

DGFZ-Ausschuss für genetisch-statistische Methoden in der Tierzucht

Höxter, 15.-17.9.1982

BERECHNUNG DER INZUCHTSTEIGERUNG
DURCH DIE GENFLUSS-METHODE

K. Karras

Institut für Tierhaltung und Tierzüchtung
Universität Hohenheim

G l i e d e r u n g

1. Problemstellung
2. Parallelen zwischen Zuchtfortschritt und Inzuchtsteigerung
3. Theoretische Grundlagen
 - 3.1. Literaturübersicht
 - 3.2. Berechnung der m-Vektoren
 - 3.3. Berechnung der ΔF nach JOHNSON (wiederholte Selektion)
4. Berechnung der ΔF einer Selektionsrunde
 - 4.1. ΔF -Berechnung durch die m-Vektoren
 - 4.2. ΔF -Berechnung durch die x-Vektoren
 - 4.3. ΔF -Berechnung durch die gewichtete Tierzahl
5. Schlußbemerkung
6. Literatur

1. Problemstellung

In unserem Institut ist ein EDV-Programm zur Optimierung der Zuchtplanung bei landwirtschaftlichen Nutztieren entwickelt worden. Kernpunkt dieses Programms ist die Anwendung der Genfluß-Methode (HILL (1974), ELSEN und MOQUOT (1974)) zur Berechnung von Zuchtfortschritt und Züchtungsgewinn. Programmteile, die bereits in der praktischen Tierzucht Anwendung finden (KÜNZI (1975), CUNNINGHAM (1977), NIEBEL (1974)), sind in das Programm integriert. Das Programm liefert gesonderte Ergebnisse für alle in einer Planungsalternative beteiligten Selektionspfade (Schema I). Diese Teilergebnisse werden zu einem Gesamtergebnis aufaddiert, ehe die Optimierungssubroutine nach einem vorgegebenen Entscheidungskriterium die beste Alternative herausfindet.

Die Berechnung der Inzuchtsteigerung und folglich der Inzuchtdepression wird z.Z. in das Programm eingebaut. In diesem Referat soll versucht werden, die Zusammenhänge zwischen dem zeitlichen Anfall des Zuchtfortschritts und dem Auftreten der Inzuchtdepression bzw. die Ähnlichkeit der Rechengänge bei der Ermittlung des Zuchtfortschritts und der Inzuchtdepression zu demonstrieren. Ausgehend von einem Formelansatz nach JOHNSON (1977) werden drei Möglichkeiten zur Berechnung der Inzuchtsteigerung aufgezeigt.

2. Parallelen

Schema II zeigt den Genfluß am Beispiel einer vereinfachten Schweinepopulation. Der leichten Überschaubarkeit halber ist hier eine etwas unrealistische Populationsstruktur ausgewählt worden. Die Eber werden 2 Halbjahre, die Sauen 3 Halbjahre lang genutzt. Die Eber werden in ihrem zweiten Lebenshalbjahr Eltern, die Sauen dagegen in ihrem zweiten und dritten Lebenshalbjahr. Die neugeborenen Tiere erhalten also die Hälfte ihrer Gene aus den Vätern der Altersklasse zwei und je ein Viertel aus Müttern der Altersklassen zwei und drei.

Betrachtet man die einhalbjährigen Tiere zum Zeitpunkt $t=0$ (Referenzzeit) als die selektierten männlichen Eltern der nächsten Generation, dann

kennzeichnen die Pfeile den Genfluß in den nachfolgenden Jahren. Die direkten Nachkommen erhalten also die gewünschten Gene und sind deswegen genetisch verbessert.

Ingezüchtete Tiere treten erst auf, wenn sowohl auf der männlichen als auch auf der weiblichen Elternseite Gene aus einem gemeinsamen Vorfahren zu finden sind. Diese Situation tritt in dem hier gewählten Datenbeispiel erst zum Zeitpunkt $t=4$, also bei den Enkeln der Tiere der Selektionsrunde, auf.

Schema II zeigt also die Parallelen und den Zusammenhang zwischen der Realisierung des Zuchtfortschritts und der Inzuchtsteigerung. Eine Tiergruppe, die einen Genanteil aus der Tiergruppe der Selektionsrunde zu einem beliebigen Zeitpunkt t erhält, realisiert einen Zuchtfortschritt, dessen Ausmaß durch die Höhe dieses Genanteils bestimmt wird. Dagegen wird das Ausmaß der Inzuchtsteigerung bzw. der Inzuchtdepression durch das Aufeinandertreffen der Genanteile der beiden Elternteile ermittelt.

Bei der Anwendung der Genflußmethode treten die Genanteile, die die Tiere zu einem beliebigen Zeitpunkt t innerhalb des Investitionszeitraumes aus den Tieren der Selektionsrunde besitzen, als Zwischenergebnisse auf. Dieser Tatbestand erleichtert die Berechnung der Inzuchtsteigerung wie im folgenden gezeigt wird.

3. Theoretische Grundlagen

3.1. Literaturübersicht

Die effektive Populationsgröße N_e , eingeführt von WRIGHT (1931), stellt eine wichtige Größe für die Berechnung der Inzuchtsteigerung bzw. der genetischen Drift dar. In einer idealisierten Population ist sie identisch mit der Populationsgröße $N_e = N$, was eine Inzuchtsteigerung von $1/2 N_e = 1/2N$ pro Generation bedeutet.

Bei den landwirtschaftlichen Nutztierarten aber treten die Bedingungen, die eine idealisierte Population charakterisieren, nicht auf und so-

mit sind im Laufe der letzten Jahrzehnte verschiedene Formeln für die Berechnung der effektiven Populationsgröße entwickelt worden. Man unterscheidet hierbei zwischen inzuchteffektiver Populationsgröße (Ne_I) und varianz-effektiver Populationsgröße (Ne_V). Die Berechnung von Ne_I wird über die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von herkunftsgleichen Genen vorgenommen; die Berechnung von Ne_V basiert auf den Veränderungen der Genfrequenzen (Drift) in der untersuchten Population. Beide Rechenvorgänge führen, von extremen Fällen abgesehen, zum gleichen Ergebnis, da in beiden Fällen die Erhöhung der Homozygotie gemessen wird (KIMURA und CROW, 1963). Man kann also $Ne_I = Ne_V = Ne$ setzen und somit nur mit dem Ausdruck Ne arbeiten.

Die Vielzahl der Ne -Formeln ist auf die unterschiedlichen Annahmen zurückzuführen, die bei der Formelentwicklung unterstellt worden sind, wie z.B.

- Populationen mit diskreten Generationen,
- Populationen mit überlappenden Generationen,
- Zufalls-Paarung,
- konstante Familiengröße,
- Poisson-Familiengröße,
- Varianz der Nachkommenzahl,
- Kovarianz zwischen den Nachkommenzahlen,
- usw.

Unter bestimmten Voraussetzungen können Formeln, die für Populationen mit diskreten Generationen entwickelt worden sind, auch für Populationen mit überlappenden Generationen angewandt werden. Der Ansatz von WRIGHT (1931)

$$\frac{1}{2Ne} = \frac{1}{8N\sigma^2} + \frac{1}{8Nq}$$

führt, unabhängig davon, ob die Generationen diskret oder überlappt sind, zum gleichen Ergebnis, wenn unterstellt wird, daß dieselben Bedingungen herrschen, wie z.B.

- zufällige Paarung
- zufällige Variation der Nachkommenzahl (Poisson)

- konstante Populationsgröße,
- konstantes Geschlechtsverhältnis,
- usw.

HILL (1972a, 1978) entwickelte die Formel von LATTER (1959) zu einem allgemeinen Ansatz weiter:

$$\frac{1}{2N_e} = \frac{1}{32M_1L} \left[2 + \sigma_{mm}^2 + \left(\frac{M_1}{F_1}\right)^2 \sigma_{mf}^2 + 2\left(\frac{M_1}{F_1}\right) \text{cov}(mm, mf) \right] + \frac{1}{32F_1L} \left[2 + \sigma_{ff}^2 + \left(\frac{F_1}{M_1}\right)^2 \sigma_{fm}^2 + 2\left(\frac{F_1}{M_1}\right) \text{cov}(fm, ff) \right]$$

wobei: M_1 = Zahl der männlichen Zuchttiere pro Jahr
 F_1 = Zahl der weiblichen Zuchttiere pro Jahr
 L = Generationsintervall
 σ_{mm}^2 = Varianz in der Zahl der Nachkommen im Pfade männlich zu männlich
 $\text{cov}(mm, mf)$ = Kovarianz in der Zahl der Nachkommen der Pfade: männlich zu männlich und männlich zu weiblich

Die Definition der anderen Größen ist entsprechend.

Unter Anwendung dieser Formel führte DEMPFLÉ (1980) eine Demonstration an verschiedenen Spezialfällen durch.

Nun wird durch alle diese Formeln eine konstante Inzuchtsteigerung pro Generation oder pro Jahr berechnet, welche in den Anfangsjahren wegen der Fluktuation des Genflusses nicht korrekt ist.

Um diesem Tatbestand gerecht zu werden, verwendete JOHNSON (1977) die Eigenschaften der Genfluß-Methode und entwickelte folgenden Ansatz für die Berechnung der kumulativen Inzuchtsteigerung bzw. für die Berechnung des Gruppen-Inzuchtkoeffizienten:

$$F_t = P \cdot F_{(t-1)} \cdot P' + D$$

Hier ist P die Genübertragungsmatrix der entsprechenden Population (HILL, 1974) und F_t eine weitere Matrix von der gleichen Dimension wie die P-Matrix; die Elemente der F_t -Matrix geben die "Wahrscheinlichkeiten für herkunftsgleiche Gene" zwischen und innerhalb der Tiergruppen zum Zeitpunkt t an. Die Matrix D ist abhängig von den jährlich eingesetzten männlichen und weiblichen Zuchttieren, wie weiter unten näher erläutert wird. Die Vorteile der P-Matrix werden auch von den Autoren EMIGH und POLLAK (1979) in einer Arbeit genutzt, wobei sie mit Wahrscheinlichkeiten für nicht herkunftsgleiche Gene arbeiten. Ohne die P-Matrix direkt anzuwenden, entwickelte FELSENSTEIN (1971) eine Formel für die Berechnung der effektiven Populationsgröße, in der Elemente der P-Matrix enthalten sind.

3.2. Berechnung der m-Vektoren

Wie eingangs erwähnt wurde, berechnet das EDV-Programm für die Zuchtplanung den Einfluß für jede Selektionsmaßnahme gesondert. Ferner ist es nicht notwendig, einen kumulativen Zuchtfortschritt bzw. Züchtungsgewinn zu berechnen, um den Vergleich von verschiedenen Planungsalternativen durchzuführen; hierfür reicht lediglich die Erfassung des Einflusses der Selektionsmaßnahmen von nur einer Selektionsrunde aus. Eine Selektionsrunde umfaßt alle Selektionsmaßnahmen, die in einer Generation durchgeführt werden, um die Eltern der nächsten Generation zu ermitteln. In einer Rinderpopulation wäre dies z.B. die Selektion der Bullenväter, der Kuhväter, der Bullenmütter, der Kuhmütter und der Jungbullen (Eigenleistung

Der Ansatz von JOHNSON (1977) ist a) auf ein Zwei-Pfade-Modell und b) auf wiederholte Selektion zugeschnitten und muß zu einer allgemeinen Formel weiterentwickelt werden. Doch zunächst einige Stichwörter über die Genfluß-Methode anhand des Datenbeispiels der Schweinepopulation:

Die Gen-Übertragungs-Matrix lautet:

$$P = \begin{bmatrix} 0 & .5 & 0 & .25 & .25 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .5 & 0 & .25 & .25 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Die erste und dritte Reihe der P-Matrix sind Reproduktionszeilen und geben jeweils die Gen-Zusammensetzung der männlichen und weiblichen Neugeborenen an. Die restlichen Reihen kennzeichnen die Alterung der männlichen (Zeile 2) und der weiblichen (Zeilen 4 und 5) Tiere.

Ein weiterer Vektor von der Dimension einer Zeile bzw. einer Spalte der P-Matrix kennzeichnet diejenige Tiergruppe, die zum Zeitpunkt $t=0$ die genetische Überlegenheit trägt. Die Tiergruppenkennzeichnung wird durch eine 1 in der entsprechenden Geschlechtsaltersklasse ausgedrückt. Wird der Vektor hier m genannt, dann ist der $m_{(0)}$ -Vektor für das genannte Datenbeispiel folgender:

$$m'_{(0)} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & | & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Die 1 im $m_{(0)}$ -Vektor kann auch so interpretiert werden, daß 100 % (relativ 1) der genetischen Überlegenheit bei den selektierten Ebern gemessen worden ist. Anstelle von 1 kann auch die absolute genetische Überlegenheit der selektierten Tiere, z.B. $\Delta G = 60 \text{ g}$ tägliche Zunahme angegeben werden. Die relative Zahl aber verschafft rechnerische Vorteile, wenn mit einem Gesamtzuchtwert gearbeitet wird.

Der $m_{(t)}$ -Vektor wird durch folgende Multiplikation berechnet, wobei t ein beliebiger Zeitpunkt innerhalb der Investitionsdauer ist:

$$m_{(t)} = P \cdot m_{(t-1)}$$

Zum Schema II kann man nun eine entsprechende Tabelle 1 mit den m -Vektoren zeigen.

Es ist leicht nachzuvollziehen, wie man aus den Elementen der m -Vektoren und aus ΔG der Tiere der Selektionsrunde die genetische Verbesserung der Tiere zu einem beliebigen Zeitpunkt t berechnen kann. Für die Berechnung der Inzuchtsteigerung kann je nach unterstellten Annahmen entweder der m -Vektor oder ein ähnlich berechneter x -Vektor verwendet werden, wie weiter unten gezeigt wird.

3.3. Die Berechnung der ΔF nach JOHNSON (wiederholte Selektion)

Die pro Generation eingesetzten selektierten Eltern tragen nicht nur dazu bei, die Nachkommen der folgenden Generationen genetisch zu verbessern, sondern erhöhen auch den Homozygotiegrad der Population in den folgenden Generationen. Die genetische Verbesserung der Nachkommen hängt von ΔG , die Inzuchtsteigerung dagegen von der Anzahl der pro Zeiteinheit eingesetzten Zuchttiere und ihrem Inzucht-Koeffizienten ab. Die eingesetzten Eltern liefern mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit autozygote Nachkommen. Wie groß ist diese Wahrscheinlichkeit für eine beliebige Tiergruppe?

- a) Wenn die Tiergruppe nicht ingezüchtet ist, produziert sie $2 \times N_i$ nicht herkunftsgleiche Gameten (wobei N_i die Anzahl der männlichen oder weiblichen Individuen in der i -ten Altersklasse bedeutet). Wird man aus diesem Gameten-Pool zufällig mit Wiederholung zwei Gameten herausziehen, dann besteht die Wahrscheinlichkeit $1/N_i$, daß die zwei Gameten aus dem gleichen Tier stammen, wobei die Wahrscheinlichkeit jeweils $1/4$ ist, daß die zwei Gameten in einem bestimmten Locus die Allel-Kombination A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_1 und A_2A_2 haben. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Gruppe N_i herkunftsgleiche Gene liefert, ist das Produkt der Summe der zwei Wahrscheinlichkeiten $1/4 A_1A_1$ und $1/4 A_2A_2$ mal $1/N_i$.

$$z_{ii} = \frac{1}{2N_i}$$

- b) Wenn die Tiergruppe ingezüchtet ist, wird diese Wahrscheinlichkeit größer und zwar setzt sie sich aus drei Wahrscheinlichkeitskomponenten zusammen:

1. der Wahrscheinlichkeit, daß zwei Gameten aus dem gleichen Tier stammen und die Allelkombinationen A_1A_1 und A_2A_2 haben, also zweimal das Gen des Vaters oder zweimal das Gen der Mutter: $\frac{1}{2N_i}$;
2. der Wahrscheinlichkeit, daß zwei Gameten aus demselben Tier stammen und die Allel-Kombinationen A_1A_2 bzw. A_2A_1 besitzen, also jeweils ein Vatergen und ein Muttergen.

3. der Wahrscheinlichkeit, daß zwei Gameten aus zwei verschiedenen Tieren stammen und doch herkunftsgleich sind.

Die Summe der drei Wahrscheinlichkeiten gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der die ingezüchtete Tiergruppe herkunftsgleiche Gene liefert. Abgesehen von einer Approximation - die unter Punkt 3 angeführte Wahrscheinlichkeit kann durch Anwendung eines Iterationsverfahrens exakt berechnet werden (CHOY und WEIR (1978)) - entwickelte JOHNSON (1977) unter Zugrundelegung dieses Wahrscheinlichkeits-Konzepts den bereits erwähnten Matrizen-Ansatz:

$$F_{(t+1)} = P \cdot F_{(t)} \cdot P' + D$$

Hier ist $F_{(0)}$ eine Diagonal-Matrix mit folgenden Elementen:

$$F_{ii} = 1/2M_i \quad 1 \leq i \leq h$$

$$F_{h+j, h+j} = 1/2W_j \quad 1 \leq j \leq k$$

$$F_{ij} = 0 \quad i \neq j$$

$M_i; W_j$ = die männlichen bzw. weiblichen Tierzahlen
in den Altersklassen i bzw. j

$h; k$ = männliche bzw. weibliche Altersklassen

Die Matrix D ist ebenfalls eine Diagonal-Matrix mit folgenden Elementen:

$$D_{11} = 1/2M_1$$

$$D_{ii} = 1/2M_i - 1/2M_{i-1} \quad 1 < i \leq h$$

$$D_{h+1; h+1} = 1/2W_1$$

$$D_{h+j; h+j} = 1/2W_j - 1/2W_{j-1} \quad 1 < j \leq k$$

$$D_{ij} = 0 \quad i \neq j$$

Der Inzuchtkoeffizient wird z.B. für die männlichen Tiere zum Zeitpunkt t wie folgt ermittelt:

$$f_x(t) = 4 P'_{mm} F_{(t-1)} P_{fm}$$

wobei: $P'_{mm} = (p_{11}, \dots, p_{1h}, 0 \dots 0)$

$$P'_{fm} = (0 \dots 0, p_{1, h+1}, \dots, p_{1, h+k})$$

aus der Reproduktionszeile der männlichen Tiere gebildet werden.

Die Inzuchtsteigerung pro Zeiteinheit $\Delta F_{(t)/y}$ ist folgende:

$$\Delta F_{(t)/y} = f_x(t) - f_x(t-1)$$

Die Inzuchtsteigerung pro Generation (ΔF) ergibt sich aus nachstehender Formel:

$$\Delta F = (\Delta F_{(t)} / y) \cdot L \quad L = \text{Generationsintervall}$$

und die effektive Populationsgröße N_e wird durch die Beziehung:

$$\frac{1}{2N_e} = \Delta F$$

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F}$$

ermittelt.

In dem Ansatz von JOHNSON wird zufällige Paarung und Poisson-Verteilung der Familiengröße unterstellt, wobei die Erhöhung der Varianz der Familiennachkommenzahl durch die zufälligen Tierauffälle von Altersklasse zu Altersklasse durch die Definitionen der D- und P-Matrizen berücksichtigt wird. Die Varianz der Nachkommenzahl aus dem Pfad (männlich zu männlich) kann z.B. in der Formel von HILL (1972a) ausgedrückt werden:

$$\sigma_{mm}^2 = 1 + 4M_1 \sum_{i=2}^h q_i^2 \left(\frac{1}{M_i} - \frac{1}{M_{i-1}} \right),$$

wobei der Ausdruck $(1/M_i - 1/M_{i-1})$ Null wird, wenn die Überlebensrate

1 ist oder anders gesagt, wenn keine Tieraufälle vorkommen. Der q-Vektor gibt den reproduktiven Wert der jeweiligen Altersklasse wieder und wird durch die Definition der P-Matrix bestimmt. Ist die Überlebensrate = 1, so ist die Varianz $G_{mm}^2 = 1$, also der Mittelwert aus der Poisson-Verteilung.

Die von HILL (1972a) angegebene Formel ist also in dem Ansatz von JOHNSON enthalten. Zusätzlich wird die Fluktuation der Inzuchtsteigerung berücksichtigt.

4. Die Berechnung der Inzuchtsteigerung einer Selektionsrunde

Eine genaue Berechnung der Inzuchtsteigerung zum Zwecke der Vergleichbarkeit von Planungsalternativen scheint aus folgenden zwei Gründen nicht wirkungsvoll:

- a) die heutigen Nutztierpopulationen können bei weitem nicht mehr als geschlossene Populationen betrachtet werden,
- b) das Ausmaß der Inzuchtdepression ist eine ungenaue Größe.

Dennoch ist es zweckmäßig, ähnlich wie bei der Berechnung des Zuchtfortschritts zu verfahren und die Fluktuation der Inzuchtsteigerung und somit der Inzuchtdepression zu berücksichtigen. Unter den gleichen Annahmen wie bei dem bereits behandelten JOHNSON-Ansatz ergeben sich mit Ausnahme der wiederholten Selektion hier drei mögliche Berechnungsalternativen:

4.1. Berechnung der Inzuchtsteigerung aus den Elementen der m-Vektoren

Zur Ermittlung der Inzuchtsteigerung, die durch eine bestimmte Selektionsmaßnahme hervorgerufen wird, sind a) die Gruppenabstammungskoeffizienten, und b) die Zahl der eingesetzten Zuchttiere zum Zeitpunkt $t=0$ notwendig. Der Gruppenabstammungskoeffizient ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein Gen aus der Vatergruppe i und ein Gen aus der Muttergruppe j in einem bestimmten Locus herkunftsidentisch sind. Eine solche Möglichkeit ist nur dann gegeben, wenn sowohl die Väter als auch die Mütter Gene aus einer gemeinsamen Tiergruppe (Vorfahren) besitzen; ob und in welchem

Ausmaß dies zu~~g~~riff, wird dem m-Vektor entnommen. Diese Wahrscheinlichkeit wird wie folgt berechnet:

$$z_{ij}(t) = m_{(t)}(i) \cdot m_{(t)}(j) \cdot \frac{1}{2N_i}$$

wobei: $m_{(t)}(i)$ = der Genanteil der männlichen Altersklasse i zum Zeitpunkt t, stammend aus den Tieren der Selektionsrunde

$m_{(t)}(j)$ = der Genanteil der weiblichen Altersklasse j zum Zeitpunkt t, stammend aus den Tieren der Selektionsrunde

$\frac{1}{2N_i}$ = die Wahrscheinlichkeit, mit der die Tiere der Selektionsrunde zum Zeitpunkt $t=0$ herkunftsgleiche Gene liefern.

Da diese Wahrscheinlichkeit gleich dem Inzuchtkoeffizienten der Nachkommen aus diesen beiden Gruppen ist, kann der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient (f_x) durch die folgende Formel ausgedrückt werden:

$$f_x(t) = 4 \sum_{i=1}^h \sum_{j=h+1}^{k+h} p_i p_j z_{ij}(t-1)$$

wobei:

h, k = männliche bzw. weibliche Altersklassen

p_i, p_j = Elemente aus der P-Matrix, daher Multiplikation mit 4

$z_{ij}(t-1)$ = Gruppen-Abstammungskoeffizient zwischen Vatergruppe i und Muttergruppe j.

Der Inzuchtkoeffizient von Tieren, die zum Zeitpunkt t geboren werden, ist durchschnittlich um den Betrag $f_x(t)$ höher als der der Neugeborenen zum Zeitpunkt $t=0$. Die Ergebnisse des Datenbeispiels zeigt Tabelle 1.

Treten zufällige Tierauffälle während der Einsatzperiode auf, so wird die Wahrscheinlichkeit, herkunftsgleiche Gene zu liefern, bei den höheren Altersklassen größer. Bei einer solchen Situation müssen entweder gesonderte x-Vektoren anstelle von m-Vektoren berechnet werden, oder man muß mit einer gewichteten Zuchttierzahl arbeiten.

4.2. Berechnung der Inzucht durch die Elemente der x-Vektoren

Eine Berechnung der x-Vektoren parallel zu den m-Vektoren ist deswegen notwendig, weil im Gegensatz zu der genetischen Überlegenheit, die trotz Tieraussfällen in allen Altersklassen unverändert bleibt, sich die Zahl der Gameten von Altersklasse zu Altersklasse vermindert, wodurch der Beitrag zur Inzuchtsteigerung vergrößert wird. Es muß also für jede Altersklasse der Tiere der Selektionsrunde der entsprechende Wert von $1/2N_i$ angegeben werden. Wie dies rechnerisch gelöst wird, kann anhand eines Datenbeispiels demonstriert werden. Für diesen Zweck wird das bisherige Datenbeispiel folgendermassen verändert:

Die Sauen-Altersklassen werden auf 5 erhöht,
wobei in der 2., 3., 4. und 5. Altersklasse
58, 52, 47 bzw. 43 Tiere vorkommen.

Die entsprechenden Elemente in der 1. und 3. Zeile der P-Matrix sind 0.112, 0.126, 0.137 und 0.125 (das Datenbeispiel ist an ein Beispiel mit Schafen von JOHNSON (1977) angepaßt). Die P-Matrix wäre dann:

$$P = \begin{bmatrix} 0 & .5 & 0 & .112 & .126 & .137 & .125 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .5 & 0 & .112 & .126 & .137 & .125 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Die Berechnung der durch die Sauen hervorgerufenen Inzuchtsteigerung wird wie folgt durchgeführt:

$$x'_{(0)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Die 1 bedeutet hierbei, daß die Wahrscheinlichkeit der Sauengruppe der Altersklasse 1, herkunftsgleiche Gene zu liefern, gleich $1/(2 \cdot 58)$ ist. Die weiteren $x_{(t)}$ -Vektoren werden durch folgenden Ansatz berechnet:

$$x_{(t)} = P \cdot x_{(t-1)} + d_{(t-1)}$$

$t <$ maximale Altersklasse

Der d-Vektor enthält den aufgrund der verminderten Tierzahlen in den höheren Altersklassen zusätzlichen Beitrag zur Lieferung von herkunftsgleichen Genen gegenüber den vorherigen Altersklassen.

$d_{(0)}$	$d_{(1)}$	$d_{(2)}$	$d_{(3)}$	$d_{(4)}$	$d_{(5)}$
0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0
0	0	0.115	0	0	0
0	0	0	0.106	0	0
0	0	0	0	0.093	0

Das fünfte Element des $d_{(2)}$ -Vektors wird wie folgt berechnet:

$$\frac{1}{2 \cdot N_3} - \frac{1}{2 \cdot N_2} = \frac{1}{2 \cdot 52} - \frac{1}{2 \cdot 58} = 0.0009947$$

Die Wahrscheinlichkeit, herkunftsgleiche Gene zu liefern, wird beim Übergang von Altersklasse 2 zu 3 um den Wert 0.0009947 erhöht. Auf der Basis der 1. Altersklasse bedeutet dies eine relative Erhöhung um $(0.0009947 / (1/2 \cdot 58)) = .115$. Ähnlich werden die anderen d-Vektoren berechnet, wobei hier der d-Vektor zum Null-Vektor wird, wenn die maximale Altersklasse erreicht ist. Die Berechnung der weiteren $x_{(t)}$ -Vektoren verläuft dann entsprechend der $m_{(t)}$ -Vektoren:

$$x_{(t)} = P \cdot x_{(t-1)}$$

$t \geq$ maximale Altersklasse

Ebenfalls verlaufen alle weiteren Berechnungen von z_{ij} , ΔF , usw. entsprechend dem vorigen Abschnitt 4.1.

4.3. Berechnung der Inzuchtsteigerung durch eine gewichtete Zuchttierzahl

Die Berechnung der zusätzlichen x-Vektoren kann umgangen werden, wenn die tatsächlichen Tierzahlen in den einzelnen Altersklassen durch eine gewichtete Tierzahl ersetzt werden:

$$N_{\text{gew.}} = \sum_{i=1}^k p_i n_i$$

wobei: p_i = der Anteil der Altersklasse i an der Erstellung der Nachkommen der nächsten Generation,
 n_i = die tatsächliche Tierzahl in der Altersklasse i ,
 $N_{\text{gew.}}$ = die gewichtete Tierzahl ist.

Für die Sauen läßt sich in dem zuletzt veränderten Datenbeispiel eine gewichtete Tierzahl von

$$0.224 \cdot 58 + 0.252 \cdot 52 + 0.274 \cdot 47 + 0.25 \cdot 43 = 49.724$$

ermitteln.

Die Berechnung der Inzuchtsteigerung kann dann exakt wie im Falle der m-Vektoren erfolgen.

Die Inzuchtsteigerung pro Halbjahr, die durch die Sauen hervorgerufen wird beträgt

bei der Berechnung durch die x-Vektoren	0.03271 %
bei der Berechnung nach gewichteter Zuchttierzahl	0.03265 %
und nach dem Ansatz von JOHNSON	0.03104 %

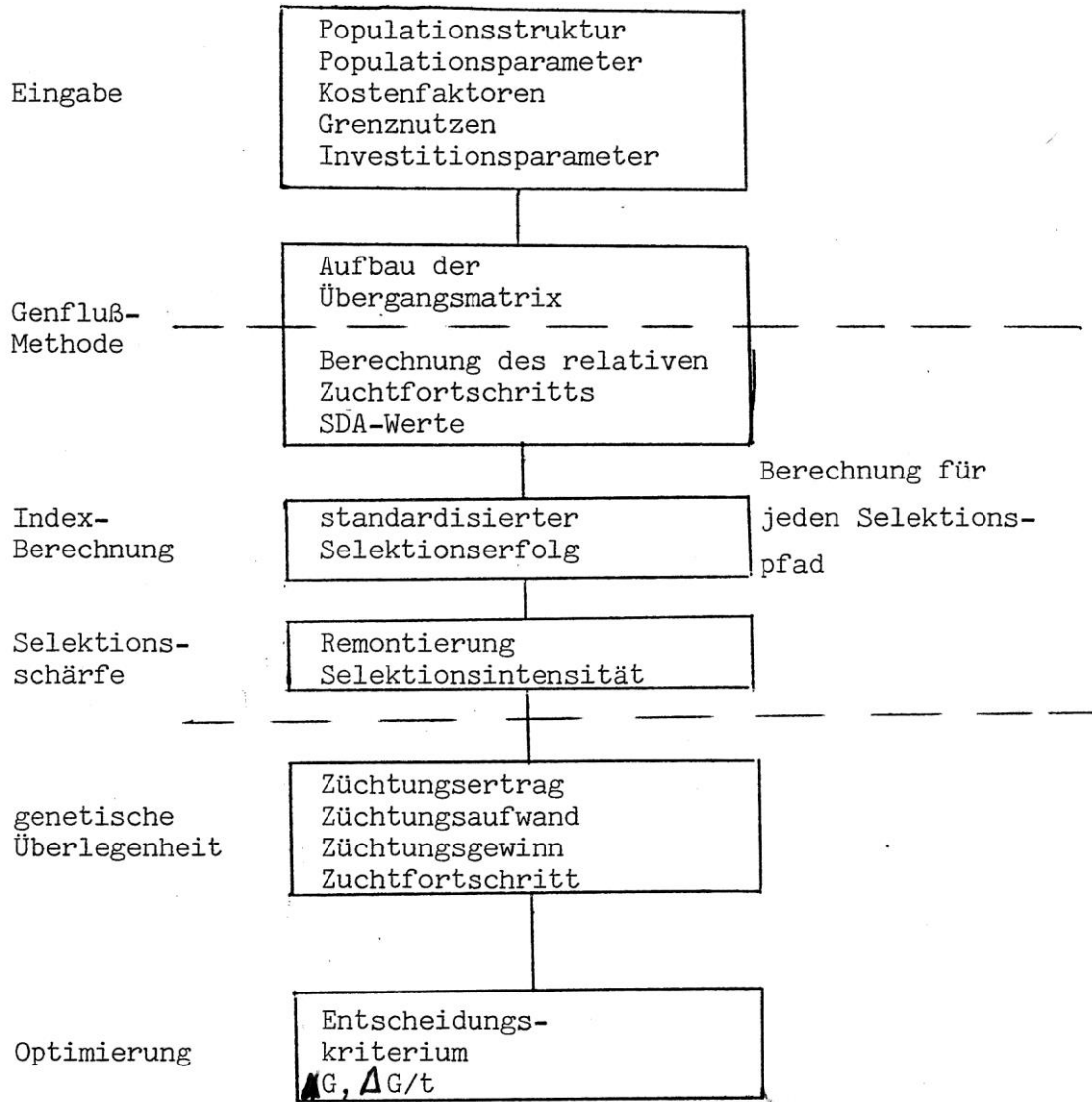
5. Schlußbemerkung

Aus rechen-technischen Gründen ist die Berechnung der Inzuchtsteigerung durch die m -Vektoren vorzuziehen. Dies setzt jedoch voraus, daß die Überlebensrate der Zuchttiere gleich 1 ist. In Populationen mit einem hohen KB-Anteil (Rinder) dürfte dies für die männlichen Zuchttiere zutreffen.

Die Allgemeingültigkeit der erwähnten Berechnungsformeln soll noch im Detail (z.B. für extreme Situationen) untersucht werden.

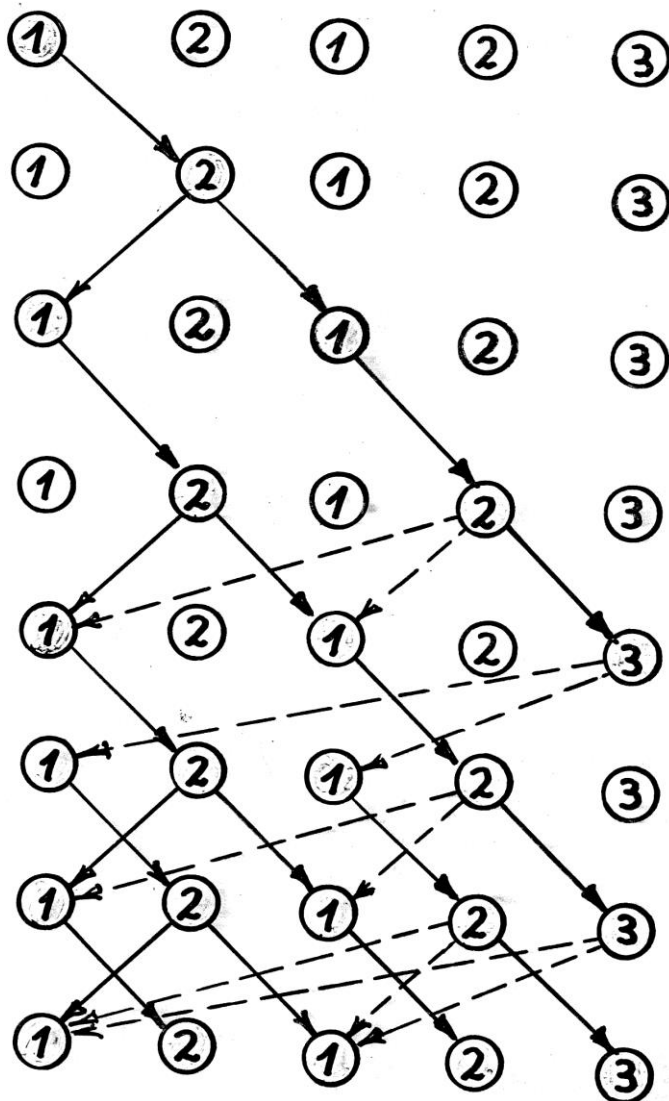
Die Selektionsintensität, die Konstanthaltung der Familiengröße sowie praxisübliche Vorgänge, wie z.B. die Vermeidung von Paarungen unter nahen Verwandten, sollen ebenfalls in die Berechnungen einbezogen werden.

PROGRAMMABLAUF



Schema 2: Weitergabe der männlichen Gene,
 Realisierung des Zuchtfortschritts
 und Auftreten der Inzucht.
 (Datenbeispiel)

Zeit <i>t</i>	Altersklasse					halbjährige Ferkel	
	männlich		weiblich			leistungs- verbessert	inge- züchtet
	1	2	1	2	3		
0	①	②	①	②	③	Nein	Nein
1	①	②	①	②	③	Nein	Nein
2	①	②	①	②	③	Ja	Nein
3	①	②	①	②	③	Nein	Nein
4	①	②	①	②	③	Ja	Ja
5	①	②	①	②	③	Ja	Nein
6	①	②	①	②	③	Ja	Ja
7	①	②	①	②	③	Ja	Ja




```

1R-MATRIX          BB
=====
0.000 0.500 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
0.000 0.500 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
0

```

```

GEN-FREQUENZEN , M-VEKTOREN VON PFAD :          B B

FXT 0.000000
1 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
FXT 0.000000
2 0.500 0.000 0.500 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
FXT 0.125000
3 0.000 0.500 0.000 0.500 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
FXT 0.000000
4 0.375 0.000 0.375 0.000 0.500 0.375 0.250 0.000 0.000 0.250
FXT 0.070313
5 0.125 0.375 0.125 0.375 0.000 0.125 0.000 0.250 0.000 0.000
FXT 0.031250
6 0.281 0.125 0.281 0.125 0.375 0.281 0.250 0.000 0.250 0.250
FXT 0.057129
7 0.188 0.281 0.188 0.281 0.125 0.188 0.125 0.250 0.000 0.125
FXT 0.043945
8 0.242 0.188 0.242 0.188 0.281 0.242 0.203 0.125 0.250 0.203
FXT 0.052032
9 0.211 0.242 0.211 0.242 0.188 0.211 0.188 0.203 0.125 0.188
FXT 0.047791
10 0.229 0.211 0.229 0.211 0.242 0.229 0.203 0.188 0.203 0.203
FXT 0.050211
11 0.219 0.229 0.219 0.229 0.211 0.219 0.203 0.203 0.188 0.203
FXT 0.048920
12 0.224 0.219 0.224 0.219 0.229 0.224 0.212 0.203 0.203 0.212
FXT 0.049628
13 0.221 0.224 0.221 0.224 0.219 0.221 0.211 0.212 0.203 0.211
FXT 0.049250
14 0.223 0.221 0.223 0.221 0.224 0.223 0.216 0.211 0.212 0.216
FXT 0.049453
15 0.222 0.223 0.222 0.223 0.221 0.222 0.216 0.216 0.211 0.216
FXT 0.049345
16 0.222 0.222 0.222 0.222 0.223 0.222 0.218 0.216 0.216 0.218
FXT 0.049403
17 0.222 0.222 0.222 0.222 0.222 0.222 0.219 0.218 0.216 0.219

```

Die Inzuchtwerte ohne den Faktor (1/2xN) werden nach der Formel s. Seite ?? Punkt 4.1 berechnet.

Beispiele:

Der Wert .125000 ist das Ergebnis aus: 4x.5x.5x.5x.25

Der Wert .057129 ist das Ergebnis aus: 4x(.5x.281x.25x.281 + .5x.281x.25x.125)

Tabelle 1: Genanteile stammen von den Ebern der Altersklasse 1 im Zeitpunkt $t=0$

Zeit t	Geschlechtsaltersklassen					Inzuchts- koeffizient
	Eber		Sauen			
	1	2	1	2	3	
0	1	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	0	0
2	.5	0	.5	0	0	0
3	0	.5	0	.5	0	0.003125
4	.375	0	.375	0	.5	0
5	.125	.375	.125	.375	0	0.00176
6	.281	.125	.281	.125	.375	0.00078
7	.188	.281	.188	.281	.125	0.001426
8	.242	.188	.242	.188	.281	0.001102
9	.211	.242	.211	.242	.188	0.001300
10	.229	.211	.229	.211	.242	0.001195
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
$t >$.222	.222	.222	.222	.222	0.00123

Die Kommastelle in der letzten Spalte, Inzuchtsteigerung ohne Berücksichtigung des Faktors $(1/2Ne)$, ist um eine Stelle verschoben Also nicht 0.00123 sondern 0.0123 ist korrekt.