

1. Grundlagen der Zuchtwertschätzung¹

1.1 Einleitung

Das Ziel jedes Rinderzüchters ist es, die genetische Veranlagung seiner Kühe und Stiere zu verbessern. Das Genom des Rindes besteht aus einer großen Anzahl von Genen, deren genaue Zahl jedoch nicht bekannt ist. Man muss davon ausgehen, dass für die Ausprägung von Leistungseigenschaften mehrere tausend Gene verantwortlich sind. Die Gene befinden sich beim Rind auf 30 Chromosomenpaaren. Jedes Tier erhält jeweils die Hälfte seiner Gene vom Vater und von der Mutter. Da die Gene zum einen auf verschiedenen Chromosomen liegen und zum anderen bei der Bildung der Eizellen und Spermien Abschnitte paariger Chromosomen ausgetauscht werden, enthält jede Eizelle und jedes Spermium eine zufällige Stichprobe der Gene des jeweiligen Elters. Dies erklärt, warum sich Geschwister mehr oder weniger ähnlich, aber niemals genetisch ident sind (Ausnahme eineiige Zwillinge).

Beide Eltern haben die gleiche Bedeutung für die Qualität der genetischen Ausstattung (Genotypwert) eines Tieres! Ob sich ein guter Genotypwert auch in einer guten Leistung äußert, hängt davon ab, ob die Umweltbedingungen eine Entfaltung des genetischen Potentials zulassen. Wenn ein Tier viele Nachkommen in allen möglichen Umweltbedingungen hat, kann man davon ausgehen, dass sich positive und negative Einflüsse gegenseitig aufheben. In diesem Fall gibt die durchschnittliche Leistung der Nachkommen einen guten Hinweis auf die genetische Ausstattung des Tieres selbst.

Wenn ein bestimmter Stier von seinen Eltern bessere Gene geerbt hat, als sein Bruder, kann er naturgemäß auch bessere Gene an seine Nachkommen weitergeben. Daher genügt es für die Selektion nicht, nur die genetische Ausstattung der Eltern zu kennen, sondern man muss jeden einzelnen Nachkommen wiederum prüfen, um zu erkennen, ob er überwiegend gute oder schlechte Gene geerbt hat. Durch die Auswahl der genetisch besseren Nachkommen werden allmählich die schlechteren Gene in der Population weniger und alle Tiere werden genetisch besser. Das heißt, man erreicht einen Zuchtfortschritt.

In jeder Zucht kommt der **Definition des Zuchtzieles** eine große Bedeutung zu. Grundsätzlich ist die Nutztierzucht auf die Erstellung von vitalen Tieren ausgerichtet, die unter den zukünftigen Produktionsbedingungen einen höchstmöglichen Gewinn sicherstellen (Fewson, 1993). Diese allgemeine Definition enthält alle wichtigen Aspekte, die bei der Definition des Zuchtzieles einer Rasse berücksichtigt werden müssen. Der ökonomische Gesamtzuchtwert, der als die Maximierung des wirtschaftlichen Gesamtnutzens definiert ist, gilt als die mathematische Definition des Zuchtzieles.

Die **Leistungsprüfung** ist eine unabdingbare

Abb. 1: Ablaufschema im Zuchtgeschehen:



¹ Quellenhinweis: Ein Teil dieses Kapitels stammt von Univ.-Prof. Dr. Alois Eßl, BOKU.

Weitere Quellen: Dr. Kay-Uwe Götz, LfL Grub, Univ.-Prof. Dr. Hermann Swalve, Univ. Halle.

Voraussetzung für jede züchterische Tätigkeit. Im Hinblick auf eine sinnvolle Leistungsprüfung stellen eine umfassende und korrekte Datenerfassung, -aufbereitung und -verwaltung unbedingt notwendige Voraussetzungen für eine effiziente Zuchtwertschätzung dar.

Die **Zuchtwertschätzung** gilt heute unbestritten als eines der wichtigsten Instrumentarien in der Nutztierzucht. Sie ist ein Hilfsmittel zur Auswahl der besten Tiere für die Weiterzucht.

Erfolgt die **Selektion** der Elterntiere für die nächste Generation entsprechend der geschätzten Zuchtwerte, kann man einen entsprechenden **Zuchtfortschritt** erwarten.

1.2 Begriffsbestimmungen

1.2.1 Züchten

Unter **züchten** versteht man die gezielte Auswahl solcher Elterntiere aus einer bestimmten Population, von deren Nachkommen man erwarten kann, dass sie in ihren Leistungen dem gesteckten Zuchtziel im Durchschnitt näher stehen als die Elterngeneration.

Züchten ist damit durch folgende 3 Kriterien gekennzeichnet:

- Aufstellung eines Zuchtzieles
- Festlegung eines Modus für die Auswahl der Elterntiere (Erstellung eines Zuchtprogrammes)
- für den Züchtungserfolg ist nicht das Leistungsvermögen der ausgewählten Elterntiere an sich, sondern jenes ihrer Nachkommen entscheidend.

1.2.2 Zuchtwert

An sich trifft das Wort "Zuchtwert" schon das Wesentliche. Es ist damit jener Wert eines Tieres gemeint, den dieses im Rahmen eines bestimmten Zuchtgeschehens hat.

Im Detail sind jedoch noch folgende Aspekte zu beachten:

- Von den Erbanlagen (Genotyp) eines Tieres erreicht nur jener Teil züchterische Bedeutung, der im Durchschnitt auch bei seinen Nachkommen wirksam wird.
- Wie groß dieser züchterisch nutzbare Anteil ist, hängt aber nicht nur von den Erbanlagen des Tieres selber ab, sondern auch davon, welcher Kombinationseffekt dabei mit den Erbanlagen der jeweiligen Paarungspartner entsteht.

Der Zuchtwert eines Tieres ist somit nicht nur eine individuelle Größe, sondern hängt auch von der genetischen Struktur jener Population ab, aus der die jeweiligen Paarungspartner stammen.

In der Praxis bezieht sich der Zuchtwert in der Regel auf jene Population, aus der das betreffende Tier stammt. Wird aber z.B. ein Tier im Rahmen einer Kreuzungszucht in einer anderen Population eingesetzt, so ändert sich damit auch sein Zuchtwert. Eine kontinuierliche "Abschreibung" und damit Veränderung des Zuchtwertes eines Tieres ergibt sich aber auch für die eigene Population, wenn sich deren genetische Struktur durch gezielte Zuchtmaßnahmen im Sinne des angestrebten Zuchtzieles laufend verbessert. Daraus kann folgende Feststellung abgeleitet werden:

Der Zuchtwert eines Tieres ist im Gegensatz zu seinem Genotyp keine fixe, sondern eine variable Größe und ändert sich mit der jeweiligen Population, zu der man das betreffende Tier in Beziehung setzt.

Unter dem Zuchtwert versteht man die im Durchschnitt bei den Nachkommen wirksamen Erbanlagen.

Mit dem Zuchtwert eines Tieres soll nicht die eigene Leistung beurteilt werden, sondern die Leistung seiner Nachkommen, wenn es an durchschnittliche Paarungspartner angepaart wird. **Das heißt, mit dem Zuchtwert sollen die Erbanlagen eines Tieres beurteilt werden.** Der **wahre Zuchtwert** eines Tieres ist nur ein hypothetischer, grundsätzlich unbekannter Wert, weil die für seine Erfassung notwendigen Bedingungen in der Praxis nie zur Gänze erfüllbar sind. Der **geschätzte Zuchtwert** stellt ein Hilfsmittel dar, dessen Qualität nicht immer gleich gut ist. Ein Maß für die Qualität des geschätzten Zuchtwertes ist die Genauigkeit oder Sicherheit. Diese gibt an wie gut der geschätzte mit dem wahren Zuchtwert übereinstimmt.

Mathematische Definition des Zuchtwertes:

Rein rechnerisch entspricht nach der Theorie der Populationsgenetik der wahre Zuchtwert eines Tieres für ein bestimmtes Merkmal folgender Beziehung:

$$ZW = 2*(NKD - PD)$$

mit PD = Durchschnitt der jeweiligen Referenzpopulation (Populationsdurchschnitt),
NKD = Leistungsdurchschnitt der Nachkommen des Tieres,
ZW = zuchtwertbedingte Abweichung des Tieres von PD,

wenn folgende (idealisierte) Annahmen zutreffen:

1. Die Anzahl der Nachkommen geht gegen unendlich,
2. Die Paarungspartner reflektieren genetisch die Referenzpopulation,
3. Die Umwelt, in der die Nachkommen ihre Leistung erbringen, muss im Durchschnitt jener der Referenzpopulation entsprechen.

Die Multiplikation der Abweichung (NKD - PD) mit 2 berücksichtigt die Tatsache, dass ein Tier die Erbanlagen seiner Nachkommen nur zur Hälfte bestimmt, während die andere Hälfte von den jeweiligen Paarungspartnern stammt.

Betrachtet man diese mathematische Definition des Zuchtwertes, so wird klar, dass der wahre Zuchtwert eines Tieres grundsätzlich unbekannt bleibt, weil die für seine Bestimmung notwendigen Bedingungen in der Praxis nie zur Gänze erfüllbar sind.

Erläuterung der angeführten Bedingungen zur Erfassung des wahren Zuchtwertes:

1. Die Anzahl der Nachkommen muss gegen unendlich gehen

Bei der Bildung von Samen- bzw. Eizellen (Gameten) werden die Erbanlagen eines Tieres im Zuge der sogenannten Reifeteilung der Spermato- bzw. Oozyten gehäuft. Dabei gelangt von jedem Chromosomenpaar nach dem Prinzip des Zufalles entweder das väterliche oder das mütterliche Chromosom in eine bestimmte Samen- bzw. Eizelle. Aufgrund dieses Faktums kann z.B. ein Stier über eine Milliarde(!) verschieden "veranlagte" Samenzellen bilden, die sich zumindest in einem ganzen Chromosom unterscheiden. Damit repräsentieren aber z.B. auch die vergleichsweise vielen Nachkommen eines KB-Stieres nie sein gesamtes Genom (wahren Zuchtwert), sondern immer nur eine mehr oder weniger aussagefähige Zufallsstichprobe davon.

2. Paarungspartner müssen der Referenzpopulation entsprechen

Wenn die Paarungspartner in ihrer durchschnittlichen genetischen Veranlagung von der Referenzpopulation abweichen, dann übertragen sie diese Abweichung (zur Hälfte) natürlich auch auf ihre Nachkommen. Das heißt, in diesem Falle würde die Differenz (NKD - PD) nicht mehr ausschließlich auf den Zuchtwert des jeweils betrachteten Elterntieres zurückgehen, sondern auch den Durchschnittszuchtwert der Paarungspartner reflektieren.

3. Die durchschnittliche Umwelt für die Nachkommen muss der Umwelt für die Referenzpopulation entsprechen

Die beobachtete (phänotypische) Durchschnittsleistung der Nachkommen (NKD) ist nicht nur von deren genetischer Veranlagung, sondern auch von der jeweiligen Umwelt abhängig, in der diese ihre Leistungen erbringen. Damit die Differenz (NKD - PD) frei von Umweltwirkung ist, müssen sich daher die umweltbedingten Abweichungen der Nachkommenleistungen vom PD in Summe gesehen auf null reduzieren.

1.2.3 Zuchtwertschätzung

Ziel jeder Zuchtwertschätzung ist die Erstellung einer **Rangierung** der Tiere einer Population gemäß ihrem züchterischen Wert. Der genaue Wert des geschätzten Zuchtwertes ist oft nicht entscheidend, sondern viel mehr die Frage, zu den wieviel Prozent der besten Tiere in einer Population ein Tier zählt. Die Zuchtwertschätzung soll den Landwirten eine Hilfe bei der gezielten Auswahl der Paarungspartner sein.

1.2.4 Heritabilität

Die **Heritabilität** oder Erbllichkeit besagt, wie stark die Leistungsunterschiede von Tieren durch die Erbanlagen bedingt sind. Dieser Definition liegt die Tatsache zugrunde, dass sich jede Leistung eines Tieres aus der genetischen Veranlagung und Umwelteinflüssen ergibt. Die Heritabilität ist eine Verhältniszahl und kann daher zwischen 0 und 1 bzw. 0 und 100% schwanken. Eine Heritabilität von 100% würde bedeuten, dass die Ausprägung des Merkmals nur von Genen abhängt und von der Umwelt nicht beeinflusst werden kann (z.B. Farbe). Dagegen wäre in einer geklonten Population die genetische Variation und damit auch die Heritabilität gleich Null und somit jede Selektion praktisch aussichtslos.

Bei der Milchleistung liegt die Heritabilität bei ca. 0,30 bzw. 30%, das heißt, dass knapp ein Drittel der Milchleistungsunterschiede in einer Population durch die Genetik bedingt ist, der Rest durch die Umwelt (Fütterung, Haltung, usw.). Bei der Fruchtbarkeit mit einer Heritabilität von etwa 2% ist die Bedeutung der Veranlagung gering. Anders ausgedrückt heißt das, dass die züchterischen Möglichkeiten zur Verbesserung der Fruchtbarkeit begrenzt sind, hier ist die Optimierung der Umwelt wesentlich erfolgversprechender. Ein Überblick über Heritabilitätsbereiche ist in Tabelle 1 ersichtlich. Detaillierte Angaben zu den Heritabilitäten finden sich bei den einzelnen Merkmalen (Kapitel 3 bis 11).

Die Heritabilität ist jedoch keine Naturkonstante sondern hängt auch stark davon ab, wie unterschiedlich die Umweltverhältnisse sind bzw. wie gut diese erfasst werden können. Das bedeutet, dass z.B. bei einer Stationsprüfung die Umwelt weniger stark variiert, womit die Heritabilität höher ist und dadurch auch der Rückschluss auf die Veranlagung besser möglich ist. Um bei "normalen" Daten den Erblchkeitsanteil zu erhöhen, besteht die Möglichkeit die Umweltfaktoren genauer zu erfassen. Das geschieht zum Beispiel bei der Zuchtwertschätzung mit dem Testtagsmodell, bei dem versucht wird, den Betriebseinfluss genauer zu erfassen. Das bewirkt, dass die Zuchtwerte genauer geschätzt werden können und gleichzeitig die Eigenleistung der Tiere mehr wert ist.

Generell gilt, dass bei einer sehr hohen Heritabilität wenige Tiere bzw. Leistungsinformationen genügen, um ausreichend zuverlässige Zuchtwerte schätzen zu können. So erzielt man zum Beispiel bei der Milchleistung schon mit ungefähr 20 Töchtern eine Sicherheit von 60%, wogegen man bei der Fruchtbarkeit ca. 300 Belegungen benötigt, um auf dieselbe Zuverlässigkeit zu kommen (siehe auch Kapitel 2.3).

Tabelle 1: Überblick über einige Heritabilitäten beim Rind (ungefähre Werte).

Merkmal	Heritabilität (%)
Milchmenge	40
Fettprozent	45
Eiweißprozent	55
Nettozunahme	25
Ausschlachtung	45
Handelsklasse	25
Nutzungsdauer	12
Persistenz	15
Fruchtbarkeit	2
Kalbeverlauf	5
Totgeburtenrate	2
Zellzahl	15
Melkbarkeit	30
Gesundheit	2-10
Rahmen	35
Bemuskelung	25
Fundament	15
Euter	25

1.2.5 Genetische Korrelation

Der Korrelationskoeffizient (r) gibt den Grad des Zusammenhangs zwischen 2 Merkmalen an und kann den Wertebereich von -1 bis $+1$ annehmen. Die *phänotypische Korrelation* ist der Zusammenhang zwischen Phänotypwerten, wobei sich die genetischen und umweltbedingten Korrelationen beträchtlich unterscheiden können.

Die *genetische Korrelation* drückt den Zusammenhang zwischen den (wahren) Zuchtwerten für zwei Merkmale aus. Genetische Korrelationen sind bei Selektion auf mehrere Merkmale entscheidend, da negative (antagonistische) genetische Korrelationen den Zuchtfortschritt erschweren. Beispiele aus der Rinderzucht sind die negativen genetischen Beziehungen zwischen Milchmenge und Milchinhaltstoffen (Milch-Eiweiß-%: $-0,40$), Milch und Fleisch (Milch-Ausschlachtung: $-0,20$) und Milch und Fitnessmerkmalen (Milch-Fruchtbarkeit: $-0,30$ bis $-0,60$).

1.3 Aufgaben und Prinzip

Das Grundproblem der Zuchtwertschätzung besteht darin, dass die für die Erfassung des wahren Zuchtwertes notwendigen 3 Bedingungen (1.2.2) in der Praxis nicht erfüllbar sind. Daraus ergibt sich folgende Feststellung:

In der Realität (=Praxis) ist jede Zuchtwertbestimmung grundsätzlich fehlerhaft!

Um aber wenigstens eine möglichst zuverlässige Schätzung für den wahren Zuchtwert zu erreichen, müssen daher alle Anstrengungen unternommen werden, um die in der Praxis nicht vermeidbaren Abweichungen von den diskutierten drei Bedingungen so klein wie möglich zu gestalten. Dazu gehören im Wesentlichen folgende Maßnahmen:

1. Berücksichtigung aller verfügbaren Leistungsinformationen von Verwandten

Wenn sich auch der Zuchtwert eines Tieres definitionsgemäß auf die Leistung seiner Nachkommen bezieht, so stellen diese doch nicht die einzig mögliche Informationsquelle hierfür dar. Aus der Theorie der Populationsgenetik lässt sich ableiten, dass neben der eigenen Leistung auch die

Leistungen aller übrigen Verwandten als indirekte Zuchtwertinformationen herangezogen werden können. Die Aussagekraft dieser einzelnen Informationen kann sehr unterschiedlich sein und hängt neben dem jeweiligen Verwandtschaftsgrad auch von der Heritabilität des betreffenden Merkmales ab; beide Kriterien müssen bei der Zuchtwertschätzung entsprechend berücksichtigt werden.

2. Berücksichtigung des genetischen Niveaus der Anpaarungspartner

Durch die begrenzte Anzahl von Paarungspartnern können diese in ihrer genetischen Veranlagung allein durch den Zufall beträchtlich vom Populationsdurchschnitt abweichen. Darüber hinaus können die Anpaarungspartner eines Tieres aber auch mehr oder weniger stark vorselektiert sein, was zu einer systematischen Abweichung vom Populationsdurchschnitt führt. Mit den heutigen Methoden der Zuchtwertschätzung (simultane Schätzung der Zuchtwerte für alle Tiere einer Population) ist es jedoch möglich, die (gleichzeitig geschätzten) Zuchtwerte der Paarungspartner rechnerisch für alle Tiere konstant zu halten.

3. Berücksichtigung systematischer Umwelteinflüsse

Systematisch wirkende Umwelteinflüsse auf Leistungen können heute bei der Zuchtwertschätzung dann entsprechend berücksichtigt werden, wenn die hierfür notwendigen Dateninformationen vorliegen. Analog zu Punkt 2 wird hier rechnerisch eine Situation simuliert, als ob bezüglich der betreffenden Umweltkriterien für alle Tiere gleiche Verhältnisse geherrscht hätten.

Dem **Prinzip der Zuchtwertschätzung** liegen zwei Tatsachen zugrunde:

1. Der Phänotyp wird bei kontinuierlich variierenden Merkmalen (z.B. Milchleistung) sowohl durch die genetische Veranlagung als auch durch die Umwelt geprägt. Als Grundgleichung der Tierzucht gilt deshalb:

$$P = G + U$$

Hierbei ist P der Phänotyp, G der Genotyp und U bezeichnet die Umweltwirkungen. Aufgabe der ZWS ist die Trennung der genetischen von den umweltbedingten Einflüssen, wobei nur sogenannte additiv-genetische Effekte erfasst werden können. Additiv-genetische Effekte sind der Teil der genetischen Veranlagung eines Tieres, der im Mittel an die Nachkommen weitergegeben werden kann.

→ **rechnerisch korrekte Trennung von genetischen und umweltbedingten Effekten.**

2. Über die genetische Veranlagung eines Tieres sagt nicht nur seine eigene Leistung etwas aus, sondern auch die **Leistungen verwandter Tiere**, weil verwandte Tiere einen bestimmten Anteil gleicher Gene haben.

→ **optimale Gewichtung der Leistungen verwandter Tiere.**

1.4 Modelle der Zuchtwertschätzung

Jedes statistische Schätzverfahren verlangt die Aufstellung eines sogenannten Merkmalsmodelles. Ein solches Modell entspricht dem Prinzip nach der Aufstellung einer Hypothese über das ursächliche Zustandekommen des jeweils fraglichen Merkmales. Die Güte des betreffenden Schätzverfahrens ist dabei untrennbar mit dem Realitätsgrad des zugrundegelegten Modelles verbunden.

Wie gut ein solches Modell die tatsächlichen Verhältnisse widerzuspiegeln vermag, hängt nicht nur vom jeweiligen Erkenntnisstand bezüglich aller relevanten Kausalfaktoren für die Realisierung eines Merkmales ab, sondern auch von den jeweils zur Verfügung stehenden statistischen Hilfsmitteln (Schätzmethodik, Speicherkapazität und Rechenleistung der Computer).

1.4.1 Einteilung nach statistischen Eigenschaften

- a) BLUP-Modell
- b) Schwellenwert-Modell (Threshold-Modell)
- c) Lebensdaueranalyse (Überlebensanalyse, Survival Analyse)
- d) Genomische ZWS

Die Bezeichnung **BLUP** steht für "**B**est **l**inear **u**nbiased **p**rediction" und ist ein von C.R. HENDERSON in den Siebzigerjahren entwickeltes statistisches Verfahren zur Schätzung von nicht direkt messbaren Realisationswerten einer sogenannten Zufallsvariable (wie z.B. die Zuchtwerte einzelner Tiere). Die Eigenschaften von BLUP garantieren für die jeweils verwendete Dateninformation, dass es bei (der üblichen) Verwendung eines linearen Modellansatzes im Durchschnitt zu einer Minimierung des Schätzfehlers kommt.

Eine Voraussetzung für die korrekte Verwendung eines BLUP-Modells besteht darin, dass die Daten zumindest näherungsweise einer Normalverteilung folgen sollen. Für nicht normal-verteilte (diskontinuierliche) Merkmale empfiehlt sich die Verwendung von **Schwellenwert- oder Threshold-Modellen**. Häufig können nicht-normalverteilte Merkmale entsprechend transformiert werden, sodass trotzdem eine Verwendung von BLUP-Modellen gerechtfertigt ist (z.B. Zellzahl durch logarithmische Transformation auf den Somatic cell score, SCS). Außerdem zeigt sich häufig, dass mit BLUP-Modellen trotzdem sehr ähnliche Ergebnisse erzielt werden können, sodass Schwellenwert-Modelle aufgrund ihrer rechentechnischen Komplexität in der praktischen ZWS relativ selten verwendet werden.

Die **Lebensdaueranalyse** (Survival Analyse) kommt speziell für Merkmale, die in Zeiteinheiten ausgedrückt werden, zur Anwendung. Beispiel dafür ist die Nutzungsdauer. Diese Methode erlaubt es zensierte Daten (z.B. noch lebende Kühe) korrekt zu berücksichtigen.

Bei der **genomischen ZWS** weicht man von der in der ZWS sonst üblichen Annahme von unendlich vielen Genen mit sehr kleinen Effekten ab. Zusätzlich zur rein phänotypischen Leistungsinformation stehen molekulargenetische Informationen zur Verfügung (z.B. SNPs). Bei der ursprünglichen Form der Marker-unterstützten ZWS (MA-BLUP) geht man von einem einzelnen oder sehr wenigen Markern aus, die in Verbindung mit einem QTL (quantitative trait locus) stehen. Bei der genomischen ZWS stehen viele tausend genetische Marker zur Verfügung. Details zur genomischen ZWS sind im Kapitel 13 zu finden.

1.4.2 Einteilung nach Merkmalsanzahl

- a) Ein-Merkmal-Modell (univariat)
- b) Mehr-Merkmal-Modell (multivariat)

Die ZWS-Modelle können auch nach Anzahl der berücksichtigten Merkmale unterschieden werden. Bei einem **Ein-Merkmal-Modell** wird der ZW nur für ein einziges Merkmal geschätzt. Eine Erweiterung des Ein-Merkmal-Modells ist das sogenannte **Wiederholbarkeitsmodell**. Dieses kommt bei wiederholten Messungen des gleichen Merkmals zur Anwendung und setzt zusätzlich zur Heritabilität die Kenntnis der Wiederholbarkeit voraus.

Bei Verwendung eines **Mehr-Merkmal-Modells** werden mehrere Merkmale gleichzeitig unter Berücksichtigung ihrer genetischen Beziehungen geschätzt. Dadurch besteht in Abhängigkeit von den Heritabilitäten und genetischen Korrelationen ein gewisser Informationsfluss zwischen den Merkmalen, der zu sichereren Zuchtwerten führt. Eine Sonderform des Mehr-Merkmal-Modells ist das **Testtagsmodell**, bei dem wiederholte Messungen des gleichen Merkmals vorliegen, die einem typischen biologischen Verlauf folgen (z.B. Laktationskurve).

1.4.3 Einteilung nach Einbeziehung der Verwandtschaft

- a) Vatermodell
- b) Tiermodell

Hinsichtlich der einbezogenen Verwandtschaftsbeziehungen kann man zwischen Vater- und Tiermodell unterscheiden. Der Unterschied zwischen Vater- und Tiermodell beruht im Wesentlichen auf folgenden Kriterien:

Beim **Vatermodell** beschränkt sich die Zuchtwertschätzung auf die Zuchtwerte der Väter jener Tiere, von denen die jeweilige Leistungsinformation stammt. Die Verwendung einer sogenannten Verwandtschaftsmatrix erhöht zwar die Schätzeffizienz, ist aber nicht unbedingt notwendig (die Verwandtschaftsmatrix beschränkt sich hier auf die Verwandtschaft zwischen den Vätern).

Beim **Tiermodell** erstreckt sich die Schätzung der Zuchtwerte auf alle männlichen und weiblichen Tiere, die im jeweiligen Datensatz vorkommen. Die Verwandtschaftsmatrix muss hier die Verwandtschaft zwischen allen Tieren berücksichtigen und ist eine unabdingbare methodische Voraussetzung für die Schätzung der Zuchtwerte. Die Berücksichtigung der gesamten Leistungsinformation von Verwandten kann allerdings auch dazu führen, dass der geschätzte Zuchtwert eines Tieres mit seiner individuellen Leistungsinformation (z.B. 1. Laktation einer Kuh) nicht gut übereinstimmt. Obwohl dieses Phänomen von der Theorie her erwartet werden muss, führt es in der Praxis manchmal zu Akzeptanzschwierigkeiten.

Bei der Methode des Tiermodells werden die Zuchtwerte aller Tiere (Stiere, Kühe, theoretisch auch Jungtiere ohne Töchterleistungen oder Kalbinnen ohne Leistungen) gleichzeitig unter Einbeziehung aller Verwandtschaftsinformationen geschätzt. Das heißt, dass für den Zuchtwert eines Stieres nicht allein die Leistung seiner Töchter ausschlaggebend ist, sondern auch die Leistungen der Töchter seines Vaters, seines Muttersvaters oder auch die Leistungen seiner Enkelinnen. Analoges gilt auch für die Zuchtwerte von Kühen, die nicht nur durch ihre eigene Leistung, sondern auch durch die Leistungen der Mutter, von väterlichen Halbgeschwistern, usw. bestimmt werden. Bei den Kühen ist der Informationsgewinn durch die Einbeziehung von Verwandtenleistungen im Vergleich zu Stieren besonders deutlich, da Stiere allein aufgrund ihrer Töchterleistungen oft schon recht genau geschätzt sind. Neben der Umweltkorrektur findet gleichzeitig eine bestmögliche Berücksichtigung des Anpaarungsniveaus statt. Bei der Heranziehung der Nachkommenleistung für die Zuchtwertschätzung spielt die genetische Veranlagung der Paarungspartner eine wichtige Rolle, welche durch Vorselektion oder Zufall beträchtlich vom Populationsmittel abweichen kann. Es wird versucht, diese verzerrenden Effekte rechnerisch entsprechend zu berücksichtigen.

Allerdings ist auch die Anwendung des Tiermodells nicht ohne **Probleme**.

- Die Qualität der Abstammungsdaten ist enorm wichtig, da falsche Abstammungen völlig falsche Zuchtwerte liefern können.
- Die Inzuchtgefahr bei kleinen Populationen steigt, da verwandte Tiere ähnlichere Zuchtwerte haben und daher auch enger verwandte Tiere vermehrt selektiert werden.
- Die Tatsache, dass für alle Tiere simultan ein Zuchtwert geschätzt wird, bedeutet einen enormen Rechenaufwand, der allerdings durch die rasanten Entwicklungen auf dem Computersektor immer mehr an Bedeutung verliert.

1.5 Bedeutung der Informationsquellen

1.5.1 Relative Bedeutung und Gewichtungsfaktoren

Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass in der Zuchtwertschätzung mit dem Tiermodell sowohl die eigene Leistung eines Tieres als auch die Leistungen all seiner Verwandten (Vorfahren, Nachkommen und Seitenverwandte) berücksichtigt werden. In welchem Ausmaß diese **relative Bedeutung** der einzelnen Informationen zueinander liegt, soll in sehr vereinfachten Beispielen, die eine Abschätzung der Größenordnung zulassen, aber nicht allgemein gültig sind, verdeutlicht werden. Dabei werden der Überschaubarkeit halber nur die Informationen der Eltern und der Eigenleistung berücksichtigt. In Tabelle 2 sind zwei Beispiele dargestellt, die an die Situation der Zuchtwertschätzung für Milchleistungsmerkmale angenähert sind. Es wird dabei eine Heritabilität von 30% angenommen und eine Wiederholbarkeit zwischen aufeinanderfolgenden Laktationen von 60%. Die beiden Beispiele unterscheiden sich durch die unterschiedliche Sicherheit der Zuchtwerte der Eltern, wobei der erste Fall eine sehr hohe Genauigkeit und der zweite eine niedrige Genauigkeit darstellt. Aus den angeführten Beispielen lässt sich erkennen, dass durch die Einbeziehung mehrerer Laktationen in der Zuchtwertschätzung die relative Bedeutung der Eigenleistung der Kuh ansteigt. Allerdings lässt sich auch erkennen, dass eine Einbeziehung von mehr als drei Laktationen die Bedeutung der Eigenleistung nur geringfügig erhöht und auch die Genauigkeit eher unwesentlich ansteigt.

Die Bedeutung der Informationsquellen zwischen Elternleistung und Eigenleistung hängt allerdings nicht nur von der Sicherheit der Zuchtwerte und der Anzahl an Eigenleistungen ab, sondern auch von der Heritabilität des Merkmales. In Tabelle 3 sind analog zur Milchleistung zwei Beispiele für den (maternalen) Kalbeverlauf angeführt (Heritabilität = 5%, Wiederholbarkeit = 15%). Die beim Kalbeverlauf erreichbaren Genauigkeiten sind aufgrund der niedrigeren Heritabilität des Merkmales deutlich niedriger. Die niedrigere Heritabilität des Kalbeverlaufes wirkt sich auf die Bedeutung der Informationsquellen insofern aus, dass die Eigenleistung weniger „wert“ ist und dafür zuverlässige Verwandteninformationen ein höheres Gewicht erhalten.

Eine geringe Bedeutung der Eigenleistung ist beim Merkmal Nutzungsdauer gegeben (Heritabilität = 12%), weil hier selbstverständlich keine wiederholten Eigenleistungen möglich sind (Tabelle 4).

Tabelle 2: Relative Bedeutung verschiedener Informationsquellen auf den geschätzten Zuchtwert einer Kuh am Beispiel der Milchleistung; $h^2=0,30$, $w=0,60$ (vereinfacht).

Informationen in ZWS		Eigenleistung der Kuh	Relative Bedeutung (%)			Sicherheit Kuh
Vater	Mutter		Vater	Mutter	Kuh	
1000 Tö.	3 Lakt.	-	62	38	0	40
		1 Laktation	38	23	39	52
		2 Laktationen	32	20	48	56
		3 Laktationen	30	18	52	58
		5 Laktationen	28	17	55	59
		10 Laktationen	27	16	57	61
5 Tö.	1 Lakt.	-	50	50	0	15
		1 Laktation	15	15	70	38
		2 Laktationen	11	11	78	44
		3 Laktationen	10	10	80	47
		5 Laktationen	9	9	82	49
		10 Laktationen	8	8	84	51

Tabelle 3: Relative Bedeutung verschiedener Informationsquellen auf den geschätzten Zuchtwert einer Kuh am Beispiel des (mat.) Kalbeverlaufes; $h^2=0,05$, $w=0,15$ (vereinfacht).

Informationen in ZWS		Eigenleistung der Kuh	Relative Bedeutung (%)			Sicherheit Kuh
Vater	Mutter		Vater	Mutter	Kuh	
300 Abk.	5 Abk.	-	67	33	0	30
		1 Abkalbung	59	30	11	33
		2 Abkalbungen	55	27	18	34
		3 Abkalbungen	51	26	23	36
		5 Abkalbungen	47	23	30	38
		10 Abkalbungen	41	20	39	41
20 Abk.	3 Abk.	-	50	50	0	10
		1 Abkalbung	34	34	32	14
		2 Abkalbungen	27	27	46	17
		3 Abkalbungen	23	23	54	19
		5 Abkalbungen	19	19	62	23
		10 Abkalbungen	15	15	70	28

Tabelle 4: Relative Bedeutung verschiedener Informationsquellen auf den geschätzten Zuchtwert einer Kuh am Beispiel der Nutzungsdauer; $h^2=0,12$ (vereinfacht).

Informationen in ZWS		Eigenleistung der Kuh	Relative Bedeutung (%)			Sicherheit Kuh
Vater	Mutter		Vater	Mutter	Kuh	
100 Tö.	1 ND	-	73	27	0	28
		1 ND	54	20	26	34

Zur näherungsweise **Berechnung** des Zuchtwertes einer Kuh aufgrund der geschätzten Zuchtwerte der Eltern und ihrer Eigenleistung müssen jedoch andere Faktoren verwendet werden, da bei den geschätzten Zuchtwerten die unterschiedliche Genauigkeit zwischen Vater und Mutter bereits berücksichtigt ist. Außerdem variiert die Eigenleistung wesentlich stärker als die geschätzten Zuchtwerte (in Abhängigkeit von der Sicherheit), weshalb für die annäherungsweise Berechnung eines Kuhzuchtwertes für die Eigenleistung niedrigere Faktoren eingesetzt werden müssen. Eine Auswahl dieser Faktoren (Regressionskoeffizienten) für die Berechnung von geschätzten Kuhzuchtwerten ist in Tabelle 5 angegeben, wobei Beispiele mit sehr hoher bzw. mittlerer Sicherheit der Elternzuchtwerte gewählt wurden.

Tabelle 5: Gewichtung verschiedener Informationsquellen für die Berechnung des geschätzten Zuchtwertes einer Kuh am Beispiel der Milchleistung; ZW=geschätzter Zuchtwert, EL=Eigenleistung (vereinfacht).

Sicherheit der ZWE		Eigenleistung der Kuh	Gewichtung			Sicherheit Kuh
Vater	Mutter		ZW-Vater	ZW-Mutter	EL-Kuh	
99	60	-	0,50	0,50	0,00	40
		1 Lakt.	0,40	0,40	0,20	52
		3 Lakt.	0,35	0,35	0,30	58
		10 Lakt.	0,32	0,32	0,36	61
		-	0,50	0,50	0,00	31
75	50	-	0,50	0,50	0,00	31
		1 Lakt.	0,39	0,39	0,22	47
		3 Lakt.	0,34	0,34	0,32	53
		10 Lakt.	0,31	0,31	0,38	57

Eine Aussage, die sich anhand der Beispiele in Tabelle 5 ableiten lässt, ist die Tatsache, dass die geschätzten Zuchtwerte von Vater und Mutter auch bei unterschiedlicher Sicherheit genau gleich gewichtet werden. Das erklärt sich einerseits aus der biologischen Tatsache, dass jedes Tier jeweils

50% der Erbanlagen seiner Eltern erhält (Abweichungen von dieser Regel wie z.B. die zytoplasmatische Vererbung werden vernachlässigt) und andererseits daraus, dass eine unterschiedliche Genauigkeit bereits bei der Berechnung von ZW-Vater und ZW-Mutter berücksichtigt wurde (bei geringerer Sicherheit werden die geschätzten Zuchtwerte stärker zum Populationsmittel hin regressiert).

Um die Anwendung dieser Faktoren zu veranschaulichen, wird ein einfaches **Beispiel** der Zuchtwertberechnung angeführt. Wir gehen von einem geschätzten Zuchtwert des Vaters von +500 kg Milch (Genauigkeit=75%) und einem Zuchtwert der Mutter von +100 kg Milch (Genauigkeit=50%) aus. Die Eigenleistung der Kuh besteht aus einer 1. Laktation von 7000 kg Milch in einem Betrieb mit einer Durchschnittsleistung für die 1. Laktation von 6000 kg (sonstige Einflussfaktoren wie Kalbejahr, Zwischenkalbezeit, usw. werden in diesem Beispiel vernachlässigt). Unter Verwendung der Faktoren 0,39, 0,39 und 0,22 aus Tabelle 5 errechnet sich der geschätzte Zuchtwert wie folgt: $ZW = +500 \cdot 0,39 + 100 \cdot 0,39 + 1000 \cdot 0,22 = \underline{\underline{+454}}$

Generell kann man feststellen, dass man bei der Interpretation der einzelnen relativen Gewichte sehr genau unterscheiden muss, ob es sich dabei um die relative Bedeutung der einzelnen Informationsquellen (Tabellen 2 bis 4) oder um die tatsächliche Gewichtung bei der Berechnung der Zuchtwerte handelt (Tabelle 5).

Des öfteren muss festgestellt werden, dass die Gewichtung der Eigenleistung im Vergleich zu Verwandteninformationen vor allem von Seiten der Praktiker als zu niedrig angesehen wird. Beschwerden treten besonders dann auf, wenn die Kuh eines Züchters besonders überdurchschnittliche Leistungen erbringt und der Zuchtwert nicht entsprechend hoch ist. Allerdings liegt die Bedeutung der Eigenleistung bei der Milchleistung ohnehin meist über 50% (Tabelle 2). In diesem Zusammenhang muss wieder darauf hingewiesen werden, dass der Zuchtwert nicht die Eigenleistung einer Kuh beurteilen soll, sondern (wie der Name Zuchtwert schon aussagt) in Hinblick auf die Leistung ihrer Nachkommen definiert ist. Diese für manche als zu niedrig erscheinende Gewichtung hat allerdings auch die Auswirkung, dass sich vereinzelte weit überdurchschnittliche (z.B. durch Sonderbehandlung) oder unterdurchschnittliche Leistungen (z.B. durch Krankheit) nicht so stark auf das Zuchtwertschätzergebnis auswirken können. Außerdem muss betont werden, dass diese Gewichtung nicht willkürlich festgelegt ist, sondern sich kausal aus den biologischen und statistischen Zusammenhängen ergibt.

1.5.2 Effekt der Elternzuchtwerte auf den Kuhzuchtwert

Zur Veranschaulichung der Auswirkungen der Gewichtung der einzelnen Informationsquellen auf die Zuchtwertschätzergebnisse von Kühen sollen Beispiele für die Milchleistung dienen. Dabei werden Kühe mit je bis zu 10 Laktationen mit unterschiedlicher Leistung und Abstammung angenommen (Tabelle 6).

Tabelle 6: Beispiel für den Effekt des Zuchtwertes der Eltern auf den Zuchtwert einer Kuh bei wiederholten Leistungen (ZW=geschätzter Zuchtwert, ohne Basisanpassung).

	Kuh A	Kuh B	Kuh C	Kuh D
ZW – Vater (75% Si.)	+500	+100	+500	-500
ZW – Mutter (50% Si.)	+100	+500	+100	-100
Leistungsabweichung - Kuh/Lakt.	0	+300	+1000	+1000
ZW - Kuh ohne Eigenleistung	+300	+300	+300	-300
ZW - Kuh mit 1 Laktation	+234	+300	+454	-14
ZW - Kuh mit 10 Laktationen	+186	+300	+566	+194

Die Zuchtwerte wurden dabei analog dem Beispiel in Abschnitt 1.5.1 anhand der Gewichtungsfaktoren in Tabelle 5 berechnet, wobei Genauigkeiten von 75% bzw. 50% für die geschätzten Zuchtwerte von Vater und Mutter angenommen wurden.

Anhand des angegebenen Beispiels kann man die große Bedeutung der Eltern-Zuchtwerte auf den Zuchtwert einer Kuh erkennen. Im Fall von deutlich negativen Zuchtwerten der Eltern ist es nur durch wiederholte weit überdurchschnittliche Leistungen möglich, einen positiven Zuchtwert zu erhalten (Kuh D). Diese Aussage gilt auch in umgekehrter Richtung, wonach Töchter von hervorragenden Vererbern nur schwer negative Zuchtwerte erhalten können. Aus dieser Tatsache ergibt sich die Notwendigkeit der konsequenten Auswahl auf Stier- und Kuhseite.

Aus dem Beispiel kann man auch erkennen, dass eine Einbeziehung von allen Laktationen in die Zuchtwertschätzung eine geringere Auswirkung hat als man vermuten könnte. Der Genauigkeitsgewinn bei Verwendung von mehr als 3 Laktationen ist relativ gering.

1.6 Genauigkeit und Sicherheit

Ein geschätzter Zuchtwert stellt immer nur den wahrscheinlichsten bzw. im Durchschnitt zu erwartenden Wert dar. Wie gut ein geschätzter Zuchtwert mit dem wahren übereinstimmt, darüber gibt die Sicherheit oder Genauigkeit einen Hinweis.

Die Sicherheit ist ein **Maß für die Qualität bzw. Zuverlässigkeit** eines geschätzten Zuchtwertes. Die Angabe der Sicherheit erfolgt üblicherweise in Prozent, wobei Werte nahe 100% auf einen zuverlässig geschätzten Zuchtwert hindeuten. Statistisch gesehen handelt es sich um ein Bestimmtheitsmaß bzw. um die quadrierte Korrelation zwischen wahren und geschätztem Zuchtwert (r^2). Die Sicherheit hängt einerseits von der Anzahl und Qualität der Informationen (Eigenleistung, Leistungen der Nachkommen und sonstiger Verwandter) und andererseits vom Erblichkeitsgrad (Heritabilität) des Merkmales ab. Bei der Milch liegen die Sicherheiten bei den veröffentlichten Stierzuchtwerten zwischen 60 und 99%, bei den Kühen sind die Sicherheiten meist im Bereich von 40 bis 60%. Vor allem bei den Fitnessmerkmalen (Nutzungsdauer, Fruchtbarkeit, ...) liegen die Sicherheiten aufgrund der niedrigen Heritabilität in der Regel deutlich darunter.

Während r^2 ein relatives Maß für die Genauigkeit der Zuchtwertschätzung darstellt, kann diese mit der daraus ableitbaren Standardabweichung der wahren Zuchtwerte um einen bestimmten Schätzwert, auch in Einheiten des jeweiligen Merkmales nach folgendem Ansatz quantifiziert werden:

$$s_{ZW|\hat{ZW}} = s_{ZW} \cdot \sqrt{1 - r_{ZW.\hat{ZW}}^2}$$

mit $s_{ZW|\hat{ZW}}$ = Standardabweichung der wahren Zuchtwerte (ZW) von Tieren, für die alle das **gleiche** Zuchtwertschätzergebnis (\hat{ZW}) errechnet wurde.

Es ist zu beachten, dass dieses quantitative Maß für die Genauigkeit der Zuchtwertschätzung ein populationsspezifisches Maß ist, weil es der Variabilität der wahren Zuchtwerte in der betreffenden Population (s_{ZW}) direkt proportional ist.

Beispiel:

Die Bedeutung der Sicherheit sei an folgendem Beispiel veranschaulicht. In Abbildung 2 ist die Verteilung der wahren Zuchtwerte dargestellt, bei der Annahme eines geschätzten Zuchtwertes von +500 kg Milch bei unterschiedlichen Sicherheiten. Bei einer Sicherheit von 50% (z.B. Kühe oder Stiere mit ca. 10 Töchtern mit 1-2 Kontrollen) ist die Verteilung sehr flach. Die meisten der Tiere, für die +500 geschätzt wurde, haben auch einen wahren Zuchtwert von +500, allerdings gibt es mehr oder weniger deutliche Abweichungen nach oben und unten.

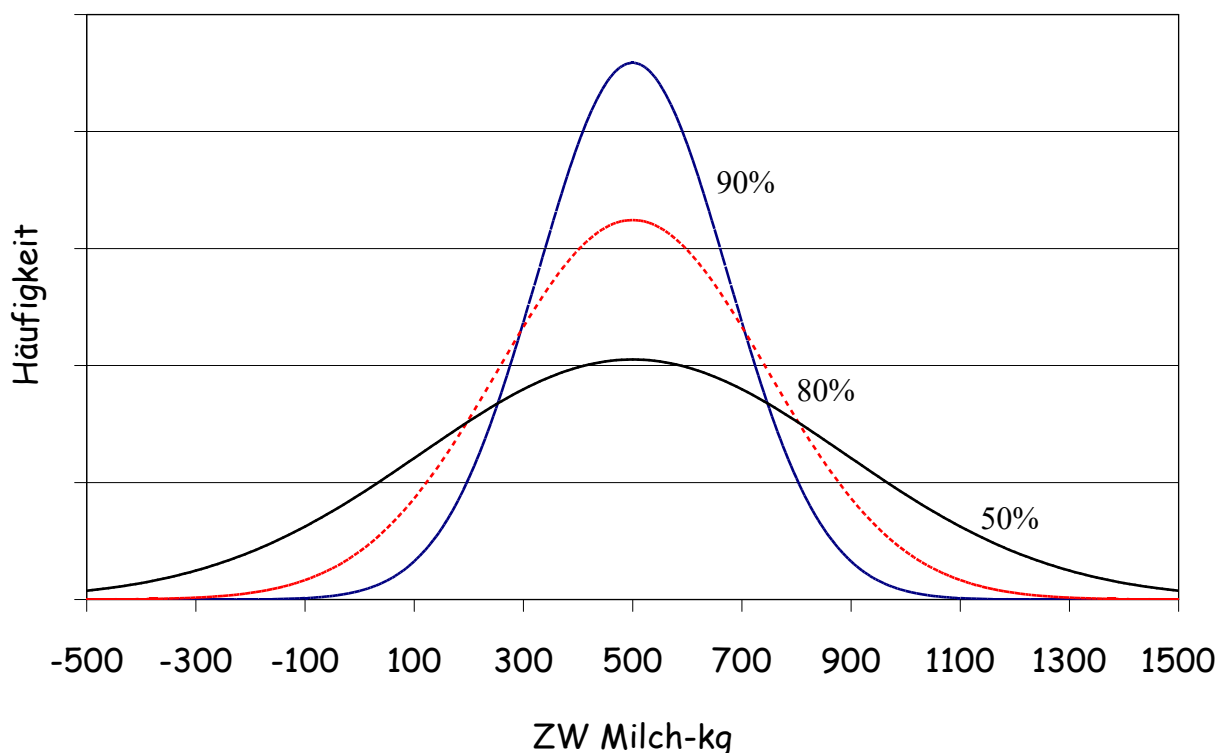


Abbildung 2: Verteilung der wahren Zuchtwerte bei einem geschätzten Zuchtwert von +500 (Beispiel Milch, $h^2=30\%$, wahre Streuung $szw=550$).

Unter der Annahme, dass die wahren Zuchtwerte einer Normalverteilung folgen, kann man ableiten, dass bei 2/3 der Kühe der wahre Zuchtwert zwischen ca. +125 und +875 liegt (siehe auch Tabelle 9). Man kann auch ableiten, dass von 100 Kühen mit einem geschätzten Zuchtwert von +500, trotzdem 9 Kühe dabei sind, die sogar einen negativen wahren Zuchtwert aufweisen. Positiver betrachtet kann man jedoch auch annehmen, dass 9 Tiere sogar über +1000 kg liegen!

Nimmt man an, dass man 100 Stiere mit einem geschätzten Zuchtwert von +500 bei einer Sicherheit von 80% (ca. 50 Töchter im Laufe der 1. Laktation) hätte, so kann man davon ausgehen, dass ungefähr 2/3 dieser Stiere einen wahren Milchzuchtwert zwischen ca. +260 und +740 haben. Bei der Annahme von 90% Sicherheit wird die Normalverteilungskurve noch enger und die wahren Zuchtwerte liegen noch näher beim geschätzten Zuchtwert. Außerdem kann man aus dieser hohen Sicherheit schließen, dass so gut wie sicher alle zumindest positiv sind. Diese Steigerung der Sicherheit von 80% auf 90% kann nicht nur durch mehr Daten (Töchterleistungen) zustande kommen, sondern wurde z.B. in vielen Fällen auch durch die Einführung der Testtagsmodell-ZWS erreicht. D.h., dass durch das bessere Zuchtwertschätzmodell mehr Information aus den gleichen Daten verwertet werden kann.

Tabelle 9: Vertrauensbereiche (Konfidenzintervalle) und Prozentsatz mit negativem Zuchtwert bei unterschiedlicher Sicherheit der geschätzten Zuchtwerte (geschätzter Zuchtwert = +500, wahre Streuung $szw=550$).

Sicherheit	66%-Bereich		90%-Bereich		negativ bzw. über +1000 (in %)
	Untergrenze	Obergrenze	Untergrenze	Obergrenze	
99%	447	553	410	590	0,0
90%	333	667	215	785	0,0
80%	263	737	96	904	2,1
70%	210	790	5	995	4,8
60%	164	836	-73	1073	7,3
50%	125	875	-139	1139	9,4

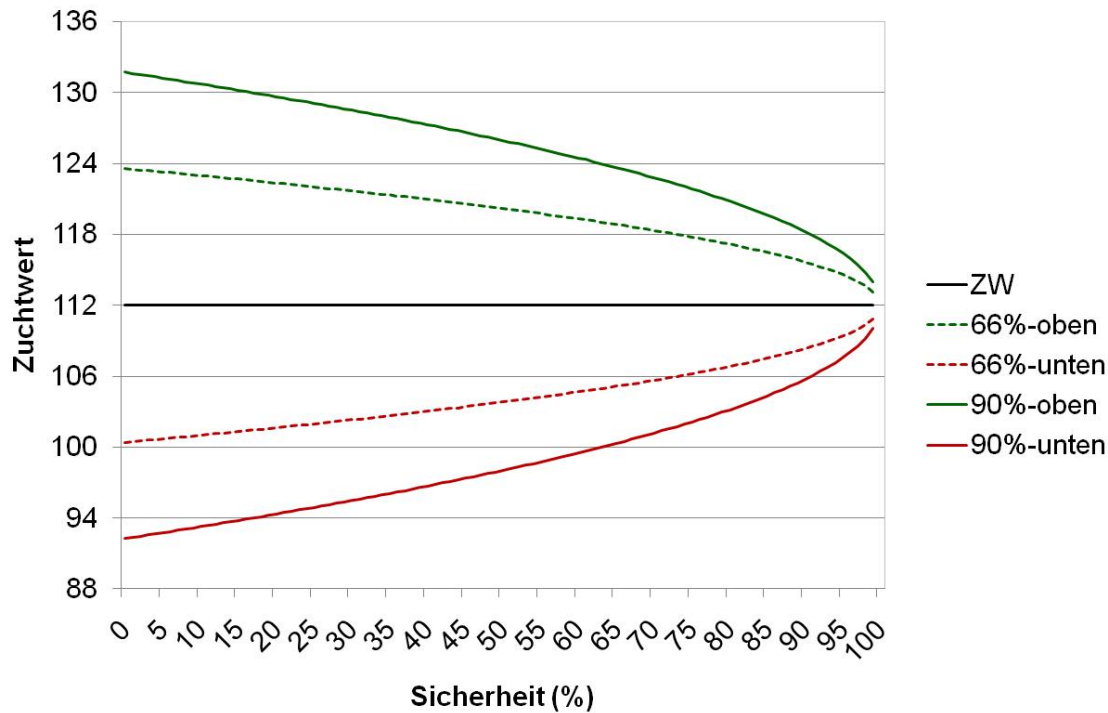


Abbildung 3: Vertrauensbereiche (Konfidenzintervalle, 66% bzw. 90%) bei unterschiedlicher Sicherheit der geschätzten Zuchtwerte (geschätzter Zuchtwert = 112, wahre Streuung $s_{zw}=12$).

Ähnlich wie in Tabelle 9 sind in Abbildung 3 die Konfidenzintervalle am Beispiel von Relativzuchtwerten dargestellt.

Aus den angegebenen Beispielen kann man sagen, **je höher die Sicherheit, desto geringer das züchterische Risiko!** Generell ist es jedoch so, dass der geschätzte Zuchtwert unabhängig von der Sicherheit den wahrscheinlichsten Wert darstellt. Das bedeutet, dass man im Durchschnitt mit dem geschätzten Zuchtwert am besten fährt, allerdings kann man im Einzelfall natürlich auch deutlich daneben liegen!