für die proportionalen Restriktionen. Dimension:
 $(t_{Gr} - v) \times 1$

Als Lösungsverfahren des Gleichungssystems brauchen Niebel und Van Vleck (1983) Newton-Raphson Iteration oder Iteration auf dem gesamten Gleichungssystem. Schwarz (1986) gibt eine verständliche Einführung in die Methodik der Newton-Raphson Iteration, die in der Literatur auch als Newton Verfahren bezeichnet wird. In vorliegender Arbeit wurde die Iteration auf dem Gesamtgleichungssystem angewendet.

Iteration auf dem Gesamtgleichungssystem

In Kapitel 3.1.1 wurde die Indexgleichung mit dem Ansatz $E(I-T)^2 \rightarrow \text{Min.}$ abgeleitet. Ein anderer Ansatz, nämlich die Maximierung der Selektionserfolge in den Merkmalen des

Gesamtzuchtwertes, führt zu den gleichen charakteristischen Indexgleichungen $\underline{V} \cdot \underline{b} = \underline{C} \cdot \underline{w}$. Die Iteration auf dem Gesamtgleichungssystem geht nun eben von dieser Idee aus, den in Kapitel 3.1.2 und 3.2.1 hergeleiteten Zuchtfortschritt in Indexeinheiten pro Jahr,

$$\Delta G / \text{Jahr} = \underline{c}' \cdot \underline{\pi} = \underline{w}' \cdot \underline{f}$$

unter Einhaltung der Restriktionsbedingungen

$$\sum_{i=1}^n c_i \cdot \mathbf{R}_i' \cdot \underline{b}_i \cdot \sigma_{1i}^{-1} = \underline{a}$$

zu maximieren.

Dabei gilt \underline{c} = Vektor der Gewichtungsfaktoren c_i für die Standardabweichungen der einzelnen Subindices.

$\underline{\pi}$ = Vektor der Standardabweichungen der einzelnen Subindices.

\underline{w} = Vektor der wirtschaftlichen Gewichte der Merkmale in T.

\underline{f} = Zuchterfolge in den einzelnen Merkmalen des Gesamtzuchtwertes T.

\mathbf{R}_i = Restriktionsmatrix für Index i, Herleitung vgl. oben.

σ_{1i} = Standardabweichung $(\underline{b}_i \cdot \mathbf{V}_i \cdot \underline{b}_i')^{\frac{1}{2}}$ auf einem einzelnen Selektionspfad.

\underline{a} = Vektor mit den Restriktionsbedingungen als Elemente (vgl. oben).

Der Ausdruck

$$\sum_{i=1}^n c_i \cdot \mathbf{R}_i' \cdot \underline{b}_i \cdot \sigma_{1i}^{-1} = \underline{a}$$

summiert die Selektionserfolge in den restringierten Merkmalen auf und muss, um die gestellten Restriktionen zu erfüllen, dem Vektor \underline{a} entsprechen. Die Matrix \mathbf{R}_i stellt dabei eine mit den Restriktionsbedingungen transformierte \mathbf{C}_i -Matrix dar.

Grundsätzlich stellt sich nun das Problem, ein lineares Gleichungssystem $\underline{f}(\underline{b})$ unter den Nebenbedingungen $\underline{u}(\underline{b}) = 0$ zu maximieren.

$$\left. \begin{array}{l} f_1(b_1, \dots, b_n) \\ \vdots \\ f_n(b_1, \dots, b_n) \end{array} \right\} = 0 \quad \left. \begin{array}{l} u_1(b_1, \dots, b_n) \\ \vdots \\ u_n(b_1, \dots, b_n) \end{array} \right\} \quad \begin{array}{l} \underline{f}(\underline{b}) \\ \\ \underline{u}(\underline{b}) \end{array} = 0$$

Eigentlich könnten nun mit Hilfe des Gleichungssystems $\underline{u}(\underline{b}) = 0$ Variablen in $\underline{f}(\underline{b})$ eliminiert und das Gleichungssystem so gelöst werden. Mit Hilfe von Lagrange-Multiplikatoren lässt sich das System aber eleganter auflösen. Anstelle von $\underline{f}(\underline{b})$ arbeitet man mit einer anderen Funktion, die bei Einhaltung der Nebenbedingungen die gleichen Werte annimmt:

$$\begin{aligned} \underline{F}(\underline{b}, \underline{\theta}) &= \underline{f}(\underline{b}) + \underline{\theta} \underline{0} \\ &= \underline{f}(\underline{b}) + \underline{\theta} \underline{u}(\underline{b}) \end{aligned}$$

Statt nun die partiellen Ableitungen $\frac{\partial \underline{F}}{\partial \underline{b}}$ und $\frac{\partial \underline{F}}{\partial \underline{\theta}}$ zu bilden und Null zu setzen, iteriert man auf dem gesamten Gleichungssystem. Dieses Vorgehen, angewendet auf den hier dargestellten Fall, führt zum Gleichungssystem

$$\begin{array}{l} \mathbf{V}_i \cdot \underline{b}_i^{(k)} + \mathbf{R}_i \cdot \underline{\theta}^{(k)} = \underline{r}_{0i} \\ \sum_{i=1}^n c_i \cdot \mathbf{R}_i' \cdot \underline{b}_i^{(k)} \cdot (\sigma_{1i}^{(k-1)})^{-1} = \underline{a} \quad (\text{Nebenbedingung}) \end{array}$$

für $i = 1, \dots, n$ und Iterationsrunden $k = 1, 2, \dots$
 und $\underline{r}_{0i} = \mathbf{C}_i \cdot \underline{w}$.

Der Term $\mathbf{R}_i \cdot \underline{\theta}$ bringt dabei die Restriktionen in die Indexgleichungen und damit lässt $\underline{\theta}$ als Vektor der Lagrange-Multiplikatoren gerade auch auf die wirtschaftlichen Gewichte der

restringierten Merkmale schliessen. Den unter Restriktionsbedingungen gültigen Vektor der wirtschaftlichen Gewichte erhält man durch

$$\underline{w}_{\text{restr.}} = \mathbf{H}_0 \cdot \mathbf{S}_0 \cdot \begin{bmatrix} 1 \\ -\underline{\theta} \end{bmatrix}$$

Die Multiplikation mit den Transformationsmatrizen \mathbf{H}_0 und \mathbf{S}_0 bringt dabei den Vektor $\begin{bmatrix} 1 \\ -\underline{\theta} \end{bmatrix}$ auf das gleiche Niveau von wirtschaftlichen Gewichten, denn

$$\mathbf{R}_{0i} = \mathbf{C}_i \cdot \mathbf{H}_0 \cdot \mathbf{S}_0$$

und \mathbf{R}_i entspricht \mathbf{R}_{0i} ohne erste Kolonne. Die Standardabweichung des Selektionsindex i in der k -ten Iterationsrunde ergibt sich als

$$\sigma_{I_i}^{(k)} = (\underline{b}_i^{(k)} \cdot (\underline{r}_{0i} - \mathbf{R}_i \theta^{(k)}))^{1/2}$$

Der Lösungsvektor $\underline{\beta}^{(k)}$ mit den Elementen $[\underline{b}_1^{(k)}, \underline{b}_2^{(k)}, \dots, \underline{b}_n^{(k)}, \theta^{(k)}]'$ erhält man durch Iteration auf

$$\underline{\beta}^{(k)} = \mathbf{B}^{-1(k)} \cdot \underline{d} \quad \text{für Iterationsrunde } k = 1, 2, \dots$$

wobei $\mathbf{B}^{(k)}$ = nichtsymmetrische Koeffizientenmatrix des Gesamtgleichungssystems.

$$\Rightarrow \mathbf{B}^{(k)} = \begin{bmatrix} \mathbf{V}_1 & \dots & \dots & \mathbf{0} & \dots & \mathbf{R}_1 \\ \vdots & & & \vdots & & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & & \vdots \\ \mathbf{0} & \dots & \dots & \mathbf{V}_n & \dots & \mathbf{R}_n \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ c_1 \mathbf{R}_1' (\sigma_{I_1}^{(k-1)})^{-1} & \dots & \dots & c_n \mathbf{R}_n' (\sigma_{I_n}^{(k-1)})^{-1} & \dots & 0 \end{bmatrix}$$

\underline{d} = Vektor mit den RHS-Elementen des Gesamtgleichungssystems, $[\underline{r}'_{01}, \underline{r}'_{02}, \dots, \underline{r}'_{0n}, \underline{a}']'$.

Das Iterieren auf dem Gleichungssystem wird solange fortgesetzt, bis der Lösungsvektor

$\underline{\beta}^{(k+1)}$ mit genügender Genauigkeit gegen $\underline{\beta}^{(k)}$ konvergiert. Als Startwerte liegen folgende Werte nahe:

$$\underline{\theta}^{(0)} = \underline{0}$$

$$\underline{b}_i^{(0)} = \mathbf{V}_i^{-1} \cdot \underline{r}_{0i}, \text{ für } i = 1, \dots, n.$$

4 Auswirkung von Selektion auf die genetische Varianz

4.1 Bivariate Normalverteilung, keine Selektion

Ausgehend von zwei bivariat normalverteilten Zufallsvariablen x und y mit

$$E \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu_x \\ \mu_y \end{bmatrix} \text{ und } \text{Var} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_x^2 & \sigma_{xy} \\ \sigma_{yx} & \sigma_y^2 \end{bmatrix},$$

gibt Kennedy (1989) für den bedingten Erwartungswert an einer bestimmten Stelle x , $E(y|x)$ die Beziehung:

$$E(y|x) = \mu_y + b \cdot (x - \mu_x) = \mu_y + \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \cdot (x - \mu_x)$$

Die folgende Graphik in Abbildung 1 verdeutlicht dies zusätzlich:

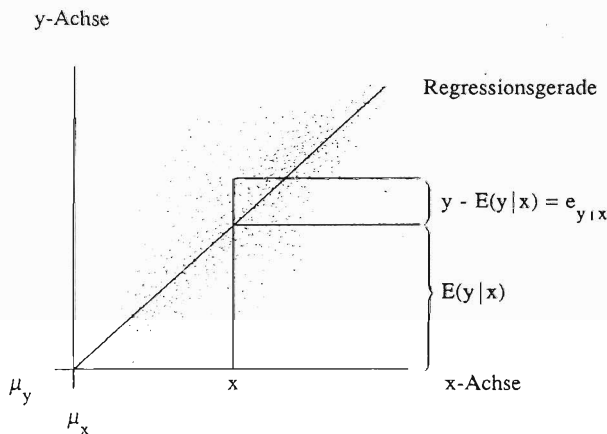


Abb. 1: bedingter Erwartungswert an einer bestimmten Stelle x

Weiter gilt:

$$\text{Var}(E(y|x)) = \text{Var}\left(\mu_y + \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \cdot (x - \mu_x)\right)$$

$$\begin{aligned} &= \frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x^4} \cdot \sigma_x^2 \\ &= \frac{r_{xy}^2 \cdot \sigma_x^2 \cdot \sigma_y^2}{\sigma_x^2} \\ &= r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Var}(e_{y|x}) &= \text{Var}(y|x - E(y|x)) = \text{Var}\left(y - \mu_y - \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x} \cdot (x - \mu_x)\right) \\ &= \sigma_y^2 - \frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x^2} \cdot \sigma_x^2 \\ &= \sigma_y^2 - \frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x^2} \\ &= \sigma_y^2 - \frac{r_{xy}^2 \cdot \sigma_x^2 \cdot \sigma_y^2}{\sigma_x^2} \\ &= \sigma_y^2 \cdot (1 - r_{xy}^2) \end{aligned}$$

Die Varianz von y kann nun dargestellt werden als Summe von zwei Komponenten:

$$\begin{aligned} \sigma_y^2 &= \text{Var}(E(y|x)) + \text{Var}(e_{y|x}) \\ &= r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2 + (1 - r_{xy}^2) \cdot \sigma_y^2, \end{aligned}$$

d.h. die totale Varianz von y enthält einen von x beeinflussten Teil $r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2$, und einen von x unbeeinflussten Teil $(1 - r_{xy}^2) \cdot \sigma_y^2$.

Erweitert man auf 3 Zufallsvariablen mit

$$E \begin{bmatrix} x \\ y \\ z \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu_x \\ \mu_y \\ \mu_z \end{bmatrix} \quad \text{und} \quad \text{Var} \begin{bmatrix} x \\ y \\ z \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_x^2 & \sigma_{xy} & \sigma_{xz} \\ \sigma_{yx} & \sigma_y^2 & \sigma_{yz} \\ \sigma_{zx} & \sigma_{zy} & \sigma_z^2 \end{bmatrix},$$

dann gilt nach Kennedy (1989):

$$y = \mu_y + \frac{\sigma_{yx}}{\sigma_x^2} \cdot (x - \mu_x) + e_{y|x} \quad \text{und}$$

$$z = \mu_z + \frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot (x - \mu_x) + e_{z|x}$$

Die Kovarianz zwischen y und z ist nun an jeder beliebigen Stelle x

$$\sigma_{yz} = \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} + \text{Cov}(e_{y|x}, e_{z|x})$$

$$\text{denn: } \sigma_{yz} = \text{Cov}\left(\frac{\sigma_{yx}}{\sigma_x^2} \cdot x + e_{y|x}, \frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot x + e_{z|x}\right),$$

da

$$\text{Cov}\left(\frac{\sigma_{yx}}{\sigma_x^2} \cdot x, e_{y|x}\right) = \text{Cov}\left(\frac{\sigma_{yx}}{\sigma_x^2} \cdot x, e_{z|x}\right) =$$

$$\text{Cov}\left(\frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot x, e_{y|x}\right) = \text{Cov}\left(\frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot x, e_{z|x}\right) = 0$$

als Voraussetzung gilt.

$$\Rightarrow \text{Cov}\left(\frac{\sigma_{yx}}{\sigma_x^2} \cdot x + e_{y|x}, \frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot x + e_{z|x}\right) =$$

$$\text{Cov}\left(\frac{\sigma_{yx}}{\sigma_x^2} \cdot x, \frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot x\right) + \text{Cov}(e_{y|x}, e_{z|x})$$

$$\Leftrightarrow \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^4} \cdot \sigma_x^2 + \text{Cov}(e_{y|x}, e_{z|x})$$

$$\text{Also gilt } \sigma_{yz} = \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} + \text{Cov}(e_{y|x}, e_{z|x})$$

und
$$\text{Cov}(e_{y_1|x}, e_{z_1|x}) = \sigma_{e_{y_1|x} e_{z_1|x}} = \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2}$$

4.2 Multivariate Normalverteilung, keine Selektion

In analoger Art und Weise kann nun auf multivariate Verteilung erweitert und in Matrixschreibweise dargestellt werden. Seien v_1 und v_2 Vektoren mit multivariat verteilten Zufallsvariablen und

$$E \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mu_1 \\ \mu_2 \end{bmatrix} \text{ und } \text{Var} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} \\ C_{21} & C_{22} \end{bmatrix}$$

Dann gilt:

$$E(v_1 | v_2) = \mu_1 + C_{12} C_{22}^{-1} (v_2 - \mu_2) \text{ und}$$

$$\text{Var}(e_{v_1 | v_2}) = C_{11} - C_{12} C_{22}^{-1} C_{21} \text{ mit}$$

$$\text{Var}(E(v_1 | v_2)) = C_{12} C_{22}^{-1} C_{21}$$

4.3 Bivariate Normalverteilung, Selektion

Unterstellt man Selektion an der Zufallsvariablen x in der Art, dass

$$E(x_{\text{selektiert}}) = E(x_s) = \mu_x + k \quad \text{und}$$

$$\text{Var}(x_{\text{selektiert}}) = \text{Var}(x_s) = \sigma_{x_s}^2,$$

dann ergibt sich für den Erwartungswert von y an beliebiger Stelle x_s :

$$E(y | x_s) = \mu_y + \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \cdot (x_s - E(x_s)).$$

In der Selektionstheorie sind auch die Schreibweisen

$$\begin{aligned} E(x_s) &= \mu_x + i\sigma_x && \text{und} \\ E(y|x_s) &= \mu_y + i r_{xy} \cdot \sigma_y \end{aligned}$$

gebräuchlich, wobei i für die standardisierte Selektionsintensität steht. Die Bezeichnung $\dots|x_s$ soll jeweils darauf hinweisen, dass an der Variablen x selektiert wurde und ist nicht mit der sonst in der mathematischen Schreibweise üblichen Bezeichnung für die Betrachtung an einer bestimmten Stelle x_s zu verwechseln.

Nach Cochran (1951) lässt sich σ_s^2 als

$$\sigma_{x_s}^2 = \sigma_x^2 \cdot (1 - i \cdot (i - t))$$

berechnen, wobei t die standardisierte Selektionsgrenze in Standardabweichungen angibt.

Die Fehlervarianz beträgt

$$\text{Var}(e_{y|x_s}) = \sigma_y^2 - \frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x^2} = (1 - r_{xy}^2) \cdot \sigma_y^2$$

und bleibt gleich wie beim bivariaten Fall ohne Selektion, da sie von x , bzw. σ_x nicht beeinflusst wird. Hingegen ergibt sich nun für

$$\text{Var}(E(y|x_s)) = \frac{\sigma_{xy}^2}{(\sigma_x^2)^2} \cdot \sigma_{x_s}^2,$$

worin nun der gesamte Effekt der Selektion enthalten ist. Die Auswirkung der Selektion an der Variablen x auf die Varianz der Variablen y lässt sich schreiben als:

$$\begin{aligned} \sigma_{y|x_s}^2 &= \text{Var}(E(y|x_s)) + \text{Var}(e_{y|x_s}) \\ &= \frac{\sigma_{xy}^2}{(\sigma_x^2)^2} \cdot \sigma_{x_s}^2 + \sigma_y^2 - \frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x^2} \\ &= \sigma_y^2 - \frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x^2} \cdot \left(1 - \frac{\sigma_{x_s}^2}{\sigma_x^2} \right) \end{aligned}$$

Nun ist aber

$$\sigma_{x_s}^2 = \sigma_x^2 \cdot (1 - i \cdot (i - t))$$

und damit wird $\sigma_{y|x_s}^2$ zu

$$\begin{aligned} \sigma_{y|x_s}^2 &= \sigma_y^2 - r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2 \cdot \left(1 - \frac{\sigma_x^2 \cdot (1 - i \cdot (i - t))}{\sigma_x^2}\right) \\ &= \sigma_y^2 - r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2 + r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2 \cdot (1 - i \cdot (i - t)) \\ &= \sigma_y^2 - r_{xy}^2 \cdot \sigma_y^2 \cdot i \cdot (i - t) \\ &= \sigma_y^2 \cdot (1 - r_{xy}^2 \cdot i \cdot (i - t)). \end{aligned}$$

Wenn keine Selektion an der Zufallsvariablen x erfolgt, ist offensichtlich, dass $\sigma_{x_s}^2 = \sigma_x^2$ und der zweite Term in obiger Gleichung Null wird, sodass $\sigma_{y|x_s}^2 = \sigma_y^2$.

Erweitert man nun erneut um die Zufallsvariable z analog dem bivariaten Fall ohne Selektion, so ergibt sich für die Selektion nach x :

$$\begin{aligned} y|x_s &= \mu_y + \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \cdot (x_s - E(x_s)) + e_{y|x_s} \\ z|x_s &= \mu_z + \frac{\sigma_{zy}}{\sigma_x^2} \cdot (x_s - E(x_s)) + e_{z|x_s} \end{aligned}$$

Die Kovarianz zwischen y und z nach Selektion an der Variablen x wird nun zu

$$\begin{aligned} \sigma_{(yz)|x_s} &= \sigma_{e_{y|x_s} e_{z|x_s}} + \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^4} \cdot \sigma_{x_s}^2, \text{ denn} \\ \text{Cov}(y|x_s, z|x_s) &= \text{Cov}\left(\frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \cdot x_s + e_{y|x_s}, \frac{\sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot x_s + e_{z|x_s}\right) \\ &= \frac{\sigma_{xy} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^4} \cdot \sigma_{x_s}^2 + \text{Cov}(e_{y|x_s}, e_{z|x_s}), \end{aligned}$$

wobei $\text{Cov}(e_{y_1 x_s}, e_{z_1 x_s}) = \text{Cov}(e_{y_1 x}, e_{z_1 x}) = \sigma_{e_{y_1 x} e_{z_1 x}}$ gilt, da die Kovarianz zwischen den Fehlertermen von der Variablen x nicht beeinflusst wird. Also erhält man durch weiteres umformen:

$$\begin{aligned} \sigma_{(yz)_1 x_s} &= \sigma_{e_{y_1 x} e_{z_1 x}} + \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^4} \cdot \sigma_{x_s}^2 \\ &= \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} + \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot \frac{\sigma_{x_s}^2}{\sigma_x^2} \\ &= \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot \left(1 - \frac{\sigma_{x_s}^2}{\sigma_x^2} \right) \end{aligned}$$

Unter Berücksichtigung von $\sigma_{x_s}^2 = \sigma_x^2 \cdot (1 - i \cdot (i - t))$ ergibt sich für $\sigma_{(yz)_1 x_s}^2$

$$\begin{aligned} \sigma_{(yz)_1 x_s}^2 &= \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} + \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx} \cdot \sigma_x^2 \cdot (1 - i \cdot (i - t))}{\sigma_x^4} \\ &= \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot (1 - (1 - i \cdot (i - t))) \\ &= \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot (i \cdot (i - t)) \end{aligned}$$

Für den Fall $z = x$ reduziert sich obige Formel auf

$$\begin{aligned} \sigma_{(yx)_1 x_s} &= \sigma_{yx} - \frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_x^2}{\sigma_x^2} \cdot \left(1 - \frac{\sigma_{x_s}^2}{\sigma_x^2} \right) \\ &= \sigma_{yx} \cdot \frac{\sigma_{x_s}^2}{\sigma_x^2}, \quad \text{bzw.} \quad = \sigma_{yx} \cdot (1 - i \cdot (i - t)) \end{aligned}$$

4.4 Multivariate Normalverteilung, Selektion

$\underline{v}_1, \underline{v}_2$ und \underline{v}_3 seien Vektoren mit multivariat normalverteilten Zufallsvariablen und

$$\begin{bmatrix} \underline{v}_1 \\ \underline{v}_2 \\ \underline{v}_3 \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \underline{\mu}_1 \\ \underline{\mu}_2 \\ \underline{\mu}_3 \end{bmatrix}; \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} & C_{13} \\ C_{21} & C_{22} & C_{23} \\ C_{31} & C_{32} & C_{33} \end{bmatrix} \right)$$

Selektion am Vektor \underline{v}_3 kann nun in Matrixschreibweise (Henderson, 1975) dargestellt werden als:

$$\begin{aligned} E(\underline{v}_3) &= \underline{\mu}_3 + \underline{k} \\ \text{Var}(\underline{v}_3) &= C_s \end{aligned}$$

Die Elemente der Matrix C_s berechnen sich gemäss den Ausführungen im Abschnitt 4.3.

Dann ist

$$\begin{aligned} E(\underline{v}_1 | \underline{v}_3) &= \underline{\mu}_1 + C_{13} C_{33}^{-1} (\underline{v}_3 - E(\underline{v}_3)) \\ &= \underline{\mu}_1 + C_{13} C_{33}^{-1} \underline{k} \end{aligned}$$

$$\text{Var}(E(\underline{v}_1 | \underline{v}_3)) = C_{13} C_{33}^{-1} C_s C_{33}^{-1} C_{31} \text{ und}$$

$$\text{Var}(e_{\underline{v}_1 | \underline{v}_3}) = C_{11} - C_{13} C_{33}^{-1} C_{31}$$

$\text{Var}(e_{\underline{v}_1 | \underline{v}_3})$ ist analog dem bivariaten Fall von der Selektion und damit von den Variablen \underline{v}_3 nicht beeinflusst. Der Effekt der Selektion am Vektor \underline{v}_3 auf die Varianz-Covarianzmatrix des Vektors \underline{v}_1 ergibt sich also als

$$\begin{aligned} \text{Var}(\underline{v}_1 | \underline{v}_3) &= \text{Var}(E(\underline{v}_1 | \underline{v}_3)) + \text{Var}(e_{\underline{v}_1 | \underline{v}_3}) \\ &= C_{13} C_{33}^{-1} C_s C_{33}^{-1} C_{31} + C_{11} - C_{13} C_{33}^{-1} C_{31} \end{aligned}$$

$$= C_{11} - C_{13} C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1} C_{31}$$

Setzt man $C_0 = C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1}$ ergibt sich

$$\text{Var} (v_{-1} | v_{-3_s}) = C_{11} - C_{13} C_0 C_{31}$$

Dabei ist offensichtlich, dass ohne Selektion $C_{33} = C_s$ ist und keine Reduktion der Varianzen eintritt. Der Effekt der Selektion am Vektor v_{-3} auf die Covarianzmatrizen C_{12} und C_{21} ist im folgenden, analog den Auswirkungen der Selektion auf die Covarianzen im bivariaten Fall, am Beispiel C_{12} hergeleitet:

$$\begin{aligned} \text{Cov} (v_{-1}, v_{-2} | v_{-3_s}) &= C_{12} - C_{13} C_{33}^{-1} C_{32} + C_{13} C_{33}^{-1} C_s C_{33}^{-1} C_{32} \\ &= C_{12} - C_{13} C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1} C_{32} \\ &= C_{12} - C_{13} C_0 C_{32} \end{aligned}$$

Für die Covarianzmatrizen C_{13} , C_{23} , bzw. C_{31} und C_{32} , d.h. den Covarianzen zwischen unselektiertem und selektiertem Vektor gilt z.B. für C_{13} :

$$\text{Cov} (v_{-1}, v_{-3} | v_{-3_s}) = C_s C_{33}^{-1} C_{31}$$

Allgemein lässt sich nun die Auswirkung von Selektion auf multivariat verteilte Zufallsvariablen folgendermassen darstellen:

Gegeben die Vektoren v_{-1} , v_{-2} und v_{-3} mit

$$\begin{bmatrix} v_{-1} \\ v_{-2} \\ v_{-3} \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mu_1 \\ \mu_2 \\ \mu_3 \end{bmatrix}; \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} & C_{13} \\ C_{21} & C_{22} & C_{23} \\ C_{31} & C_{32} & C_{33} \end{bmatrix} \right)$$

Selektion am Vektor v_{-3} , sodass

$$E(\underline{v}_3) = \underline{\mu}_3 + \underline{k}$$

$$\text{Var}(\underline{v}_3) = C_s$$

Dann ist

$$E \begin{bmatrix} \underline{v}_1 \\ \underline{v}_2 \\ \underline{v}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{\mu}_1 + C_{13} C_{33}^{-1} (C_{3s} - (\underline{\mu}_3 + \underline{k})) \\ \underline{\mu}_2 + C_{23} C_{33}^{-1} (C_{3s} - (\underline{\mu}_3 + \underline{k})) \\ \underline{\mu}_3 + \underline{k} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{\mu}_1 + C_{13} C_{33}^{-1} \underline{k} \\ \underline{\mu}_2 + C_{23} C_{33}^{-1} \underline{k} \\ \underline{\mu}_3 + \underline{k} \end{bmatrix}$$

und

$$\text{Var} \begin{bmatrix} \underline{v}_1 \\ \underline{v}_2 \\ \underline{v}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C_{11} - C_{13} C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1} C_{31} & C_{12} - C_{13} C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1} C_{32} & C_{13} C_{33}^{-1} C_s \\ C_{21} - C_{23} C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1} C_{31} & C_{22} - C_{23} C_{33}^{-1} (C_{33} - C_s) C_{33}^{-1} C_{32} & C_{23} C_{33}^{-1} C_s \\ C_s C_{33}^{-1} C_{31} & C_s C_{33}^{-1} C_{32} & C_s \end{bmatrix}$$

Es ist zu beachten, dass \underline{v}_1 , \underline{v}_2 und \underline{v}_3 nun nicht mehr multivariat normalverteilt sind, sofern die Kovarianzmatrizen C_{12} , C_{13} , C_{21} , C_{23} , C_{31} und C_{32} existieren.

4.5 Anpassung an die Indextheorie nach Cunningham (1975)

Grundsätzlich gilt zu beachten, dass die in den Abschnitten 4.1 - 4.4 hergeleiteten Formeln nur dann Gültigkeit haben, wenn genetische und phänotypische Varianzen und Kovarianzen für Tiergruppen berechnet werden sollen, die selber einer Selektion unterworfen waren. Geht es hingegen darum, die Veränderungen in den Varianzen und Kovarianzen von Nachkommengenerationen der ursprünglich selektierten Tiere abzuschätzen, so geben Bulmer (1971) und Fimland (1979) die gültigen Verfahren. Ein grundlegender Unterschied liegt darin, dass sich bei Selektion innerhalb einer Generation auch die Umweltvarianz, zusätzlich zur genetischen Varianzkomponente verändert, wogegen bei Selektion über mehrere Generationen i.d.R. konstante Umweltvarianz angenommen wird und Varianzveränderungen deshalb genetischer Natur sind. Dies führt im allgemeinen dazu, dass die Heritabilität bei Selektion innerhalb Generation ansteigt, wogegen diese bei Selektion über mehrere Generationen absinkt bzw. sich asymptotisch einem Grenzwert nähert. Weitere Erläuterungen hierzu finden sich in Kapitel 4.6.

Cunningham (1975) hat ein Verfahren entwickelt, das auf die in den Abschnitten 4.1 - 4.4 entwickelten Formeln bezug nimmt, aber die für die Indextheorie notwendigen Matrizen V , C und G (vgl. Kap. 3.1.1) in einem Schritt auf die Varianz-/Covarianzveränderungen von Stufenselektion anpasst. Der Vorteil dieser Methode liegt darin, dass unter Zuhilfenahme der Matrixalgebra nicht jedes Element einer Varianz-Covarianzmatrix einzeln berechnet werden muss.

Es gilt zu beachten, dass nach erfolgter Selektion an einem Merkmal die Eigenschaft der Normalverteilung verlorengeht und deshalb in solchen selektierten Gruppen Heritabilitätswerte und Korrelationen zwischen Merkmalen nicht mehr im herkömmlichen Sinne definiert sind. So ergeben sich unter Umständen völlig verschiedene Resultate, wenn der Selektionseffekt auf die phänotypische und genetische Varianz der verschiedenen untereinander korrelierten Merkmale berücksichtigt und hernach daraus die Heritabilität berechnet wird, oder wenn diese aus den korrigierten V - und C -Matrizen durch Rücklösung auf die involvierten Heritabilitätswerte berechnet werden. Aber auch aus den Rücklösungen für die Korrelationen und Heritabilitäten aus den V - und C -Matrizen ergeben sich Widersprüche, die auf die verletzte Eigenschaft der Normalverteilung zurückgehen. Es ist deshalb nicht zulässig, die für die Indexgleichung notwendigen V , C und G Matrizen aufgrund der, für die Selektion korrigierten Varianzen und Kovarianzen der einzelnen Merkmale, gemäss den üblichen Methoden der Indextheorie (Kap. 3) neu zu berechnen. Die V -, C - und G -Matrix müssen demgegenüber zuerst für die unselektierte Population aufgestellt und dann einzeln oder gemäss dem von Cunningham (1975) vorgestellten Algorithmus für den Effekt der Selektion korrigiert werden.

Angenommen $\underline{g} = g_1 \dots g_m$ als Vektor der additiv genetischen Werte der m Merkmale im Gesamtzuchtwert und die Merkmale $p_1 = p_1, \dots, p_n$ seien für die erste Stufe, die Merkmale $p_2 = p_0, \dots, p_z$ für die zweite Stufe der Selektion verfügbar, so sind grundsätzlich folgende Selektionsarten denkbar:

- a.) einstufige Selektion an p_1 und p_2 .
- b.) einstufige Selektion an p_1
- c.) einstufige Selektion an I_1 und p_2 , wobei I_1 der Index ist, der unter Verfahren b.) angewandt wird und nun als selbstständiges Merkmal berücksichtigt wird.

- d.) Zweistufenselektion: Erste Stufe an p_1 und zweite Stufe an p_1 und p_2 , wobei in der ersten Stufe die Merkmale p_1, \dots, p_n und in der zweiten Stufe p_1, \dots, p_z in einem Index gewichtet werden.
- e.) Zweistufenselektion: Erste Stufe an p_1 mittels eines Index $I_1 = b_1 \cdot p_1 + \dots + b_n \cdot p_n$, zweite Stufe an p_2 ebenfalls mittels Index $I_2 = b_0 \cdot p_0 + \dots + b_z \cdot p_z$.
- f.) Zweistufenselektion: Erste Stufe an p_1 mit Index $I_1 = b_1 \cdot p_1 + \dots + b_n \cdot p_n$, zweite Stufe an I_1 und p_2 mit Index $I_2 = b_{11} \cdot I_1 + b_{02} \cdot p_0 + \dots + b_{z2} \cdot p_z$.

Verfahren a.) und b.) sind einfache Anwendungen eines Selektionsindex und lassen sich durch die in Kap 3.2 behandelte Theorie lösen. In Variante c.) und f.) muss ein Index als Merkmal in einen zweiten Index einbezogen werden, wobei in der Variante f.) und auch in d.) und e.) alle Varianzen und Kovarianzen, soweit sie existieren für den Effekt der Selektion an I_1 korrigiert werden müssen.

Cunningham (1975) stellt nun die indexspezifischen Matrizen V , C und G in einer Matrix als

$$M = E(p, g)'(p, g) = \left[\begin{array}{cc} V & C \\ \dots & \dots \\ C' & G \end{array} \right] \left. \begin{array}{l} z \\ m \end{array} \right\}$$

dar. Bei einstufiger Selektion an den Variablen $p_1 = p_1, \dots, p_n$ mittels Index I_1 wird die Matrix neu bezeichnet als

$$M = E(p_1, p_2, g)'(p_1, p_2, g) = \left[\begin{array}{c|c} S & Q \\ \hline -Q' & R \end{array} \right] \left. \begin{array}{l} n \\ z-n \\ m \end{array} \right\}$$

Die Informationsquellen p_1, \dots, p_n können nun durch den Index I_1 ersetzt werden, was die Matrix M reduziert auf

$$M_{I_1} = E(I_1, P_2, g)'(I_1, P_2, g) = \left[\begin{array}{c|c} \underline{b}'_1 \cdot S \cdot \underline{b}_1 & \underline{b}'_1 \cdot Q \\ \hline Q' \cdot \underline{b}_1 & R \end{array} \right] \left. \begin{array}{l} \\ \\ \end{array} \right\} \begin{array}{l} n \\ z-n \\ m \end{array}$$

Falls keine Vorselektion an den Variablen stattgefunden hat, kann die Matrix wieder zerlegt werden und als Input für die Berechnung der Indexgewichte (vgl. Punkt c.)) gebraucht werden.

Hat hingegen Selektion an I_1 stattgefunden, müssen die Varianzen und Kovarianzen, die mit den unter Selektion stehenden Variablen korreliert sind, für den Effekt der Selektion korrigiert werden (Cochran, 1951). Definiert man nach Cunningham (1975) in Anlehnung an Cochran (1951)

$$w = \frac{s}{\sigma_{I_1}^2} = \frac{s}{\underline{b}'_1 \cdot V \cdot \underline{b}_1}, \text{ wobei } s = i \cdot (i - t), t = \text{standardisierte Selektionsgrenze}$$

und zusätzlich für den Fall f.) den Vektor

$$\underline{t} = (\underline{b}'_1 S \underline{b}_1, \underline{b}'_1 Q) \quad (\text{erste Zeile der Matrix } M_{I_1})$$

dann ergibt sich als Korrektur für die erste Stufe der Selektion an I_1 , falls der Index I_1 als selbstständige Informationsquelle in einer zweiten Stufe nochmals berücksichtigt werden soll, die Korrektur

$$\underline{t}' \cdot \underline{t} \cdot w$$

Die neue gesamte Varianz-Covarianzmatrix nach Cunningham (1975) lautet dann

$$M_{I_1}^* = M_{I_1} - \underline{t}' \cdot \underline{t} \cdot w$$

und ergibt zerlegt in die nun korrigierten Matrizen V , C und G den Input zur Berechnung der Indexgewichte der zweiten Selektionsstufe, basierend auf I_1 und p_0, \dots, p_z , wobei I_1 eine vorselektierte Informationsquelle darstellt.

Für die Selektionsvarianten d.) und e.) muss der Vektor \underline{t} neu definiert werden als:

$$\underline{t} = \underline{b}'_1 \cdot (S, Q)$$

dh. als Produkt der Indexgewichte \underline{b}_1 und den ersten n Zeilen der Matrix M . Die Korrektur für die Vorselektion an I_1 lässt sich für die Varianten d.) und e.), wo kein Index als Information in einem nächsten Index berücksichtigt werden muss, schreiben als:

$$M^* = M - \underline{t}' \underline{t} \cdot w$$

In die Dimensionen der ursprünglichen Matrizen V , C und G zerlegt, ergibt sich erneut der Input zur Berechnung der Indexgewichte in zweiter Selektionsstufe.

Der hier beschriebene, vereinfachte Rechengang von Cunningham (1975) beinhaltet keine neuen theoretischen Aspekte im Vergleich zu den Ausführungen von Cochran (1951), was auch an den Beispielen im Anhang weiter verifiziert werden kann.

4.6 Stetige Selektion an aufeinanderfolgenden Generationen

Werden mehrere Selektionsschritte an den gleichen Tieren vollzogen, so reduziert sich mit jeder Selektionsstufe die Varianz des unter Selektion stehenden Merkmals und der mit diesem korrelierten Merkmale. Dabei wird die Berücksichtigung dieses Varianzverlustes und der damit zusammenhängenden Parameter für dritte und folgende Selektionsstufen schwierig, weil die Eigenschaft der Normalverteilung schon nach einer ersten Selektionsstufe verlorenght (Finney, 1958; 1961; 1966; Cumow, 1961; Young, 1972a; 1972b; 1974). Simulationsstudien dürften hier, zumindest für die in diesem Kapitel besprochene Problematik der Selektion in aufeinanderfolgenden Generationen, einen Ausweg darstellen (Bulmer, 1971; 1976).

Grundsätzlich gilt es zu differenzieren, ob

- a.) die Tiere eines Zuchtprogramms einer Stufenselektion (Zweistufenselektion) unterzogen werden und erst danach Nachkommen produzieren,
- b.) die Tiere einstufig selektiert werden und dann Nachkommen produzieren, selbst aber in der Nachkommengeneration nicht mehr präsent sind
- oder c.) die einstufig selektierten Tiere in der von ihnen produzierten Nachkommengeneration noch vorhanden sind.

Für den zuerst erwähnten Fall gelten für das Berechnen des Selektionserfolges in der zweiten Selektionsstufe die in den Abschnitten 4.1 - 4.4 hergeleiteten Beziehungen, für den Fall c.) gibt Finland (1979) einen Ansatz. Der Fall b.) von stetiger Selektion an aufeinanderfolgenden Generationen ist Gegenstand der folgenden Ausführungen, welche im wesentlichen auf Bulmer (1971) basieren.

In seiner grundlegenden Arbeit geht Bulmer (1971) auf folgenden Widerspruch ein: Steht ein Merkmal unter Selektion, die in jeder Generation Extremwerte von der Zucht ausschliesst, so wird man eine Reduktion der genetischen Varianz in jeder Generation erwarten, bis diese schliesslich praktisch ganz eliminiert ist. Praktische Erfahrungen aber zeigen, dass Merkmale, die über mehrere Generationen unter Selektion stehen, durchaus noch immer einen grossen Anteil an genetischer Varianz aufweisen, auch wenn diese u. U. eine leichte Reduktion erfahren hat. Crow und Kimura (1970) zeigten, dass die Veränderung der Varianz sinkt, je grösser die Anzahl beteiligter Loci ist. Aufgrund dieser Erkenntnisse muss also die Schlussfolgerung, dass Selektion über mehrere Generationen zu Auslöschung von Varianz führen kann, falsch sein.

Der genotypische Wert G eines Individuums kann als Summe aller verschiedenen genotypischen Werte der beteiligten Loci geschrieben werden.

$$\sum_{i=1}^n g_i \quad \text{wobei } g_i = \text{genotypischer Wert am } i\text{-ten Locus}$$

$n = \text{Anzahl an der Ausprägung des Merkmals beteiligter Loci}$

Also gilt:

$$\text{Var}(G) = \text{Var}\left(\sum_{i=1}^n g_i\right) = \sum_{i=1}^n \text{Var}(g_i) + \sum_{i \neq j} \text{Cov}(g_i, g_j)$$

wobei $\text{Var}(g_i) = \text{Varianz am } i\text{-ten Locus}$
 $\text{Cov}(g_i, g_j) = \text{Covarianz zwischen } i\text{-tem und } j\text{-tem Locus}$

Unter den Hardy-Weinberg Bedingungen zufällige Paarung, keine Selektion ist die Kovarianz zwischen verschiedenen Loci null und es ergibt sich dann

$$\text{Var} (G) = \sum_{i=1}^n \text{Var} (g_i)$$

Dabei symbolisiert $\text{Var} (G)$ die Variabilität aller genotypischen Werte der verschiedenen Loci in einer Population und bezieht sich nicht nur auf die Variabilität zwischen verschiedenen Loci innerhalb eines Individuums. Geht man von einer unendlichen Anzahl Loci aus, die an der Ausprägung des Merkmals beteiligt sind und unterstellt man eine normalverteilte Umweltwirkung (infinitesimal model) kann bei zufälliger Paarung gezeigt werden, dass nicht nur das Merkmal normalverteilt ist, sondern dass auch die phänotypischen Werte von verwandten Individuen einer multivariaten Normalverteilung folgen, falls keine Kopplung von Loci vorliegt (vgl. Bulmer, 1971). Das bedeutet, dass die Regression von phänotypischen Werten auf verwandte Individuen die Anforderungen an Linearität und Homoskedastizität erfüllt.

Es ist deshalb zulässig, den Effekt der Selektion auf eine Nachkommengeneration mittels Regression der Nachkommen auf die beiden Eltern zu untersuchen:

$$Y = a + b_1 \cdot P_1 + b_2 \cdot P_2 + e = a + b \cdot (P_1 + P_2) + e$$

Bezeichnet man die phänotypische Varianz mit σ_p^2 , ist die Kovarianz Elter - Nachkomme $\frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2$, wobei h^2 die Heritabilität im engeren Sinne darstellt. Also folgt daraus

$$\begin{aligned} \text{Cov} (Y, P_1+P_2) &= h^2 \cdot \sigma_p^2 \\ \text{Var} (P_1+P_2) &= 2 \cdot \sigma_p^2 \\ \Rightarrow b &= \frac{\text{Cov} (Y, P_1+P_2)}{\text{Var} (P_1 + P_2)} = \frac{1}{2} \cdot h^2 \end{aligned}$$

und

$$\begin{aligned} \text{Var} (Y) &= b^2 \cdot \text{Var} (P_1+P_2) + \text{Var} (e) \\ \Rightarrow \text{Var} (e) &= \sigma_p^2 - 2 \cdot b^2 \cdot \sigma_p^2 = (1 - \frac{1}{2} \cdot h^4) \cdot \sigma_p^2 \end{aligned}$$

Unterstellt man Selektion an der Elterngeneration so, dass die phänotypische Varianz in der Elterngeneration von σ_p^2 auf $\sigma_p^{2'} = \sigma_p^2 + \Delta\sigma_p^2$ ändert und wird weiter zufällige Paarung ange-

nommen, so ergibt sich für die phänotypische Varianz in der Nachkommengeneration nach Bulmer (1971):

$$\begin{aligned} \text{Var}(Y) &= b^2 \cdot \text{Var}(P_1) + b^2 \cdot \text{Var}(P_2) + \text{Var}(e) \\ &= 2 \cdot b^2 \cdot (\sigma_p^2 + \Delta\sigma_p^2) + \text{Var}(e) \\ &= 2 \cdot b^2 \cdot (\sigma_p^2 + \Delta\sigma_p^2) + \sigma_p^2 - 2 \cdot b^2 \cdot \sigma_p^2 \\ &= \underline{\sigma_p^2 + \frac{1}{2} \cdot h^4 \cdot \Delta\sigma_p^2} \end{aligned}$$

Die Varianz in der Nachkommengeneration ändert sich also um den Betrag $\frac{1}{2} \cdot h^4 \cdot \Delta\sigma_p^2$. Diese Varianzveränderung muss die genetische Varianz des Merkmals betreffen, da auch bei Bulmer (1971) wie allgemein üblich von konstanter Umweltvarianz ausgegangen wird. In den üblichen Selektionsverfahren wird der Ausdruck $\Delta\sigma_p^2$ negativ sein, was zu einer Varianzreduktion in der folgenden Generation führt. Geschieht dies über mehrere Generationen, so geht die genetische Varianz relativ schnell zurück, bis die Heritabilität des Merkmals vernachlässigbar klein wird. Nun widerspricht dies aber der praktischen Erfahrung, dass auch für Merkmale unter kontinuierlicher Selektion über Generationen durchaus noch Heritabilitätswerte geschätzt werden, die kaum von den ursprünglichen abweichen.

Die Lösung dieses Widerspruchs liegt darin, dass die genetische Varianz eines Merkmals eine Summe aus zwei Komponenten darstellt, die einzeln als genetische Gleichgewichts-, bzw. Ungleichgewichtsvarianz (equilibrium genetic variance, disequilibrium genetic variance, vgl. Falconer, 1981) bezeichnet werden.

$$\text{Var}(G) = \sum_{i=1}^n \text{Var}(g_i) + \sum_{i \neq j}^n \text{Cov}(g_i, g_j)$$

Die Ungleichgewichtskomponente $\sum_{i \neq j}^n \text{Cov}(g_i, g_j)$ beruht auf dem "Kopplungsungleichgewicht" zwischen Loci, Falconer (1981) verwendet den weniger irreführenden Begriff "Gamenphasenungleichgewicht" (gametic phase disequilibrium), da diese genetische Ungleichgewichtskomponente nicht von der Kopplung zwischen Loci beeinflusst wird. Unter zufälliger

Paarung ohne Selektion ist die Ungleichgewichtskomponente $\sum_{i \neq j}^n \text{Cov}(g_i, g_j) = 0$. Dies trifft aber unter Selektionsbedingungen nicht zu, was schliesslich zur genetischen Varianzveränderung führt. Bulmer (1971) zeigt mittels Regression von Grosskindern auf ihre Grosseltern,

dass die Veränderung an genetischer Varianz ausschliesslich wegen des oben erwähnten Gamentenphasenungleichgewichtes zustande kommt. Daraus lässt sich schliessen, dass die Varianzveränderung einer Generation von Selektion keine permanente Aenderung der genetischen Gleichgewichtsvarianz darstellt, sondern ausschliesslich durch die negative Korrelation zwischen Loci hervorgerufen wird, was durch die Selektion bedingt ist. Es handelt sich dabei um epistatische Effekte. Dieser Umstand gilt aber streng nur unter der Voraussetzung, dass das unter Selektion stehende Merkmal effektiv durch eine unendlich grosse Anzahl Loci beeinflusst wird, die einzeln je einen vernachlässigbar kleinen Effekt auf die Merkmalsausprägung haben. Damit die Gleichgewichtsvarianz konstant bleibt, dürfen die betreffenden Genfrequenzen auch unter Selektion nicht ändern, was eine unendliche Anzahl beteiligter Loci voraussetzt.

Ueber die Regression von Grosskindern auf einen Eltern- und Grosseelternteil erhält man für die Kovarianz zwischen Individuum und Elter in ähnlicher Ableitung wie oben:

$$Y = a + b \cdot P_1 + c \cdot G_1 + c \cdot G_2 + e$$

Dabei ist aber

$$\begin{aligned} \text{Cov}(Y, P_1) &= b \cdot \text{Var}(P_1) + c \cdot \text{Cov}(P_1, G_1 + G_2) \\ \text{Cov}(Y, G_1 + G_2) &= b \cdot \text{Cov}(P_1, G_1 + G_2) + c \cdot \text{Var}(G_1 + G_2) \end{aligned}$$

oder

$$\begin{aligned} b \cdot \sigma_p^2 + c \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 &= \frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 \\ b \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 + c \cdot 2 \cdot \sigma_p^2 &= \frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{denn: } \text{Var}(P_1) &= \sigma_p^2 \\ \text{Cov}(Y, P_1) &= \frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 \\ \text{Cov}(Y, G_1) &= \frac{1}{4} \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 \\ \text{Cov}(P_1, G_1 + G_2) &= h^2 \cdot \sigma_p^2 \\ \text{Var}(G_1 + G_2) &= 2 \cdot \sigma_p^2 \\ \text{Cov}(Y, G_1 + G_2) &= \frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot \sigma_p^2 \end{aligned}$$

Also erhält man für

$$b = \frac{\frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot (2 - h^2)}{(2 - h^4)}$$

$$c = \frac{\frac{1}{2} \cdot h^2 \cdot (1 - h^2)}{(2 - h^4)}$$

Bewirkt nun die Selektion an den Grosseltern eine Varianzverschiebung der grosselterlichen Varianz von σ_p^2 auf $\sigma_p^2 + \Delta\sigma_p^2$, so ergibt sich die Kovarianz zwischen Y und P_1 als

$$\begin{aligned} \text{Cov}(Y, P_1) &= \text{Cov}(b \cdot P_1 + c \cdot G_1 + c \cdot G_2, P_1) = b \cdot \text{Var}(P_1) + c \cdot \text{Cov}(G_1 + G_2, P_1) \\ &= b \cdot \text{Var}(P_1) + \frac{1}{2} \cdot c \cdot h^2 \cdot \text{Var}(G_1 + G_2) \\ &= b \cdot (\sigma_p^2 + \frac{1}{2} \cdot h^4 \cdot \sigma_p^2) + c \cdot h^2 \cdot (\sigma_p^2 + \Delta\sigma_p^2) \end{aligned}$$

durch einsetzen der Regressionskoeffizienten b und c erhält man schliesslich:

$$\text{Cov}(Y, P_1) = \frac{1}{2} \cdot (h^2 \cdot \sigma_p^2 + \frac{1}{2} \cdot h^4 \cdot \Delta\sigma_p^2)$$

Die additiv genetische Varianz in der Elterngeneration entspricht grundsätzlich der doppelten Kovarianz zwischen Eltern und Nachkommen, also hier $h^2 \cdot \sigma_p^2 + \frac{1}{2} \cdot h^4 \cdot \Delta\sigma_p^2$. Dies ist nun aber genau gleich der Summe der additiv genetischen Varianz vor der Selektion und der Ungleichgewichtskomponente. Daraus folgt, dass der Beitrag an Varianzveränderung des sogenannten Gametenphasenungleichgewichts als Komponente der additiv genetischen Varianz gesehen werden muss (Bulmer, 1971).

Reduziert Selektion in der i-ten Generation die phänotypische Varianz von $\sigma_{p^i}^2$ auf $\sigma_{p^i}^2 + \Delta\sigma_{p^i}^2$, wobei $\Delta\sigma_{p^i}^2$ negativ ist, lässt sich die Auswirkung des Gametenphasenungleichgewichtes auf die nächste Generation nach folgender Rekursionsformel berechnen

$$\Delta_{i+1} = \frac{1}{2} \cdot \Delta_i + \frac{1}{2} \cdot h^4 \cdot \Delta\sigma_{p^i}^2 \quad (\text{Bulmer, 1971})$$

wobei i = Generation,

denn nur die Hälfte des Effekts des Gametenphasenungleichgewichtes wird an die nächste Generation weitergegeben. Falls $\Delta\sigma_{p^i}^2$ über die Generationen konstant bleibt oder einen

Grenzwert $\Delta \sigma_p^{2*}$ erreicht, strebt Δ_i relativ rasch zu einem Grenzwert Δ^* . Dieser kann einfach durch einsetzen von $\Delta_{i+1} = \Delta_i$ in obige Gleichung berechnet werden und man erhält:

$$\Delta^* = h^{*4} \cdot \Delta \sigma_p^{2*}$$

wobei mit h^{*2} der Grenzwert der Heritabilität bezeichnet wird. Vielfach wird die Grösse $\Delta \sigma_{pi}^2$ proportional der phänotypischen Varianz gewählt, also $\Delta \sigma_{pi}^2 = k \cdot \sigma_{pi}^2$. Wird dies in obige Gleichung eingesetzt, ergibt sich:

$$\begin{aligned} \Delta^* &= h^{*4} \cdot k \cdot \sigma_p^{2*} \\ &= \frac{(h_0^2 \cdot \sigma_{p0}^2 + \Delta^*)^2 \cdot k \cdot (\sigma_{p0}^2 + \Delta^*)}{(\sigma_{p0}^2 + \Delta^*)^2} = \frac{(h_0^2 \cdot \sigma_{p0}^2 + \Delta^*)^2 \cdot k}{(\sigma_{p0}^2 + \Delta^*)} \end{aligned}$$

$$\Rightarrow (1 - k) \cdot (\Delta^*)^2 + \sigma_{p0}^2 \cdot (1 - 2k \cdot h_0^2) \cdot \Delta^* - k \cdot h_0^2 \cdot \sigma_{p0}^2 = 0$$

Aufgelöst als quadratische Gleichung ergibt sich dann:

$$\Delta^* = \frac{-\sigma_{p0}^2 \cdot (1 - 2k \cdot h_0^2) \pm \sqrt{(\sigma_{p0}^2 \cdot (1 - 2k \cdot h_0^2))^2 + (4 \cdot (1 - k) \cdot (k \cdot h_0^4 \cdot \sigma_{p0}^2))}}{2 \cdot (1 - k)}$$

und schliesslich findet sich als die interessierende Lösung:

$$\Delta^* = \frac{\sigma_{p0}^2 \cdot (2k \cdot h_0^2 - 1 + \sqrt{1 - (4k \cdot h_0^2 \cdot (1 - h_0^2))})}{2 \cdot (1 - k)}$$

Bulmer (1971) gibt zu der hier dargestellten Varianzreduktion über mehrere Generationen von Selektion anschauliche Beispiele.

5 Schätzen der Selektionsintensität bei schiefen Verteilungen

In Kapitel 4 wurde der Einfluss von Selektion auf die Varianz-Covarianzstruktur einer Population dargestellt, der bei Mehrstufenselektion berücksichtigt werden muss. Um den Selektionserfolg nach der üblichen Formel

$$SE = i \cdot \sigma_p \cdot h^2 = i \cdot \sigma_g \cdot h$$

für eine bereits selektierte Population zu berechnen, genügt es nicht, nur den Effekt der Selektion auf die Varianzen und Kovarianzen der involvierten Merkmale zu berücksichtigen. Die Selektionsintensität i berechnet sich nämlich nur unter vorausgesetzter standardisierter Normalverteilung des zu selektierenden Merkmals nach der Formel

$$i = \frac{f(c)}{R}, \text{ wobei gilt:}$$

$f(x)$

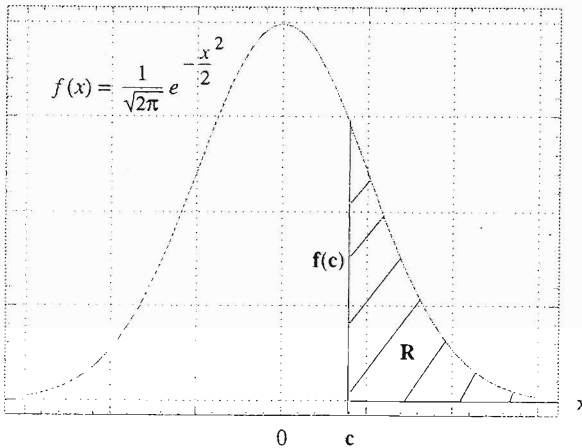


Abb. 2: standardisierte Normalverteilung

Ist die Voraussetzung der Normalverteilung verletzt, so muss die Selektionsintensität korrigiert werden. Mittels Simulation kann für jeden spezifischen Fall unterschiedlicher Selektionsanteile und Merkmalskorrelationen ein Korrekturfaktor für die Selektionsintensität in

diesen nicht normalverteilten Fällen geschätzt werden.

5.1 Zweistufenselektion, ein Merkmal

Mittels Monte-Carlo Methode wird der Effekt der Nicht-Normalität des Selektionsmerkmals nach einer ersten Selektionsstufe simuliert. Dabei dient ein, bezüglich seiner Varianz standardnormalverteiltes Merkmal, das in der Art

$$p_i = \mu + (\sigma_g \cdot a_i) + (\sigma_e \cdot b_i)$$

wobei p_i	= i-te Leistung
μ	= Mittelwert (Konstante)
σ_g	= genetische Standardabweichung
a_i, b_i	= Zufallszahlen $N \sim (0,1)$
σ_e	= Umwelt-Standardabweichung

generiert wird, als Selektionsgrundlage. Die Verteilung des Merkmals muss deshalb bezüglich der Varianzen standardisiert sein, weil i im normalverteilten Fall ebenfalls dem standardisierten Selektionsdifferential $f(c)/R$ entspricht. Die phänotypische Varianz des so generierten Merkmals ergibt sich aus

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2,$$

dh. es wird unterstellt, dass keine Kovarianz zwischen Genotyp und Umwelt besteht. Im standardisierten Fall ergibt sich also

$$\sigma_e = \sqrt{1 - \sigma_g^2}.$$

Durch eine erste Selektion wird die Verteilung des Merkmals schief, dabei gilt nach Cochran (1951) für die Korrelation zwischen Genotyp und Phänotyp, dh. die Heritabilität in der selektierten Gruppe

$$h_s = h \cdot \sqrt{\frac{1 - i_1 \cdot (i_1 - t)}{1 - h^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)}}$$

h = Heritabilitätskoeffizient im betreffenden Merkmal der unselektierten Ausgangspopulation

i_1 = standardisiertes Selektionsdifferential für eine erste Selektionsstufe, Selektionsintensität für die unselektierte Ausgangspopulation

t = standardisierte Selektionsgrenze als positive oder negative Abweichung von μ in Standardabweichungen

und für die genetische Standardabweichung nach der Selektion

$$\sigma_{g_s} = \sqrt{1 - h^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)}$$

Rönningen (1976) gibt nun den Korrekturfaktor für die Selektionsintensität für die zweite Selektionsstufe folgendermassen an:

$$\hat{f} = \frac{\bar{x}_g - h \cdot i_1 \cdot \sigma_g}{h \cdot \sqrt{\frac{1 - i_1 \cdot (i_1 - t)}{1 - h^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)}} \cdot \sqrt{1 - h^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)} \cdot \sigma_g \cdot i_2}$$

$$= \frac{\bar{x}_g - h \cdot i_1 \cdot \sigma_g}{h \cdot \sqrt{1 - i_1 \cdot (i_1 - t)} \cdot \sigma_g \cdot i_2}$$

dabei ist \bar{x}_g = durchschnittliche genetische Veränderung des Merkmals nach zwei Selektionsstufen

i_1 = stand. Selektionsintensität für die erste Stufe

i_2 = stand. Selektionsintensität für die zweite Stufe, Normalverteilung vorausgesetzt

Damit steht im Zähler des obigen Ausdrucks der Selektionserfolg der zweiten Stufe, der sich aufgrund der simulierten Daten effektiv ergibt. Der Nenner gibt den erwarteten Selektionserfolg unter Berücksichtigung der Auswirkung von Selektion auf die Heritabilität und die

genetische Standardabweichung wieder, ohne jedoch den Effekt der Selektion auf die Selektionsintensität zu berücksichtigen. Aus diesem Verhältnis zwischen effektivem, simuliertem Selektionserfolg der zweiten Stufe und dem, für i_2 unkorrigierten, erwarteten Selektionserfolg für die zweite Stufe ergibt sich der zu schätzende Korrekturfaktor für die Selektionsintensität der zweiten Stufe. Falls der erwartete Selektionserfolg, unter Verwendung des unkorrigierten i_2 einen grösseren Selektionserfolg, als der effektiv simulierte ergibt, wird der Korrekturfaktor $\hat{f} < 1$, dh. die wahre Selektionsintensität, unter Berücksichtigung der schiefen Verteilung nach der ersten Stufenselektion, nach unten korrigiert werden und umgekehrt.

5.2 Zweistufenselektion, zwei korrelierte Merkmale

Geht man erneut von einem bezüglich seiner Varianz standardnormalverteilten Merkmal p_1 in der Art

$$p_{1i} = \mu + (\sigma_{g_1} \cdot a_{1i}) + (\sigma_{e_1} \cdot b_{1i})$$

aus, wobei

- μ = Mittelwert (Konstante)
- σ_{g_1} = genetische Standardabweichung des ersten Merkmals
- σ_{e_1} = umweltbedingte Standardabweichung des ersten Merkmals
- a_{1i}, b_{1i} = normalverteilte Zufallszahlen $N \sim (0, 1)$ aus zwei verschiedenen Verteilungen

und

$$\sigma_{e_1} = \sqrt{1 - \sigma_{g_1}^2}$$

Das zweite Merkmal p_2 wird nun als mit p_1 korreliertes Merkmal generiert.

$$\begin{aligned}
 p_{2i} &= \mu + (r_{g_1g_2} \cdot \sigma_{g_2} \cdot a_{1i}) + \sqrt{\sigma_{g_2}^2 - (\sigma_{g_2} \cdot r_{g_1g_2})^2} \cdot a_{2i} + (r_{e_1e_2} \cdot \sigma_{e_2} \cdot b_{1i}) \\
 &\quad + \sqrt{\sigma_{e_2}^2 - (\sigma_{e_2} \cdot r_{e_1e_2})^2} \cdot b_{2i} \\
 &= \mu + (r_{g_1g_2} \cdot \sigma_{g_2} \cdot a_{1i}) + \left(\sigma_{g_2} \cdot \sqrt{1 - r_{g_1g_2}^2} \cdot a_{2i} \right) + (r_{e_1e_2} \cdot \sigma_{e_2} \cdot b_{1i}) \\
 &\quad + \left(\sigma_{e_2} \cdot \sqrt{1 - r_{e_1e_2}^2} \cdot b_{2i} \right)
 \end{aligned}$$

wobei σ_{g_2} = genetische Standardabweichung des zweiten Merkmals

σ_{e_2} = umweltbedingte Standardabweichung des zweiten Merkmals

$r_{g_1g_2}$ = genetische Korrelation zwischen erstem und zweitem Merkmal

$r_{e_1e_2}$ = Korrelation zwischen den Umwelten des ersten und zweiten Merkmals

a_{2i}, b_{2i} = normalverteilte Zufallszahlen $N \sim (0, 1)$, wobei jeweils die Zahlen a_{1i} und a_{2i} , sowie b_{1i} und b_{2i} aus der gleichen Verteilung stammen.

Auch hier gilt die Voraussetzung $\sigma_{p_1}^2 = \sigma_{g_1}^2 + \sigma_{e_1}^2$, bzw. $\sigma_{p_2}^2 = \sigma_{g_2}^2 + \sigma_{e_2}^2$ und für die phänotypische Kovarianz $\sigma_{p_1p_2} = \sigma_{g_1g_2} + \sigma_{e_1e_2}$. Dann ergibt sich für die phänotypische Korrelation zwischen p_1 und p_2

$$r_{p_1p_2} = \frac{\sigma_{p_1p_2}}{\sigma_{p_1} \cdot \sigma_{p_2}} = \frac{\sigma_{g_1g_2} + \sigma_{e_1e_2}}{\sigma_{p_1} \cdot \sigma_{p_2}} = \frac{\sigma_{g_1g_2}}{\sigma_{p_1} \cdot \sigma_{p_2}} + \frac{\sigma_{e_1e_2}}{\sigma_{p_1} \cdot \sigma_{p_2}}$$

$\sigma_{p_1p_2}$ = phänotypische Kovarianz zwischen erstem und zweitem Merkmal

$\sigma_{g_1g_2}$ = genetische Kovarianz zwischen erstem und zweitem Merkmal

$\sigma_{e_1e_2}$ = Kovarianz zwischen den Umwelten des ersten und zweiten Merkmals

Erweitert man mit $(\sigma_{g_1} \cdot \sigma_{g_2})$ und $(\sigma_{e_1} \cdot \sigma_{e_2})$, dann folgt:

$$r_{p_1 p_2} = \frac{\sigma_{g_1 g_2}}{\sigma_{g_1} \cdot \sigma_{g_2}} \cdot \frac{\sigma_{g_1}}{\sigma_{p_1}} \cdot \frac{\sigma_{g_2}}{\sigma_{p_2}} + \frac{\sigma_{e_1 e_2}}{\sigma_{e_1} \cdot \sigma_{e_2}} \cdot \frac{\sigma_{e_1}}{\sigma_{p_1}} \cdot \frac{\sigma_{e_2}}{\sigma_{p_2}}$$

unter Beachtung von $h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$ und $\frac{\sigma_e^2}{\sigma_p^2} = \frac{\sigma_p^2 - \sigma_g^2}{\sigma_p^2} = 1 - h^2$ ergibt sich

$$r_{p_1 p_2} = r_{g_1 g_2} \cdot h_1 \cdot h_2 + r_{e_1 e_2} \cdot \sqrt{1 - h_1^2} \cdot \sqrt{1 - h_2^2}$$

bzw.

$$r_{e_1 e_2} = \frac{r_{p_1 p_2} - (r_{g_1 g_2} \cdot h_1 \cdot h_2)}{\sqrt{1 - h_1^2} \cdot \sqrt{1 - h_2^2}}$$

h_1 = Heritabilitätskoeffizient des ersten Merkmals

h_2 = Heritabilitätskoeffizient des zweiten Merkmals

Damit lässt sich das zweite Merkmal ohne Vorgabe von Umweltkorrelation und -varianz auch schreiben als:

$$p_{2i} = \mu + \left(r_{g_1 g_2} \cdot \sigma_{g_2} \cdot a_{1i} \right) + \left(\sigma_{g_2} \cdot \sqrt{1 - r_{g_1 g_2}^2} \cdot a_{2i} \right) + \left(\frac{\sigma_{g_2} \cdot \sqrt{1 - h_2^2}}{h_2} \cdot \frac{r_{p_1 p_2} - (r_{g_1 g_2} \cdot h_1 \cdot h_2)}{\sqrt{1 - h_1^2} \cdot \sqrt{1 - h_2^2}} \cdot b_{1i} \right) + \left(\frac{\sigma_{g_2} \cdot \sqrt{1 - h_2^2}}{h_2} \cdot \sqrt{1 - \frac{(r_{p_1 p_2} - (r_{g_1 g_2} \cdot h_1 \cdot h_2))^2}{(1 - h_1^2) \cdot (1 - h_2^2)}} \cdot b_{2i} \right)$$

Es wird unterstellt, dass der erste Selektionsschritt am Merkmal p_1 und der zweite am Merkmal p_2 erfolgt. Die Korrelation zwischen Genotyp und Phänotyp des zweiten Merkmals nach

erfolgter erster Stufenselektion lässt sich in Anlehnung an Cochran (1951), bzw. Dempfle (1988) schreiben als:

$$r_{g_2 p_2 | p_1 s} = h_{2s} = \frac{\sigma_{g_2}^2 - \left(\frac{\sigma_{g_1 g_2} \cdot \sigma_{p_1 p_2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)}{\sigma_{p_1}^2} \right)}{\sqrt{\sigma_{p_2}^2 \cdot (1 - r_{p_1 p_2}^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)) \cdot \left(\sigma_{g_2}^2 - \frac{\sigma_{g_1 g_2}^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)}{\sigma_{p_1}^2} \right)}}$$

Grundsätzlich berechnet sich nämlich die Kovarianz zwischen zwei Variablen y und z, wenn die Verteilung nach der Variablen x abgeschnitten ist (Kap. 4.3) als

$$\sigma_{(yz) | x_s} = \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{xy} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot \left(1 - \frac{\sigma_{x_s}^2}{\sigma_x^2} \right)$$

bzw. unter Berücksichtigung von $\sigma_{x_s}^2 = \sigma_x^2 \cdot (1 - i \cdot (1 - t))$ folgt weiter

$$\sigma_{(yz) | x_s} = \sigma_{yz} - \frac{\sigma_{xy} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot (i \cdot (i - t))$$

Im gleichen Kapitel 4.3 finden sich auch die Formeln für

$$\sigma_{y | x_s}^2 = \sigma_y^2 \cdot (1 - r_{yx}^2 \cdot i \cdot (i - t))$$

$$\sigma_{z | x_s}^2 = \sigma_z^2 \cdot (1 - r_{zx}^2 \cdot i \cdot (i - t))$$

Generell gilt also für

$$r_{yz | x_s} = \frac{\sigma_{yz} - \left(\frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot i \cdot (i - t) \right)}{\sqrt{\sigma_y^2 \cdot (1 - r_{yx}^2 \cdot i \cdot (i - t)) \cdot \sigma_z^2 \cdot (1 - r_{zx}^2 \cdot i \cdot (i - t))}}$$

$$\sigma_{yz}^2 - \left(\frac{\sigma_{yx} \cdot \sigma_{zx}}{\sigma_x^2} \cdot i \cdot (i - t) \right)$$

$$= \frac{\sigma_y^2 - \frac{\sigma_{yx}^2}{\sigma_x^2} \cdot i \cdot (i - t) \cdot \left(\sigma_z^2 - \frac{\sigma_{zx}^2}{\sigma_x^2} \cdot i \cdot (i - t) \right)}{\sigma_y^2 - \frac{\sigma_{yx}^2}{\sigma_x^2} \cdot i \cdot (i - t) \cdot \left(\sigma_z^2 - \frac{\sigma_{zx}^2}{\sigma_x^2} \cdot i \cdot (i - t) \right)}$$

Angewandt auf die Korrelation zwischen Genotyp und Phänotyp des zweiten Merkmals nach der ersten Stufenselektion, heisst das

$$r_{g_2P_2|P_1} = h_{2s} = \frac{\sigma_{g_2}^2 - \left(\frac{\sigma_{g_1g_2} \cdot \sigma_{P_1P_2}}{\sigma_{P_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \right)}{\sigma_{g_2}^2 - \frac{\sigma_{g_1g_2}^2}{\sigma_{P_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \cdot \left(\sigma_{P_2}^2 - \frac{\sigma_{P_1P_2}^2}{\sigma_{P_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \right)}$$

$$= \frac{\sigma_{g_2}^2 - \left(\frac{\sigma_{g_1g_2} \cdot \sigma_{P_1P_2}}{\sigma_{P_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \right)}{\left(\sigma_{g_2}^2 - \frac{\sigma_{g_1g_2}^2}{\sigma_{P_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \right) \cdot \left(\sigma_{P_2}^2 - (1 - r_{P_1P_2}^2) \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \right)}$$

denn: $\sigma_{g_2P_2} = \sigma_{g_2}^2$

$\sigma_{g_2P_1} = \sigma_{g_1g_2}$

Q.E.D.

Die Korrelation zwischen dem Genotyp des Merkmals 2 und dem Phänotyp des Merkmals 1 berechnet sich als

$$r_{g_2P_1} = \frac{\sigma_{g_2P_1}}{\sigma_{g_2} \cdot \sigma_{P_1}}$$

wobei $\sigma_{g_2P_1} = r_{g_1g_2} \cdot \sigma_{g_1} \cdot \sigma_{g_2} = \sigma_{g_1g_2}$

$$\Rightarrow r_{g_2 p_1} = \frac{r_{g_1 g_2} \cdot \sigma_{g_1} \cdot \sigma_{g_2}}{\sigma_{g_2} \cdot \sigma_{p_1}} = r_{g_1 g_2} \cdot h_1$$

Für die genetische Standardabweichung des zweiten Merkmals nach der ersten Stufenselektion nach p_1 gilt:

$$\begin{aligned} \sigma_{g_2 | p_1_s} &= \sqrt{\sigma_{g_2}^2 - \frac{\sigma_{g_1 g_2}^2}{\sigma_{p_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)} \\ &= \sqrt{1 - r_{g_1 g_2}^2 \cdot h_1^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)} \cdot \sigma_{g_2}, \end{aligned}$$

denn gemäss Kap. 4.3 ist

$$\sigma_{y | x_s}^2 = \sigma_y^2 \cdot (1 - r_{xy}^2 \cdot i \cdot (i - t))$$

und deshalb

$$\begin{aligned} \sigma_{g_2 | p_1_s}^2 &= \sigma_{g_2}^2 \cdot (1 - r_{g_2 p_1}^2 \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)) \\ &= \sigma_{g_2}^2 \cdot \left(1 - \frac{\sigma_{g_2 p_1}^2}{\sigma_{g_2}^2 \cdot \sigma_{p_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)\right) \\ &= \sigma_{g_2}^2 \cdot \left(1 - \frac{\sigma_{g_1 g_2}^2}{\sigma_{g_2}^2 \cdot \sigma_{p_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t)\right) \\ &= \sigma_{g_2}^2 - \frac{\sigma_{g_1 g_2}^2}{\sigma_{p_1}^2} \cdot i_1 \cdot (i_1 - t) \end{aligned}$$

Nach Rönningen (1976) lässt sich nun anhand der hier hergeleiteten Beziehungen in analoger Art, wie bei Zweistufenselektion an einem Merkmal, der Korrekturfaktor für die Selektionsintensität als Verhältnis ableiten:

$$\hat{f} = \frac{\bar{x}_{g_2} - r_{g_2 p_1} \cdot i_1 \cdot \sigma_{g_2}}{r_{g_2 p_2 | p_1_s} \cdot \sigma_{g_2 | p_1_s} \cdot i_2}$$

wobei \bar{x}_{g_2} = durchschnittliche genetische Veränderung im zweiten Merkmal über beide Selektionsstufen hinweg aufgrund der simulierten Daten.

i_1 = standardisiertes Selektionsdifferential erste Stufe, Normalverteilung unterstellt

i_2 = standardisiertes Selektionsdifferential zweite Stufe, Normalverteilung unterstellt

6. Modellannahmen

6.1 Verwendete Merkmale und Populationsparameter

Um die Auswirkungen unterschiedlicher Züchtung erfassen zu können, wird Indexselektion (vgl. Kap. 3) unterstellt. Die für die Berechnungen notwendigen Populationsparameter wurden im wesentlichen der Arbeit von Moll (1987) entnommen.

Als Zuchtziel bzw. Gesamtzuchtwert wird ein aggregierter Genotyp mit den Merkmalen Nettozunahme, Fleischanteil, Milch-, Fett- und Eiweissmenge sowie Fett- und Eiweissgehalt angenommen. Für Fett- und Eiweissmerkmale werden keine wirtschaftlichen Gewichte vorgegeben, entsprechend der Situation in der Schweiz, wo diese Merkmale nicht Bestandteil des Milchpreises sind. Da die Zuchtverbände diese z.T. aber trotzdem in ihren Zuchtzielen berücksichtigen, werden diesen Merkmalen über Restriktionen "pseudowirtschaftliche" Gewichte zugeordnet. Als Informationsquellen, um den Gesamtzuchtwert eines Tieres zu schätzen, dienen die Merkmale Tageszunahme, Schlachtkörperbeurteilungsnote, Nettozunahme, Milchmenge, Fett- und Eiweissgehalt sowie Fett- und Eiweissmenge. Dabei dient die Informationsquelle Tageszunahme als Hilfsmerkmal zur Schätzung der Nettozunahme und die Schlachtkörperbeurteilungsnote zur Schätzung des Fleischanteiles. Dies ergibt schliesslich die Situation in Tabelle 5, dabei ist allerdings zu beachten, dass der zeitliche Anfall von Informationsquellen auf einzelnen Selektionspfaden zu abweichenden Situationen führen kann (vgl. Kap. 6.2.1 - 6.2.5).

Tabelle 5: Verwendete Merkmale im Gesamtzuchtwert und als Informationsquellen

Merkmal	im Gesamtzuchtwert	als Informationsquelle
Milchmenge (kg)	×	×
Fettgehalt (%)	×	×
Eiweissgehalt (%)	×	×
Fettmenge (kg)	×	×
Eiweissmenge (kg)	×	×
Tageszunahme (g)		×
Nettozunahme (g)	×	×
Fleischanteil (%)	×	
Schlachtkörperbeurteilung (Punkte)		×

Tabelle 6: Verwendete Populationsparameter und wirtschaftliche Gewichte (nach Moll, 1987; abweichende Quellen speziell gekennzeichnet)

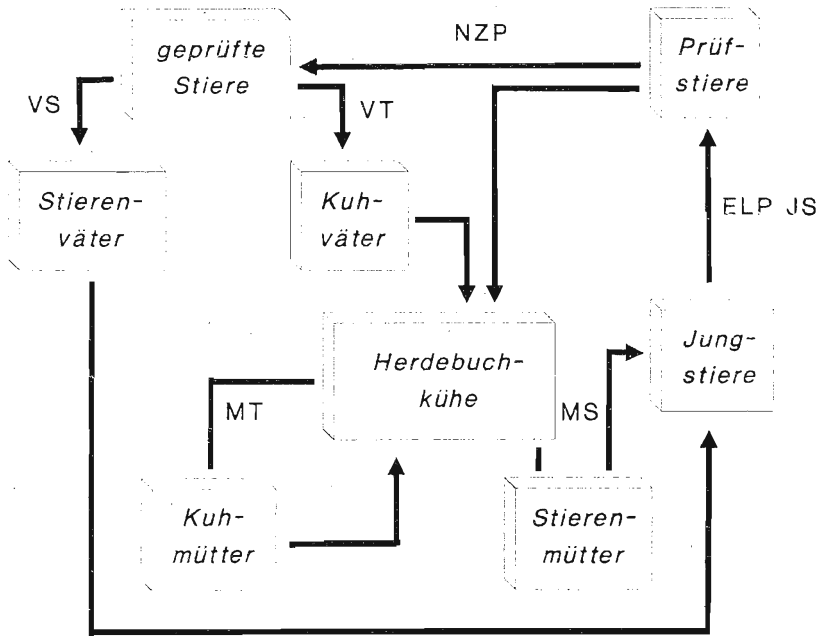
Merkmal	w Fr.	σ_p	h^2	$r_p = r_g$								
				1	2	3	4	5	6	7	8	
1 Milchmenge (kg)	0.49	700	0.25									
2 Fettgehalt (%)	0.--	0.35	0.50	-0.20								
3 Eiweissgehalt (%)	0.--	0.28	0.50	-0.20	0.50							
4 Fettmenge (kg)	0.--	40**	0.30	0.80*	0.25*	0.00*						
5 Eiweissmenge (kg)	0.--	35**	0.25	0.90*	0.00*	0.10*	0.90*					
6 Tageszunahme (g)	---	80	0.40	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00				
7 Nettozunahme (g)	3.52	60	0.25	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.90			
8 Fleischanteil (%)	92.--	0.80	0.40	-0.50	0.00	0.00	-0.25	-0.25	0.20	0.20		
9 Schlachtkörperbeurteilung (Punkte)	---	0.85	0.20	-0.40	0.00	0.00	-0.20	-0.20	0.20	0.20	0.50	

* : gewichtete Werte gem. Majjala und Hanna (1974)

** : Casanova (1990)

6.2 Populationsstruktur

Der totale Selektionserfolg wird über 5 Selektionspfade realisiert (Rendel und Robertson, 1950), wobei je Pfad Indexselektion mit z.T. unterschiedlichen Informationsquellen, Selektionsintensitäten und Varianz-Covarianzstrukturen unterstellt wird. Die Situation ist in Abbildung 3 dargestellt:



- ELP JS = Eigenleistungsprüfung Pfad Jungstiere
- VS = Pfad Vater - Sohn
- VT = Pfad Vater - Tochter
- MS = Pfad Mutter - Sohn
- MT = Pfad Mutter - Tochter
- NZZ = Nachzuchtprüfung

Abb. 3: Klass. 4-Pfade-Modell nach Rendel und Robertson (1950) auf Schweizerische Verhältnisse angepasst (zusätzlicher Selektionspfad Jungstiere)

Ausgegangen wird von 200'000 Herdebuchkühen und 100% künstlicher Besamung, wobei 20% der Herdebuchkühe mit Prüfstieren besamt werden (80% mit geprüften Stieren). Auf den Einbezug einer Nicht-Herdebuchpopulation und des Natursprungs wird verzichtet.

Ueber alle Pfade wird der gleiche Gesamtzuchtwert als einheitliches Zuchtziel angenommen. Wegen der unterschiedlichen Populationsparameter, Informationsquellen, Selektionsintensitäten und Varianzen für die einzelnen Merkmale je Pfad werden diese in den folgenden Kapiteln 6.2.1 - 6.2.5 näher erläutert. Die Varianz-Covarianzmatrizen V der phänotypischen Informationsquellen und die genotypisch-phänotypischen Covarianzmatrizen C für die einzelnen Pfade finden sich im Anhang B.1.1 - B.1.5, ebenso wie die weiteren benötigten Eingabeparameter gemäss Kapitel 3.2.1.

6.2.1 Pfad Jungtiere (JS)

Die Jungtiere entstammen der Gesamtpopulation. Deshalb dürfen die Populationsparameter der Ausgangspopulation gemäss Tabelle 6 verwendet werden. Das Generationenintervall für die Jungtiere beträgt nach Moll (1987) 2.25 Jahre und entspricht der heutigen Situation in der Schweizerischen Rindviehzucht beim Simmentaler Fleckvieh, Schwarzfleckvieh und Braunvieh.

Selektionsintensität:

150 Jungtiere stehen für die Eigenleistungsprüfung (ELP) auf Tageszunahme zur Verfügung. Diese Zahl ist durch die Kapazität der Aufzuchtstation gegeben. Während der ELP wird mit 20% Ausfallquote gerechnet, weitere 5% der Stiere gehen später wegen mangelnder Spermaqualität ab. Dabei wird unterstellt, dass es sich nicht um eine Selektion in bezug auf die Merkmale des Gesamtzuchtwertes handelt. Es verbleiben schliesslich noch 114 Stiere zur Selektion, davon werden 70% selektiert. Es stehen also schlussendlich rund 80 (79.8) Prüfstiere zur Verfügung. Von diesen 80 Prüfstieren fallen aufgrund der Kälbermeldekarten (Geburtsablauf, Erbfehler) nochmals 5% aus, so dass zum Schluss noch ca. 76 (75.81) Prüfstiere verbleiben.

Informationsquellen:

Das Merkmal Tageszunahme als Eigenleistung der Jungtiere selbst wird als einzige Informationsquelle zur Schätzung des Gesamtzuchtwertes verwendet.

6.2.2 Pfad Vater - Sohn (VS)

Die Stierenväter werden aus den ca. 76 (75.81) Prüfstieren selektiert. Da es sich dabei um eine vorselektierte Tiergruppe handelt, darf nicht mehr von den Populationsparametern der Gesamtpopulation ausgegangen werden. Die Selektion nach der Eigenleistung der Jungstiere im Merkmal Tageszunahme hat die Varianz-Covarianzstruktur der selektierten Tiergruppe verändert. Diesem Umstand ist mit den in Kapitel 4 erarbeiteten Methoden Rechnung zu tragen; der detaillierte Rechengang findet sich im Anhang B.1.2.

Das Generationsintervall für den Pfad Vater-Sohn wird in Anlehnung an Moll (1987) für Schweizerische Verhältnisse mit durchschnittlich 7 Jahren angenommen.

Selektionsintensität:

Es wird davon ausgegangen, dass jährlich 6 Stiere für die gezielte Paarung, d.h. zur Produktion der Jungstiere anfallen. Dies ist aus Gründen der Inzucht notwendig. Dafür stehen die 76 (75.81) Prüfstiere, die eine Nachzuchtprüfung (NZP) durchlaufen zur Verfügung. Nun hat aber die klassische Definition der Selektionsintensität nur für normalverteilte Grössen Gültigkeit. Diese Eigenschaft darf aber nach der Indexselektion der Jungstiere auf Tageszunahme nicht mehr postuliert werden. Die Selektionsintensität ist deshalb nach dem in Kapitel 5 beschriebenen Ansatz von Rönningen (1976) zu korrigieren. Der Rechengang dazu befindet sich im Anhang B.1.2.

Informationsquellen:

Die Merkmale Milchmenge (kg), Fett- und Eiweissgehalt (%) sowie Fett- und Eiweissmenge (kg) wurden an 71 Töchtern gemessen (Moll, 1987) und gehen als Durchschnittswerte in den Index ein. Die Tageszunahme liegt als Resultat der ELP vor, die Merkmale Nettozunahme und Schlachtkörperbeurteilung als Durchschnittswerte von 25 Söhnen des Stieres.

Dies ergibt folgende Informationsquellen auf dem Pfad VS:

Milchmenge (kg)	Ø aus 71 Töchtern
Fettgehalt (%)	Ø von 71 Töchtern
Eiweissgehalt (%)	Ø von 71 Töchtern
Fettmenge (kg)	Ø von 71 Töchtern
Eiweissmenge (kg)	Ø von 71 Töchtern
Tageszunahme (g)	ELP
Nettozunahme (g)	Ø von 25 Söhnen
Schlachtkörperbeurteilung	Ø von 25 Söhnen

6.2.3 Pfad Vater - Tochter (VT)

Die Kuhväter werden ebenfalls aus den ca. 76 (75.81) nachzuchtgeprüften Stieren selektiert. Deshalb dürfen auch auf diesem Selektionspfad nicht die Populationsparameter der Gesamtpopulation verwendet werden (vgl. Pfad VS). Die zu verwendenden, korrigierten Parameter sind im Anhang B.1.3 zusammengestellt. Das Generationsintervall für den Pfad Vater-Tochter wird mit 7.5 Jahren angenommen (Moll, 1987).

Selektionsintensität:

Ausgehend von 200'000 Herdebuchkühen und 100% künstlicher Besamung werden 80% der Kühe mit geprüften Stieren besamt. Pro Stier liegen für Schweizerische Verhältnisse durchschnittlich 35'000 Spermadosen vor und es wird von \emptyset 1.7 Besamungen pro Trächtigkeit ausgegangen (Moll, 1987). Also sind
$$\frac{200'000 \cdot 0.8 \cdot 1.7}{35'000} = 7.771,$$
 oder rund 8 Kuhväter pro Jahr notwendig. Wegen der Vorselektion der Jungstiere nach der ELP muss die Selektionsintensität gemäss dem Ansatz von Rönningens (1976) wie beim Pfad VS korrigiert werden. Die Erläuterungen hierzu finden sich im Anhang B.1.3.

Informationsquellen:

Gleich wie beim Pfad Vater-Sohn liegen die Merkmale Milch-, Fett- und Eiweissmenge (kg) sowie Fett- und Eiweissgehalt (%) als Durchschnittswerte von 71 Töchtern der Stiere vor, das Merkmal Tageszunahme (g) als Eigenleistung und die Schlachtkörperbeurteilung sowie die Nettozunahme (g) als Durchschnittswerte von 25 Söhnen.

Also gilt für den Pfad VT wie beim Pfad VS:

Milchmenge (kg)	\emptyset aus 71 Töchtern
Fettgehalt (%)	\emptyset von 71 Töchtern
Eiweissgehalt (%)	\emptyset von 71 Töchtern
Fettmenge (kg)	\emptyset von 71 Töchtern
Eiweissmenge (kg)	\emptyset von 71 Töchtern
Tageszunahme (g)	ELP
Nettozunahme (g)	\emptyset von 25 Söhnen
Schlachtkörperbeurteilung	\emptyset von 25 Söhnen

6.2.4 Pfad Mutter - Sohn (MS)

Die Stierenmütter werden ohne Vorselektionsstufe direkt aus den Herdebuchkühen der Gesamtpopulation selektiert. Deshalb haben auf diesem Selektionspfad die unkorrigierten Populationsparameter der Ausgangspopulation Gültigkeit. Für das Generationsintervall gibt Moll (1987) 6.6 Jahre an.

Selektionsintensität:

Die Selektion der Stierenmütter richtet sich nach der Anzahl benötigter Stierkälber pro Jahr. Diese wiederum sind z.T. bedingt durch die Kapazität der Aufzuchtstation. Für die Schweiz wird von 150 Stierkälbern pro Jahr (Moll, 1987) ausgegangen. Weiter wird ein Geschlechtsverhältnis von 50% und die Annahme, dass von den anfallenden Stierkälbern nur 30% als potentielle Prüfstiere geeignet sind unterstellt. Geht man davon aus, dass sich von den besten ausgewählten Herdebuchkühen nur 40% exterieurmässig als Stierenmütter eignen, diese eine Nutzungsdauer von 3.5 Jahren aufweisen und 0.9 Kälbern pro Kuh und Jahr produzieren, erhält man die Anzahl Stierenmütter vor der

"Exterieurselektion" gemäss
$$\frac{150}{0.5 \cdot 0.3 \cdot 0.9 \cdot 3.5 \cdot 0.4} = 793.65.$$
 Nimmt man für die Herdebuchkühe eine \emptyset Nutzungsdauer von 3.6 Jahren an (Moll, 1987), so müssen pro Jahr $\frac{200'000}{3.6} = 55'555.56$ Kühe remontiert werden. Von diesen Tieren erreicht aber nur

ein gewisser Anteil das Alter für die Selektion nach Eigenleistung als Stierenmutter, d.h. die 3. Laktation. Nimmt man wie Moll (1987) eine Ueberlebensrate von der ersten zur dritten Laktation von 53.36% an, so beginnen von den rund 55'556 Kühen noch ca. 29'645 die 3. Laktation. Es werden also von 29'645 Kühen schliesslich ungefähr 794 selektiert, d.h. 2.68%. Da keine Stufenselektion vorliegt, kann die Selektionsintensität unkorrigiert verwendet werden. Die Anzahl benötigter Stierenmütter beträgt aber schliesslich nur 317.45 pro Jahr (nur 40% von den 793.65 Kühen eignen sich als Stierenmütter).

Informationsquellen:

Auf dem Pfad Mutter-Sohn liegen die Eigenleistungen der Kühe selbst als Informationsquellen vor. Deshalb ändert die phänotypische Varianz-Covarianzmatrix **V** und die genotypisch-phänotypische Covarianzmatrix **C** gegenüber den Pfaden VS und VT. Die Merkmale Milch-, Fett- und Eiweissmenge sowie Fett- und Eiweissgehalt liegen als Eigenleistungen der Kühe selbst vor, hingegen fehlen Informationen über Tages- oder Nettozunahmen bzw. Schlachtkörperbeurteilung. Die **V**- und **C**-Matrix sind im Anhang B.1.4 angegeben.

Also gilt:

Milchmenge (kg)	Eigenleistung
Fettgehalt (%)	Eigenleistung
Eiweissgehalt (%)	Eigenleistung
Fettmenge (kg)	Eigenleistung
Eiweissmenge (kg)	Eigenleistung

6.2.5 Pfad Mutter - Tochter (MT)

Die Selektion der Kuhmütter geschieht innerbetrieblich und ist dadurch gekennzeichnet, dass i.d.R. nur eine beschränkte Tierzahl als Selektionsbasis zur Verfügung steht. Es wird davon ausgegangen, dass in jedem Betrieb diese Tiere eine nicht zusätzlich selektierte Auswahl der Gesamtpopulation darstellen. Deshalb können auf diesem Selektionspfad die Populationsparameter der Gesamtpopulation verwendet werden. Für das Generationsintervall gibt Moll (1987) 4.9 Jahre an.

Selektionsintensität:

Es wird eine durchschnittliche Betriebsgrösse von 16 Kühen mit einer Nutzungsdauer von 3.6 Jahren unterstellt. Es sind demzufolge innerbetrieblich $\frac{16}{3.6} = 4.44$ Tiere zu remontieren. Moll (1987) geht weiter davon aus, dass nur 90% der Herdebuchkühe als Kuhmütter geeignet sind (Exterieur etc.), unterstellt ein Geschlechtsverhältnis von 50% und 0.9 Kälber pro Kuh und Jahr. Im Modellbetrieb stehen dann $16 \cdot 0.5 \cdot 0.9 \cdot 0.9 = 6.48$ Tiere pro Jahr für die Selektion zur Verfügung. Da es sich hierbei um eine beschränkte Anzahl Tiere als Selektionsbasis handelt, wird zur Berechnung der Selektionsintensität die Approximation nach Burrows (1972) verwendet. Der genaue Rechengang ist im Anhang B.1.5 dargestellt.

Informationsquellen:

Auch auf diesem Selektionspfad liegen die Eigenleistungen der Kühe selbst vor und werden als Informationsquellen verwendet. Es sind dies, wie beim Pfad MS, die Merkmale Milch-, Fett- und Eiweissmenge sowie Fett- und Eiweissgehalt als Eigenleistung. Erneut keine Informationen liegen über über die Fleischleistung im Gesamtzuchtwert vor.

Dies ergibt schliesslich wie beim Pfad MS:

Milchmenge (kg)	Eigenleistung
Fettgehalt (%)	Eigenleistung
Eiweissgehalt (%)	Eigenleistung
Fettmenge (kg)	Eigenleistung
Eiweissmenge (kg)	Eigenleistung

Zusammenfassend über alle Pfade ergibt dies die Struktur in Tabelle 7:

Tab. 7: Gesamtzuchtwert und Informationsquellen über alle Pfade

	Milchmenge	Fettmenge	Eiweissmenge	Fettgehalt	Eiweissgehalt	Tageszunahme	Nettozunahme	Schlachtkörperqualität	Fleischanteil
Gesamtzuchtwert	x	x	x	x	x		x		x
Pfad JS Info'quellen						EL			
Pfad VS Info'quellen	71 Tö	71 Tö	71 Tö	71 Tö	71 Tö	EL Sö	25 Sö	25 Sö	
Pfad VT Info'quellen	71 Tö	71 Tö	71 Tö	71 Tö	71 Tö	EL Sö	25 Sö	25 Sö	
Pfad MS Info'quellen	EL	EL	EL	EL	EL				
Pfad MT Info'quellen	EL	EL	EL	EL	EL				

EL = Eigenleistung, Tö = Töchter, Sö = Söhne

6.3 Züchtungsmodelle

Um für die Diskussion verschiedener Züchtungsmodelle eine Ausgangsbasis zu erhalten, werden in einer ersten Referenzvariante die einzelnen Subindicies ohne Restriktion berechnet. Es gilt dabei zu beachten, dass die Fett- und Eiweissmerkmale je mit einem wirtschaft-

lichen Gewicht von 0 in den Gesamtzuchtwert eingehen. Sie werden deshalb bei der Selektion nur über vorhandene Kovarianzen zu Merkmalen mit einem wirtschaftlichen Gewicht $\neq 0$ berücksichtigt; direkte Selektionserfolge werden nur auf den Merkmalen Nettozunahme, Fleischanteil und Milchmenge realisiert, die ein wirtschaftliches Gewicht $\neq 0$ aufweisen.

Eine Gewichtung von 0 dieser Merkmale im Gesamtzuchtwert entspricht nicht der aktuellen Situation in der Schweizerischen Rindviehzucht, erlaubt aber, durch den Verbleib dieser Merkmale im Gesamtzuchtwert, die korrelierten Selektionserfolge zu beobachten. Die effektiven wirtschaftlichen Verhältnisse sind nur sehr schwer zu erfassen, da einerseits die Bezahlung der Milch in der Schweiz ausschliesslich nach ihrer Menge erfolgt, andererseits die Zuchtverbände für Zuchttiere auch Anforderungen an Milchgehaltsmerkmale stellen. Mit der Verwendung des wirtschaftlichen Gewichtes 0 wird mangels zuverlässig geschätzter, effektiver Werte bewusst eine Situation gewählt, die nicht vollumfänglich den, in der Praxis herrschenden Gegebenheiten Rechnung trägt.

Im Zuchtziel für die Referenzsituation werden deshalb nur die 3 Merkmale Nettozunahme, Fleischanteil und Milchmenge berücksichtigt.

Da die Referenzsituation die realen Verhältnisse nur beschränkt zu erfassen vermag, wird dies in einer weiteren Variante, durch die Bedingung, dass im Merkmal Fettgehalt kein Zuchtfortschritt entstehen soll, berücksichtigt. Dadurch wird diesem Merkmal ein "pseudowirtschaftliches" Gewicht zugeordnet, d.h. eine Gewichtung des Merkmals im Gesamtzuchtwert, die zum Selektionserfolg 0 beim Fettgehalt und damit zu einer praxisnäheren Situation führt. Die übrigen Merkmale bleiben in ihrer wirtschaftlichen Gewichtung unverändert.

Da auch die wirtschaftliche Gewichtung des Eiweissgehaltes von Fr. 0.- nicht der heutigen Situation in der Praxis entspricht, wird in einer nächsten Züchtungsmöglichkeit der Selektionsfortschritt in diesem Merkmal ebenfalls auf Null restringiert. Im Zuge erhöhten Ernährungsbewusstseins seitens der Konsumenten ist ein Absinken des Milcheiweissgehaltes und damit eine Qualitätseinbusse beim Produkt Milch ohnehin nicht zu begründen. Ernährungsphysiologische Aspekte würden eher für eine Erhöhung des Milcheiweissgehaltes und Stabilisierung des Fettgehaltes auf dem erreichten Niveau sprechen, wogegen aus volkswirtschaftlicher Sicht ein Anstieg der Gehaltswerte mit zunehmenden Kosten verbunden ist und v.a. die Milchfette zunehmend Absatzschwierigkeiten bereiten. Solche Ueberlegungen haben zu den Restriktionsvarianten mit jährlich fixen Zuchtfortschritten im Fettgehalt von 0% und einem ebenfalls fixen jährlichen Fortschritt im Eiweissgehalt von 0, +0.01 und +0.02% geführt. Anhand der immer höheren Anforderungen an den Selektionserfolg im Merkmal Eiweissgehalt sollen die züchterischen Konsequenzen und die veränderte wirtschaftliche Gewichtung dieser Merkmale verfolgt werden können.

Die erwähnten Verwertungsschwierigkeiten, v.a. für Milchfette unter den herrschenden

Marktbedingungen, verlangten auch die Abklärung von Restriktionsvarianten auf den Zuchtfortschritten in den Gehaltsmengenmerkmalen. Deshalb wird die Restriktion des Selektionserfolgs Fettmenge zuerst allein und dann kombiniert mit einer Nullrestriktion auf dem Zuchtfortschritt des Merkmals Eiweissmenge untersucht. Die Resultate aus dieser zusätzlichen Bedingung sind hauptsächlich wegen der hohen positiven Korrelationen des Merkmals Eiweissmenge zu den Merkmalen Milch- und Fettmenge interessant.

Die Idee proportionaler Restriktionen besteht darin, an den Zuchtfortschritt in einem Merkmal einen dazu relativen Fortschritt in einem weiteren Merkmal zu koppeln. Wenn zumindest ein proportional restringiertes Merkmal eine wirtschaftlich hohe Bedeutung aufweist, lässt sich nicht zuletzt auf diese Weise eine neue Zuchtrichtung besser in der Züchterschaft durchsetzen. Eine bestimmte Kovarianzstruktur zwischen den so in Beziehung gesetzten Merkmalen ist nicht notwendig, beeinflusst aber das Ausmass des zu realisierenden Selektionserfolges in den einzelnen Merkmalen. Mittels solcher proportionaler Restriktion der Gehaltsmengen soll abgeklärt werden, welche Auswirkungen durch doppelt so hohe Zuchtfortschritte im Merkmal Eiweiss- gegenüber dem Fettgehalt entstehen. Ergänzt wird diese Restriktionsmöglichkeit dann sukzessive durch fixe Restriktionen auf den jährlichen Selektionserfolgen in den Gehaltsmerkmalen.

Im Sinne einer Qualitätsverbesserung des Rohstoffs Milch sind natürlich auch proportionale Restriktionsbedingungen zwischen den Merkmalen Fettmenge und -gehalt, bzw. Eiweissmenge und -gehalt von Interesse. Der Zweck einer solchen Restriktionsvariante liegt darin, dass Zuchtfortschritte in den Gehaltsmengen nicht ausschliesslich über gesteigerte Selektionserfolge im Merkmal Milchmenge realisiert werden sollen, sondern mit den Züchterfolgen in den Mengenmerkmalen immer auch eine qualitative Verbesserung des Rohstoffes Milch einhergehen muss.

Im Unterschied zur proportionalen Kreuzrestriktion zwischen den Milchgehalten und den -gehaltsmengen (vgl. Kap. 7.5), soll schliesslich noch ein betriebswirtschaftlich relevanterer Ansatz verwendet werden. Der unter dem in der Schweiz herrschenden Mengenbezahlungssystem bedeutende Zuchtfortschritt im Merkmal Milchmenge soll an einen verhältnismässigen Fortschritt im Eiweissgehalt angekoppelt werden. Dadurch wird der Selektionserfolg in einem betriebswirtschaftlich (heute noch) weniger wichtigen an denjenigen in einem wirtschaftlich bedeutenden Merkmal gebunden. Volkswirtschaftliche und ernährungsphysiologische Ueberlegungen spielen insofern eine Rolle, als aus dieser Sicht ein Ansteigen des Fettgehaltes bzw. der Fettmenge nicht wünschenswert ist. Verbesserungen beim ernährungsphysiologisch wertvollen Milcheiweiss sollen nicht über steigende Züchterfolge bei der

Milchmenge und damit höheren Milcheinlieferungen, sondern über eine Qualitätsverbesserung der Milch erreicht werden. Diese Gesichtspunkte haben schliesslich zu proportionalen Restriktionen des Zuchtfortschritts im Merkmal Milchmenge im Verhältnis zu jenem im Merkmal Eiweissgehalt, kombiniert mit jeweils fixer Restriktion des Selektionserfolgs im Merkmal Fettgehalt geführt.

Ein Ueberblick über die in vorliegender Arbeit berechneten Züchtungsvarianten ist in Tab. 8 aufgeführt.

Tabelle 8: Züchtungsmodelle

keine Restriktionen

- Referenzsituation

fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt

- kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt
- kein Zuchtfortschritt in den Merkmalen Fett- und Eiweissgehalt
- kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt, jährlich fixer Zuchtfortschritte im Merkmal Eiweissgehalt von +0.01%
- kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt, jährlich fixer Zuchtfortschritte im Merkmal Eiweissgehalt von +0.02%

fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen

- kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettmenge
- kein Zuchtfortschritt in den Merkmalen Fett- und Eiweissmenge

proportionale Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen, teilweise kombiniert mit fixen Restriktionen der Zuchtfortschritte im Milchgehalt

- Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge in Verhältnis 2 : 1
- Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge in Verhältnis 2 : 1, kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt
- Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge in Verhältnis 2 : 1, keine Zuchtfortschritte in den Merkmalen Fett- und Eiweissgehalt
- Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge in Verhältnis 2 : 1, kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt, fixe Restriktion des Zuchtfortschritts im Merkmal Eiweissgehalt von +0.01%

Tabelle 8: Züchtungsmodelle (Forts.)

proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehalten und -gehaltsmengen

- Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweissmenge und -gehalt sowie Fettmenge und -gehalt je im Verhältnis 1 : 0.05

proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt, kombiniert mit fixer Restriktion des Zuchtfortschritts im Fettgehalt

- Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 2500 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt
- Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1500 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt
- Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1000 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt

7 Ergebnisse und Diskussion

In den folgenden Kapiteln werden die verschiedenen Züchtungsmöglichkeiten vorgestellt. Eine Uebersicht ist in Tab. 8 gegeben. Bei der Interpretation der Resultate sind einige allgemeine Punkte zu beachten:

- Grundsätzlich ergeben sich in vorliegender Arbeit auf den Pfaden Vater-Sohn (VS) und Vater-Tochter (VT) sowie Mutter-Sohn (MS) und Mutter-Tochter (MT) je dieselben Indexgewichtsfaktoren b . Dies ist deshalb der Fall, weil auf diesen Pfaden jeweils dieselben Informationsquellen an den gleichen Tieren gemessen und verwendet wurden. Aufgrund unterschiedlicher Selektionsintensitäten auf den einzelnen Pfaden resultieren aber trotz gleicher Informationsquellen verschiedene Selektionserfolge pro Generation.
- Es bestehen keine Kovarianzen (vgl. Tab. 6) zwischen den Merkmalen des Milchgehaltes bzw. der -gehaltmengen und denjenigen der Mastleistung. Dies führt dazu, dass der Subindex auf dem Pfad Jungstiere, wo ausschliesslich die Informationsquelle Tageszunahme verwendet wird, auf die meisten Züchtungsvarianten indifferent reagiert.
- Der Absolutbetrag eines b -Gewichtsfaktors allein gibt keinen Aufschluss über den in diesem Merkmal zu realisierenden Selektionserfolg. Er muss im Zusammenhang mit den, im Index berücksichtigten Merkmalen und deren zugehörigen Varianzen gesehen werden.

Die mit Hilfe der Gewichtsfaktoren b berechneten Zuchtwerte für die einzelnen Tiere einer Population, legen die Rangfolge der Tiere bezüglich der Merkmale im Gesamtzuchtwert fest. Werden für eine Population auf den Selektionspfaden unterschiedliche Informationsquellen verwendet, oder werden die Indices verschieden restringiert, ergeben sich jeweils unterschiedliche Standardabweichungen für die Zuchtwerte. Dies führt dazu, dass die Indexgewichte b zwischen verschiedenen Indices nicht vergleichbar sind und zuerst durch Division mit der zugehörigen Standardabweichung auf eine $N(\mu, 1)$ -Verteilung standardisiert werden müssen. Aus Gründen der Lesbarkeit ist zusätzlich noch der Faktor 100 verwendet worden.

Auf eine graphische Darstellung der standardisierten Indexgewichtsfaktoren der verschiedenen Subindices für die unterschiedlichen Züchtungsmodelle wurde aus Platzgründen verzichtet. Lineare Profile, analog den, in vorliegender Arbeit für die Zuchtfortschritte dargestellten, würden aber die Unterschiede bezüglich der zu treffenden Selektionsentscheide zwischen den einzelnen Züchtungsmodellen auch graphisch gut herauskristallisieren.

- Die Varianz des Gesamtzuchtwertes fällt in vorliegender Arbeit aus zwei Gründen unterschiedlich zwischen den einzelnen Pfaden VS/VT, MS/MT und dem Jungstierpfad aus:
 - * Auf dem Pfad Vater-Sohn und Vater-Tochter gilt eine, für die Vorselektion auf dem Pfad Jungstiere korrigierte, genotypische Varianz-Covarianzstruktur, was zu einer geringeren Varianz des Gesamtzuchtwertes führt.
 - * Durch die Restriktionen wird den betroffenen Merkmalen ein "pseudowirtschaftliches" Gewicht zugeordnet. Wird der Index ohne Restriktion unter Verwendung dieses Gewichtes berechnet, so ergeben sich dieselben b-Gewichtsfaktoren und damit Zuchtfortschritte. Das bedeutet, dass zur Berechnung der Varianz des Gesamtzuchtwertes jeweils diese "pseudowirtschaftlichen" Gewichte zu berücksichtigen sind.

- Insofern in vorliegender Arbeit wirtschaftliche Gewichte hergeleitet werden, handelt es sich ausschliesslich um, aus restringierten Indexgleichungen abgeleitete, sogenannte "pseudowirtschaftliche" Gewichte. Zwischen echten, aus Kosten-Nutzen Analysen hergeleiteten, und "pseudowirtschaftlichen" Gewichten wird im folgenden verbal nicht konsequent unterschieden. Für die Gewichtung des Gesamtzuchtwertes unter der spezifischen Restriktion eines Merkmals haben die abgeleiteten "pseudowirtschaftlichen" Gewichte Gültigkeit.

Das wirtschaftliche bzw. pseudowirtschaftliche Gewicht eines Merkmals sagt allein wenig über die Bedeutung dieses Merkmals im Vergleich zu den übrigen Merkmalen des Gesamtzuchtwertes aus. Hier würde die Umrechnung auf die wirtschaftliche bzw. pseudowirtschaftliche Bedeutung einer genetischen Standardabweichung jedes Merkmals im Gesamtzuchtwert Abhilfe schaffen. Aus Platzgründen wurde in vorliegender Arbeit darauf und auch auf die Darstellung dieser umgerechneten Werte als lineare Profile, die die Unterschiede zwischen den einzelnen Züchtungsmodellen in wirtschaftlicher Hinsicht besser zur Geltung bringen würden, verzichtet.

- Rückschlüsse vorliegender zuchtplanerischer Überlegungen auf die züchterische und (betriebs-)wirtschaftliche Praxis sind nur insofern zulässig, als das hier verwendete Zuchtziel, bzw. der Gesamtzuchtwert korrekt die wirklichen Verhältnisse erfasst und die unterstellte Indexselektion real in der geschilderten Art erfolgt.

7.1 Keine Restriktionen, Referenzsituation

Die Resultate für die Referenzsituation sind in Tab. 9 aufgeführt. Die standardisierten Gewichtsfaktoren b für die einzelnen Subindices zeigen keine gleichgerichtete Tendenz über

Tabelle 9: Ergebnisse für die Referenzsituation

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.75		13.13	-1.21	0.1004	-369.75	-47.12	-76.05	0.4621
	Pfad MS/MT			-2.13	2.32	0.0958	64.88	-123.26		
b · 100/σ _J	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	2.81		7.77	-0.72	0.06	-234.68	-27.87	-44.98	0.27
	Pfad MS/MT			-2.54	2.77	0.11	77.50	-147.24		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)									
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	23.22	-0.155	23.13	25.92	516.20	-0.070	-0.086		
	Pfad VT	21.78	-0.146	21.71	24.32	484.33	-0.066	-0.081		
	Pfad MS	2.78	-0.282	19.35	22.14	427.99	-0.070	-0.124		
	Pfad MT	0.55	-0.056	3.83	4.39	84.78	-0.014	-0.024		
	total	11.42	-0.151	15.92	17.98	354.66	-0.052	-0.075		
SE / Jahr total		1.83	-0.024	2.55	2.88	56.86	-0.008	-0.012		

Tabelle 10: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	200.8372	0.3826	0.1464
Pfad VS/VT	169.0582	193.2375	0.8749	0.7654
Pfad MS/MT	83.7138	200.8372	0.4168	0.1737

alle Subindices gesehen. Auf den Pfaden Mutter-Sohn (MS) und Mutter-Tochter (MT) liegen nur Eigenleistungen der Kühe selbst vor, deshalb fehlen auch die Informationsquellen Nettozunahme, Schlachtkörperbeurteilung und Tageszunahme, was schlussendlich zu den beobachteten Unterschieden in den Gewichtsfaktoren b beiträgt. Die Gewichtung der Merkmale zwischen den mütterlichen und väterlichen Pfaden ist nur anhand der standardisierten Gewichtsfaktoren b zu beurteilen. Dabei wird ersichtlich, dass die Merkmale Milchmenge und Fettgehalt auf den mütterlichen Pfaden stärker gewichtet werden, wogegen hauptsächlich das Merkmal Eiweissgehalt auf den väterlichen Pfaden stark (negativ) gewichtet ist. In dieser Hinsicht würden die nicht standardisierten Werte ein falsches Bild vermitteln.

Die Bestimmtheitsmasse sind in Tab. 10 enthalten. Für die Pfade Jungtiere (JS), Mutter-Sohn (MS) und Mutter-Tochter (MT) liegen diese relativ tief, was sich aufgrund der im Vergleich zu den Pfaden Vater-Sohn (VS) und Vater-Tochter (VT) nur teilweise und als Eigenleistung zur Verfügung stehenden Informationsquellen erklärt.

Aus Tab. 9 ist ersichtlich, dass für das unterstellte Zuchtziel mit Nettozunahme, Fleischanteil und Milchmenge als wirtschaftlich gewichtete Merkmale, negative Selektionserfolge für die Milchgehaltsmerkmale und auch für den Fleischanteil resultieren. Für das Merkmal Milchmenge ergibt sich ein relativ hoher Zuchtfortschritt pro Jahr, die positiven Kovarianzen zwischen dem Merkmal Milchmenge und der Fett- und Eiweissmenge bewirken auch in diesen Merkmalen positive Selektionserfolge. Trotz positiven wirtschaftlichen Gewichts für das Merkmal Fleischanteil ergeben sich über grössere korrelierte, negative Zuchtfortschritte von den Milch-, Eiweiss- und Fettmengenmerkmalen sowie der Schlachtkörperbeurteilung her, total ebenfalls negative Selektionserfolge. Die positiven Korrelationen des Merkmals Nettozunahme zu den Merkmalen Milchmenge und Tageszunahme ergeben, zusammen mit der positiven wirtschaftlichen Gewichtung, einen positiven Zuchtfortschritt in diesem Merkmal, der sich aber gemessen an der genetischen Standardabweichung im Vergleich z.B. zum Merkmal Milchmenge eher bescheiden ausnimmt. Für die Fett- und Eiweissmenge sowie -gehalte ergeben sich auf dem Pfad Jungtiere keine Selektionsfortschritte, weil keine Kovarianzen zwischen diesen und der einzig zur Verfügung stehenden Informationsquelle Tageszunahme bestehen. Die erhaltenen Selektionserfolge sind immer in Zusammenhang mit den verwendeten Populationsparametern und wirtschaftlichen Gewichten zu sehen. Insbesondere scheint in der heutigen Situation die wirtschaftliche Gewichtung der Fleischleistungsmerkmale im Vergleich zur Milchmenge, die Zucht auf milchbetontere Tiere zu verstärken. Würde allerdings dem Milchgehalt vermehrt wirtschaftliche Bedeutung zukommen und damit vom wirtschaftlichen Gewicht 0 für die Gehaltsmerkmale abgewichen, könnte dies eine grundlegende Aenderung der Anforderungen an künftige Zuchttiere bedeuten.

Die nun folgenden Restriktionsvarianten versuchen solche Situationen zu simulieren.

Tabelle 11: Ergebnisse für die Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Merkmal Fettgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.74		13.10	-1.45	0.1166	-369.95	212.27	-74.07	0.4608
	Pfad MS/MT			-1.94	1.87	0.1117	56.26	-32.05		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	2.86		7.90	-0.87	0.07	-222.97	127.94	-44.64	0.28
	Pfad MS/MT			-2.43	2.34	0.14	70.34	-40.07		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	136.86		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	23.68	-0.162	23.56	28.28	501.96	-0.036	-0.000233		
	Pfad VT	22.22	-0.152	22.11	26.54	470.97	-0.034	-0.000219		
	Pfad MS	3.39	-0.312	19.84	25.14	411.43	-0.023	0.000341		
	Pfad MT	0.67	-0.062	3.93	4.98	81.50	-0.005	0.000068		
	total	11.80	-0.162	16.25	19.91	343.47	-0.023	0.000000		
SE / Jahr total		1.89	-0.026	2.61	3.19	55.06	-0.004	0.000000		

Tabelle 12: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	197.8870	0.3883	0.1508
Pfad VS/VT	165.9181	190.1694	0.8725	0.7612
Pfad MS/MT	79.9842	197.8870	0.4042	0.1634

7.2 Fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt

7.2.1 Kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt

Die Referenzsituation ergibt negative Zuchtfortschritte für die Milchgehaltsmerkmale. Dies ist in der fehlenden wirtschaftlichen Gewichtung für diese Merkmale und den negativen Kovarianzen zum Merkmal Milchmenge begründet. Wirtschaftliche Gewichte von 0 für diese Merkmale entsprechen aber nicht der aktuellen Situation in der Praxis. Durch die Bedingung, dass im Merkmal Fettgehalt kein Zuchtfortschritt erzielt werden soll, wird diesem Merkmal ein "pseudowirtschaftliches" Gewicht zugeordnet, d.h. eine Gewichtung des Merkmals im Gesamtzuchtwert, die zum Selektionserfolg 0 beim Fettgehalt und damit zu einer praxisnäheren Situation führt. Die übrigen Merkmale bleiben in ihrer wirtschaftlichen Gewichtung unverändert. Die Ergebnisse sind in Tab. 11 dargestellt.

In den standardisierten Gewichtsfaktoren für die Subindices ergeben sich im Vergleich zur Referenzsituation in den Merkmalen Fettgehalt und Milchmenge die grössten Veränderungen. Das Merkmal Fettgehalt verzeichnet stark erhöhte b-Werte, um den negativen Zuchterfolg aus der Referenzsituation auszugleichen. Für die praktische Umsetzung dieser Selektionsindices wären die gegensätzlichen Gewichte der Informationsquellen Eiweissgehalt und -menge sowie Fettgehalt und -menge auf den väterlichen gegenüber den mütterlichen Pfaden ein grosser Nachteil und würden zu Unverständnis derartiger Zuchtsentscheide führen.

Durch die gestellte Nullrestriktion erhält das Merkmal Fettgehalt im Vergleich zur Referenzsituation eine positive wirtschaftliche Gewichtung von Fr. 136.86 je Fettprozent.

Die Selektionserfolge in Tab. 11 zeigen im Vergleich zur Referenzsituation in den Merkmalen Nettozunahme, Fleischanteil, Milch- und Eiweissmenge nur geringe Veränderungen. Infolge der Restriktion zeigen sich beim Fettgehalt markante Veränderungen, wobei die Pfade Vater-Sohn (VS) und Vater-Tochter (VT) leicht negative, Mutter-Sohn (MS) und Mutter-Tochter (MT) hingegen leicht positive Selektionserfolge zeigen, die sich schliesslich auf den Gesamtbetrag Null kummulieren. Auf den Pfaden VS und VT ergeben sich zwar wegen der hoch positiven Gewichtung der Informationsquelle Fettgehalt positive direkte Zuchterfolge, aber sämtliche korrelierten Selektionserfolge von den Informationsquellen Fett- und Milchmenge sowie Eiweissgehalt sind negativ. Dies liegt entweder in negativer Korrelation zwischen den Merkmalen (Milchmenge-Fettgehalt) oder negativen Gewichtsfaktoren (Fettmenge, Eiweissgehalt) begründet. Auf den mütterlichen Pfaden ist der Fettgehalt als Informationsquelle zwar negativ gewichtet und ergibt zusammen mit dem korrelierten Selektionserfolg von der Milchmenge her negative Werte, aber die positiven, korrelierten Selektionser-

Tabelle 13: Ergebnisse für die Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts in den Merkmalen Fett- und Eiweissgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.73		12.66	-1.25	0.1285	-208.05	147.52	-72.42	0.4599
	Pfad MS/MT			-2.48	2.16	0.1235	117.25	-59.84		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	2.87		7.68	-0.76	0.08	-126.18	89.47	-43.92	0.28
	Pfad MS/MT			-3.11	2.70	0.15	146.82	-74.93		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	82.36	104.41		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	23.85	-0.166	24.00	28.01	499.26	-0.011130	0.000075		
	Pfad VT	22.38	-0.155	22.52	26.28	468.44	-0.010443	0.000070		
	Pfad MS	3.75	-0.331	20.51	24.86	409.31	0.016263	-0.000109		
	Pfad MT	0.74	-0.066	4.06	4.92	81.08	0.003222	-0.000022		
	total	11.99	-0.170	16.65	19.71	341.65	0.000000	0.000000		
SE / Jahr total		1.92	-0.027	2.67	3.16	54.77	0.000000	0.000000		

Tabelle 14: Standardabweichung, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	196.9754	0.3901	0.1522
Pfad VS/VT	164.8843	189.2206	0.8714	0.7593
Pfad MS/MT	79.8600	196.9754	0.4054	0.1644

folge vom Eiweissgehalt und der Fettmenge her überwiegen. Die Zuchtfortschritte im Fettgehalt sowie die Indexgewichte b für Fett- und Eiweissgehalt auf den einzelnen Pfaden zeigen erneut den Vorteil dieser optimalen Restriktionsberechnung. Die Selektionserfolge pro Generation auf den einzelnen Pfaden müssen nicht der gestellten Restriktion für den totalen Selektionserfolg pro Jahr über alle Pfade entsprechen. Wegen der positiven Kovarianz zum Fettgehalt zeigt auch das Merkmal Fettmenge steigende Selektionserfolge im Vergleich zur Referenzsituation. Aus dem gleichen Grund fällt der Zuchtfortschritt für den Eiweissgehalt rund um die Hälfte weniger hoch negativ aus.

Die Korrelationen zwischen den Indices und dem Gesamtzuchtwert in Tab. 12 bleiben im Vergleich zur Referenzsituation praktisch unverändert.

7.2.2 Kein Zuchtfortschritt in den Merkmalen Fett- und Eiweissgehalt

Die standardisierten Gewichtsfaktoren für die nicht restringierten Merkmale zeigen auf die zusätzliche Restriktion kaum Reaktionen. In den restringierten Merkmalen bleiben zwischen den Pfaden die unterschiedlichen Vorzeichen und Grössenordnungen der standardisierten Indexgewichte erhalten, was die Realisierbarkeit einer solchen Zuchtstrategie in der Praxis ebenfalls stark einschränken dürfte. Die Gewichtung für den Eiweissgehalt steigt von der einfachen zur doppelten Gehaltsrestriktion an, diejenige im Fettgehalt hingegen nimmt ab, was sich durch die positive Kovarianz zwischen diesen Merkmalen erklärt.

Bei den sogenannten "pseudowirtschaftlichen" Gewichten verliert der Fettgehalt wegen der engen Beziehung zum Eiweissgehalt im Vergleich zur Restriktion des Merkmals Fettgehalt = 0% allein an Bedeutung. Beide Gehaltsmerkmale werden aber im Vergleich zur unrestringierten Referenzsituation hoch positiv gewichtet. Unter der Annahme, dass zur Zeit der genetische Trend für die Milchgehaltsmerkmale nur leicht positiv sein dürfte (Casanova, 1991), würde ein zu schätzendes wirtschaftliches Gewicht für diese Merkmale den in Tab. 13 angegebenen Grössenordnungen entsprechen. Dies allerdings nur unter der bereits eingangs erwähnten Voraussetzung, dass der hier verwendete Gesamtzuchtwert die wirklichen Verhältnisse erfassen und Indexselektion in der geschilderten Art erfolgen würde.

Die Resultate für die einzelnen Zuchtfortschritte in Tab. 13 zeigen im Vergleich zur vorangehenden Variante leicht höhere Werte für die Eiweissmenge, die Nettozunahme und den Fleischanteil. In umgekehrter Richtung reagieren die Selektionserfolge für die Milch- und Fettmenge.

Die zusätzliche Restriktion des Zuchtfortschritts im Eiweissgehalt beeinflusst also praktisch nur die Selektionserfolge in diesen Gehaltsmerkmalen und deren Gewichtung im Gesamt-

zuchtwert stark, ansonsten zeigen sich für die übrigen Merkmale im Vergleich zur alleinigen Fettrestriktion bzw. Referenzsituation keine wesentlichen Veränderungen.

Für die Korrelationen zwischen den Indices und dem Gesamtzuchtwert (Tab. 14) stellen sich ebenfalls praktisch keine Veränderungen ein, für die geringen Unterschiede sind u.a. die unter Kap. 7 eingangs erwähnten Gründe verantwortlich.

7.2.3 Kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt, jährlich fixe Zuchtfortschritte beim Eiweissgehalt

In Tab. 15 und 17 sind die Ergebnisse der Züchtungsvarianten mit konstantem Zuchterfolg 0% beim Fettgehalt und +0.01% bzw. +0.02% jährlichem Selektionserfolg im Merkmal Eiweissgehalt dargestellt. Die Veränderungen der standardisierten Gewichtungsfaktoren b sind bei den Merkmalen Tageszunahme und Nettozunahme, wegen fehlender direkter Korrelationen zu den restringierten Merkmalen, im Vergleich zu den vorhergehenden Varianten gering. Bezüglich der Variante "Fett- und Eiweissgehalt = 0%" ergeben sich bei den standardisierten Gewichten für die restringierten Merkmale Vorzeichenwechsel. Der Effekt, dass die Restriktionen, wie bei den zwei vorhergehenden Züchtungsvarianten, über unterschiedliche Gewichtung der Gehaltsmerkmale auf den väterlichen bzw. mütterlichen Pfaden, d.h. schlussendlich über relativ hohe korrelierte Selektionserfolge mit unterschiedlichen Vorzeichen zwischen väterlichen und mütterlichen Pfaden realisiert werden, geht verloren. Wegen der engen Beziehung des Eiweissgehaltes zum Fettgehalt und dem geforderten positiven Zuchtfortschritt im Eiweissgehalt werden nun die Gewichtungsfaktoren für die Informationsquelle Fettgehalt auf allen vier Pfaden VS, VT, MS und MT negativ, wobei auf den mütterlichen Pfaden stärker gewichtet wird. Die Gewichtung des Eiweissgehaltes steigt bis zur Variante +0.02% Zuchterfolg v.a. auf den väterlichen Pfaden stark an und wird in der letzten Variante schliesslich auf allen vier Pfaden gleich stark positiv gewichtet. Das Merkmal Milchmenge wird mit zunehmendem Zuchtfortschritt an Eiweissgehalt innerhalb der drei zuletzt gerechneten Varianten etwas höher, das wirtschaftlich mit Null gewichtete und mit dem Eiweissgehalt nur schwach positiv korrelierte Merkmal Eiweissmenge hingegen tiefer gewichtet. Die, über dieselben letzten 4 Züchtungsmodelle betrachteten, zunehmenden standardisierten Gewichte für die Fettmenge sind z.T. als Kompensation der hoch positiven Kovarianzen zwischen den Gehaltsmerkmalen zu sehen. Da der Zuchtfortschritt im Merkmal Eiweissgehalt kontinuierlich höher ausfallen soll, wird durch höheres Gewichten der Fettmenge (über korrelierte, negative Selektionserfolge) der Zuchtfortschritt im Fettgehalt negativ beeinflusst.

Gesamthaft gesehen ergeben sich aber für den Zuchtscheid auf den einzelnen Pfaden nur über die Gewichtung der restringierten Informationsquellen wesentliche Veränderungen.

Tabelle 15: Ergebnisse für die Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Merkmal Fettgehalt = 0% und im Merkmal Eiweissgehalt = +0.01%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.70		11.39	-0.70	0.1629	257.75	-38.79	-67.69	0.4572
	Pfad MS/MT			-4.02	3.00	0.1573	292.75	-139.81		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	2.80		6.78	-0.42	0.10	153.40	-23.09	-40.29	0.27
	Pfad MS/MT			-4.62	3.45	0.18	336.37	-160.64		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	319.31	11.01		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	23.46	-0.171	24.38	26.24	473.44	0.061126	0.000913		
	Pfad VT	22.01	-0.160	22.87	24.62	444.21	0.057352	0.000857		
	Pfad MS	4.39	-0.354	20.50	21.98	368.23	0.118932	-0.001334		
	Pfad MT	0.87	-0.070	4.06	4.35	72.95	0.023560	-0.000264		
	total	12.01	-0.179	16.81	18.06	318.05	0.062375	0.000000		
SE / Jahr total		1.92	-0.029	2.69	2.90	50.99	0.010000	0.000000		

Tabelle 16: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Indices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	199.9707	0.3843	0.1477
Pfad VS/VT	168.0282	192.3367	0.8736	0.7632
Pfad MS/MT	87.0447	199.9707	0.4353	0.1895

Table 17: Ergebnisse für die Restriktion des jährlichen Zuchfortschritts im Merkmal Fettgehalt = 0% und im Merkmal Eiweissgehalt = +0.02%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.65		9.65	0.06	0.2098	895.55	-294.53	-61.21	0.4535
	Pfad MS/MT			-6.14	4.15	0.2035	533.06	-249.46		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	2.50		5.19	0.03	0.11	481.76	-158.44	-32.93	0.24
	Pfad MS/MT			-5.55	3.75	0.18	481.76	-225.45		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	643.77	-117.13		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	21.28	-0.164	23.06	22.16	407.59	0.144375	0.001735		
	Pfad VT	19.97	-0.154	21.63	20.79	382.42	0.135462	0.001628		
	Pfad MS	4.47	-0.333	17.95	16.39	281.88	0.205539	-0.002535		
	Pfad MT	0.88	-0.066	3.56	3.25	55.84	0.040717	-0.000502		
	total	11.08	-0.170	15.47	14.61	263.36	0.124750	0.000000		
SE / Jahr total		1.78	-0.027	2.48	2.34	42.22	0.020000	0.000000		

Table 18: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	216.7299	0.3546	0.1257
Pfad VS/VT	185.8896	209.7069	0.8864	0.7858
Pfad MS/MT	110.6487	216.7299	0.5105	0.2606

Die Selektionserfolge im restringierten Merkmal Fettgehalt auf den einzelnen Pfaden beginnen mit der fixen Restriktion auf immer höhere jährliche Zuchtfortschritte im Eiweissgehalt zwischen den väterlichen Pfaden VS, VT und den mütterlichen MS, MT auseinanderzudriften. Beim Eiweissgehalt stellen sich mit zunehmendem gefordertem Zuchtfortschritt auf allen Pfaden kontinuierlich immer höhere, positive Selektionserfolge ein. Wegen der negativen Beziehung der Milchgehaltsmerkmale zur Milchmenge verliert man gegenüber den früheren Varianten in diesem Merkmal an Selektionsfortschritt auf allen Pfaden und auch total. Die positive Kovarianz zwischen den Gehaltsmerkmalen führt zu negativen Indexgewichten für den Fettgehalt und damit zu korrelierten positiven Selektionserfolgen auf das Merkmal Milchmenge, sodass der Verlust an Selektionserfolg im Merkmal Milchmenge im wesentlichen durch korrelierte, negative Zuchterfolge vom Merkmal Eiweissgehalt her zustande kommt. Das Merkmal Fettmenge verliert von der Restriktion "Fettgehalt = 0%" allein bis zur Restriktion "Fettgehalt = 0%, Eiweissgehalt = +0.02%" kontinuierlich an Selektionserfolg, dies ebenfalls auf allen Pfaden und total. Dies ist deshalb der Fall, weil die korrelierten Selektionserfolge von den Informationsquellen Schlachtkörperbeurteilung sowie v.a. Eiweissmenge und Fettgehalt her stärker zurückgehen, als derjenige von der Milchmenge her und der direkte Selektionserfolg im Fettgehalt parallel dazu ansteigt. Beim Merkmal Eiweissmenge ist dieser Trend nicht so ausgeprägt, denn obwohl der korrelierte Zuchterfolg vom Merkmal Schlachtkörperbeurteilung und der direkte Selektionserfolg zurückgehen, steigen die korrelierten Erfolge aus den Merkmalen Fett- und Milchmenge sowie Eiweissgehalt parallel dazu beinahe kompensatorisch an. Dazu kommt bei der Restriktionsvariante "Fettgehalt = 0%, Eiweissgehalt = +0.01%", dass der negative direkte Zuchtfortschritt über die drei letzten Varianten gesehen unterproportional kleiner geworden ist und deshalb durch die korrelierten Zuchterfolge praktisch völlig ausgeglichen wird. Die Merkmale Fleischanteil und Nettozunahme verhalten sich immer noch indifferent.

Die Varianzen der Indices VS, VT, MS und MT steigen von der doppelten Restriktion der Milchgehaltsmerkmale auf Null, über die Variante mit einem Zuchtfortschritt im Eiweissgehalt von +0.01% pro Jahr bis hin zur höchsten Eiweissgehaltsanforderung pro Jahr von +0.02% an. Auf den väterlichen Pfaden nimmt die Bedeutung der Milchgehaltsmerkmale für die Varianz des Index zu, diese Merkmale werden an 71 Töchtern gemessen, d.h. der Genotyp eines Tieres in diesen Merkmalen kann besser erfasst werden. Die Bedeutung der schlechter geschätzten Fleischleistungsmerkmale sinkt hingegen. Auf den mütterlichen Pfaden steigt im Vergleich zu den Merkmalen, die nicht gemessen werden, die Bedeutung derjenigen aus der Eigenleistungsprüfung an. In geringerem Ausmass steigen auch die Varianzen des Gesamtzuchtwertes (gestiegene wirtschaftliche Gewichte des Gehaltsmerkmale), was schliesslich, über die betrachteten Varianten gesehen, zu einer leichten Erhöhung der Korrelationen zwischen den Indices und dem Gesamtzuchtwert bzw. der Bestimmtheitsmasse auf

den väterlichen und mütterlichen Pfaden führt.

Auf dem Jungstierpfad fällt die höhere wirtschaftliche Gewichtung der Inhaltsmerkmale im Gesamtzuchtwert ins Gewicht, was zu einem kontinuierlich kleineren Bestimmtheitsmass führt.

7.2.4 Ueberblick über die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmerkmalen

Die linearen Profile für die fünf bisher berechneten Züchtungsvarianten sind in Abb. 4 - 7 für die totalen jährlichen Selektionserfolge und diejenigen pro Generation in den einzelnen Merkmalen auf den Pfaden Vater-Sohn und Mutter-Sohn dargestellt. Dabei wurden die Selektionserfolge pro Generation auf den einzelnen Pfaden bzw. total pro Jahr in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale dargestellt. Der daraus folgenden, unterschiedlichen Skala ist beim Vergleich der totalen jährlichen Züchterfolge mit denjenigen pro Generation auf den einzelnen Pfaden Rechnung zu tragen. Die phänotypische Standardabweichung wurde deshalb gewählt, weil sie die zu beobachtende Variabilität eines Merkmals darstellt.

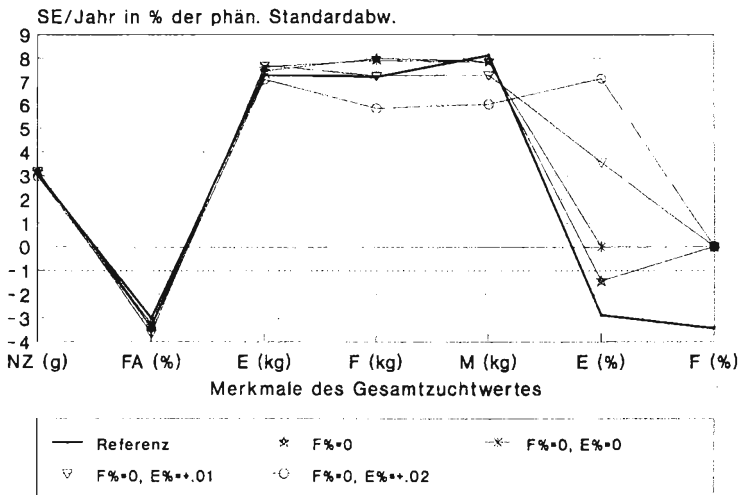


Abbildung 4: totaler Selektionserfolg pro Jahr in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt.

Die Graphiken visualisieren die bisher gemachten Interpretationen und zeigen auch die Unterschiede in den Zuchtfortschritten zwischen den einzelnen Pfaden. Die Pfade Vater-Tochter (VT) und Mutter-Tochter (MT) wurden jeweils nicht berücksichtigt, da die unterschiedlichen Selektionserfolge auf diesen Pfaden im Vergleich zu den graphisch dargestellten Vater-Sohn (VS), bzw. Mutter-Sohn (MS) Pfaden, wie bereits eingangs erwähnt, nur durch unterschiedliche Selektionsintensitäten zustande kommen.

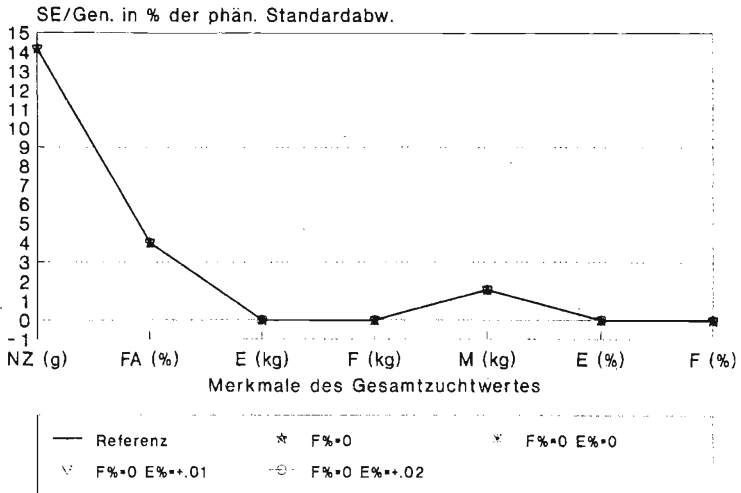


Abbildung 5: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Jungstiere in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt.

Aus den Abbildungen ist klar ersichtlich, dass über alle bisherigen Varianten gesehen, bei den Zuchtfortschritten der Merkmale Nettozunahme und Fleischanteil sowie der Eiweissmenge praktisch keine Veränderungen zu beobachten sind, sich aber bei den Zuchtfortschritten in Fett- und Milchmenge Unterschiede ergeben. Wegen fehlender Kovarianzen der Informationsquelle Tageszunahme zu den restringierten Merkmalen im Gesamtzuchtwert verhalten sich die Selektionserfolge auf dem Pfad Jungstiere indifferent über die betrachteten Varianten. Die Merkmale Eiweiss- und Fettgehalt sind infolge direkter Restriktion und bzw. oder der bestehenden Korrelationen zueinander, den grössten Veränderungen in Bezug auf Selektionserfolg und Indexgewichte über die fünf Züchtungsvarianten unterworfen und zeigen auch zwischen den väterlichen und mütterlichen Pfaden unterschiedlich grosse Reaktionen.

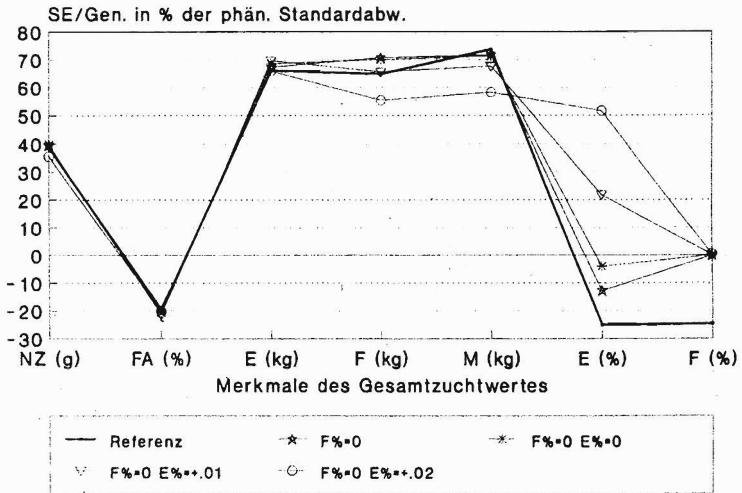


Abbildung 6: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Vater-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt.

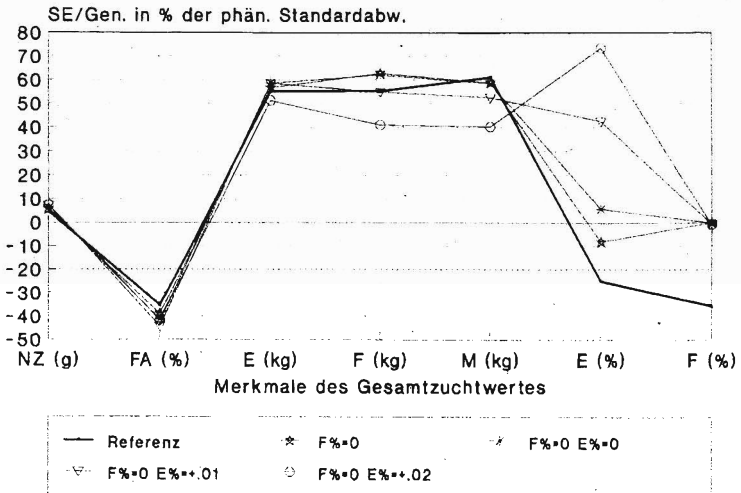


Abbildung 7: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Mutter-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt.

Aus den verschieden verlaufenden linearen Profilen für die drei Pfade in Abb. 5 - 7 ist ersichtlich, dass sich die Zuchtfortschritte in den einzelnen Merkmalen zwischen den Pfaden z.T. relativ stark voneinander, bzw. vom Profil des totalen jährlichen Selektionserfolges unterscheiden.

7.3 Fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen

7.3.1 Kein Zuchtfortschritt im Merkmal Fettmenge

Im Vergleich zur Referenzsituation fällt die negative Bedeutung des Merkmals Fettmenge im Index auf. Die standardisierten Gewichte für die Gehaltsmerkmale sinken auf den mütterlichen Pfaden und für den Eiweissgehalt auch auf den Pfaden VS/VT etwas ab, wogegen das Gewicht für den Fettgehalt auf den väterlichen Pfaden etwas ansteigt. Damit werden allfällig aufgrund dieser Indices gefällte Zuchtentscheide für den einzelnen Züchter nicht verständlicher, denn auf den mütterlichen Pfaden bleibt das Merkmal Eiweissgehalt schwach (positiv), der Fettgehalt hingegen stark (negativ) gewichtet, demgegenüber auf den väterlichen Pfaden gerade der Eiweissgehalt stark (negativ), aber der Fettgehalt nur schwach (negativ) berücksichtigt wird. Für den Züchter fällt ins Gewicht, dass das Indexgewicht für den Eiweissgehalt auf den väterlichen Pfaden ein anderes Vorzeichen als auf den mütterlichen Pfaden hat. Das Merkmal Nettozunahme bekommt in dieser Variante grössere positive Bedeutung und auch die Milchmenge wird v.a. auf den Pfaden MS/MT etwas höher gewichtet.

Die negative Bedeutung der Merkmale Fettmenge und -gehalt, zusammen mit dem negativen wirtschaftlichen Gewicht von Fr. - 5.51 pro Fettmengeneinheit bewirken zur Hauptsache den Selektionserfolg 0 im Merkmal Fettmenge.

Tab. 19 zeigt weiter, dass im Vergleich zur Referenzsituation, die Restriktion über Verluste an Selektionserfolg in den Merkmalen Milch und Eiweissmenge sowie Fett- und Eiweissgehalt erfüllt wird. Parallel dazu zeigen die Selektionserfolge für die Merkmale Nettozunahme und Fleischanteil steigende Tendenz. Betrachtet man die Züchterfolge auf den einzelnen Pfaden, ergeben sich für das Merkmal Nettozunahme und den Fleischanteil, ausser auf dem Pfad Jungstiere durchwegs höhere Resultate als in der Referenzsituation. Bei der Nettozunahme wird dies hauptsächlich durch den höheren direkten Selektionserfolg auf den Pfaden Vater-Sohn und -Tochter und korrelierte Selektionserfolge vom Merkmal Milchmenge der

Tabelle 19: Ergebnisse für die Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Merkmal Fettmenge = 0 kg

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.72		14.46	-11.76	0.1105	-398.98	-14.06	-63.24	0.4610
	Pfad MS/MT			-0.39	-0.52	0.0780	13.04	-89.29		
b · 100 / σ_j	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.79		11.60	-9.43	0.09	-320.09	-11.28	-50.74	0.37
	Pfad MS/MT			-0.74	-0.99	0.15	24.88	-170.34		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	-5.51	0.49	0.--	0.--		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	31.50	-0.010	7.05	0.844750	267.05	-0.095	-0.217		
	Pfad VT	29.55	-0.009	6.61	0.792594	250.56	-0.089	-0.203		
	Pfad MS	3.61	-0.203	5.95	-1.234313	245.55	-0.128	-0.318		
	Pfad MT	0.72	-0.040	1.18	-0.244513	48.64	-0.025	-0.063		
	total	15.29	-0.063	4.87	0.000000	190.97	-0.080	-0.190		
SE / Jahr total		2.45	-0.010	0.78	0.000000	30.62	-0.013	-0.030		

Tabelle 20: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	156.8233	0.4900	0.2401
Pfad VS/VT	124.6470	146.9648	0.8481	0.7193
Pfad MS/MT	52.4173	156.8233	0.3342	0.1117

Tabelle 21: Ergebnisse für die Restriktion der jährlichen Zuchtfortschritte der Merkmale Fett- und Eiweissmenge = 0 kg

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.72		2.30	-3.14	0.0933	-472.66	53.68	-62.99	0.4623
	Pfad MS/MT			-0.57	-0.41	0.0607	-92.07	-8.32		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	4.35		2.12	-2.89	0.09	-435.28	49.43	-58.01	0.43
	Pfad MS/MT			-1.48	-1.06	0.16	-238.88	-21.59		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	-8.52	0.44	0.49	0.--	0.--		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	36.11	0.030	0.474270	0.310609	162.96	-0.155	-0.124		
	Pfad VT	33.88	0.028	0.444988	0.291431	152.90	-0.145	-0.116		
	Pfad MS	3.82	-0.179	-0.692982	-0.453848	176.43	-0.266	-0.201		
	Pfad MT	0.76	-0.036	-0.137278	-0.089906	34.95	-0.053	-0.040		
	total	17.37	-0.039	0.000000	0.000000	124.71	-0.147	-0.114		
SE / Jahr total		2.79	-0.006	0.000000	0.000000	19.99	-0.024	-0.018		

Tabelle 22: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	141.1947	0.5442	0.2962
Pfad VS/VT	108.5876	130.1578	0.8343	0.6960
Pfad MS/MT	38.5427	141.1947	0.2730	0.0745

mütterlichen Pfade her bewirkt. Auch beim Fleischanteil spielt die höhere Gewichtung der Informationsquelle Nettozunahme über korrelierte Selektionsfortschritte, zusammen mit denjenigen aus den Merkmalen Eiweiss- und v.a Fettmenge eine wichtige Rolle. Der Eiweiss- und v.a. der Fettgehalt zeigen deutlich geringere Selektionserfolge auf allen Pfaden. Im restringierten Merkmal Fettmenge werden die leicht positiven Zuchtfortschritte auf den väterlichen Pfaden von den negativen der mütterlichen kompensiert.

Ebenfalls charakteristisch für diese Restriktion ist der deutliche Verlust an Selektionserfolg im Merkmal Milchmenge pro Jahr und der immer noch negative Zuchtfortschritt für die Gehaltsmerkmale. Die Fettmengenrestriktion wird wegen der engeren Beziehung der Merkmale Fettmenge-Milchmenge im Vergleich zu Fettmenge-Fettgehalt über den Verlust an Zuchtfortschritt Milchmenge erreicht.

Die Standardabweichungen der Indices sind bis auf den Pfad Jungstiere deutlich geringer, etwas weniger diejenigen der Gesamtzuchtwerte, was sich schliesslich in tieferen Bestimmtheitsmassen niederschlägt. Hier gilt im Gegensatz zum Kapitel 7.2.3 für die Bestimmtheitsmasse, dass relativ gut geschätzte Merkmale an Bedeutung für die Varianz des Index auf den väterlichen Pfaden verlieren, was zu tieferen Standardabweichungen führt. Auf den mütterlichen Pfaden verlieren die aus der Eigenleistungsprüfung gemessenen, gegenüber den nicht erhobenen Merkmalen ebenfalls an Bedeutung. Auf dem Pfad JS wirkt sich ausschliesslich die geringere Varianz des Gesamtzuchtwertes durch die wirtschaftliche Gewichtung des Merkmals Fettmenge aus und führt zu einem höheren Bestimmtheitsmass.

7.3.2 Kein Zuchtfortschritt in den Merkmalen Fett- und Eiweissmenge

Im Vergleich zur Fettmengenrestriktion allein gewinnen die Merkmale der Mastleistung weiter an Einfluss auf den Zuchtentscheid, hingegen nimmt die Gewichtung des Merkmals Schlachtkörperbeurteilung ab. Die nun restringierten Merkmale Fett- und Eiweissmenge werden generell schwach gewichtet. Das Merkmal Fettgehalt verliert auf den mütterlichen Pfaden an Bedeutung im Index und wird weniger stark negativ gewichtet. Die standardisierten b-Werte für den Eiweissgehalt sinken. Die Gewichtung der Gehaltswerte in den Indices reagiert gegensätzlich; das Merkmal Eiweissgehalt sinkt stark ab, hingegen nehmen die Gewichte für den Fettgehalt zu. Die Bedeutung des Merkmals Milchmenge bleibt praktisch konstant über die letzten zwei Varianten gesehen. Bedeutend für das Einhalten der Restriktionsbedingungen ist die hohe negative Gewichtung der Informationsquelle Eiweiss- im Vergleich zum Fettgehalt, dadurch und durch eine schwache Gewichtung der Gehaltsmengenmerkmale selber wird die doppelte Restriktion praktisch schon erreicht.

Das wirtschaftliche Gewicht für die Fettmenge steigt auf einen leicht positiven Wert an, von Fr. -5.51 für die Fettrestriktion allein auf Fr. 0.44 pro Fettkilogramm, wogegen nun das wirtschaftliche Gewicht für ein Kilogramm Eiweiss mit Fr. -8.52 negativ ausfällt.

Die Selektionserfolge in Tab. 21 fallen für die Merkmale der Fleischleistung, im Vergleich zur Restriktion auf keinen Zuchtfortschritt bei der Fettmenge, noch leicht höher aus, wobei immer noch ein negativer Zuchtfortschritt beim Fleischanteil verbleibt. Allerdings zeigen die väterlichen Pfade bereits positive Zuchtfortschritte in diesem Merkmal. Die Erfolge bei den beiden restringierten Merkmalen sind jeweils auf den väterlichen Pfaden leicht positiv, auf den mütterlichen als Ausgleich aber negativ, wie das für die Fettmenge allein schon bei der vorhergehenden Variante zu beobachten war. Bei den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt geht der Zuchtfortschritt pro Jahr weiter zurück, wogegen der Erfolg im Merkmal Fettgehalt leicht ansteigt. Der Rückgang des Zuchterfolges für die Milchmenge lässt sich über die bestehenden Kovarianzen zum restringierten Merkmal Eiweissmenge erklären, derjenige für den Eiweissgehalt zur Hauptsache über die gestiegenen negativen Gewichtsfaktoren für diese Informationsquelle und über die positive Kovarianz zur Eiweissmenge, deren Gewichtung im Vergleich zur Restriktion "Fettmenge = 0" allein gesunken ist. Vor allem aber auch die nochmals verkleinerten Standardabweichungen der Subindices auf den einzelnen Pfaden tragen zu den beobachteten Veränderungen der Zuchtfortschritte in Tab. 21 bei.

Zusammen mit den ebenfalls kleiner werdenden Standardabweichungen der Gesamtzuchtwerte auf den einzelnen Pfaden ergeben sich die Bestimmtheitsmasse und Korrelationen in Tab. 22. Gegenüber der letzten Variante verlieren die gut geschätzten Merkmale weiter an Bedeutung, was zu der beobachteten Reduktion der Standardabweichungen der Indices auf den väterlichen und mütterlichen Pfaden führt. Im Vergleich zur Referenzsituation ist zu beobachten, dass in den Restriktionsvarianten für die Milchmengenmerkmale das Bestimmtheitsmass für den Pfad Jungstiere jeweils diejenigen für die mütterlichen Pfade übertrifft, was u.a. auf die konstant bleibende Standardabweichung des Indexes auf dem Pfad Jungstiere zurückzuführen ist.

7.3.3 Ueberblick über die Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchhaltungsmengen

Die Abb. 8 gibt die totalen Zuchterfolge pro Jahr erneut in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale als lineares Profil über alle Merkmale des Gesamtzuchtwertes wieder (vgl. Kap. 7.2.4). Zum Vergleich wurden die drei Varianten

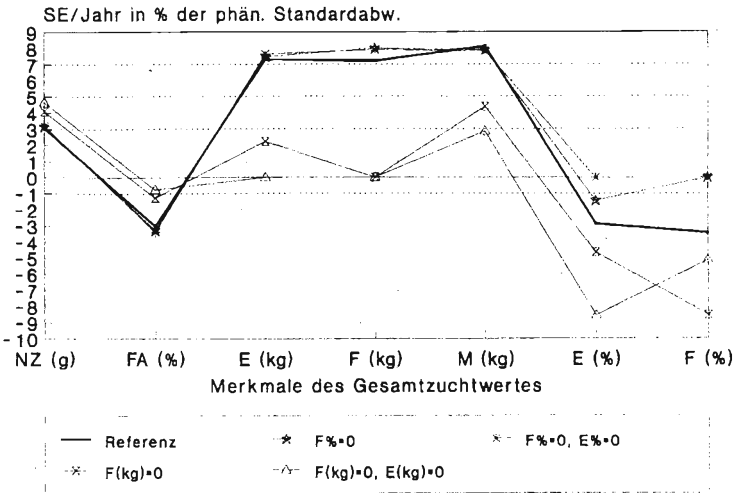


Abbildung 8: totaler Selektionserfolg pro Jahr in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltmengen.

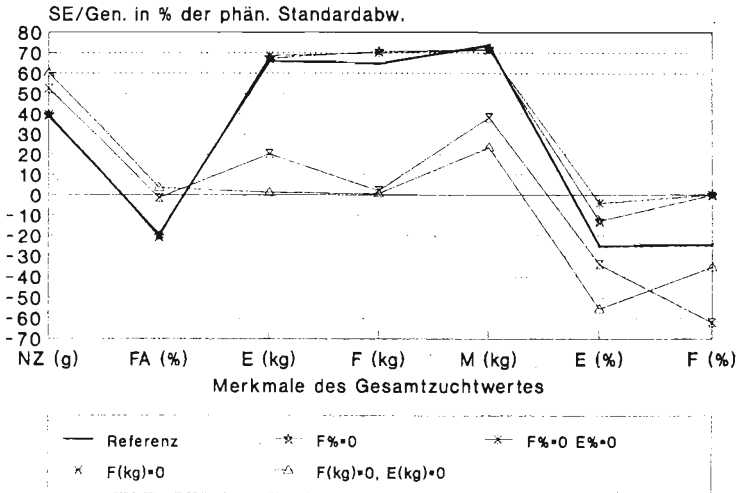


Abbildung 9: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Vater-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltmengen.

"Referenzsituation", "Fettgehalt = 0%" sowie "Fett- und Eiweissgehalt = 0%" in den Darstellungen belassen. Der völlig andere Verlauf der Profile für die Mengenrestriktionen wird offensichtlich. Während sich die totalen jährlichen Zuchtfortschritte in den Fleischleistungsmerkmalen parallel nach oben verschieben, verlaufen die Profile für die übrigen Merkmale infolge der gestellten Bedingungen uneinheitlich. Der, wegen relativ enger Beziehung der Merkmale Milch-, Fett- und Eiweissmenge untereinander in diesen Merkmalen reduzierte Zuchterfolg im Vergleich zur Referenzsituation oder den Gehaltsrestriktionen wird klar ersichtlich. In den Merkmalen Eiweiss- und Fettgehalt unterscheiden sich nun aber auch die beiden Mengenrestriktionen klar voneinander. Während bei der alleinigen Fettmengenrestriktion die Einbuße beim Zuchtfortschritt Eiweissgehalt kleiner ist als beim Fettgehalt, kehrt sich dieser Umstand bei der doppelten Mengenrestriktion ins Gegenteil um. Dies wird auch anhand des Ueberschneidens der beiden linearen Profile deutlich.

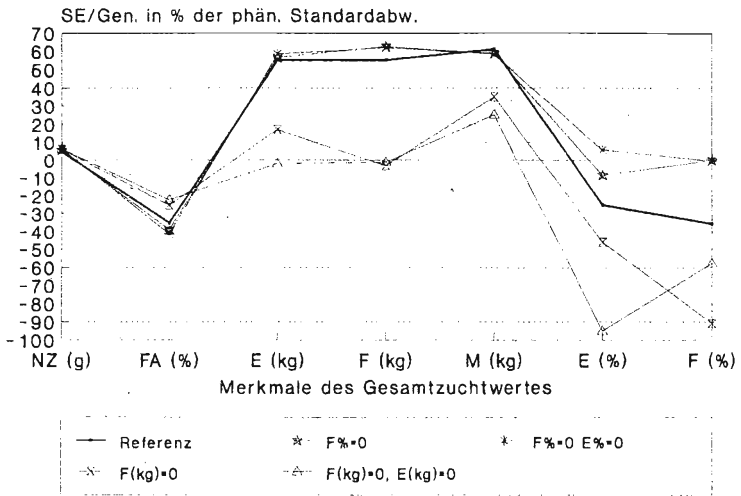


Abbildung 10: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Mutter-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die fixe Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen.

In den Abb. 9 und 10 sind die Zuchtfortschritte pro Generation in derselben Weise für die Merkmale des Gesamtzuchtwertes in den zwei Selektionspfaden Vater-Sohn (VS) und Mutter-Sohn (MS) dargestellt. Die unterschiedliche Skala ist, wie schon in Kap. 7.2.4 zu beach-

ten. Auf die Pfade Vater-Tochter (VT) und Mutter-Tochter (MT) wurde aus bereits erwähnten Gründen verzichtet. Sie würden ein den Pfaden VS bzw. MS entsprechendes Profil, aber wegen der geringeren Selektionsintensität einfach auf tieferem Niveau zeigen. Infolge der speziellen Struktur des Subindex für den Pfad JS mit nur der Informationsquelle Tageszunahme, die keine Kovarianzen zu Merkmalen des Milchgehalts oder der -gehaltmengen zeigt, verhalten sich die Zuchtfortschritte auf diesem Pfad indifferent. Deshalb wurde auch für diesen Pfad auf eine graphische Darstellung verzichtet. Als Vergleich wurden ebenfalls die gleichen drei Varianten, wie bei der Abb. 4 der totalen jährlichen Selektionserfolge, in die Darstellungen übernommen. Für die Erfolge auf dem Pfad Vater-Sohn (VS) in Abb. 9 ergibt sich eine, im Verlauf des Profils vergleichbare Situation wie bei der Abb. 8 für die totalen jährlichen Selektionserfolge. Allerdings sind die Zuchtfortschritte für den Fleischanteil positiv. Abb. 10 zeigt die Verhältnisse für den Pfad Mutter-Sohn (MS) auf. Im Unterschied zum Vater-Sohn Pfad ergeben sich nun kleinere Zuchtfortschritte für die Nettozunahme, sie liegen auf dem Niveau der drei Vergleichsvarianten. Ebenfalls im Gegensatz zum Pfad Vater-Sohn ist der Erfolg im Merkmal Fleischanteil klar negativ und auch der Selektionserfolg in der Eiweissmenge bei der Fettmengenrestriktion allein ist leicht negativ. Beim Merkmal Fettmenge treffen geringfügig negative Zuchtfortschritte auf dem Pfad Mutter-Sohn für beide Varianten der Mengenrestriktionen zu, diese sind auf den väterlichen Pfaden als Kompensation hierzu noch leicht positiv (Abb. 9). In den Gehaltsmerkmalen findet die bereits bei den väterlichen Pfaden beobachtete Tendenz ihre Fortsetzung, allerdings viel ausgeprägter.

7.4 Proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltmengen, z.T. kombiniert mit fixen Restriktionen der Zuchtfortschritte im Milchgehalt

7.4.1 Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1

Die Resultate dieser Züchtungsvariante in Tab. 23 sollen u.a. als Basis zur Interpretation weiterer Varianten dienen. Die proportionale Restriktion der Gehaltmengen allein bringt für die Merkmale Nettozunahme, Milchmenge und auch Eiweissgehalt auf den mütterlichen Pfaden, höhere standardisierte Indexgewichte als in der Referenzsituation. Die Gewichtung des Merkmals Fettgehalt in den mütterlichen Indices und jene des Eiweissgehaltes auf den Pfaden VS/VT sinkt hingegen. Bei den proportional restringierten Mengenmerkmalen steigen die Absolutbeträge der standardisierten Gewichtsfaktoren auf den väterlichen Pfaden, wogegen sie auf den mütterlichen gegen Null tendieren. Im Sinne der Restriktion wird die Eiweissmenge positiv, die Fettmenge aber negativ gewichtet.

Table 23: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.72		19.03	-13.08	0.1153	-363.67	-47.57	-65.90	0.4607
	Pfad MS/MT			-0.66	-0.003	0.0884	65.15	-134.85		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.37		13.59	-9.34	0.08	-259.66	-33.97	-47.05	0.33
	Pfad MS/MT			-1.03	-0.005	0.14	101.60	-210.30		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	3.39	-6.77	0.49	0.--	0.--		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	28.05	-0.057	12.938807	7.049616	358.82	-0.071	-0.213		
	Pfad VT	26.32	-0.053	12.139946	6.614362	336.67	-0.066	-0.200		
	Pfad MS	3.35	-0.229	11.030025	4.667232	309.80	-0.080	-0.296		
	Pfad MT	0.66	-0.045	2.185014	0.924564	61.37	-0.016	-0.059		
	total	13.70	-0.092	8.966451	4.483225	250.38	-0.055	-0.182		
SE / Jahr total		2.20	-0.015	1.437507	0.718754	40.14	-0.009	-0.029		

Table 24: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	$r_{I,T}$	$r_{I,T}^2$
Pfad JS	76.8432	172.3046	0.4460	0.1989
Pfad VS/VT	140.0552	163.3830	0.8572	0.7348
Pfad MS/MT	64.1224	172.3046	0.3721	0.1385

Das wirtschaftliche Gewicht für die Fettmenge fällt negativ, dasjenige für die Eiweissmenge positiv aus. Dies liegt in den vergleichbar hohen positiven Selektionserfolgen für diese zwei Merkmale in der Referenzsituation begründet (Verhältnis der Zuchtfortschritte $\approx 1 : 0.9$), wo beide Merkmale je ein wirtschaftliches Gewicht 0 aufwiesen. Nun sollen die realisierten jährlichen Selektionserfolge aber ein Verhältnis von $2 : 1$ erreichen, was zur beobachteten Verschiebung in den wirtschaftlichen Gewichten führt.

Bei den erzielten Zuchterfolgen auf den einzelnen Pfaden zeigen sich ebenfalls wenig Veränderungen in den nicht direkt restringierten Merkmalen; die Fleischleistungsmerkmale schneiden infolge höherer direkter Selektionserfolge leicht besser ab, als in der Referenzvariante, man verliert weiter an Zuchterfolg bei den Gehaltsmerkmalen und der Milchmenge. Der Rückschritt beim Merkmal Eiweissgehalt fällt bescheiden aus, weil über die Pfade MS/MT ein höherer direkter Selektionserfolg als in der Referenzsituation erzielt wird. Dazu kommt, dass die korrelierten positiven Zuchterfolge vom Merkmal Eiweissmenge her auf den väterlichen Pfaden die negativen direkten und korrelierten Zuchterfolge beinahe kompensieren. Die Gehaltsmengen hingegen zeigen stark reduzierte Zuchtfortschritte, die Restriktion kann nur auf relativ tiefem Niveau eingehalten werden.

Tab. 24 gibt die gültigen Standardabweichungen für die Subindices und den Gesamtzuchtwert, sowie die Korrelationen Index-Gesamtzuchtwert und die Bestimmtheitsmasse wieder.

7.4.2 Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1, fixe Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts in den Milchgehaltsmerkmalen

Die gleiche proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte für die Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis von $2 : 1$ wie oben, wurde durch fixe Restriktionen auf den Zuchtfortschritten für die Gehaltswerte ergänzt. Es wurden drei Varianten von zusätzlichen fixen Restriktionen berechnet: Alleinige Nullrestriktion des jährlichen Zuchterfolgs im Merkmal Fettgehalt, kein Zuchterfolg in den Merkmalen Fett- und Eiweissgehalt sowie kein Zuchterfolg im Fettgehalt, verbunden mit einem jährlichen Erfolg beim Eiweissgehalt von $+0.01\%$. Die Resultate dieser Züchtungsvarianten finden sich in Tab. 25 - 30.

Die zusätzliche Bedingung im Fettgehalt bewirkt erneut eine zunehmende Bedeutung der Mastleistungsmerkmale im Zuchterscheid. Die Gewichtung des Merkmal Milchmenge

Tabelle 25: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der jährlichen Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1, kombiniert mit der Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts für das Merkmal Fettgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.68		20.84	-17.35	0.1560	-362.46	528.70	-58.26	0.4575
	Pfad MS/MT			0.22	-1.75	0.1215	46.08	64.17		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.92		17.44	-14.52	0.13	-303.31	442.43	-48.75	0.38
	Pfad MS/MT			0.51	-4.06	0.28	106.82	148.76		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	4.46	-8.92	0.49	0.--	304.14		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	32.97	-0.028	9.570917	5.024242	248.36	0.030	-0.021517		
	Pfad VT	30.93	-0.027	8.979995	4.714038	233.02	0.028	-0.020188		
	Pfad MS	6.84	-0.342	7.964535	3.633368	192.87	0.095	0.031439		
	Pfad MT	1.35	-0.068	1.577750	0.719759	38.21	0.019	0.006228		
	total	16.90	-0.113	6.574299	3.287150	167.01	0.042	0.000000		
SE / Jahr total		2.71	-0.018	1.053996	0.526998	26.78	0.007	0.000000		

Tabelle 26: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	153.3347	0.5011	0.2511
Pfad VS/VT	119.4997	143.2364	0.8343	0.6960
Pfad MS/MT	43.1369	153.3347	0.2813	0.0791

Tabelle 27: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1, kombiniert mit der Restriktion der jährlichen Zuchtfortschritte im Fett- und Eiweissgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.69		21.73	-18.31	0.1433	-557.96	620.79	-59.53	0.4585
	Pfad MS/MT			0.96	-2.26	0.1077	-28.15	101.92		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.96		18.36	-15.47	0.12	-471.49	524.59	-50.30	0.39
	Pfad MS/MT			2.31	-5.45	0.26	-67.84	245.63		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	4.66	-9.33	0.49	-99.62	350.67		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	33.26	-0.015	8.099774	4.227880	239.95	-0.008972	-0.023590		
	Pfad VT	31.20	-0.014	7.599682	3.966844	225.14	-0.008418	-0.022133		
	Pfad MS	6.30	-0.300	5.418519	2.449184	179.96	0.013109	0.034469		
	Pfad MT	1.25	-0.059	1.073392	0.485176	35.65	0.002597	0.006828		
	total	16.87	-0.095	5.167858	2.853929	159.47	0.000000	0.000000		
SE / Jahr total		2.70	-0.015	0.828514	0.414257	25.57	0.000000	0.000000		

Tabelle 28: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	152.0913	0.5052	0.2553
Pfad VS/VT	118.3392	141.9045	0.8339	0.6954
Pfad MS/MT	41.4939	152.0913	0.2728	0.0744

steigt markant an, v.a. auf den mütterlichen Pfaden. In den Gehaltsmengenmerkmalen bestehen weiterhin grosse Unterschiede in den standardisierten Indexgewichten zwischen den Pfaden, das Gewicht für die Eiweissmenge steigt an, jenes für die Fettmenge sinkt weiter ab. Dies lässt sich mit der positiven Kovarianz zwischen den Merkmalen Fettmenge und -gehalt erklären, dessen Gewichtung durch die zusätzliche Restriktion nun hoch positiv ist. Bei den standardisierten Indexgewichten für die Eiweissmenge ist für die Pfade Mutter-Sohn bzw. -Tochter ein Vorzeichenwechsel von der proportionalen Restriktion allein zu derjenigen mit zusätzlicher Fettgehaltsrestriktion festzustellen.

Wird zusätzlich nun auch noch der Zuchterfolg im Merkmal Eiweissgehalt auf Null restringiert, sinken die standardisierten Indexgewichte für dieses Merkmal stark ab, nehmen hingegen beim Fettgehalt zu. Die nicht direkt restringierten Merkmale reagieren bis auf ein leichtes Absinken der Gewichtung für die Milchmenge praktisch nicht.

Stellt man die Anforderung an den Zuchtfortschritt Eiweissgehalt auf +0.01% pro Jahr, nehmen die standardisierten Gewichtungsfaktoren für den Eiweissgehalt auf allen vier Pfaden wieder zu, jene für den Fettgehalt erneut ab. Die Veränderungen in den Gewichten für die Eiweiss- und Fettmenge, über alle drei neuen Varianten gesehen sind relativ gering. In den fix restringierten Gehaltsmerkmalen zeigen die standardisierten Indexgewichte keinen einheitlichen Trend, weil bei der ersten Züchtungsvariante mit proportionaler Restriktion der Gehaltsmengen und der zusätzlichen fixen Bedingung auf dem Fettgehalt bereits ein positiver Zuchtfortschritt im Eiweissgehalt realisiert wird. Wird nun in einem nächsten Schritt auch in diesem Merkmal kein Selektionserfolg als Bedingung gesetzt, erklären sich die fallenden Indexgewichte für den Eiweissgehalt, bzw. leicht steigenden für die Eiweissmenge und umgekehrt die sinkenden für die Fettmenge, bzw. steigenden für den Fettgehalt durch diese zusätzliche Bedingung sowie auch aufgrund der Kovarianzstrukturen zwischen diesen Merkmalen. Erst die Restriktion auf positiven Zuchtfortschritt im Eiweissgehalt stellt dann eine kontinuierliche Fortsetzung des Trends im Zuchtfortschritt des Eiweissgehaltes über die drei hier betrachteten Varianten dar. In diesem Sinne muss die Züchtungsvariante "Zuchterfolg Eiweiss- : Fettmenge = 2 : 1, kein Fortschritt in den Milchgehaltswerten" eigentlich zwischen der alleinigen proportionalen Mengenrestriktion und der Variante mit der zusätzlichen Bedingung an den Fettgehalt gesehen werden.

In den wirtschaftlichen Gewichten für die Fett- und Eiweissmenge sind die Unterschiede zwischen den drei Varianten gering, um ein Verhältnis der Selektionserfolge für die Eiweiss- und Fettmenge von 2 : 1 zu erhalten, ist ein negatives wirtschaftliches Gewicht für die Fettmenge von ca. Fr. -9.- pro Kilogramm und ein ca. halb so grosses, aber positives für die

Tabelle 29: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1, kombiniert mit der Restriktion der jährlichen Zuchtfortschritte in den Merkmalen Fettgehalt = 0% sowie Eiweissgehalt = +0.01%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.67		20.35	-16.82	0.1631	-254.02	478.19	-57.55	0.4569
	Pfad MS/MT			-0.20	-1.46	0.1292	87.23	43.42		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.86		16.82	-13.90	0.13	-209.94	395.20	-47.56	0.38
	Pfad MS/MT			-0.44	-3.21	0.28	191.69	95.42		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	4.35	-8.69	0.49	55.26	278.64		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	32.57	-0.035	10.291941	5.411112	250.93	0.051280	-0.020048		
	Pfad VT	30.56	-0.033	9.656502	5.077023	235.43	-0.048114	-0.018810		
	Pfad MS	6.89	-0.353	8.984775	4.104974	192.89	0.133319	0.029293		
	Pfad MT	1.37	-0.070	1.779856	0.813183	38.21	0.026410	0.005803		
	total	16.74	-0.120	7.195443	3.597722	168.14	0.062375	0.000000		
SE / Jahr total		2.68	-0.019	1.153578	0.576789	26.96	0.010000	0.000000		

Tabelle 30: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	154.7536	0.4966	0.2466
Pfad VS/VT	120.9984	144.7543	0.8359	0.6987
Pfad MS/MT	45.5054	154.7536	0.2941	0.0865

Eiweissmenge Voraussetzung. Um zusätzliche fixe Restriktionen in Fett- und z.T. Eiweissgehalt einhalten zu können, sind relativ hoch positive wirtschaftliche Gewichte für das Merkmal Fettgehalt notwendig. Je nach der Höhe der Restriktion im Eiweissgehalt, wechselt das wirtschaftliche Gewicht in diesem Merkmal das Vorzeichen. Die negative wirtschaftliche Gewichtung des Merkmals Eiweissgehalt für die zusätzliche Bedingung, dass kein jährlicher Zuchtfortschritt im Eiweissgehalt entstehen soll, ist ebenfalls aus dem Umstand heraus zu erklären, dass bereits ohne diese zusätzliche Restriktion ein positiver Zuchterfolg allein aus der Fettgehaltsrestriktion hervorgeht. Soll dieser Zuchterfolg nun auf Null gedrückt werden, ergibt sich eine negative wirtschaftliche Gewichtung.

In den totalen jährlichen Selektionsfortschritten ist nur für das Merkmal Nettozunahme eine leichte Verbesserung von der proportionalen Restriktion allein, hin zu den Varianten mit fixen Gehaltsrestriktionen zu vermerken, was auch aus den Darstellungen der linearen Profile für die einzelnen Zuchtfortschritte in Abb. 11 ersichtlich wird. Im Fleischanteil als Merkmal der Schlachtleistung im Gesamtzuchtwert, bleibt der Zuchterfolg auf ungefähr dem gleichen negativen Niveau über alle vier Varianten mit proportionalen Restriktionen. In den Merkmalen Fett- und Eiweissmenge sowie der Milchmenge gehen die totalen jährlichen Zuchtfortschritte gegenüber der Referenzsituation zurück, dies geschieht in einer ersten Stufe von der Referenzsituation zur einfachen, proportionalen Mengenrestriktion und in einer zweiten von dieser zu den, mit fixen Gehaltsrestriktionen kombinierten Varianten. Innerhalb dieser zeigen sich dann nur noch leichte Veränderungen, was auch die linearen Profile für die Zuchterfolge in den Abb. 11 - 13 zeigen.

Kommt zur proportionalen die fixe Restriktion im Fettgehalt hinzu, reagiert infolge der positiven Kovarianz zwischen den Gehaltsmerkmalen auch der Eiweissgehalt mit positivem Selektionsfortschritt. Wird in einer weiteren Variante dieser aber auf Null fixiert, wirkt sich dies negativ auf die Fortschritte in den Merkmalen Milch-, Fett- und Eiweissmenge aus. Mit der fixen Restriktion des Selektionserfolgs im Eiweissgehalt auf $+0.01\%$ pro Jahr geht man wieder etwas mehr in die Richtung der Variante der proportionalen Restriktion Fett- und Eiweissmenge mit fixer Gehaltsrestriktion im Fettgehalt allein. Deshalb sind die Resultate des zuletzt gerechneten Züchtungsmodells mit der Variante der proportionalen Restriktion kombiniert mit der fixen jährlichen Fettgehaltsbedingung praktisch identisch. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist die Differenz im wirtschaftlichen Gewicht für den Eiweissgehalt. Für einen jährlichen Zuchtfortschritt im Eiweissgehalt von $+0.007\%$ genügt in obigen Varianten die wirtschaftliche Gewichtung 0, hingegen ist für einen Fortschritt von $+0.01\%$ bereits eine solche von Fr. 55.26 pro Eiweissprozent notwendig.

Anhand der Selektionserfolge in den restringierten Gehaltsmerkmalen, lässt sich erneut das

gegenseitige "Floaten" der Subindices u.a. am Vorzeichenwechsel der Selektionserfolge gut beobachten. Auch die Selektionserfolge pro Generation auf den einzelnen Pfaden für die Gehaltsmengen verhalten sich nicht exakt gemäss der proportionalen Bedingung.

Die Angaben zu den Standardabweichungen der Indices, Gesamtzuchtwerten sowie die Bestimmtheitsmasse und Korrelationen zwischen Indices und Gesamtzuchtwert sind in den Tab. 26, 28 und 30 aufgeführt. Sie verändern sich aber innerhalb der gleichartigen Restriktionsarten nur geringfügig.

7.4.3 Ueberblick über die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen, z.T. kombiniert mit fixen Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Gehaltsmerkmalen

Die linearen Profile der Varianten mit proportionalen Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmerkmalen sind in Abb. 11 - 13 für die totalen jährlichen Selektionsfortschritte und diejenigen pro Generation in den einzelnen Merkmalen auf den Pfaden Vater-Sohn und Mutter-Sohn dargestellt. Der unterschiedlichen Skala beim Vergleich des Pro-

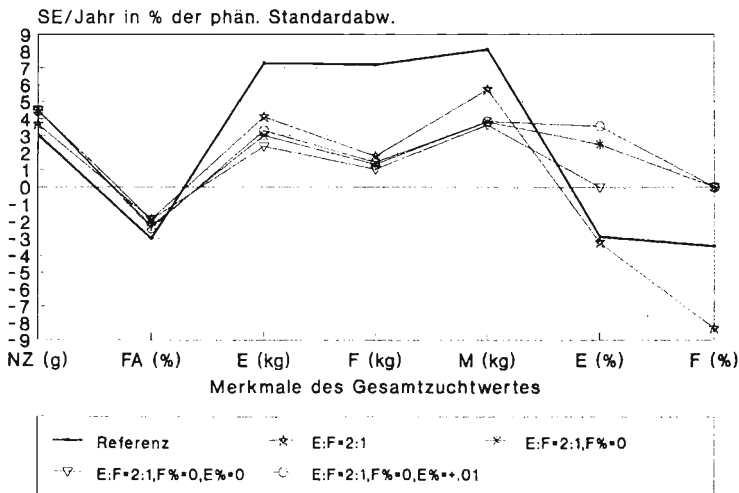


Abbildung 11: totaler Selektionserfolg pro Jahr in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltsmengen sowie die fixen Restriktionen im Milchgehalt.

files der totalen jährlichen Selektionserfolge mit denjenigen pro Generation auf den einzelnen Pfaden ist Rechnung zu tragen. Als Vergleichsbasis wurde die Referenzsituation in den Abbildungen belassen. In den totalen jährlichen Zuchtfortschritten verlaufen die Profile vom Merkmal Nettozunahme bis hin zur Milchmenge innerhalb der betrachteten Restriktionsvarianten ähnlich, v.a. ist dies bei den Fleischleistungsmerkmalen der Fall. Das bedeutet, dass die Selektion der Tiere über die vier verschiedenen Züchtungsvarianten zu gleichartigen Reaktionen bei den Selektionserfolgen dieser Merkmale führen. Etwas akzentuierter treten die Unterschiede in den Selektionserfolgen bei den Merkmalen Eiweiss- und Milchmenge hervor. Die Auswirkungen der unterschiedlichen fixen Gehaltsrestriktionen auf die linearen Profile sind klar ersichtlich. Auch wird anhand der Abb. 11 erneut klar, dass sich die Variante ohne fixe Gehaltsrestriktion praktisch nicht von derjenigen mit der Restriktion auf keinen Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt und positiven auf den Eiweissgehalt von +0.01% unterscheidet. Auf die Darstellung der prozentualen Selektionserfolge auf dem Pfad Jungtiere wurde verzichtet, da sich erneut keine Veränderungen im Vergleich zu den Zuchtfortschritten für die Referenzsituation auf diesem Pfad ergeben. Damit ergibt sich für das lineare Profil in diesem Pfad ebenfalls ein Bild in der Art von Abb. 5.

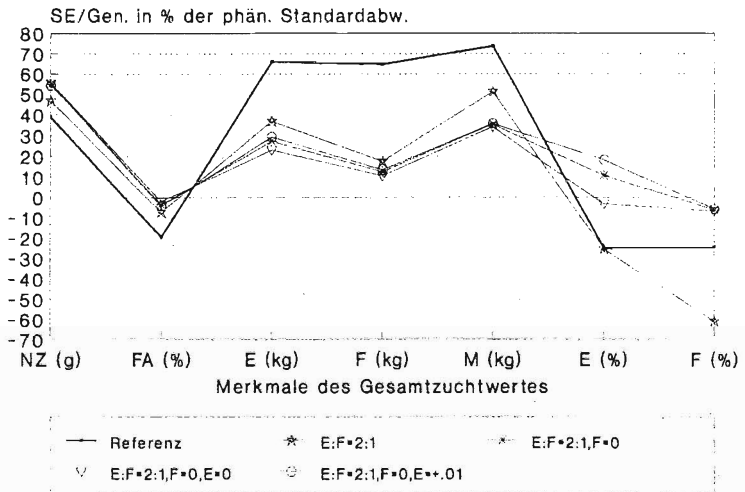


Abbildung 12: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Vater-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchmengen sowie die fixen Restriktionen im Milchgehalt.

Die Selektionserfolge pro Generation auf dem Pfad Vater-Sohn laufen tendenziell gleich, wie jene der totalen jährlichen Zuchtfortschritte. In den Gehaltsmerkmalen ergeben sich relativ dazu jedoch eher tiefere und sogar negative Werte, die dann über die mütterlichen Pfade kompensiert werden. Die Abb. 13 für den Pfad Mutter-Sohn zeigt weiter, dass die positiven Züchterfolge beim Merkmal Nettozunahme zum grossen Teil von den väterlichen, die negativen im Fleischanteil aber eher von den mütterlichen Pfaden herrühren. Diese gegenseitige, beschränkte "Floaten" der beiden Indices kann auch am Verlauf der beiden Profile in den Gehaltsmerkmalen beobachtet werden. Grundsätzlich zeigt sich der Vorteil der optimalen Restriktion von mehreren Indices gerade an den unterschiedlichen linearen Profilen in den einzelnen Pfaden. Dabei darf auch der Jungstierenpfad mit total anders gelager-tem Subindex nicht ausser Acht gelassen werden.

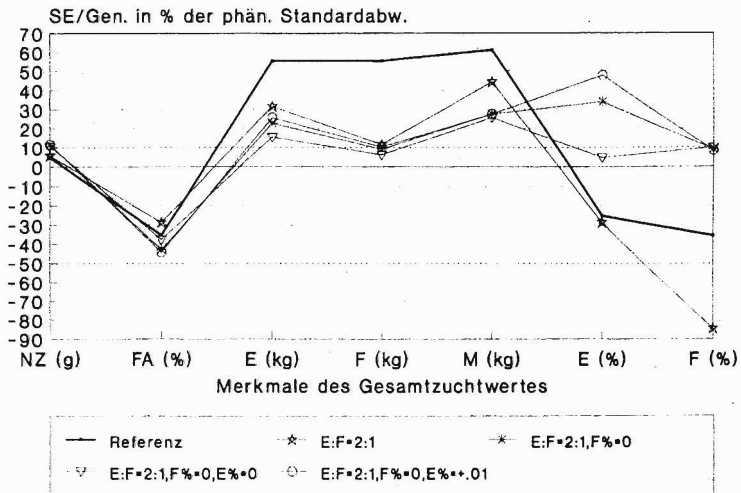


Abbildung 13: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Mutter-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Milchgehaltmengen sowie die fixen Restriktionen im Milchgehalt.

7.5 Proportionale Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Milchgehalten und -gehaltsmengen

7.5.1 Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweissmenge und -gehalt sowie Fettmenge und -gehalt je im Verhältnis 1 : 0.05

Die Ergebnisse für vorliegende Züchtungsvariante, wo pro Kilogramm Mengenfortschritt auch ein positiv prozentualer Selektionserfolg im Gehalt von 0.05% pro Jahr gefordert wird, finden sich in Tab. 31.

Die standardisierten Indexgewichte für Merkmale der Mastleistung nehmen um ca. 70% zu, spielen also im Zuchtentscheid auf den väterlichen Pfaden eine bedeutend grössere Rolle als noch in der Referenzsituation. Die Bedeutung der Schlachtkörperbeurteilung steigt in negativem Sinne ebenfalls an. Ein markanter positiver Anstieg der Indexgewichtung ist beim Merkmal Milchmenge zu verzeichnen. Hauptsächlich auf den mütterlichen Pfaden gewinnt diese Informationsquelle beträchtlich an Einfluss auf den Index. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die Kreuzrestriktion zwischen Mengen und Gehalten durchwegs leicht positive Indexgewichte für die Fettmenge, hingegen durchwegs negative für den Fettgehalt ergibt. Demgegenüber weist die Informationsquelle Eiweissmenge konstant negative, der Eiweissgehalt mindestens auf den mütterlichen Pfaden positive Indexgewichtsfaktoren auf. Ein ähnliches Bild ergibt sich auch bei der wirtschaftlichen Gewichtung der Merkmale im Gesamtzuchtwert: Eiweissmenge und Fettgehalt erhalten negative, Fettmenge und Eiweissgehalt positive Gewichtsfaktoren. Der wesentliche Grund für die grösstenteils gegensätzlichen Index- bzw. wirtschaftlichen Gewichte liegt in den negativen Beziehungen zwischen Milchgehalts- und -mengenmerkmalen, zusammen mit den positiven Korrelationen der Mengen- bzw. Gehaltsmerkmale unter sich.

Die Selektionserfolge pro Jahr ergeben für alle Gehalts- und Mengenmerkmale negative Werte, d.h. dass die geforderten Restriktionen in den Gehalts- und -mengenmerkmalen nur auf leicht negativem Niveau der Zuchtfortschritte eingehalten werden können. Im Vergleich zur Referenzsituation stellt sich ebenfalls eine massive Einbusse an Selektionsfortschritt im Merkmal Milchmenge ein, wogegen der Selektionsfortschritt bei der Nettozunahme ansteigt. Praktisch indifferent verhält sich die Situation beim Fleischanteil. Wegen der z.T. massiven Verluste an Zuchtfortschritt in den Milchgehalts- und -mengenmerkmalen stellt eine solche Züchtungsvariante unter den heutigen wirtschaftlichen Bedingungen kaum einen betriebswirtschaftlich gangbaren Weg dar. Volkswirtschaftlich wäre eine Reduktion der Verwertungskosten für Milch und Milchinhaltstoffe zwar sicher wünschenswert, allerdings ist ein Bezahlungssystem, das eine solche Züchtungsvariante favorisieren würde, allein vom Produkt Milch her kaum abzuleiten.

Tabelle 31: Ergebnisse für die proportionalen Restriktionen der Zuchtfortschritte der Merkmale Eiweissmenge und -gehalt sowie Fettmenge und -gehalt je im Verhältnis 1 : 0.05

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9605
	Pfad VS/VT	4.69		-4.07	1.01	0.1254	-28.78	-39.76	-57.62	0.4598
	Pfad MS/MT			-2.18	0.39	0.0922	41.00	-8.70		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	4.78		-4.15	1.03	0.13	-29.35	-40.55	-58.76	0.47
	Pfad MS/MT			-9.54	1.71	0.40	179.34	-38.06		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	-12.07	2.95	0.49	241.32	-59.02		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.00	0	0		
	Pfad VS	40.08	0.034	-1.349447	-1.040068	78.36	-0.050736	-0.038066		
	Pfad VT	37.60	0.032	-1.266130	-0.975853	73.52	-0.047604	-0.035716		
	Pfad MS	9.79	-0.449	-0.800293	-0.785885	131.42	-0.064469	-0.059658		
	Pfad MT	1.94	-0.089	-0.158536	-0.155681	26.03	-0.012771	-0.011818		
	total	20.90	-0.118	-0.830295	-.690579	74.21	-0.041515	-0.034529		
SE / Jahr total		3.35	-0.019	-0.133113	-0.110714	11.90	-0.006656	-0.005536		

Tabelle 32: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	76.8432	132.3952	0.5804	0.3369
Pfad VS/VT	98.0595	120.5554	0.8134	0.6616
Pfad MS/MT	22.8611	132.3952	0.1727	0.0298

In Tab. 32 sind die weiteren Angaben zu den Bestimmtheitsmassen und Korrelationen zwischen Indices und Gesamtzuchtwert sowie die einzelnen Standardabweichungen angegeben. Es ergeben sich erneut tiefere Bestimmtheitsmasse für die mütterlichen Pfade als für den Pfad Jungtiere, die v.a. über eine stark verminderte Varianz der mütterlichen Indices zustande kommen. Wie bereits in vorangegangenen Züchtungsmodellen beobachtet verlieren auch hier die gut geschätzten Merkmale (mit 71 Tö) auf den väterlichen, bzw. die aus der Eigenleistungsprüfung gemessenen auf den mütterlichen Pfaden an Bedeutung für die Varianz der Indices. Infolge unterproportionalen Rückgangs der Varianz des Gesamtzuchtwertes folgt für den Jungstierenpfad ein vergleichsweise hohes Bestimmtheitsmass, dieses ist stark vom Merkmal Tageszunahme abhängig und nähert sich deshalb dessen Heritabilitätswert.

7.5.2 Ueberblick über die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchgehalt und -gehaltsmengen

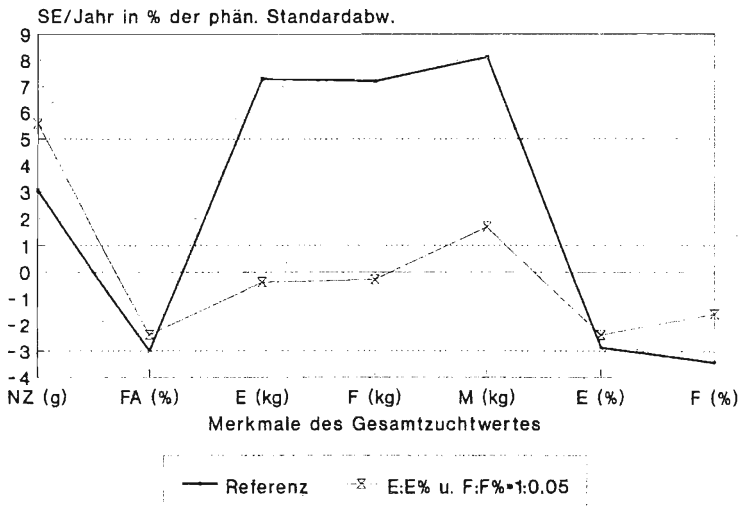


Abbildung 14: totaler Selektionserfolg pro Jahr in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt und den -gehaltsmengen.

In Abb. 14 wird anhand des linearen Profils (vgl. Kap. 7.2.4) deutlich, dass bezüglich der totalen jährlichen Selektionserfolge ein im Vergleich zur Referenzsituation gänzlich anderes Bild entsteht. Ausser bei den Merkmalen Nettozunahme und Milchmenge realisieren negative jährliche Zuchterfolge. Dies ist mit Ausnahme beim Merkmal Fleischanteil auch für die in Abb. 15 und 16 dargestellten Selektionserfolge pro Generation auf den Pfaden Vater-Sohn (VS) und -Tochter (VT) der Fall. Aus bereits früher erwähnten Gründen bleibt das Profil für den Jungstierenpfad gleich wie bei allen bisherigen Varianten, weshalb erneut auf eine graphische Darstellung verzichtet wurde (vgl. Abb. 5). Anhand der linearen Profile, bzw. der geringen oder negativen Zuchtfortschritte in den heute betriebswirtschaftlich relevanten Merkmalen wird im Vergleich zur Referenzsituation auch ersichtlich, weshalb eine solche Züchtungsvariante nur sehr schwer zu verwirklichen sein dürfte.

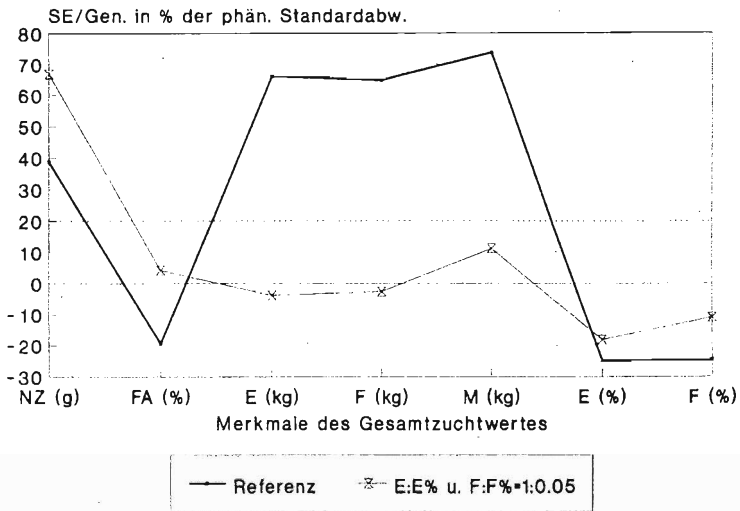


Abbildung 15: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Vater-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt und den -gehaltsmengen.

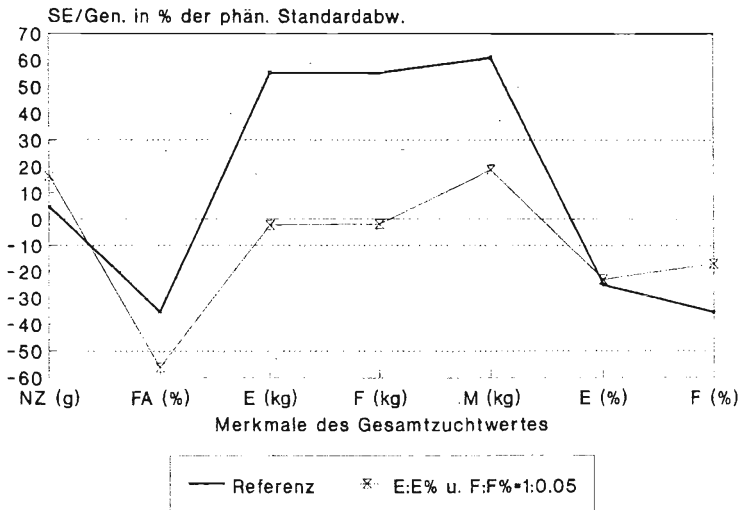


Abbildung 16: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Mutter-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte im Milchgehalt und den -gehaltsmengen.

7.6 Proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt, kombiniert mit fixer Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Fettgehalt

7.6.1 Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 2500 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritts im Merkmal Fettgehalt

In Tab. 33 sind die Ergebnisse für diese Variante aufgelistet. Erstmals ist beim nicht standardisierten Gewichtungsfaktor b für den Subindex Jungtiere, wegen der bestehenden Kovarianz zwischen den Merkmalen Tageszunahme und Milchmenge, eine Veränderung zu beobachten. Diese wird über die veränderte Standardabweichung des Subindex in Tab. 34 durch die Standardisierung kompensiert. Die standardisierten Indexgewichte für die Informationsquellen der Fleischleistung steigen gegenüber der Referenzsituation an. Infolge der unterschiedlichen Bedingungen, die an den Fett- und Eiweissgehalt gestellt werden und auch

Tabelle 33: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 2500 : 1, kombiniert mit der Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Merkmal Fettgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.9194
	Pfad VS/VT	4.59		11.04	-1.13	-0.0344	364.92	-128.36	-49.49	0.4492
	Pfad MS/MT			-3.58	2.48	0.1256	306.42	-142.70		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.36		8.09	-0.83	-0.03	267.33	-94.03	-36.26	0.33
	Pfad MS/MT			-5.22	3.62	0.18	447.15	-208.24		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	-0.15	371.85	-50.58		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.001564	0	0		
	Pfad VS	27.31	-0.064	20.79	20.59	376.825885	0.107322	0.000997		
	Pfad VT	25.63	-0.060	19.50	19.32	353.560118	0.100696	-0.000935		
	Pfad MS	4.45	-0.340	18.80	17.94	306.294127	0.186678	-0.001457		
	Pfad MT	0.88	-0.067	3.72	3.55	60.675913	0.036980	0.000289		
	total	13.71	-0.128	14.73	14.38	257.211083	0.102884	0.000000		
SE / Jahr total		2.20	-0.021	2.36	2.31	41.236246	0.016495	0.000000		

Tabelle 34: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	$r_{I,T}$	$r_{I,T}^2$
Pfad JS	73.5506	158.8908	0.4629	0.2143
Pfad VS/VT	136.5042	152.4865	0.8952	0.8014
Pfad MS/MT	68.5280	158.8908	0.4313	0.1860

wegen der positiven Korrelation zwischen diesen Merkmalen reagieren die b-Faktoren für diese Merkmale gegensätzlich. Zur Einhaltung der proportionalen Restriktion muss dem Eiweissgehalt auf allen Pfaden höheres Gewicht als in der Referenzsituation eingeräumt werden, wogegen im Vergleich dazu die Gewichtung des Fettgehaltes weiter abnimmt. Die Informationsquelle Milchmenge zeigt auf den väterlichen Pfaden stark gesunkene, leicht negative, auf den mütterlichen aber höhere Gewichtung. Die Fett- und Eiweissmenge verhält sich praktisch indifferent gegenüber der Referenzsituation. In den Indexgewichtsfaktoren ist eine Verwandtschaft zum Züchtungsmodell mit der Restriktion des Zuchterfolgs im Fettgehalt auf 0% und im Eiweissgehalt auf +0.02% erkennbar. Dort sind einzig die Merkmale der Fleischleistung etwas tiefer gewichtet und auf den väterlichen Pfaden die Merkmale Milchmenge und Eiweissgehalt klar höher, der Fettgehalt tiefer gewichtet. Die Auswirkungen sind auch an den Zuchterfolgen pro Generation auf den einzelnen Pfaden nachvollziehbar.

Um die gesetzten Bedingungen zu erfüllen, sind für die restringierten Merkmale die "pseudowirtschaftlichen" Gewichte in Tab. 33 relevant. Zu beachten gilt das negative Gewicht für das Merkmal Milchmenge und den Fettgehalt, im Gesamtzuchtwert hoch positiv ist hingegen unter der gegebenen Züchtungsvariante der Eiweissgehalt zu gewichten.

Bei den totalen jährlichen Selektionserfolgen zeigen sich, ausser bei den restringierten Merkmalen selbst, nur kleinere Veränderungen zur Referenzsituation. Die Nettozunahme weist leicht steigende, die Fett- und Eiweissmenge leicht sinkende Tendenz auf. Der Verlust an Selektionserfolg in der Milchmenge, als "Preis" für einen verhältnismässigen Fortschritt von 1 : 0.0004 beim Eiweissgehalt, beträgt rund 27%. Die Veränderungen der Zuchterfolge auf den einzelnen Pfaden gegenüber der Referenzsituation halten sich ebenfalls in engen Grenzen. Beim Merkmal Fettgehalt ist erneut um den totalen Zuchterfolg 0 eine, allerdings geringe, kompensatorische Wirkung zwischen väterlichen und mütterlichen Pfaden zu beobachten. Auch bezüglich der Zuchtfortschritte ist eine Aehnlichkeit zum Züchtungsmodell ohne Zuchtfortschritt im Fettgehalt und fixem im Eiweissgehalt von +0.02% festzustellen. Die Fleischleistungsmerkmale schneiden aber bei dieser proportionalen Restriktionsvariante total und auf den väterlichen Pfaden besser ab. In den Gehaltsmengen, der Milchmenge und dem Fettgehalt ergeben sich vergleichbare totale Zuchterfolge, allerdings reagieren die einzelnen Pfade unterschiedlich, wie dies in Abb. 17 - 19 der linearen Profile zum Ausdruck kommt. Im Eiweissgehalt liegt der Zuchtfortschritt bei der hier gerechneten Variante etwas tiefer. Die markantesten Veränderungen spielen sich eindeutig bei den, für die unterstellte Züchtungsvariante notwendigen, "pseudowirtschaftlichen" Gewichten ab. Eine allfällige Aenderung im Bezahlungssystem der Milch müsste sicher darauf Bezug nehmen, falls Zuchtfort-

schritte in der hier beschriebenen Grössenordnungen realisiert werden sollen.

Dies gilt auch für die noch folgenden Züchtungsvarianten mit verschärften proportionalen Restriktionen.

Die Auswirkungen gleichartiger, aber strengerer proportionaler Restriktionen auf die Zuchterfolge und wirtschaftlichen Gewichte sind in den folgenden Abschnitten untersucht.

7.6.2 Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1500 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt

Nun wird parallel zu jedem Kilogramm jährlichen Zuchtfortschritt im Merkmal Milchmenge ein solcher von rund 0.007% im Merkmal Eiweissgehalt gefordert, d.h. pro Einheit Zuchtfortschritt bei der Milchmenge muss der Eiweissgehalt stärker mitgezogen werden.

Die standardisierten Gewichtsfaktoren in Tab. 35 für die Merkmale der Mast- und Schlachtleistung steigen gegenüber der letzten Restriktionsvariante noch etwas an. Bei den standardisierten b-Werten für die Gehaltsmerkmale ist im Gegensatz zu den nicht standardisierten Werten festzustellen, dass beide Gewichte für den Eiweissgehalt ansteigen und ebenfalls beide Werte für den Fettgehalt auf den Pfaden VS/VT und MS/MT sinken. Dies lässt sich durch die positive Kovarianz zwischen diesen Merkmalen und der härteren Restriktionsanforderung an den Eiweissgehalt erklären. In den Milchmengenmerkmalen werden die Zuchtentscheide auf den Pfaden VS/VT und MS/MT zunehmend differenzierter gefällt, wobei bei einer allfälligen Anwendung solcher Zuchtstrategien in der Praxis, neben den eher schwach gewichteten Gehaltsmengenmerkmalen v.a. die relativ hohe gegensätzliche Gewichtung der Informationsquelle Milchmenge Schwierigkeiten bereiten dürfte.

Der negative Trend in den wirtschaftlichen Gewichten für die Merkmale Milchmenge und Fettgehalt setzt sich fort, wogegen das Merkmal Eiweissgehalt praktisch unverändert auf einer wirtschaftlichen Gewichtung von ca. Fr. 370.- je Prozent verbleibt.

Im Vergleich zur vorherigen Variante steigen die totalen jährlichen Zuchtfortschritte in den Fleischleistungsmerkmalen (v.a. im Fleischanteil) an, wogegen die Merkmale Eiweiss- und Fettmenge sowie auch die Milchmenge in ihren Zuchterfolgen total, wie auch auf allen Pfaden (ausser dem für die Jungtiere) zurückgehen. Beim Eiweissgehalt hingegen wird die proportionale Restriktion zum Merkmal Milchmenge mit zunehmendem Selektionserfolg, auf allen Pfaden und auch total, eingehalten. Bezüglich der totalen jährlichen Selektionser-

Tabelle 35: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweißgehalt im Verhältnis 1500 : 1, kombiniert mit der Restriktion des Zuchtfortschritts im Merkmal Fettgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.8914
	Pfad VS/VT	4.52		10.98	-1.50	-0.1731	373.14	-163.29	-37.78	0.4441
	Pfad MS/MT			-3.07	2.02	0.0993	291.37	-133.58		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	3.79		9.22	-1.26	-0.15	313.27	-137.09	-31.72	0.37
	Pfad MS/MT			-5.41	3.56	0.18	513.47	-235.40		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	-0.25	374.69	-79.80		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.001564	0	0		
	Pfad VS	30.07	0.041	16.48	14.72	274.721483	0.133880	0.000885		
	Pfad VT	28.21	0.039	15.46	13.81	257.759787	0.125614	0.000830		
	Pfad MS	4.25	-0.309	16.41	13.66	238.986690	0.232537	-0.001293		
	Pfad MT	0.84	-0.061	3.25	2.71	47.342519	0.046065	-0.000256		
	total	14.86	-0.073	12.13	10.53	192.364708	0.128243	0.000000		
SE / Jahr total		2.38	-0.012	1.94	1.69	30.840033	0.020560	0.000000		

Tabelle 36: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	$r_{I,T}$	$r_{I,T}^2$
Pfad JS	71.3137	177.4358	0.4019	0.1615
Pfad VS/VT	119.1113	172.1309	0.6920	0.4788
Pfad MS/MT	56.7452	177.4358	0.3198	0.1023

folge ist erneut eine Aehnlichkeit zur Restriktionsvariante ohne Zuchtfortschritt im Fettgehalt und +0.02% jährlichen Zuchterfolg im Eiweissgehalt festzustellen, v.a. bei den Gehaltsmerkmalen. Mit der hier berechneten proportionalen Restriktionsvariante wird ein eher fleischbetonteres Tier gezüchtet (vgl. auch vorherige Restriktionsvariante 2500 : 1), das eine Milch von höherer Qualität mit geringerer Quantität produziert. Generell werden die Selektionserfolge auf den mütterlichen Pfaden gegenüber den väterlichen bedeutender.

Die Entwicklungen lassen sich auch anhand der Abb. 17 - 19 graphisch nachvollziehen und sind volkswirtschaftlich durchaus günstig.

Die Veränderungen in den Varianzen der Indices und des Gesamtzuchtwertes (Tab. 36) führen zu einem markanten Rückgang in den Bestimmtheitsmassen für die einzelnen Subindices.

7.6.3 Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1000 : 1, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt

Steigert man nun die Anforderung an den Selektionserfolg im proportional restringierten Merkmal Eiweissgehalt weiter, sodass jede Einheit Zuchtfortschritt beim Merkmal Milchmenge eine Verbesserung des Selektionserfolgs im Eiweissgehalt von 0.001% zur Folge hat, setzen sich die, über die letzten zwei Varianten beobachteten Veränderungen in den Indexgewichten bei den nicht direkt restringierten Merkmalen fort. Auch beim Merkmal Milchmenge sind die Veränderungen in den Indexgewichtsfaktoren gleichartig, wie schon zwischen den beiden vorhergehenden, weniger starken proportionalen Varianten. Einzig beim Merkmal Eiweissgehalt verhalten sich die Gewichte etwas anders. Reagierten die standardisierten b-Werte für den Fett- und Eiweissgehalt auf die erste Verschärfung der proportionalen Restriktion auf den Pfaden VS/VT und MS/MT noch mit zunehmender Gewichtung, so stellt sich nun nur noch auf den mütterlichen Pfaden eine höhere positive Gewichtung ein. Auf den väterlichen Pfaden verliert der Eiweissgehalt als Informationsquelle an Gewicht.

Die wirtschaftlichen Gewichte für die drei restringierten Merkmale sind, über die letzten drei gleichartigen proportionalen Varianten betrachtet, v.a. für das Merkmal Milchmenge und den Fettgehalt rückläufig. Zur Einhaltung der Restriktion genügt offensichtlich die ebenfalls sinkende wirtschaftliche Gewichtung des Merkmals Milchmenge, praktisch ohne zusätzliche Verstärkung der wirtschaftlichen Gewichtung für den Eiweissgehalt. Ueber die

Tabelle 37: Ergebnisse für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt im Verhältnis 1000 : 1, kombiniert mit der Restriktion des jährlichen Zuchtfortschritts im Merkmal Fettgehalt = 0%

		NZ (g)	FA (%)	E (kg)	F (kg)	M (kg)	E (%)	F (%)	SKB (Pkte)	TZ (g)
b - Werte	Pfad JS									0.8707
	Pfad VS/VT	4.48		11.22	-1.89	-0.2833	276.53	-148.05	-30.17	0.4410
	Pfad MS/MT			-2.36	1.49	0.0725	241.55	-109.21		
b · 100 / σ_I	Pfad JS									1.25
	Pfad VS/VT	4.21		10.54	-1.78	-0.27	259.80	-139.09	-28.35	0.41
	Pfad MS/MT			-5.30	3.35	0.16	542.75	-245.39		
wirtschaftl. Gewichte	unrestr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	0.49	0.--	0.--		
	restr. (Fr.)	3.52	92.--	0.--	0.--	-0.33	324.55	-80.82		
SE / Gen.	Pfad JS	8.49	0.032	0	0	11.001564	0	0		
	Pfad VS	32.61	0.144	12.08	9.57	183.094307	0.133750	0.000475		
	Pfad VT	30.60	0.135	11.33	8.98	171.789804	0.125492	0.000446		
	Pfad MS	3.95	-0.276	14.25	10.22	184.389153	0.258325	-0.000694		
	Pfad MT	0.78	-0.055	2.82	2.02	36.526917	0.051173	-0.000137		
	total	15.88	-0.018	9.56	7.25	135.910633	0.135911	0.000000		
SE / Jahr total		2.55	-0.003	1.53	1.16	21.789280	0.021789	0.000000		

Tabelle 38: Standardabweichungen, Korrelationen Index - Gesamtzuchtwert und Bestimmtheitsmasse für die einzelnen Subindices

	σ_I	σ_T	r_{IT}	r_{IT}^2
Pfad JS	69.6590	190.6064	0.3655	0.1336
Pfad VS/VT	106.4384	185.8475	0.5727	0.3280
Pfad MS/MT	44.5052	190.6064	0.2335	0.0545

positive Kovarianz zwischen Eiweiss- und Fettgehalt lässt sich auch dessen nur leichtes Absinken im wirtschaftlichen Gewicht erklären.

In den Selektionserfolgen der Tab. 37 setzt sich die schon über die ersten beiden proportionalen Restriktionen, zwischen den Zuchtfortschritten Milchmenge und Eiweissgehalt, beobachtete Tendenz abnehmender Selektionserfolge im Merkmal Milchmenge und zunehmender im Eiweissgehalt, sowohl in den totalen jährlichen Werten, als auch mehrheitlich in denjenigen pro Generation auf den einzelnen Pfaden fort. Dies demonstrieren auch die linearen Profile der Abb. 17 - 19. Es gilt jedoch zu beachten, dass ausser einem geringen negativen Selektionserfolg für den Fleischanteil, ausschliesslich positive jährliche Zuchtfortschritte resultieren. Dies dürfte v.a. an der tiefen Gewichtung der Informationsquelle Milchmenge auf den väterlichen Pfaden und den höheren direkten Selektionserfolgen der Fleischleistungsmerkmale liegen.

7.6.4 Ueberblick über die proportionalen Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Milchmenge und Eiweissgehalt, kombiniert mit keinem Zuchtfortschritt im Merkmal Fettgehalt

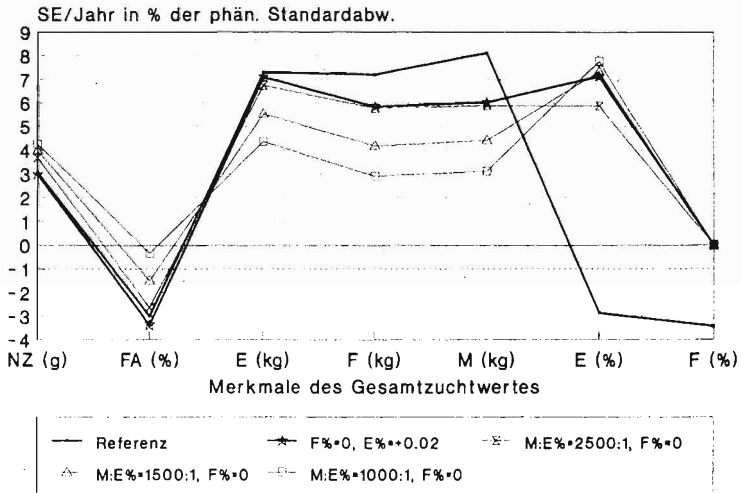


Abbildung 17: totaler Selektionserfolg pro Jahr in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt sowie keinen Zuchtfortschritt im Fettgehalt.

In Abb. 17 ist anhand der linearen Profile der unterschiedliche Verlauf der totalen jährlichen Selektionsfortschritte im Vergleich zur Referenzsituation dargestellt. Um die Abgrenzung zum Züchtungsmodell ohne Zuchtfortschritt beim Fettgehalt und +0.02% Zuchterfolg beim Eiweissgehalt sichtbar zu machen, wurde auch jenes lineare Profil in die Darstellungen übernommen. Sobald das Merkmal Milchmenge über eine hohe proportionale Restriktionsbedingung an den Eiweissgehalt tiefere Indexgewichte auf den einzelnen Pfaden erhält, steigt auch der Zuchterfolg in den Merkmalen der Fleischleistung und das lineare Profil wird dementsprechend flacher. Deutlich wird auch sichtbar, dass über die proportionale Restriktion die Steigung des Profilverlaufs zwischen dem Wert für den Zuchtfortschritt Milchmenge und dem für den Zuchtfortschritt Eiweissgehalt vorgegeben wird.

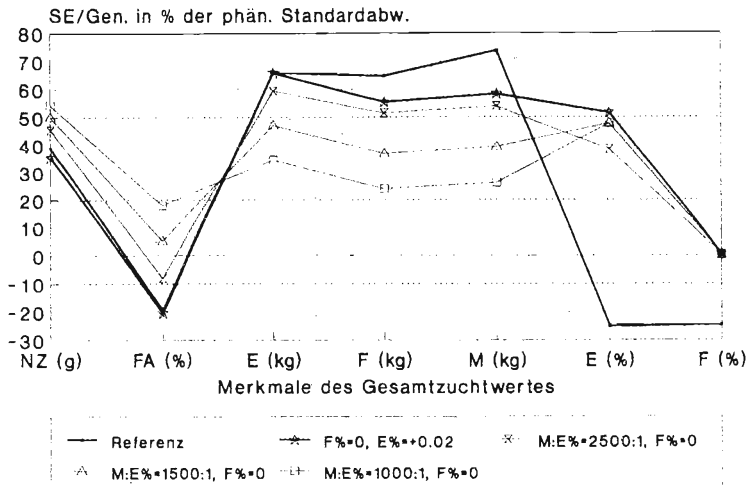


Abbildung 18: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Vater-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt sowie keinen Zuchtfortschritt im Fettgehalt.

Vergleicht man die Profile der proportionalen Varianten auf dem Pfad Vater-Sohn in Abb. 18 mit der Abb. 19 für den Pfad Mutter-Sohn, fallen die unterschiedlichen Zuchtfortschritte für die Fleischleistungsmerkmale und die restringierten Milchgehaltsmerkmale auf. Dabei stammen die höheren positiven Zuchterfolge durchwegs von den väterlichen Pfaden, wo die Zuchtfortschritte für die Nettozunahme und den Fleischanteil auch deutlich über der Referenzsituation liegen. Umgekehrt verhält es sich beim Merkmal Eiweissgehalt, wo die mütterlichen Pfade den Hauptteil zum total positiven Zuchterfolg beisteuern.

Die teilweise Ähnlichkeit dieser proportionalen Restriktionsvarianten im Vergleich zur fixen Gehaltsrestriktion geht aus dem Profil für die totalen jährlichen Zuchterfolge deutlich hervor. Schon hier und vermehrt auch bei den Profilen für die einzelnen Pfade zeigen sich aber leichte Unterschiede, nicht nur bei den Fleischleistungsmerkmalen.

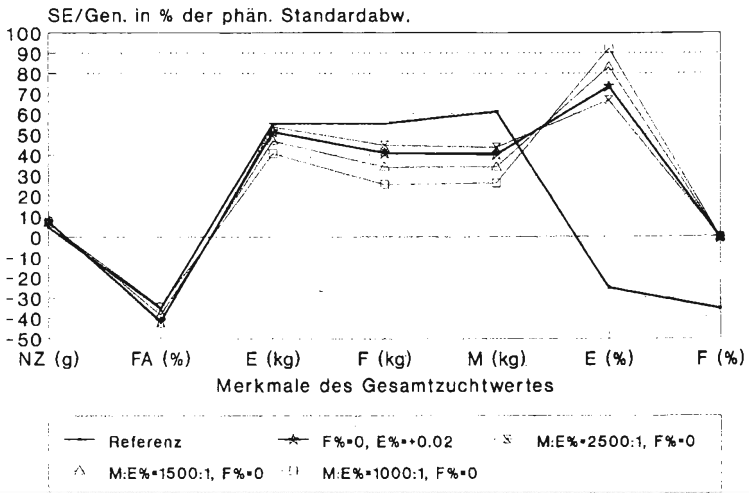


Abbildung 19: Selektionserfolg pro Generation auf dem Pfad Mutter-Sohn in Prozent der phänotypischen Standardabweichung der jeweiligen Merkmale für die proportionale Restriktion der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt sowie keinen Zuchtfortschritt im Fettgehalt.

7.7 Schlussbemerkungen

Die Referenzsituation ergibt unter Verwendung der wirtschaftlichen Gewichtung Null für die Gehaltsmerkmale, negative Zuchtfortschritte in diesen Eigenschaften. Da aber die gegenwärtigen genetischen Trends dieser Merkmale eher leicht positiv sein dürften (Casanova, 1991), wird ihnen in der praktischen Züchtung durchaus eine wirtschaftliche Bedeutung beigemessen.

Werden diese beiden Merkmale auf Null restringiert, d.h. wirtschaftlich positiv gewichtet, weicht der jährliche Zuchterfolg im Merkmal Milchmenge nur geringfügig von dem Niveau ab, das Casanova (1991) für den genetischen Trend beim Schweizerischen Braunvieh angibt. Dies ist als Indiz dafür zu werten, dass die unterstellten Modellannahmen die züchterische Praxis, mindestens auf der Seite der Milchmerkmale, in etwa zu erfassen vermögen.

Für die Umsetzung einzelner Zuchtstrategien in die Praxis darf nicht vergessen werden, dass allzu unterschiedliche Zuchtsentscheide auf den verschiedenen Pfaden, bedingt durch stark variierende Indexgewichte für die einzelnen Merkmale, vom Züchter nur schwer verstanden werden können. Eine praktische Umsetzung bzw. Akzeptanz solcher Zuchtstrategien würde dadurch erschwert.

Die volkswirtschaftlich interessanten Züchtungsvarianten der fixen Gehaltsmengenrestriktionen sind unter den aktuellen wirtschaftlichen Verhältnissen in der Schweiz zuwenig interessant, um in der Züchterschaft ohne flankierende Massnahmen Anklang zu finden. Dafür ist der Verlust an Zuchterfolg im heute betriebswirtschaftlich bedeutungsvollen Merkmal Milchmenge jeweils zu hoch. Ebenso verhält es sich mit der proportionalen Gehaltsmengenrestriktion und in verstärktem Masse auch mit den proportionalen Gehaltsmengenrestriktionen, kombiniert mit fixer Fettgehaltsrestriktion. Sie zielen zwar unter den aktuellen Marktverhältnissen und Ernährungsgewohnheiten durchaus in eine erwünschte Richtung, sind aber betriebswirtschaftlich, ohne Aenderungen im Bezahlungssystem für das Produkt Milch, für den Landwirt uninteressant. Unter den momentanen volkswirtschaftlichen Gegebenheiten noch wünschenswerter wäre durchaus die Variante proportionaler Restriktion der Zuchtfortschritte in den Gehaltsmengen im Verhältnis zu den Gehalten. Dort resultieren in den Milchgehalten und -gehaltsmengen durchwegs negative Zuchterfolge, zusammen mit einem tiefen Zuchtfortschritt im Merkmal Milchmenge, was die Realisierbarkeit einer solchen Zuchtstrategie unter dem heutigen Mengenbezahlungssystem der Schweiz verunmöglicht. Dazu würde es einer radikalen Aenderung des Milchbezahlungssystems bedürfen.

Einen volks- als auch betriebswirtschaftlich gangbaren Weg würden vielleicht jene Restriktionsvarianten darstellen, die an den Zuchtfortschritt im Merkmal Milchmenge einen dazu relativen Selektionsfortschritt im Merkmal Eiweissgehalt fordern, kombiniert mit einer Restriktion des Zuchterfolges im Merkmal Fettgehalt = 0%. Eine solche Zuchtrichtung könnte in der Züchterschaft deshalb breitere Zustimmung finden, weil zumindest ein wirtschaftlich bedeutendes Merkmal in die Restriktionsanforderung miteinbezogen ist. Dies ist bei der Restriktionsvariante ohne Zuchterfolg beim Fett- und +0.02% beim Eiweissgehalt, die vergleichbare Resultate liefert nicht der Fall; dort werden Merkmale restringiert, die (noch) nicht Bestandteil des Milchpreises sind. Doch auch eine solche Strategie liesse sich nicht ohne zusätzliche wirtschaftliche Impulse beim Milchpreis erreichen, wie die zugehörigen wirtschaftlichen Gewichte klar aufzeigen.

Die Effizienz der Selektion auf dem Jungstierenpfad muss anhand der realisierten Selektionserfolge in Frage gestellt werden.

Alle Rechnungsvarianten zeigen eindeutig auf, dass erstens eine wirtschaftliche Gewichtung der Inhaltsmerkmale von Fr. 0.- nicht der züchterischen Realität entspricht und zweitens die wirtschaftliche Gewichtung und damit verbunden auch das Bezahlungssystem für den Rohstoff Milch den Anforderungen aus ernährungsphysiologischer, volks- und betriebswirtschaftlicher Sicht anzupassen ist.

8 Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die züchterischen Möglichkeiten zur Verbesserung der Milchqualität zu untersuchen. Hierzu wurde ein strukturiertes Zuchtprogramm mittels Modellrechnungen erfasst.

In einem ersten Teil wurde in einer Literaturzusammenstellung auf die Nomenklatur sowie die ernährungsphysiologische und züchterische Bedeutung der verschiedenen Milchinhaltsstoffe eingegangen. Um die wesentlichen Qualitätsaspekte der Fett- und Eiweissfraktion der Milch zu erfassen, müssten mehrere Merkmale zusätzlich ins Zuchtziel aufgenommen werden. Dies würde den Zuchtfortschritt in den restlichen Merkmalen, im Vergleich zur heutigen Situation verringern. Die einzelnen, genetisch determinierten Milcheiweissvarianten sind zuchtplanerisch als diskrete Merkmale zu behandeln und deshalb mit den üblichen quantitativen Methoden der Zuchtplanung nicht zu erfassen.

Im zweiten Teil wurden die Grundlagen zur Simulation verschiedener Zuchtrichtungen in einem strukturierten Zuchtprogramm dargestellt. Es wurde Indexselektion auf 5 Unterpfeilen unterstellt, mit einer Zweistufenselektion auf den väterlichen Pfaden (Eigenleistungsprüfung der Jungtiere auf Tageszunahme). Im Gesamtzuchtwert waren die Merkmale Milch-, Fett- und Eiweissmenge, Fett- und Eiweissgehalt sowie Nettozunahme und Fleischanteil enthalten. Als Informationsquellen dienten, je nach Subindex, die Merkmale Milch-, Fett- und Eiweissmenge, Fett- und Eiweissgehalt sowie Tageszunahme, Nettozunahme und Schlachtkörperqualität. Die Zweistufenselektion erforderte die Korrektur der Varianz-Covarianzstruktur der beteiligten Merkmale und der Selektionsintensität auf den Pfaden Vater-Sohn und Vater-Tochter, da nicht mehr Normalverteilung der Merkmale angenommen werden durfte. Mittels fixen und proportionalen Restriktionen der Zuchterfolge über alle 5 Unterpfeile in einzelnen Merkmalen wurden verschiedene Zuchtrichtungen simuliert. Die züchterischen Konsequenzen liessen sich über die erhaltenen wirtschaftlichen Gewichte und Selektionserfolge für die einzelnen Merkmale abschätzen. Die wesentlichen Ergebnisse waren:

- * Die Zuchtfortschritte im Fett- und Eiweissgehalt liessen sich ohne grössere Verluste an Zuchtfortschritt in den übrigen Merkmalen auf Null restringieren. Zunehmend positive Zuchtfortschritte im Eiweissgehalt reduzierten den Selektionserfolg in Milch- und Fettmenge.

- * Ein Zuchtmodell, das keinen Zuchtfortschritt in Fett- und Eiweissmenge realisierte, stellte wegen tiefer Selektionserfolge in den wirtschaftlich bedeutenden Merkmalen Milchmenge, Fett- und Eiweissgehalt keine Alternative zum herrschenden Zuchtprogramm dar.
- * Auch das Aneinanderkoppeln der Zuchterfolge in Eiweissmenge und -gehalt sowie Fettmenge und -gehalt je im Verhältnis 1 : 0.05 oder die proportionale Restriktionen der Zuchtfortschritte in den Merkmalen Eiweiss- und Fettmenge im Verhältnis 2 : 1 wirkten sich negativ auf die Zuchtfortschritte in den heute wirtschaftlich bedeutenden Merkmalen Milchmenge, Fett- und Eiweissgehalt sowie Fett- und Eiweissmenge aus. Die Zuchtfortschritte in den Merkmalen der Fleischleistung dagegen stiegen an.
- * Die proportionalen Restriktionen der Zuchtfortschritte in Milchmenge und Eiweissgehalt (2500 : 1, z.T. auch 1500 : 1 und 1000 : 1), zusammen mit der fixen Restriktion auf keinen Selektionserfolg im Fettgehalt stellten züchterisch und wirtschaftlich praktikable Alternativen dar, die auch volkswirtschaftlichen und ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten Rechnung trugen. In diesen Modellen wurde der Zuchtfortschritt in einem betriebswirtschaftlich, unter dem heute in der Schweiz herrschenden Bezahlungssystem bedeutenden Merkmal, an denjenigen in einem ernährungsphysiologisch wichtigen Merkmal gekoppelt. Teilweise liessen sich die realisierten Zuchtfortschritte mit dem Züchtungsmodell mit positivem jährlichen Zuchtfortschritt beim Eiweissgehalt (+0.02%) und keinem Selektionserfolg beim Fettgehalt vergleichen.
- * Die innerhalb der verschiedenen Züchtungsmodelle berechneten wirtschaftlichen Gewichte für die restringierten Merkmale zeigten aber auf, dass zur Realisierung der einzelnen Modelle eine Aenderung im Bezahlungssystem für die Milch in der Schweiz nur schwer zu umgehen sein wird.

9 Literaturverzeichnis

- Addeo, F., Chianese, L., di Luccia, A., Petrilli, P., Mauriello, R. and Anelli, G. 1983. Identification of bovine casein variants by gel isoelectric focusing. *Milchwiss.* 38, 586.
- Aleandri, R., Nardone, A. and Russo, V. 1986. Milk yield for the cheesemaking process: Quantitative traits loci and selection strategies. 3rd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Lincoln, Nebraska, USA, July 16-22.
- Annan, W.D. and Manson, W. 1969. A fractionation of the α_s -casein complex of bovine milk. *J. Dairy Res.* 36, 259.
- Antila, M. 1964. Ueber die Veränderung der Zusammensetzung des Milchfettes beim Verfüttern von Fettsäuren der Tallöle. *Kieler Milchwirt. F'berichte* 16, 251.
- Arave, C.W. 1967. Evidence for α_{s1} - and β -casein linkage in Holsteins. *J. Anim. Sci.* 26, 883.
- Aristova, V.P. and Vlasova, S.E. 1962. Butterfat composition of the milk of Black Pied and Jersey cows and their crosses. *Zit. Dairy Sci. Abstr.* 25, 208 (1963).
- Aschaffenburg, R. 1961. Inherited casein variants in cow's milk. *Nature, Lond.* 192, 431.
- Aschaffenburg, R. 1963. Inherited casein variants in cows milk. II. Breed differences in the occurrence of α -casein variants. *J. Dairy Research* 30, 251.
- Aschaffenburg, R. 1965. Unpublished results. *Zit. Aschaffenburg, R., 1968.*
- Aschaffenburg, R. 1968. Genetic variants of milk proteins: their breed distribution. *J. Dairy Res.* 35, 447.
- Aschaffenburg, R. and Drewry, J. 1957. Genetics of the β -lactoglobulins in cow's milk. *Nature Lond.* 180, 376.
- Aschaffenburg, R. and Michalak, W. 1967. Unpublished results. *Zit. Aschaffenburg, R., 1968.*

- Aschaffenburg, R., Sen, A. and Thompson, M.P. 1968. Genetic variants of casein in indian and african zebu cattle. *Comp. Biochem. Physiol.* 25, 177.
- Astrup, H.N., Vik-Mo, L., Ekern, A. and Bakke, F. 1976. Feeding protected and unprotected oils to dairy cows. *J. Dairy Sci.* 59, 426.
- Atroschi, F., Kangasniemi, R., Honkanen-Buzalski, T. and Sandholm, M. 1982. β -lactoglobulin phenotypes in Finnish Ayrshire and Friesian cattle with special reference to mastitis indicators. *Acta vet. scand.* 23, 135.
- Banks, W., Clapperton, J.L., Girdler, A.K. and Steele, W. 1984. Effect of inclusion of different forms of dietary fatty acid on the yield and composition of cow's milk. *J. Dairy Res.* 51, 387.
- Bartsch, B.D. 1979. The influence of genetic, nutritional and environmental factors on the composition of milk fat. *Proc. Milk Fat Symposium, Dairy Res. Laboratory, Div. Food Res., CSIRO.*
- Bernhardsgrütter, R. 1989. *Pers. Mitteilung. Inst. für Angewandte Mathematik, ETH Zürich.*
- Bhattacharya, S.D., Roychoudhury, A.K., Sing, N.K. and Sen, A. 1963. Inherited α -lactalbumin and β -lactoglobulin polymorphism in indian zebu cattle, comparison of zebu and buffalo β -lactalbumins. *Nature Lond.* 197, 797.
- Bines, J.A., Brumby, P.E., Storry, J.E., Fulford, R.J. and Braithwaite, G.D. 1978. The effect of protected lipids on nutrient intakes, blood and rumen metabolites and milk secretion in dairy cows during early lactation. *J. agric. Sci., Camb.* 91, 135.
- Böhm, M., Kirchgessner, M. und Schwarz, F.J. 1985. Maissilage als energiereiches Grundfutter für hochlaktierende Kühe. *Zkde* 57, 58.
- Brown, W.H., Stull, J.W. and Stott, G.H. 1962. Fatty acid composition of milk I. Effect of roughage and dietary fat. *J. Dairy Sci.* 45, 191.
- Buchberger, J. 1982. Einfluss der genetischen Varianten der Milchproteine auf die Milchzusammensetzung. *XXI. Int. Dairy Congr. Vol. 1, Book 1, 40.*

- Buchberger, J., Graml, R. und Klostermeyer, H. 1986. Einfluss der Rassen Fleckvieh und Pinzgauer, der Kreuzungen Fleckvieh x Pinzgauer und Fleckvieh x Red Holstein sowie pleiotrope Wirkungen von Milchproteingenotypen auf Milchleistungseigenschaften. Bayr. landw. Jahrbuch 63, 817.
- Bulmer, M.G. 1971. The effect of selection on genetic variability. *The American Naturalist* 105, 201.
- Bulmer, M.G. 1976. The effect of selection on genetic variability: A simulation study. *Genet. Res., Camb.* 28, 101.
- Burgstaller, G., Zywczok, H., Mogalle, H. und Lindner, J.P. 1983. Zum Einsatz von geschütztem Sojaprotein und von N-Hydroxymethyl-DL-Methionin-Calcium in der Fütterung von hochleistenden Milchkühen 1. Mitteilung: Futterverzehr und Milchleistung. *Zkde* 55, 275.
- Burrows, P.M. 1972. Expected selection differentials for directional selection. *Biometrics* 28, 1091
- Butler, J.E. 1973. The occurrence of immunoglobuline fragments, two types of lactoferrin and a lactoferrin-IgG2 complex in bovine colostrum and milk whey. *Biochim. Biophys. Acta* 295, 341.
- Casanova, L.D. 1991. Zuchtwertschätzung mit einem Wiederholbarkeits-Tiermodell beim Schweizer Braunvieh. Diss. Nr. 9389, ETH Zürich.
- Christie, W.W. 1983. The composition and structure of milk lipids. *Developments in dairy chemistry - 2, Lipids*, London, Applied Science Publishers, 1.
- Cochran, W.G. 1951. Improvement by means of selection. *Proc. 2nd Berkeley Symp. on Math., Stat. and Probability*, ed. Neyman, 449.
- Corradini, C. 1969. Distribution of the genetic variants of α_{s1} -, β - and κ -casein in milk from Jersey cows in the Netherlands. *Neth. Milk and Dairy J.* 23, 79.
- Crow, J.F. and Kimura, M. 1970. *An introduction to population genetics theory*. Harper and Row, New York, 591.

- Cunningham, E.P. 1969. Internodic licenciat course in quantitative genetics. Institute of Animal Genetics and Breeding, Agricultural College of Norway. Landbruksbokhandelen/Universitetsforlaget Vollebakk/Oslo.
- Cunningham, E.P. 1975. Multi-stage index selection. *Theor. Appl. Genet.* 46, 55.
- Cunningham, E.P., Moen, R.A. and Gjedrem, T. 1970. Restriction of selection indexes. *Biometrics* 26, 67.
- Curnow, R.N. 1961. Optimal programs for varietal selection. *J. R. Statist. Soc., Ser. B*, 23, 282.
- Dempfle, L. 1988. Statistische Methoden in der Tierzüchtung. Fortbildungskurs der Gesellschaft für Tierzuchtwissenschaft, Achselschwang.
- Drews, M., Grasshoff, A., Hagemester, H., Heeschen, W., Pfeuffer, M., Reuter, H., Suhren, G., Thomasow, J., Tolle, A. and Wietbrauk, H. 1983. Aktuelle Fragen zur pasteurisierten Konsummilch. *Kieler Milchwirt F'berichte* 35, 107.
- Edwards, R.A., King, J.W.B. and Yousef, I.M. 1973. A note on the genetic variation in the fatty acid composition of cow milk. *Anim. Prod.* 16, 307.
- Eigel, N.W., Butler, J.E., Ernstrom, C.A., Farrell jr, H.M., Harwalkar, V.R., Jenness, R. and Whitney, R.McL. 1984. Nomenclature of proteins of cow's milk: Fifth revision. *J. Dairy Sci.* 67, 1599.
- Ej Negoumy, A.M. 1972. Effect of polymorphic composition of calcium caseinate sols on their stability to rennin. *J. Dairy Res.* 39, 373.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman Inc., New York.
- Filer, L.J., Mattson, F.H., Fomon, S.J. 1969. Triglyceride configuration and fat absorption by the human infant. *J. Nutr.* 99, 293.
- Fimland, E. 1979. The effect of selection on additive genetic parameters. *Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol.* 96, 120.

- Finney, D.J. 1958. Statistical problems of plant selection. Bull. Inst. Int. Statist. 36, 242.
- Finney, D.J. 1961. The transformation of a distribution under selection. Sankhya (Ind. J. Stat.) A, 23, 309.
- Finney, D.J. 1966. An experimental study of certain screening process. J. R. Statist. Soc., Ser. B, 28, 88.
- Gordon, W.G., Groves, M.L., Greenberg, R., Jones, S.B., Kalan, E.B., Peterson, R.F. and Townend, R.E. 1972. Probable identification of γ -, TS-, R- and S-caseins as fragments of β -casein. J. Dairy Sci. 55, 261.
- Graml, R., Buchberger, J., Klostermeyer, H. und Pirschner, F. 1985. Pleiotrope Wirkungen von β -Lactoglobulin- und Casein-Genotypen auf Milchinhaltstoffe des bayerischen Fleckviehs und Braunviehs. Z. Tierzücht. Züchtungsbiol. 102, 355.
- Graml, R., Buchberger, J., Klostermeyer, H. und Pirschner, F. 1986. Pleiotrope Wirkungen von β -Lactoglobulin- und Casein-Genotypen auf Milchfett- und Milchproteinmengen des bayrischen Fleckviehs und Braunviehs. Z. Tierzücht. Züchtungsbiol. 103, 33.
- Grosclaude, F., Mahe, M.-F., Mercier, J.-C., Bonnemaire, J. et Teissier, J.H. 1976. Polymorphisme de lactoprotéines de bovines Népalais. II. Polymorphisme des caseines (α_s -mineures); Le locus α_{s2} -Cn est-il lié aux loci α_{s1} -Cn, β -Cn, ou κ -Cn?. Ann. Genet. Sel. Anim. 8, 481.
- Groves, M.L., Gordon, W.G., Kalan, E.B. and Jones, S.B. 1972. Composition of bovine γ -caseins A¹ and A³ and further evidence for a relationship in biosynthesis of γ - and β -caseins. J. Dairy Sci. 55, 1041.
- Groves, M.L., Gordon, W.G., Kalan, E.B. and Jones, S.B. 1973. TS-A², TS-B, R- and S-caseins: Their isolation, composition and relationship to the β - and γ -casein polymorphs A² and B. J. Dairy Sci. 56, 558.
- Gurr, M.I. 1983. The nutritional significance of lipids. Developments in dairy chemistry - 2, Lipids, London, Applied Science Publishers, 365.

- Hagemeister, H., Kaufmann, W. und Drews, M. 1979. Oekonomische Aspekte der Verbesserung der Butterstreichfähigkeit durch Verfütterung von "geschütztem Fett". Kieler Milchwirt. F'berichte 31, 73.
- Harville, D.A. 1974. Optimal procedures for some constrained selection problems. J. Am. Stat. Assoc. 69, 446.
- Harville, D.A. 1975. Index selection with proportionality constraints. Biometrics 31, 223.
- Hawke, J.C. 1963. Studies on the properties of New Zealand butterfat. J. Dairy Res. 30, 67.
- Hazel, L.N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. Genetics 28, 476.
- Hazel, L.N. and Lush, J.L. 1942. The efficiency of three methods of selection. J. Herd. 33, 393.
- Henderson, C.R. 1963. Selection index and expected genetic advances. NAS-NRC 982, 141.
- Henderson, C.R. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. Biometrics 31, 423.
- Hossain, M.A. 1974. Die genetischen Varianten des Milcheiweisses und ihre Bedeutung für die Milchwirtschaft. Kieler Milchw. Forsch'berichte 26, 17.
- James, J.W. 1968. Index selection with restriction. Biometrics 24, 1015.
- Karijord, O., Standal, N. and Syrstad, O. 1982. Sources of variation in composition of milk fat. Z. Tierzücht. Züchtungsbiol. 99, 81.
- Kempthorne, O. and Nordskog, A.W. 1959. Restricted selection indexes. Biometrics 15, 10.
- Kennedy, B.W. 1989. Animal-model BLUP. Erasmus intensive graduate course, Trinity College Dublin.
- Kiddy, C.A., Peterson, R.F. and Knopfler, F.C. 1966. Genetic control of the variants of β -casein A. J. Dairy Sci. 49, 742.

- Kiddy, C.A., Townend, R.E., Thatcher, W.W. and Timasheff, S.N. 1965. β -lactoglobulin variation in milk from individual cows. *J. Dairy Res.* 32, 209.
- King, J.W.B., Aschaffenburg, R., Kiddy, C.A. and Thompson, M.P. 1965. Non-independent occurrence of α_{s1} - and β -casein variants of cows milk. *Nature, Lond.* 206, 324.
- Kirchgessner, M. 1985. *Tierernährung* 6. Auflage, DLG Verlag Frankfurt (Main).
- Larsen, B. and Thymann, M. 1966. Studies on the milk protein polymorphism in Danish cattle and the interaction of the controlling genes. *Acta vet. scand.* 7, 189.
- Li, F.H.F. and Gaunt, S.N. 1972. A study of genetic polymorphism of milk β -lactoglobulin, α_{s1} -casein, β -casein and κ -casein in five dairy breeds. *Biochem. Genet.* 6, 9.
- Lin, C.Y. 1978. Index selection for genetic improvement of quantitative characters. *Theor. Appl. Genet.* 52, 49.
- Macha, J. 1969. A contribution to the study of β -casein polymorphism in cow's milk. *Acta Univ. agric. Fac. Agron. Brno* 17, 257.
- Macha, T. and Muellerova, Z. 1968. Milk protein polymorphism in different cattle breeds. *Acta Univ. agric. Fac. Agron. Brno* 16, 409.
- Maijala, K. and Hanna, M. 1974. Reliable phenotypic and genetic parameters in dairy cattle. 1st World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Madrid Vol. I, 541.
- Mariani, P. and Russo, V. 1971. Distribution of genetic variants of casein and β -lactoglobulin in Reggiao cows. *Riv. Zootic.* 44, 310 *Zit. Anim. Breed. Abstr.* 40, 58 (1972).
- Marziali, A.S. and Ng-Kwai-Hang, K.F. 1986. Effects of milk composition and genetic polymorphism on coagulation properties of milk. *J. Dairy Sci.* 69, 1793.
- McLean, D.M. 1986. Influence of milk protein genetic variants on milk composition, yield and cheesemaking properties. XXth International Conference on Animal Blood Groups and Biochemical Polymorphisms. Helsinki, Finland, July 28-Aug 1.

- McLean, D.M., Graham, E.R.B., Ponzoni, R.W. and McKenzie, H.A. 1984. Effects of milk protein genetic variants on milk yield and composition. *J. Dairy Res.* 51, 531.
- McLoed, G.K. and Scheffer, L.R. 1977. Feeding value of protected animal tallow for high yielding dairy cows. *J. Dairy Sci.* 60, 726.
- Meyer, H. 1966. Zum Polymorphismus der β -Lactoglobuline in deutschen Rinderrassen. *Zuchthygiene* 1, 49.
- Meyer, H. 1967. Verteilung der α_{s1} - und β -Caseintypen in deutschen Rinderrassen. *Dt. tier-ärtl. W'schr.* 74, 535.
- Moll, J. 1987. Methoden für die Zuchtplanung beim Zweinutzungs-rind. Diss. Nr. 8153, ETH Zürich.
- Nakanishi, T., Itoh, T. and Itagaki, K. 1970. Studies on the genetic polymorphism in proteins of Holstein-Friesian cows' milk in Japan. II. Genetic variants in β -lactoglobulin. *Jap. J. Dairy Sci.* 19, A 35-A 37.
- Ng-Kwai-Hang, K.F., Hayes, J.F., Moxley, J.E. and Monardes, H.G. 1984. Association of genetic variants of casein and milk serum proteins with milk, fat and protein production by dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 67, 835.
- Niebel, E. 1979. Optimale Restriktion von Leistungsmerkmalen bei gleichzeitiger Verwendung mehrerer Selektionsindices in einer Population. *Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol.* 95, 211.
- Niebel, E. and Van Vleck, L.D. 1983. Optimal procedures for restricted selection indexes. *Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol.* 100, 9.
- Orth, A., und Rohr, K. 1966. Ueber den Einfluss verschiedener Futterfette auf die Leistung von Milchkühen. *Int. Milchw. Kongr. A*, 1, 65.
- Osterhoff, D.R. and Pretorius, A.M.G. 1966. Inherited biochemical polymorphism in milk production. *Proc. S. Afri. Soc. Anim. Prod.* 5, 166 *Zit. Anim. Breed. Abstr.* 36, 417 (1968).

- Parry, R.M.jr., Sampugna, J. and Jensen, R.G. 1964. Effect of feeding safflower oil on the fatty acid composition of milk. *J. Dairy Sci.* 47, 37.
- Patton, S. and Jensen, R. 1975. Lipid metabolism and membrane functions of the mammary gland. *Prog. chem. fats* 14, 163.
- Paulicks, R. und Kirchgessner, M. 1986. Zum Einfluss von Proteinmangel auf Milchmenge auf Milchinhaltsstoffe bei unterschiedlichen Produktionsfaktoren. *Zkde* 58 (3), 196.
- Pearson, K. 1903. On the influence of natural selection on the variability and correlation of organs. *Roy. Soc. London Phil. Trans. A*, Vol. 200, 1.
- Petrushko, S.A. 1970. Polymorphism of bovine α_{s1} -caseins and some aspects of its use in selection. *Zit. Dairy Sci. Abstr.* 34, 588 (1972).
- Pitas, R.E., Sampugna, J. and Jensen, R.G. 1967. Tryglyceride structure of cows' milk fat. I. Preliminary observations of the fatty acid composition of positions 1, 2, and 3. *J. Dairy Sci.* 50, 1332.
- Plowman, R.D., Bitman, J., Gordon, C.H., Dryden, L.P., Goering, H.K., Wrenn, T.R., Edmondson, L.F., Yoncoskie, R.A. and Douglas, F.W.jr. 1972. Milk fat with increased polyunsaturated fatty acids. *J. Dairy Sci.* 55, 204.
- Potthast, V. 1987. Durch Fütterung die Milchinhaltsstoffe beeinflussen. *Der Tierzüchter* 39 (7), 292.
- Rendel, J.M. and Robertson, A. 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. *J. Genet.* 50, 1.
- Renner, E. und Kosmack, U. 1974a. Genetische Aspekte zur Fettsäurezusammensetzung des Milchfettes I. Abgrenzung gegenüber nichtgenetischen Faktoren. *Zkde* 46, 90.
- Renner, E. und Kosmack, U. 1974b. Genetische Aspekte zur Fettsäurezusammensetzung des Milchfettes 2. Fettsäuremuster der Milch von Nachkommenpopulationen. *Zkde* 46, 217.

- Renner, E. und Kosmack, U. 1974c. Genetische Aspekte zur Fettsäurezusammensetzung des Milchfettes 3. Genetische Korrelationen zum Fettgehalt und zur Fettleistung. Zkde 46, 257.
- Renner, E. und Senft, B. 1971. Die Fettsäurezusammensetzung des Milchfettes unter dem Aspekt der Leistung. Zkde 43, 26.
- Rindsig, R.B. and Schultz, L.H. 1974. Effect of amount and frequency of feeding safflower oil on related milk, blood and rumen components. J. Dairy Sci. 57, 1037.
- Rönningen, K. 1976. A method for the estimation of appropriate selection intensity from skewed distribution. Acta Agric. Scand. 26, 82.
- Rothenbühler, E. 1973. Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung der Milch dreier Rinderrassen (Simmentaler Fleckvieh, Schweizer Braunvieh, Holstein Friesian) während zweier Laktationsperioden (Kontrolljahre) und unter gleichen Fütterungs- und Haltebedingungen. Diss. Nr. 5010, ETH Zürich.
- Rose, D., Brunner, J.R., Kalan, E.B., Larson, B.L., Melnychyn, P., Swaisgood, H.E. and Waugh, D.F. 1970. Nomenclature of the proteins of cows milk: Third revision. J. Dairy Sci. 53, 1.
- Schaar, J. 1985. Effects of genetic variants of κ -casein and β -lactoglobulin on cheese-making. J. Dairy Res. 52, 429.
- Schaar, J., Hansson, B. and Pettersson, H.-E. 1985. Effects of genetic variants of κ -casein and β -lactoglobulin on cheesemaking. J. Dairy Res. 52, 429.
- Schmidt, D.G. 1966. Distribution of the genetic variants of α_{s1} -, β - and κ -casein in the milk of cow's of the three main breeds in the Netherlands. XVII. Int. Dairy Congr., 259.
- Schwarz, H.R. 1986. Numerische Mathematik. Teubner Verlag, Stuttgart.
- Senft, B. and Klobasa, F. 1970. Untersuchungen über das Fettsäurespektrum im Milchfett Schwarzbunter Kühe. Milchwiss. 25, 510.

- Sharma, H.R., Ingalls, J.R. and McKirdy J.A. 1978. Replacing barley with protected tallow in ration of lactating Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 61, 574.
- Smith, H.F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugen.* 7, 240.
- Smith, N.E., Dunkley, W.L. and Franke, A.A. 1978. Effects of feeding protected tallow to dairy cows in early lactation. *J. Dairy Sci.* 61, 747.
- Spencer, A.M. and King, T.P. 1971. Isoelectric heterogeneity of bovine plasma albumin. *J. Biol. Chem.* 246, 201.
- Storry, J.E., Brumby, P.E., Hall, A.J. and Johnson, V.W. 1974. Responses in rumen fermentation and milk fat secretion in cows receiving low-roughage diets supplemented with protected tallow. *J. Dairy Res.* 41, 165.
- Storry, J.E., Brumby, P.E. and Dunkley, W.L. 1980. Influence of nutritional factors on the yield and content of milk fat: protected non-polyunsaturated fat in the diet. *Bulletin, Int. Dairy Fed., Doc.* 125, 105.
- Swaigood, H.E. 1972. The caseins. *Crit. Rev. Food Tech.* 3, 375.
- Szmelik, L., Zagnski, T. and Michalak, W. 1971. Genetic β -casein polymorphism in cattle reared in Poland. *Zit. Dairy Sci. Abstr.* 34, 185 (1972).
- Tallis, G.M. 1962. A selection index for optimum genotype. *Biometrics* 18, 120.
- Tervala, H.L., Antila, V. and Syvaejaervi, J. 1983. Variations in the renneting properties of milk. *Meijeritieteellinen Aikakauskirja (Finnish J. Dairy Sci.)* XLI 2, 24.
- Thompson, M.P., Kiddy, C.A., Johanston, J.O. and Weinberg, R.M. 1964. Genetic polymorphism in caseins of cow's milk. II. Confirmation of the genetic control of α -casein variation. *J. Dairy Sci.* 47, 378.
- Thymann, M., and Moustgaard, J. 1964. Casein polymorphism in Danish cattle breeds. Preliminary Investigation. *Zit. Anim. Breed. Abstr.* 33, 398 (1965).
- Töpel, A. 1976. *Chemie und Physik der Milch.* VEB Fachbuchverlag Leipzig.

- Tomarelli, R.M., Meyer, B.J., Weaber, J.R. and Bernhart, F.W. 1968. Effect of positional distribution on the absorption of the fatty acids of human milk and infant formulas. *J. Nutr.* 95, 583.
- Waite, R. and Blackburn, P.S. 1957. The chemical composition and the cell count of milk. *J. Dairy Res.* 25, 328.
- Whitney, R.McL., Brunner, J.R., Ebner, K.E., Farrell, H.M., Josephson, R.V., Morr, C.V. and Swaisgood, H.E. 1976. Nomenclature of the proteins of cow's milk: Fourth revision. *J. Dairy Sci.* 59, 795.
- Woychik, J.H. 1964. Polymorphism in κ -casein of cow's milk. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 16, 267.
- Woychik, J.H. 1965. Phenotyping of κ -casein. *J. Dairy Sci.* 48, 496.
- Young, J.C. 1972a. The moments of a distribution after repeated selection with error. *J. Am. Statist. Assoc.* 337 (67), 206.
- Young, J.C. 1972b. An investigation of procedures for multiple-stage selection for a variate subject to errors of measurements. *Biometrika* 59 (2), 323.
- Young, J.C. 1974. Multiple stage screening from nonnormal populations. *Biometrika* 61 (1), 155.
- Ziv, G. and Gordin, S. 1973. The composition of bovine udder secretion during the first half of the dry period. *Zentralbl. Veterinärmed. A* 20, 285.

ANHANG A

A.1 Restringierter Selektionsindex für Stiere

Merkmale Milchmenge (M) an 70 Töchtern und Tageszunahme (TZ) am Stier selbst gemessen.

$$I = b_M \cdot p_M + b_{TZ} \cdot p_{TZ}$$

$$T = w_M \cdot g_M + w_{TZ} \cdot g_{TZ}$$

Populationsparameter:

Milchmenge:	σ_p	= 700 kg	h^2	= 0.25	w = Fr.	0.49
Tageszunahme:	σ_p	= 80 g	h^2	= 0.40	w = Fr.	1.80
$r_{g_M g_{TZ}} = r_{p_M p_{TZ}} = 0.10$						

A.1.1 Index ohne Restriktion

Die Indexgleichung lautet

$$V \cdot \underline{b} = C \cdot \underline{w}$$

$$\Leftrightarrow \begin{bmatrix} 37187.5 & 885.4377 \\ 885.4377 & 6400 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 61250 & 885.4377 \\ 1770.8755 & 2560 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0.49 \\ 1.80 \end{bmatrix}$$

$$\Rightarrow \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.8323 \\ 0.7404 \end{bmatrix}$$

$$\sigma_T^2 = 40830.4744$$

$$\sigma_I^2 = 30359.9339$$

$$r_{I,T} = 0.8623$$

$$\begin{aligned} r_{1,T}^2 &= 0.7436 \\ SE_{M|i=1} &= 300.1 \text{ kg / Generation} \\ SE_{TZ|i=1} &= 15.1 \text{ g / Generation} \end{aligned}$$

A.1.2 Index mit Restriktion: $SE_{TZ} = 0, \underline{w} = \begin{bmatrix} 0.49 \\ 1.80 \end{bmatrix}$ (unverändert)

Die Indexgleichung lautet

$$\mathbf{V}^* \cdot \underline{b}^* = \mathbf{C}^* \cdot \underline{w}$$

wobei * Anpassung der Matrizen/Vektoren an Restriktion nach Cunningham (1969) bzw. Cunningham et al. (1970) kennzeichnet.

$$\Leftrightarrow \begin{bmatrix} 37187.5 & 885.4377 & 885.4377 \\ 885.4377 & 6400 & 2560 \\ 885.4377 & 2560 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \\ b_{dummy} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 61250 & 885.4377 \\ 1770.8755 & 2560 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0.49 \\ 1.80 \end{bmatrix}$$

$$\Rightarrow \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \\ b_{dummy} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.7957 \\ -0.2752 \\ 2.5518 \end{bmatrix}$$

$$\begin{aligned} \sigma_T^2 &= 40830.4744 \\ \sigma_I^2 &= 23642.4867 \\ r_{1,T} &= 0.7609 \\ r_{1,T}^2 &= 0.5790 \\ SE_{M|i=1} &= 313.8 \text{ kg / Generation} \\ SE_{TZ|i=1} &= -4.4 \cdot 10^{-15} \text{ g / Generation} \end{aligned}$$

A.1.3 Index mit Restriktion: $SE_{TZ} = 0, \underline{w} = \begin{bmatrix} 0.49 \\ 0 \end{bmatrix}$

Die Indexgleichung lautet

$$\mathbf{V}^* \cdot \underline{b}^* = \mathbf{C}^* \cdot \underline{w}^*$$

wobei * Anpassung der Matrizen/Vektoren an Restriktion nach Cunningham (1969) bzw. Cunningham et al. (1970) kennzeichnet.

$$\Leftrightarrow \begin{bmatrix} 37187.5 & 885.4377 & 885.4377 \\ 885.4377 & 6400 & 2560 \\ 885.4377 & 2560 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \\ b_{dummy} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 61250 & 885.4377 \\ 1770.8755 & 2560 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0.49 \\ 0 \end{bmatrix}$$

$$\Rightarrow \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \\ b_{dummy} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.7957 \\ -0.2752 \\ 0.7518 \end{bmatrix}$$

$$\sigma_T^2 = 29412.25$$

$$\sigma_I^2 = 23642.4867$$

$$r_{I,T} = 0.8966$$

$$r_{I,T}^2 = 0.8038$$

$$SE_{M|i=1} = 313.8 \text{ kg / Generation}$$

$$SE_{TZ|i=1} = -1.5 \cdot 10^{-15} \text{ g/ Generation}$$

A.1.4 Index mit Restriktion: $SE_{TZ} = 0, \underline{w} = \begin{bmatrix} 0.49 \\ -0.75178 \end{bmatrix}$

Das oben verwendete wirtschaftliche Gewicht für das Merkmal Tageszunahme (TZ) wurde folgendermassen berechnet:

Unter der Restriktionsbedingung $SE_{TZ} = 0$ (vgl. A.1.2/A.1.3) haben wir für den Lösungsvektor \underline{b} erhalten:

$$\begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \\ b_{dummy} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.7957 \\ -0.2752 \\ 0.7518 \end{bmatrix} \text{ bzw. } \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \\ b_{dummy} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.7957 \\ -0.2752 \\ 2.5518 \end{bmatrix},$$

$$\text{d.h. } b_{rest.} = \begin{bmatrix} b_M \\ b_{TZ} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.7957 \\ -0.2752 \end{bmatrix}.$$

Der Vektor der wirtschaftlichen Gewichte berechnet sich also für den restringierten Index als

$$\begin{aligned} \underline{w}_{rest.} &= C^{-1} \cdot V \cdot b_{rest.} \\ &= \begin{bmatrix} 0.49 \\ -0.75178 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

Nun ergibt sich aber ein unterschiedlicher Wert für die Varianz des Gesamtzuchtwertes im Vergleich zu der von Cunningham (1969) erwähnten Methode (vgl. A.1.3), wo das wirtschaftliche Gewicht des restringierten Merkmals auf Null gesetzt wird. Da das zugeordnete wirtschaftliche Gewicht aber keinen Einfluss auf den Lösungsvektor \underline{b} in den Indexinformationsquellen ausübt, lässt sich unter Verwendung der restringierten Indexgewichtsfaktoren über obigen Ansatz das effektive wirtschaftliche Gewicht des restringierten Merkmals berechnen, wie Cunningham et al. (1970) ebenfalls bestätigen. Dass die erhaltenen wirtschaftlichen Gewichte der gestellten Restriktion entsprechen ist offensichtlich und leicht überprüfbar. Also ergibt sich nun:

$$\begin{aligned} \sigma_T^2 &= 29554.41 \\ \sigma_1^2 &= 23642.4867 \\ r_{I,T} &= 0.8944 \\ r_{I,T}^2 &= 0.8000 \\ SE_{M|i=1} &= 313.8 \text{ kg / Generation} \\ SE_{TZ|i=1} &= -1.5 \cdot 10^{-15} \text{ g / Generation} \end{aligned}$$

A.1.5 Interpretation

Aus den Indexvarianten A.1.2 - A.1.4 ist ersichtlich, dass das wirtschaftliche Gewicht, das dem fix restringierten Merkmal zugeordnet wird, keinen Einfluss auf die Berechnung der Gewichtungsfaktoren \underline{b} der effektiven Informationsquellen und demzufolge auch keinen Einfluss auf das Ausmass der Varianz des Indexes hat. Die Hilfsvariable b_{dummy} bleibt ohne Effekt auf die Varianz des Indexes. Wegen des kleineren Gewichtungsfaktors b_{TZ} beim restringierten Index (M und TZ leicht positiv korreliert, aber kein SE_{TZ} als Bedingung), verkleinert sich die Varianz des restringierten Index ($\sigma_{\text{I}}^2 = \underline{b}' \cdot \mathbf{V} \cdot \underline{b}$).

Da der Gewichtungsfaktor für das restringierte Merkmal nicht mehr entsprechend dem zugehörigen wirtschaftlichen Gewicht berechnet wird, sondern allein unter Erfüllung der fixen Restriktionsbedingung $\text{COV}(I, g_{\text{TZ}}) = 0$, ist die Verwendung des ursprünglichen wirtschaftlichen Gewichtes nicht korrekt. Cunningham (1969) schlägt vor, das wirtschaftliche Gewicht des restringierten Merkmals durch 0 zu ersetzen. Dadurch würde sich die Varianz des Gesamtzuchtwertes ($\sigma_{\text{I}}^2 = \underline{w}' \cdot \mathbf{G} \cdot \underline{w}$) reduzieren. Es ist möglich nachträglich das effektive wirtschaftliche Gewicht für das restringierte Merkmal zu berechnen (vgl. A.1.4), wie auch Cunningham et al. (1970) zeigen. Dieses steht aber im Widerspruch zu dem von Cunningham (1969) gemachten Vorschlag. Wird aber das so errechnete wirtschaftliche Gewicht für das betreffende Merkmal im unrestringierten Index verwendet, so ergeben sich die gleichen Gewichtungsfaktoren wie bei der Restriktion nach Cunningham (1969) bzw. Cunningham et al. (1970). Deshalb entspricht das auf diese Weise erhaltene wirtschaftliche Gewicht dem effektiv unter der Restriktionsbedingung geltenden Wert.

ANHANG B

B.1 Erläuterungen zu Kapitel 6: Planungsrechnungen

Der Input zur Auflösung des Gesamtgleichungssystems ist im folgenden einzeln für die jeweiligen Pfade dargestellt. Dabei liegen je nach Selektionspfad Informationsquellen als Durchschnittswerte vor, was bei der Berechnung von Elementen der **V**- und **C**-Matrix zu berücksichtigen ist.

Infolge Zweistufenselektion der Kuh- und Stierenväter müssen die Varianzen und Kovarianzen der Merkmale auf den Pfaden Vater-Sohn und Vater-Tochter für den Effekt der ersten Stufenselektion korrigiert werden (vgl. Kap. 4). Dadurch gelten auf diesen Pfaden nicht länger die Populationsparameter der Ausgangspopulation, was zu unterschiedlichen **V**-, **C**- und **G**-Matrizen auf den Pfaden VS und VT im Vergleich zu den Pfaden JS, MS und MT führt. Dies ergibt zwischen diesen Pfaden unterschiedliche Varianzen des, über alle Pfade konstant beibehaltenen Gesamtzuchtwertes.

Weitere Effekte der Zweistufenselektion ergeben sich auch auf die Selektionsintensitäten, die jeweiligen Korrekturen sind bei den einzelnen Pfaden erwähnt.

B.1.1 Pfad Jungstiere

Populationsparameter:

Ausgangspopulation

Selektionsintensität:

Remontierung 70% $\implies i_{JS} = 0.497$

Genanteil:

Im klassischen 4-Pfadmodell nach Rendel und Robertson (1950) betragen die Genanteile je Pfad 0.25 und addieren sich zu 1 auf. Für die Schweizerische Rindviehzucht ist aber eine Eigenleistungsprüfung als erste Stufenselektion an der Aufzuchtstation typisch. Damit wird der eigentliche Pfad Vater-Tochter in zwei Pfade unterteilt, wobei in vorliegender Arbeit einer als Jungstierenpfad, einer ebenfalls als Pfad Vater-Tochter bezeichnet wird. Wenn nun 20% der Kühe mit Prüfstieren besamt werden, so ergibt dies einen Genanteil auf dem Pfad JS von $q_{JS} = 0.20 \cdot 0.25 = 0.05$.

Generationsintervall:

2.25 Jahre

Phänotypische Varianz-Covarianzmatrix:

TZ

$$V_{JS} = TZ [6400]$$

Phänotypisch-genotypische Covarianzmatrix:

NZ FA E F M E% F%

$$C_{JS} = TZ [1366.104 \ 5.120 \ 0.000 \ 0.000 \ 1770.875 \ 0.000 \ 0.000]$$

Genotypische Varianz-Covarianzmatrix:

NZ FA E F M E% F%

$$G_{JS} = \begin{matrix} \text{NZ} \\ \text{FA} \\ \text{E} \\ \text{F} \\ \text{M} \\ \text{E\%} \\ \text{F\%} \end{matrix} \begin{bmatrix} 900.000 & 3.036 & 0.000 & 0.000 & 1050.000 & 0.000 & 0.000 \\ & 0.256 & -2.214 & -2.771 & -88.544 & 0.000 & 0.000 \\ & & 306.250 & 345.065 & 5512.500 & 0.346 & 0.000 \\ & & & 480.000 & 6134.493 & 0.000 & 1.356 \\ & & & & 122500.000 & -13.859 & -17.324 \\ & & & & & 0.039 & 0.025 \\ & & & & & & 0.061 \end{bmatrix}$$

wobei NZ = Nettozunahme (g)

FA = Fleischanteil (%)

E = Eiweissmenge (kg)

F = Fettmenge (kg)

M = Milchmenge (kg)

E% = Eiweissgehalt (%)

F% = Fettgehalt (%)

B.1.2 Pfad Vater - Sohn

Populationsparameter:

Die Auswahl der Stierenväter ist eine Zweistufenselektion. Die erste Stufe ist eine Indexselektion auf dem Pfad Jungtiere, die zweite eine auf dem Pfad Vater-Sohn. Die Populationsparameter werden nach Cunningham (1975) für die vorangegangene Selektionsstufe korrigiert.

$$M_{VS} = \begin{bmatrix} V_{VS} & C_{VS} \\ C'_{VS} & G_{VS} \end{bmatrix} \quad \text{bzw.} = \begin{bmatrix} S & Q \\ -Q' & R \end{bmatrix}$$

Also ergibt sich:

$$M_{VS} =$$

	V_{VS}								C_{VS}							
	TZ	SKB	NZ	E	F	M	E%	F%	NZ	FA%	E	F	M	E%	F%	
TZ	6400.000	1.923	683.052	0.000	0.000	885.438	0.000	0.000	1366.104	5.120	0.000	0.000	1770.875	0.000	0.000	
SKB	1.923	0.064	0.955	-0.333	-0.416	-13.305	0.000	0.000	1.140	0.048	-0.665	-0.833	-26.609	0.000	0.000	
NZ	683.052	0.955	360.000	0.000	0.000	262.500	0.000	0.000	450.000	1.518	0.000	0.000	525.000	0.000	0.000	
E	0.000	-0.333	0.000	92.738	102.798	1669.278	0.099	0.000	0.000	-1.107	153.125	172.533	2756.250	0.173	0.000	
F	0.000	-0.416	0.000	102.798	140.845	1827.516	0.000	0.383	0.000	-1.386	172.533	240.000	3067.246	0.000	0.678	
M	885.438	-13.305	262.500	1669.278	1827.516	37095.070	-3.968	-4.960	525.000	-44.272	2756.250	3067.246	61250.000	-6.930	-8.662	
E%	0.000	0.000	0.000	0.099	0.000	-3.968	0.011	0.007	0.000	0.000	0.173	0.000	-6.930	0.020	0.012	
F%	0.000	0.000	0.000	0.000	0.383	-4.960	0.007	0.017	0.000	0.000	0.000	0.678	-8.662	0.012	0.031	
<hr/>																
NZ	1366.104	1.140	450.000	0.000	0.000	525.000	0.000	0.000	900.000	3.036	0.000	0.000	1050.000	0.000	0.000	
FA%	5.120	0.048	1.518	-1.107	-1.386	-44.272	0.000	0.000	3.036	0.256	-2.214	-2.771	-88.544	0.000	0.000	
E	0.000	-0.665	0.000	153.125	172.533	2756.250	0.173	0.000	0.000	-2.214	306.250	345.065	5512.500	0.346	0.000	
F	0.000	-0.833	0.000	172.533	240.000	3067.246	0.000	0.678	0.000	-2.771	345.065	480.000	6134.493	0.000	1.356	
M	1770.875	-26.609	525.000	2756.250	3067.246	61250.000	-6.930	-8.662	1050.000	-88.544	5512.500	6134.493	122500.000	-13.859	-17.324	
E%	0.000	0.000	0.000	0.173	0.000	-6.930	0.020	0.012	0.000	0.000	0.346	0.000	-13.859	0.039	0.025	
F%	0.000	0.000	0.000	0.000	0.678	-8.662	0.012	0.031	0.000	0.000	0.000	1.356	-17.324	0.025	0.061	

 C'_{VS}
 G_{VS}

$$t = b'_{JS} \cdot [6400 \ 1.923 \ 683.052 \ 0 \ 0 \ 885.438 \ 0 \ 0 \ 1366.104 \ 5.12 \ 0 \ 0 \ 1770.875 \ 0 \ 0]$$

$$0.9605 \cdot [6400 \ 1.923 \ 683.052 \ 0 \ 0 \ 885.438 \ 0 \ 0 \ 1366.104 \ 5.12 \ 0 \ 0 \ 1770.875 \ 0 \ 0]$$

$$w = \frac{i_{JS} \cdot (i_{JS} - t_{JS})}{\sigma_{1JS}^2} \approx \frac{0.497 \cdot (0.497 + 0.524)}{5904.875} = 0.00008589280392$$

$$\Rightarrow M_{VS}^* = M_{VS} - t^1 t^1 w =$$

3154.008	0.948	336.617	0.000	0.000	436.356	0.000	0.000	673.235	2.523	0.000	0.000	872.712	0.000	0.000
0.948	0.063	0.851	-0.333	-0.416	-13.440	0.000	0.000	0.932	0.047	-0.665	-0.833	-26.879	0.000	0.000
336.617	0.851	323.026	0.000	0.000	214.571	0.000	0.000	376.052	1.241	0.000	0.000	429.142	0.000	0.000
0.000	-0.333	0.000	92.738	102.798	1669.278	0.099	0.000	0.000	-1.107	153.125	172.533	2756.250	0.173	0.000
0.000	-0.416	0.000	102.798	140.845	1827.516	0.000	0.383	0.000	-1.386	172.533	240.000	3067.246	0.000	0.678
436.356	-13.440	214.571	1669.278	1827.516	37032.940	-3.968	-4.960	429.142	-44.631	2756.250	3067.246	61125.739	-6.936	-8.662
0.000	0.000	0.000	0.099	0.000	-3.968	0.011	0.007	0.000	0.000	0.173	0.000	-6.930	0.020	0.012
0.000	0.000	0.000	0.000	0.383	-4.960	0.007	0.017	0.000	0.000	0.000	0.678	-8.662	0.012	0.031
673.235	0.932	376.052	0.000	0.000	429.142	0.000	0.000	752.104	2.481	0.000	0.000	858.284	0.000	0.000
2.523	0.047	1.241	-1.107	-1.386	-44.631	0.000	0.000	2.481	0.254	-2.214	-2.771	-89.262	0.000	0.000
0.000	-0.665	0.000	153.125	172.533	2756.250	0.173	0.000	0.000	-2.214	306.250	345.065	5512.500	0.346	0.000
0.000	-0.833	0.000	172.533	240.000	3067.246	0.000	0.678	0.000	-2.771	345.065	480.000	6134.493	0.000	1.356
872.712	-26.879	429.142	2756.250	3067.246	61125.739	-6.930	-8.662	858.284	-89.262	5512.500	6134.493	122251.479	-13.859	-17.324
0.000	0.000	0.000	0.173	0.000	-6.930	0.020	0.012	0.000	0.000	0.346	0.000	-13.859	0.039	0.025
0.000	0.000	0.000	0.000	0.678	-8.662	0.012	0.031	0.000	0.000	0.000	1.356	-17.324	0.025	0.061

Selektionsintensität:

Remontierung 8% $\implies i_{VS}$ unkorrigiert = 1.858

Korrektur nach Rönningen (1976):

Der Korrekturfaktor für die Selektionsintensität hängt von den Heritabilitäten der involvierten Merkmale bzw. deren Varianzen ab. Die Varianzen der Indices fallen aber je nach unterstellten Restriktionsbedingungen unterschiedlich aus und stehen deshalb erst nach der Auflösung des Gesamtgleichungssystems über alle Selektionspfade fest. Um die optimale Lösung aus dem Gesamtgleichungssystem jedoch berechnen zu können, werden für die Gewichtungsfaktoren \underline{c} der einzelnen Subindices die zugehörigen Selektionsintensitäten benötigt. Es ist deshalb i.d.R. unumgänglich, den gültigen Korrekturfaktor für die Selektionsintensität über Iteration zu berechnen.

In den hier vorliegenden Fällen verändert sich dieser jedoch nur unwesentlich, weil

- die Varianz des ersten Index auf dem Pfad Jungstiere von den, in vorliegender Arbeit gewählten Restriktionen nicht tangiert wird und deshalb konstant bleibt (keine Kovarianzen zu den restringierten Merkmalen).
- die Gewichtungsfaktoren \underline{b} auf dem Pfad Vater-Sohn und damit die Varianz des Subindex Vater-Sohn durch die, in vorliegender Arbeit gewählten Restriktionen nicht in dem Masse verändert werden, dass die Beziehungen zwischen den Indices grundlegende Veränderungen erfahren.

Vergleicht man die Referenzsituation ohne Restriktion und die Variante mit der kleinsten Varianz des Subindex Vater-Sohn (proportionale Restriktion der Zuchterfolge in den Merkmalen Eiweissmenge und -gehalt sowie Fettmenge und -gehalt je im Verhältnis 1 : 0.05) miteinander, so ergibt sich bezüglich des Korrekturfaktors nach Rönningen folgende Situation:

	Referenzsituation	proportionale Restriktion E : E% u. F : F% = 1 : 0.05
Standardabweichung Index Jungstiere $\sigma_{I_{JS}}$	76.84	76.84
Standardabweichung Index Vater-Sohn $\sigma_{I_{VS}}$	169.06	98.06
Varianz Gesamtzuchtwert auf dem Pfad Jungstiere $\sigma_{T_{JS}}^2$	40'335.59	17'528.49

(Forts.)

	Referenzsituation	proportionale Restriktion E : E% u. F : F% = 1 : 0.05
Varianz Gesamtzuchtwert auf dem Pfad Vater-Sohn $\sigma_{I_{VS}}^2$	37'340.71	14'533.60
Bestimmtheitsmass Index Jungtiere $r_{I_{JS}, I_{JS}}^2$	0.1464	0.3369
Bestimmtheitsmass Index Vater-Sohn $r_{I_{VS}, I_{VS}}^2$	0.7654	0.6616
Korrelation zwischen den Indices $r_{I_{JS}, I_{VS}}$	0.2240	0.4015
Anteil selektierter Tiere in erster Stufe	70%	70%
Anteil selektierter Tiere in zweiter Stufe	8%	8%
Anzahl simulierter Records	25'000	25'000

Dies ergibt schliesslich für beide Fälle denselben Korrekturfaktor nach Rönningen (1976) von ≈ 1.02 . Deshalb konnte in vorliegender Arbeit auf eine Iteration zur Auffindung des gültigen Korrekturfaktors verzichtet werden und es darf für alle in dieser Arbeit gewählten Restriktionsvarianten einheitlich mit dem Korrekturfaktor 1.02 gerechnet werden.

$$\Rightarrow i_{VS} \text{ korrigiert} = 1.895$$

In obiger Aufstellung wird auch der Effekt der ersten Stufenselektion, der zu unterschiedlichen Varianzen des Gesamtzuchtwertes auf einzelnen Pfaden führt, ersichtlich.

Genanteil:

$$q_{VS} = 0.25 \quad \text{gemäss der Definition des 4-Pfade-Modells nach Rendel und Robertson (1950).}$$

Generationsintervall:

$$7 \text{ Jahre (Moll, 1987)}$$

Phänotypische Varianz-Covarianzmatrix:

Linke obere Teilmatrix aus M_{VS}^* , d.h. $V_{VS} =$

	TZ	SKB	NZ	E	F	M	E%	F%
TZ	3154.008	0.948	336.617	0.000	0.000	436.356	0.000	0.000
SKB	0.948	0.063	0.851	-0.333	-0.416	-13.440	0.000	0.000
NZ	336.617	0.851	323.026	0.000	0.000	214.571	0.000	0.000
E	0.000	-0.333	0.000	92.738	102.798	1669.278	0.099	0.000
F	0.000	-0.416	0.000	102.798	140.845	1827.516	0.000	0.383
M	436.356	-13.440	214.571	1669.278	1827.516	37032.940	-3.968	-4.960
E%	0.000	0.000	0.000	0.099	0.000	-3.968	0.011	0.007
F%	0.000	0.000	0.000	0.000	0.383	-4.960	0.007	0.017

Phänotypisch-genotypische Covarianzmatrix:

Rechte obere Teilmatrix aus M_{VS}^* , d.h.

	NZ	FA	E	F	M	E%	F%
TZ	673.235	2.523	0.000	0.000	872.712	0.000	0.000
SKB	0.932	0.047	-0.665	-0.833	-26.879	0.000	0.000
NZ	376.052	1.241	0.000	0.000	429.142	0.000	0.000
$C_{VS} = E$	0.000	-1.107	153.125	172.533	2756.250	0.173	0.000
F	0.000	-1.386	172.533	240.000	3067.246	0.000	0.678
M	429.142	-44.631	2756.250	3067.246	61125.739	-6.936	-8.662
E%	0.000	0.000	0.173	0.000	-6.930	0.020	0.012
F%	0.000	0.000	0.000	0.678	-8.662	0.012	0.031

Genotypische Varianz-Covarianzmatrix:

Rechte untere Teilmatrix aus M_{VS}^* , d.h.

	NZ	FA	E	F	M	E%	F%
NZ	752.104	2.481	0.000	0.000	858.284	0.000	0.000
FA		0.254	-2.214	-2.771	-89.262	0.000	0.000
E			306.250	345.065	5512.500	0.346	0.000
F				480.000	6134.493	0.000	1.356
M					122251.479	-13.859	-17.324
E%						0.039	0.025
F%							0.061

B.1.3 Pfad Vater - Tochter

Populationsparameter:

Die Kuhväter gehen ebenfalls aus einer Zweistufenselektion hervor. Die erste Stufe stellt auch in diesem Fall, wie beim Pfad Vater-Sohn der Subindex Jungstiere dar. Deshalb müssen auch auf diesem Selektionspfad die V- und C-Matrizen für den Effekt der ersten Stufenselektion nach Cunningham (1975) korrigiert werden. Wegen der gleichen ersten Selektionsstufe und den gleichen Informationsquellen wie beim Pfad Vater-Sohn ergeben sich die Korrekturen für die Varianzen und Kovarianzen wie beim Pfad Vater-Sohn, sodass $M_{VS} = M_{VT}$ und $M_{VS}^* = M_{VT}^*$

Selektionsintensität:

Remontierung 10.25% $\implies i_{VT}$ unkorrigiert = 1.743

Korrektur nach Rönningen (1976):

Weil der Index auf dem Pfad Vater-Tochter identisch mit demjenigen auf dem Pfad Vater-Sohn ist, ergibt sich hier der gleiche Korrekturfaktor nach Rönningen (1976) wie beim Pfad Vater-Sohn von 1.02.

$\implies i_{VT}$ korrigiert = 1.778

Genanteil:

20% der Kühe werden auf dem Pfad Jungstiere mit Prüfstieren belegt. Da auch der Pfad Jungstiere eigentlich ein Vater-Tochter Pfad darstellt und damit der eigentliche Pfad Vater-Tochter nach Rendel und Robertson (1950) in vorliegender Arbeit in zwei Unterpfade aufgeteilt wurde, verbleibt für den hier als Vater-Tochter Pfad bezeichneten Subindex ein Genanteil von $q_{VT} = 0.25 - 0.05 = 0.20$.

Generationsintervall:

7.5 Jahre (Moll, 1987)

Phänotypische Varianz-Covarianzmatrix:

Linke obere Teilmatrix aus $M_{VT}^* = M_{VS}^*$, d.h. $V_{VT} = V_{VS}$

Phänotypisch-genotypische Covarianzmatrix:

Rechte obere Teilmatrix aus $M_{VT}^* = M_{VS}^*$, d.h. $C_{VT} = C_{VS}$

Genotypische Varianz-Covarianzmatrix:

Rechte untere Teilmatrix aus M_{VS}^* , d.h. $G_{VT} = G_{VS}$

B.1.4 Pfad Mutter - Sohn

Populationsparameter:

Die Stierenmütter werden nicht vorselektiert, sie entstammen direkt der Ausgangspopulation. Deshalb dürfen die ursprünglichen Populationparameter unterstellt werden.

Selektionsintensität:

Remontierung 2.68% $\implies i_{MS} = 2.312$

Genanteil:

$q_{MS} = 0.25$

Generationsintervall:

6.6 Jahre (Moll, 1987)

Phänotypische Varianz-Covarianzmatrix:

	E	F	M	E%	F%
E	1225.000	1260.000	22050.000	0.980	0.000
F	1260.000	1600.000	22400.000	0.000	3.500
M	22050.000	22400.000	490000.000	-39.200	-49.000
E%	0.980	0.000	-39.200	0.078	0.049
F%	0.000	3.500	-49.000	0.049	0.123

Phänotypisch-genotypische Covarianzmatrix:

	NZ	FA	E	F	M	E%	F%
E	0.000	-2.214	306.250	345.065	5512.500	0.346	0.000
F	0.000	-2.771	345.065	480.000	6134.493	0.000	1.356
M	1050.000	-88.544	5512.500	6134.493	122500.000	-13.859	-17.324
E%	0.000	0.000	0.346	0.000	-13.859	0.039	0.025
F%	0.000	0.000	0.000	1.356	-17.324	0.025	0.061

Genotypische Varianz-Covarianzmatrix:

$$G_{MS} = G_{JS}$$

B.1.5 Pfad Mutter - Tochter

Populationsparameter:

Auch auf diesem Pfad ist die Verwendung der unkorrigierten Parameter der Ausgangspopulation zulässig, da die Kuhmütter nicht vorselektiert werden.

Selektionsintensität:

Remontierung 68.58% $\Rightarrow i_{MT}$ unkorrigiert = 0.5174

Die empirische Korrektur nach Burrows (1972) für eine Selektion aus kleinen Stichproben beträgt

$$i_{\text{Burrows}} = i_{NV} - \frac{N - n}{2 \cdot n \cdot (N + 1) \cdot i_{NV}}$$

wobei i_{NV} = Selektionsintensität bei Normalverteilung und unendlich grosser Stichprobe

N = Anzahl "geprüfter" Individuen

n = Anzahl selektierter Individuen

$$\Rightarrow i_{\text{Burrows}} = 0.5174 - \frac{6.48 - 4.444}{2 \cdot 4.444 \cdot (6.48 + 1) \cdot 0.5174} = 0.458$$

Genanteil:

$$q_{MT} = 0.25$$

Generationsintervall:

4.9 Jahre (Moll, 1987)

Phänotypische Varianz-Covarianzmatrix:

Es stehen die gleichen Informationsquellen wie auf dem Pfad Mutter-Sohn zur Verfügung, deshalb gilt $V_{MT} = V_{MS}$

Phänotypisch-genotypische Covarianzmatrix:

$$C_{MT} = C_{MS}$$

Genotypische Varianz-Covarianzmatrix:

$$G_{MS} = G_{JS}$$

B.1.6 Gewichtungsfaktoren für die einzelnen Subindices

Die Faktoren zur Gewichtung der einzelnen Subindices untereinander berechnen sich gemäss Niebel und Van Vleck (1983) als:

$$\underline{c} = \begin{bmatrix} q_{JS} & & & & & \\ & q_{VS} & & & & \\ & & q_{VT} & & & \\ & & & q_{MS} & & \\ & & & & q_{MT} & \\ & & & & & \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} i_{JS} \\ i_{VS} \\ i_{VT} \\ i_{MS} \\ i_{MT} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} q_{JS} & q_{VS} & q_{VT} & q_{MS} & q_{MT} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} t_{JS} \\ t_{VS} \\ t_{VT} \\ t_{MS} \\ t_{MT} \end{bmatrix}$$

- wobei $q_{JS} \dots q_{MT}$ = Genanteile der Pfade Jungtiere ... Mutter-Tochter
 $i_{JS} \dots i_{MT}$ = Selektionsintensitäten auf den Pfaden Jungtiere ... Mutter-Tochter
 $t_{JS} \dots t_{MT}$ = standardisierte Selektionsgrenzen auf den Pfaden Jungtiere ... Mutter-Tochter

$$\Rightarrow \underline{c} = \begin{bmatrix} c_1 \\ c_2 \\ c_3 \\ c_4 \\ c_5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.00398396794 \\ 0.07595190381 \\ 0.05701002004 \\ 0.09266533066 \\ 0.01835671343 \end{bmatrix}$$

Die Angaben zu den Genanteilen und Selektionsintensitäten können den Kapiteln B.1.1 - B.1.5 entnommen werden.

B.1.7 Recheninput am Beispiel der fixen Restriktion Fett % = 0 und der proportionalen Bedingung Milchmenge : Eiweissgehalt = 2500 : 1

Die Varianz-Covarianzmatrizen V der phänotypischen Informationsquellen sind in den Erläuterungen zu den einzelnen Selektionspfaden in den Kapiteln B.1.1 - B.1.6 beschrieben, ebenso die genotypisch-phänotypischen Covarianzmatrizen C , die Selektionsintensitäten und Gewichtungsfaktoren für die einzelnen Subindices. Es muss darauf geachtet werden dass die Elemente der C -Matrizen in der Art $[C_u, C_f, C_p]$ angeordnet sind, was je nach gestellten Restriktionen eine Neuordnung der Spalten der C -Matrix nötig macht. Der Vektor der

wirtschaftlichen Gewichte beträgt entsprechend der Anordnung der Elemente im Gesamtzuchtwert, bzw. der Spalten der C-Matrix

$$\underline{w} = \left[\begin{array}{c} \underline{w}'_v \\ \underline{w}'_f \\ \underline{w}'_p \end{array} \right]' = \begin{array}{l} \text{NZ} \\ \text{FA} \\ \text{E} \\ \text{F} \\ \text{F\%} \\ \text{M} \\ \text{E\%} \end{array} \left[\begin{array}{l} 3.52 \\ 92.-- \\ 0.-- \\ 0.-- \\ 0.-- \\ 0.49 \\ 0.-- \end{array} \right]$$

Die Restriktionsmatrizen H bzw. H_0 ergeben sich als

$$H = \left[\begin{array}{ccc} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{array} \right] \quad H_0 = \left[\begin{array}{cccc} 3.52 & 0 & 0 & 0 \\ 92.00 & 0 & 0 & 0 \\ 0.00 & 0 & 0 & 0 \\ 0.00 & 0 & 0 & 0 \\ 0.00 & 1 & 0 & 0 \\ 0.49 & 0 & 1 & 0 \\ 0.00 & 0 & 0 & 1 \end{array} \right]$$

Die Matrix S_0 zur Berücksichtigung der proportionalen Restriktionen ist:

$$S_0 = \left[\begin{array}{ccc} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & -2500 \end{array} \right]$$

Der Vektor \underline{a} ist gegeben durch:

$$\underline{a} = \left[\begin{array}{c} 0 \\ 0 \end{array} \right]$$

Mit diesen hier dargestellten Eingabevektoren und -matrizen kann das Gesamtgleichungssystem (vgl. Kap. 3.2.1) iterativ gelöst werden und führt zu den, in Kapitel 7 unter der entsprechenden Restriktion aufgeführten Lösungen.

Lebenslauf

Personalien:

Name: Stricker
Vorname: Christian
Geburtsdatum: 13. Mai 1962
Bürgerort: Grabs/SG

Ausbildung:

1969 - 1974 Primarschule in Buchs/SG
1975 - 1976 Sekundarschule in Buchs/SG
1977 - 1981 Mittelschule in Sargans/SG
Abschluss: Matura Typ E
1981 - 1986 Studium an der Abt. VII für Landwirtschaft der ETH Zürich, Fachrichtung Tierproduktion
Abschluss: Diplom als Ingenieur Agronom
Lehrbefähigung für den Unterricht an landwirtschaftlichen Schulen

Berufliche Tätigkeit:

seit 1986 Assistent am Institut für Nutztierwissenschaften, Gruppe Tierzucht, ETH Zürich, Prof. Dr. N. Künzi.