

Genetische Hintergründe von Merkmalsbeziehungen unter verschiedenen Umweltbedingungen

Birgit Fürst-Waltl und Christian Fürst

Einleitung

In den vergangenen Jahrzehnten kam es zu enormen Steigerungen in der Milchleistung unserer Kühe, was sowohl auf züchterische Erfolge als auch auf Verbesserungen des Managements, insbesondere im Bereich der Fütterung, zurückzuführen ist. Gleichzeitig konnten jedoch trotz relativ starker Gewichtung im Gesamtzuchtwert kaum Verbesserungen in einigen funktionalen Merkmalen erzielt werden (Abb. 1 bis 7).

Neben Intensivierung auf der einen Seite hat sich aber auch die Rinderwirtschaft unter extensiveren Bedingungen zunehmend etabliert, so ist z.B. der Anteil ökologisch wirtschaftender Betriebe in Österreich vergleichsweise hoch. Im Jahr 2011 wurden immerhin etwa 95.000 Milchkühe in ökologisch wirtschaftenden Betrieben gehalten (BMLFUW, 2012). Auch andere Entwicklungen wie z.B. Vollweidesysteme werden mehr und mehr diskutiert. Die Leistungen von Milchkühen in extensiven Betrieben sind u.a. durch reduzierten Kraftfuttereinsatz eingeschränkt. In diesem Zusammenhang stellt sich nun die Frage, ob die für die Zucht selektierten Tiere für alle Umwelten die besten Tiere sind, oder ob eine sogenannte Genotyp-Umwelt-Interaktion (Wechselwirkung) besteht, wodurch es im Extremfall zu Änderungen in der Rangierung nach Zuchtwert kommen kann.

Im Gesamtzuchtwert wird nicht nur auf ein einziges, sondern auf viele Merkmale gleichzeitig selektiert. Von Interesse ist also auch, wie weit man die Grenzen der Leistungsfähigkeit genetisch (d.h. durch Zuchtwahl) nach oben verschieben kann, ohne sich Verluste im Bereich der Gesundheit und Fruchtbarkeit ein-

zuhandeln. Überprüfen kann man diese Frage, indem man die genetischen Korrelationen von Merkmalen analysiert. Je stärker antagonistisch (entgegengesetzt wirkend) diese sind, umso schwerer ist es möglich, ein Merkmal (z.B. die Milchleistung) zu verbessern, ohne eine genetische Verschlechterung eines anderen (z.B. der Fruchtbarkeit) in Kauf zu nehmen. Zwar steht mit dem Gesamtzuchtwert ein Hilfsmittel zur Verfügung, das die Selektion auf mehrere Merkmale erleichtert, je stärker aber der Antagonismus zwischen Merkmalen ist, umso weniger Zuchtfortschritt wird man insgesamt erzielen. Hinzu kommt noch, dass sich antagonistische Beziehungen zwischen Leistungs- und Fitnessmerkmalen durch Selektion verstärken oder in verschiedenen Umwelten unterschiedlich stark ausgeprägt sein könnten. Im Folgenden wird auf die genetischen Hintergründe von Genotyp-Umwelt-Interaktionen, Merkmalsantagonismen und sich ändernden genetischen Merkmalsbeziehungen genauer eingegangen.

Abb. 1: Entwicklung der Milchleistung von Kontrollkühen seit 1950 (ZAR, 2012)

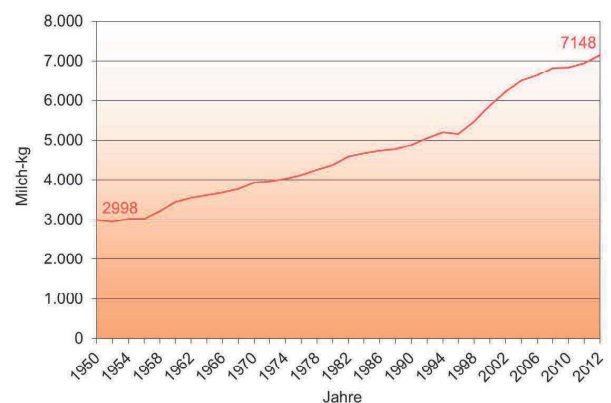


Abb. 2: Genetische Trends für Gesamtzuchtwert (GZW), Milchwert (MW), Fleischwert (FW) und Fitnesswert (FIT) bei Fleckvieh-Stieren

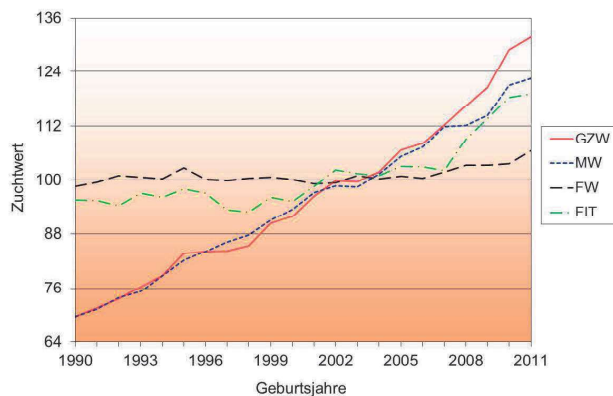


Abb. 3: Genetische Trends für Gesamtzuchtwert (GZW), Milchwert (MW), Fleischwert (FW) und Fitnesswert (FIT) bei Braunvieh-Stieren

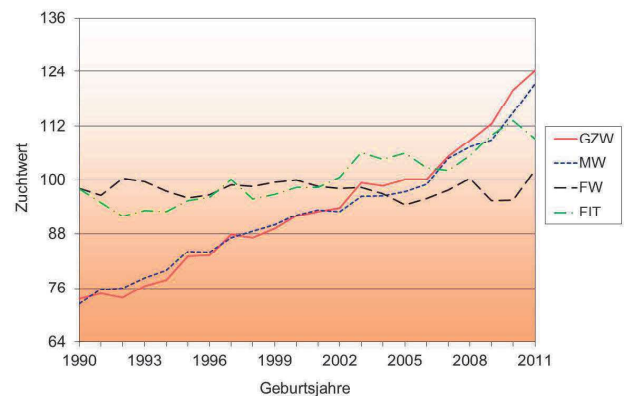


Abb. 4: Genetische Trends für Milchmenge und Inhaltsstoffe bei Fleckvieh-Stieren

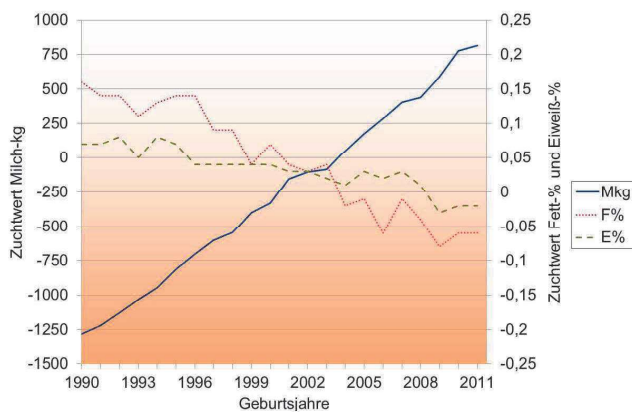


Abb. 5: Genetische Trends für Milchmenge und Inhaltsstoffe bei Braunvieh-Stieren

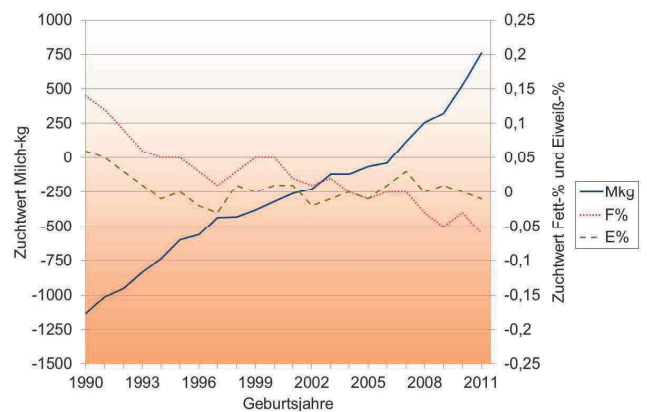


Abb. 6: Genetische Trends für Nutzungsdauer (ND), Persistenz (Pers), Fruchtbarkeit (FRUm) und Zellzahl (ZZ) bei Fleckvieh-Stieren

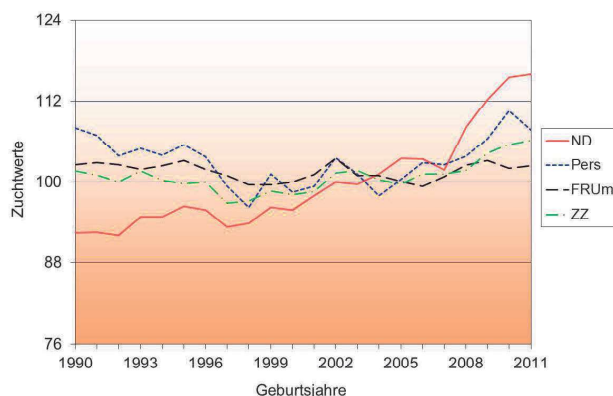
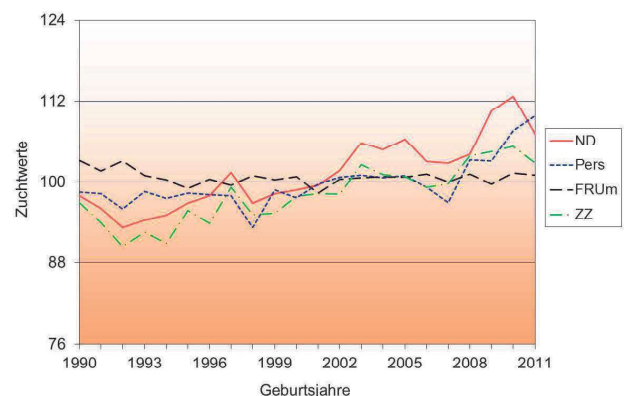


Abb. 7: Genetische Trends für Nutzungsdauer (ND), Persistenz (Pers), Fruchtbarkeit (FRUm) und Zellzahl (ZZ) bei Braunvieh-Stieren



Grundlagen und Definitionen

In der Tierzucht werden mit mittlerweile immer ausgefeilteren Methoden Zuchtwerte geschätzt, um durch gezielte Selektion Zuchtfortschritte erzielen zu können. Die Basis der

Zuchtwertschätzung ist die Kenntnis der genetischen Parameter in einer Population. Die beiden üblicherweise angegebenen genetischen Parameter dafür sind die Heritabilität oder Erbllichkeit für ein einzelnes Merkmal und die genetische Korrelation für zwei Merkmale.

Beide Maße errechnen sich aus den sogenannten Varianzkomponenten. Die grundsätzlichen Prinzipien der genetischen Parameterschätzung (und damit auch der Zuchtwertschätzung) beruhen auf zwei zentralen Annahmen:

- Die Leistung wird bei den meisten Merkmalen sowohl durch die genetische Veranlagung als auch durch die Umwelt geprägt. Als Grundgleichung der Tierzucht gilt deshalb:

$$\text{Leistung} = \text{Genetik} + \text{Umwelt}$$

Für die Zucht von größter Bedeutung ist folglich die Trennung der genetischen von den umweltbedingten Einflüssen. Einige wichtige systematische Umwelteinflussfaktoren, auf die in der Schätzung genetischer Parameter korrigiert werden muss, sind z.B. der Betrieb (Fütterung, Haltung, usw.), das Alter oder der Bewerber beim Exterieur. Darüber hinaus bestehen aber auch noch zufällige Umwelteinflüsse, auf die nicht korrigiert werden kann.

- 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.

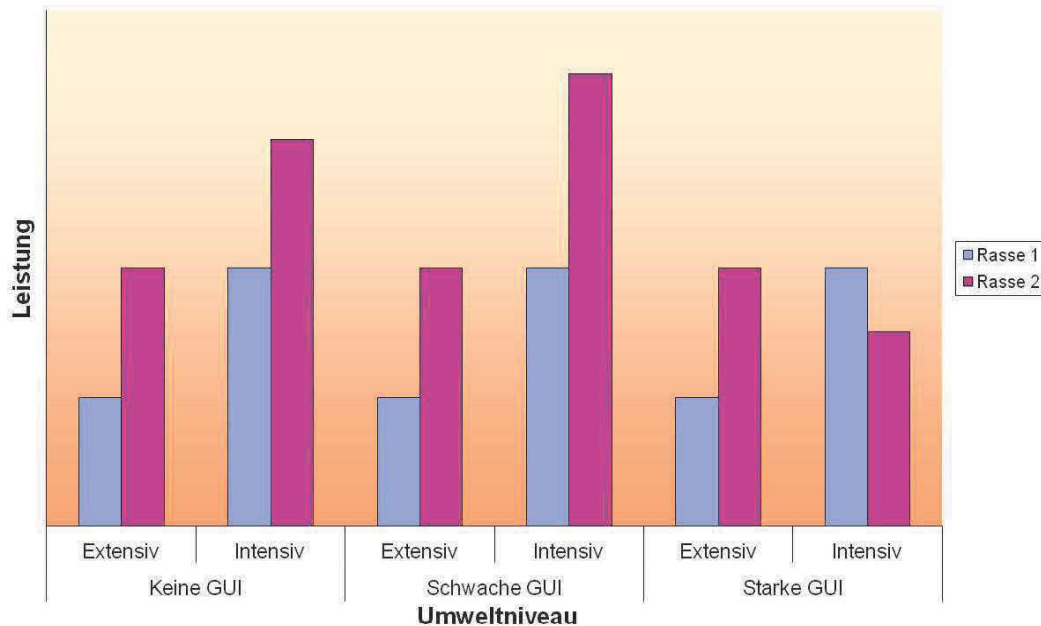
Ausgehend von den oben genannten Prinzipien können für Merkmale nun die phänotypischen und genetischen Varianzen geschätzt werden. Varianzen sind Streuungsmaße, d.h. Maße für die Variabilität eines Merkmals und sind als durchschnittliche quadrierte Abweichungen der Messwerte vom Mittelwert definiert. Als phänotypische Varianz bezeichnet man die Varianz der messbaren Merkmalsausprägung in einer Population. Sie setzt sich zusammen aus der umweltbedingten (nur bedingt durch zufällige und nicht durch systematische Umweltbedingungen) oder Restvarianz und der genetischen Varianz. Mit der Heritabilität oder Erbllichkeit wird ausgedrückt, welcher Anteil der gesamten Variabilität (bereits korrigiert auf systematische Umwelteinflüsse) genetisch bedingt ist. Bei der Heritabilität im engeren Sinn berücksichtigt man nur die additiv-genetische Varianz während man dominante und epistatische Varianz (verursacht durch Wechselwirkungen am selben bzw. an verschiedenen Loci) unberücksichtigt lässt (Willam und Simianer, 2011).

Eine Korrelation ist allgemein ein Maß, das die Enge und Richtung der Beziehung zwischen zwei Merkmalen beschreibt und Werte zwischen -1 und +1 annehmen kann. Werte nahe 0 deuten auf keinen bzw. sehr losen, positive Werte auf einen synergistischen (zusammenwirkenden, sich gegenseitig verstärkenden) und negative Werte auf einen antagonistischen (entgegengesetzten) Zusammenhang zwischen zwei Merkmalen hin. Eine Korrelation errechnet sich aus Variabilitätsmaßen: dem Verhältnis der Kovarianz (Streuung bzw. Variabilität, die zwei Merkmale teilen) zum Produkt der beiden Standardabweichungen (die Wurzel aus den Varianzen) der beiden Merkmale (Eßl, 1987). Die direkt messbare Korrelation zwischen Merkmalen ist die phänotypische Korrelation, die sich aus genetischer und umweltbedingter Korrelation zusammensetzt (Willam und Simianer, 2011). Die genetische Korrelation drückt dabei die erblich bedingte Beziehung zwischen zwei Merkmalen aus. Genetische Korrelationen können sich durchaus beträchtlich von phänotypischen unterscheiden und haben einen Einfluss auf den Zuchtfortschritt, wenn nach mehreren Merkmalen selektiert wird.

Genotyp-Umwelt-Interaktion

Der Begriff der Genotyp-Umwelt-Interaktion bedeutet, dass zwischen dem Genotyp eines Tieres und seiner Umwelt eine Wechselwirkung besteht (Willam und Simianer, 2011). Für die Praxis bedeutet dies, dass Unterschiede von Tieren (oder ganzen Populationen, z.B. Rassen) in verschiedenen Umwelten nicht gleich groß sind oder sich im Extremfall die Rangierung von Tieren nach Zuchtwert sogar ändert. Mögliche Genotyp-Umwelt-Interaktionen spielen in der Tierzucht z.B. bei Selektion von Tieren auf Grund von Stationsprüfungen eine Rolle. Sie können aber auch eine Rolle spielen, wenn Zuchttiere zwar auf Basis einer Feldprüfung für ein gemeinsames Zuchtprogramm selektiert werden, aber in stark divergierenden Umwelten eingesetzt werden.

Abbildung 8: Beispiele für Genotyp-Umwelt-Interaktion (GUI)



In Abb. 8 werden schematisch unterschiedliche Situationen hinsichtlich der Genotyp-Umwelt-Interaktion für zwei Rassen unter extensiven und intensiven Bedingungen dargestellt. Stellvertretend für verschiedene Rassen könnten auch zwei unterschiedliche Genotypen oder Einzeltiere abgebildet werden. Liegt keine Genotyp-Umwelt-Interaktion vor, ist die Leistungsdifferenz zwischen den Rassen (oder Einzeltieren) in beiden Umwelten dieselbe. Im Fall einer schwachen Genotyp-Umwelt-Interaktion bleibt zwar Rasse 1 unter beiden Umwelten leistungsmäßig hinter Rasse 2 zurück, Rasse 2 kann aber ihr Potenzial unter extensiven Bedingungen nicht so gut ausschöpfen wie unter intensiven Bedingungen. Auf das Einzeltier bezogen entscheidet man züchterisch gesehen aber richtig, egal unter welchen der beiden Umweltbedingungen selektiert wird. Bei starker Genotyp-Umwelt-Interaktion ändert sich hingegen die Rangierung: im abgebildeten Beispiel ist Rasse 1 unter extensiven Bedingungen unterlegen, unter intensiven Bedingungen hingegen überlegen. Betrachtet man wieder Einzeltiere, so bedeutet dies, dass die besten Tiere selektiert in einer Umwelt nicht mehr die besten Tiere in einer anderen Umwelt sind. Falls solche starken Wechselwirkungen bestehen, sollten diese in der Zuchtwertschätzung bzw. bei der Zuchtplanung berücksichtigt werden. Im Extremfall

müssten eigene Zuchtprogramme entwickelt und umgesetzt werden.

Als mögliche Erklärungsansätze für Genotyp-Umwelt-Interaktionen geben Falconer und Mackay (1996) die folgenden beiden Erklärungsansätze:

- dieselben Gene reagieren unter verschiedenen Umweltbedingungen unterschiedlich
- unter verschiedenen Umweltbedingungen wirken (zumindest teilweise) unterschiedliche Gene

Wie kann festgestellt werden, ob eine Genotyp-Umwelt-Interaktion vorliegt? Die Schätzung von genetischen Korrelationen ist eine sehr häufig angewandte Methode und basiert auf der Theorie, dass unterschiedliche Gene unter verschiedenen Umweltbedingungen wirken. Dazu wird das in verschiedenen Umwelten gemessene Merkmal nicht als dasselbe, sondern als zwei unterschiedliche Merkmale betrachtet (Falconer und Mackay, 1996) und für diese genetische Korrelationen geschätzt. Sind die Korrelationen sehr hoch (häufig wird eine Grenze von 0,8 angesetzt, Robertson, 1959), kann man davon ausgehen, dass es sich in beiden Umwelten mehr oder weniger um das gleiche Merkmal handelt und auch dieselben Gene für seine Ausprägung verantwortlich sind. Je niedriger die Korrelationen hingegen werden, umso größer ist der unterschiedliche

Anteil an Genen, der an der Ausprägung eines Merkmals verantwortlich ist. Dies lässt sich auch gut am folgenden Beispiel für ein Leistungsmerkmal demonstrieren (Falconer und Mackay, 1996): Unter stark extensiven Bedingungen ist Leistung stark von Effizienz geprägt, während sie unter sehr intensiven Bedingungen stärker von der Futteraufnahmefähigkeit abhängen. Niedrige genetische Korrelationen könnten allerdings auch durch Dominanz und Epistasieeffekte (nicht additive Effekte) und damit verbundene unterschiedliche genetische Varianzen verursacht sein.

Auf die Frage „Züchten wir die richtigen Kühe für extensive Betriebe“ wird von Schwarzenbacher und Fürst (2013) auf die Situation in Österreich detailliert eingegangen. Aus der Interbull-Zuchtwertschätzung (Dezember 2012) lassen sich anhand der Korrelationen zwischen den einzelnen Ländern jedenfalls gewisse Hinweise auf Genotyp-Umwelt-Interaktionen betreffend Weidehaltung finden: für die Milchleistung liegen die Korrelationen zwischen Deutschland/Österreich und den meisten Ländern für die Rassen Brown Swiss und Holstein beispielsweise rund um 0,90. Zu Neuseeland, das mit der extensiveren Haltung und dem verbreiteten Weidesystem deutlich andere Umweltbedingungen aufweist, liegt die Korrelation aber nur bei etwa 0,75 (www.interbull.org). Nicht ganz so stark ausgeprägt, aber in eine ähnliche Richtung gehend ist die Situation bei Irland. Das heißt, es kommt zu nennenswerten Umrangierungen der Stiere nach Zuchtwerten. Bei diesen Interbull-Korrelationen muss man allerdings beachten, dass niedrigere Korrelationen nicht nur auf Genotyp-Umwelt-Interaktionen zurückzuführen sind, sondern auch auf Unterschiede in der Merkmalsdefinition und in der Zuchtwertschätzmethodik.

Merkmalsantagonismen – woher kommen sie?

In der Tierzucht spricht man von Merkmalsantagonismus, wenn zwei Merkmale züchterisch unerwünscht korreliert sind. Für die praktische Tierzucht bedeutet dies, dass, wenn nur auf eines der beiden Merkmale selektiert wird, sich für das jeweils andere Merkmal ein züchterisch unerwünschter genetischer Trend ergeben wird. Mögliche Ursachen von Merkmalsantagonismen sind Kopplung oder Pleiotropie (Falconer und Mackay, 1996).

Unter **Kopplung** versteht man, dass Allele, die am selben Chromosom liegen, nicht unabhängig voneinander vererbt werden können. Je näher sie am selben Chromosom liegen, umso wahrscheinlicher ist es, dass sie gemeinsam vererbt werden und nicht durch Crossing-Over während der Meiose getrennt werden. Ein Allel kann also ein Merkmal in die erwünschte, ein nahe liegendes zweites Allel aber ein anderes Merkmal in eine unerwünschte Richtung beeinflussen. Der Kopplung wird allerdings nur vorübergehende Bedeutung hinsichtlich Merkmalsantagonismen beigemessen (Falconer und Mackay, 1996).

Pleiotropie bedeutet, dass sich ein gewisser Anteil der Gene nicht nur auf ein, sondern zwei oder mehrere Merkmale auswirken. Generell arbeitet man in der Tierzucht überwiegend auf Basis des infinitesimalen Modells, wobei davon ausgegangen wird, dass sich eine Vielzahl von Genen mit jeweils sehr kleinen Effekten auf ein Merkmal auswirkt. Dabei gibt es Gene, die sich auf beide Merkmale positiv auswirken, andere, die sich auf ein Merkmal positiv, aber auf das andere negativ auswirken und solche, die auf beide Merkmale einen negativen Einfluss haben (Fürst und Sölkner, 2002; Abb. 9).

Abbildung 9: Schematische Darstellung von Pleiotropie nach Fürst und Sölkner (2002)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Merkmal 1	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Merkmal 2	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-

Wie sich die Beziehung zwischen zwei Merkmalen gestaltet, hängt davon ab, wie viele Ge-

ne synergistisch (+/+ bzw. -/-; im Beispiel Gene 1-3 und 10-12) und wie viele antagonis-

tisch (+/- bzw. -/+; im Beispiel Gene 4-9) wirken und wie häufig diese Gene jeweils in der Population vorkommen. Überwiegen die synergistischen Gene, dann ist die genetische Korrelation positiv, überwiegen die antagonistischen, dann ist sie negativ (Fürst und Sölkner, 2002).

Die sogenannte „**Resource Allocation Theory**“ (Mittelzuteilungstheorie) kann ebenfalls einen Erklärungsansatz für Merkmalsantagonismen bieten (Beilharz et al., 1993). Sind Ressourcen begrenzt (z.B. die Energie, die für Erhaltung, Bewegung, Laktation oder Fortpflanzung zur Verfügung steht), so muss ein Weg gefunden werden, wie diese verteilt werden. Bei hohem Leistungsniveau kann es zur Situation kommen, dass alle Ressourcen verbraucht sind, und das Tier somit nicht mehr auf zusätzliche Belastungen reagieren kann (Rauw et al., 1998). Wade und Jones (2004) nennen dazu die Hierarchie des Energiestoffwechsels. Demnach werden Energien ihrer Wichtigkeit nach zuerst für essentielle (z.B. Zellerhaltung aber auch Milchproduktion), dann reduzierbare (z.B. Wachstum) und zum Schluss für entbehrliche Vorgänge (z.B. Fortpflanzung) zur Verfügung gestellt. Dies ist also ein möglicher Erklärungsansatz für die antagonistische Beziehung zwischen Milchleistung und Fruchtbarkeit, von der in zahlreichen Studien berichtet wurde.

Sind genetische Korrelationen fixe Maßzahlen?

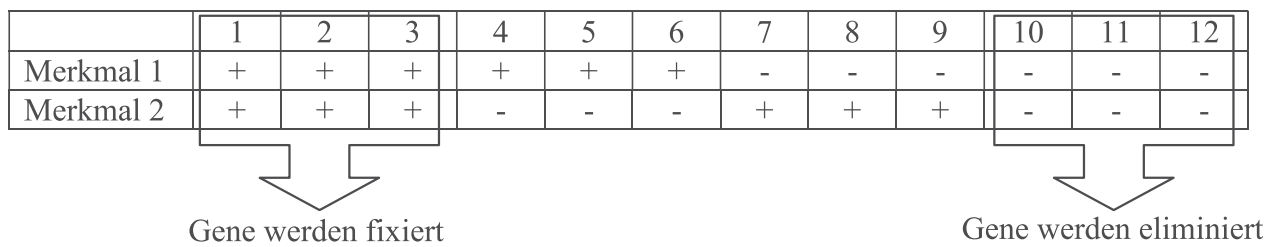
Grundsätzlich sind genetische Parameter keine fixen Maßzahlen, sondern hängen davon ab, für welche Population und mit welchen Methoden bzw. Modellen sie geschätzt wurden. Auch Änderungen in der Erfassung von Merkmalen (z.B. eine genauere Erfassung der Umwelteinflüsse die in einer Verkleinerung der zufallsbedingten Umwelt- oder Restvari-

anz resultiert, s.o.) können zu Änderungen in Populationsparametern führen.

Abgesehen davon trägt auch die Selektion in der Zucht auf sich ändernde genetische Parameter bei. Selektiert man auf ein bestimmtes Merkmal, so werden langfristig Gene, die sich wünschenswert auf ein Merkmal auswirken, angereichert bzw. fixiert. Gleichzeitig werden aber unerwünscht wirkende Gene langfristig eliminiert. Dadurch verringert sich die genetische Varianz, also die genetisch bedingte Verschiedenheit der Tiere. Da wir im infinitesimalen Modell allerdings davon ausgehen, dass sehr viele Gene einen jeweils nur sehr kleinen Anteil an der Ausprägung eines Merkmals haben, ist diese Änderung selten stark ausgeprägt (Willam und Simianer, 2011).

Betrachtet man nun zwei Merkmale, so bietet das oben angeführte Beispiel nach Fürst und Sölkner (2002) einen Erklärungsansatz für sich ändernde genetische Merkmalsbeziehungen unter Selektion (Abb. 10). Auch zur genetischen Korrelation tragen Gene nur dann bei, wenn sie nicht bei allen Individuen einer Population gleich vorhanden sind (d.h. solange sie nicht „fixiert“ sind) bzw. wenn sie nicht gänzlich aus der Population eliminiert sind. Wenn man lange auf zwei Merkmale selektiert, dann tritt aber genau der Fall ein, dass +/+ Kombinationen fixiert und -/- Kombinationen ausgeschieden werden. Übrig bleiben immer mehr Gene mit antagonistischer Wirkung und die Korrelation der Merkmale wird immer stärker negativ, je länger man selektiert. Dies kann sich in Folge auf den Zuchtfortschritt bei Selektion nach Gesamtzuchtwert auswirken. Dieser wird durch die Gewichte für die Einzelmerkmale im Gesamtzuchtwert bedingt, aber auch von den Sicherheiten für Einzelmerkmale, die wiederum von der Heritabilität abhängen. Je stärker negativ die Korrelation, umso schwieriger ist es, für nieder heritable Merkmale Zuchtfortschritt zu erzielen.

Abbildung 10: Schematische Darstellung der Auswirkung von Pleiotropie und Selektion auf genetische Merkmalsbeziehungen (Fürst und Sölkner, 2002)



Die oben angeführte Resource Allocation Theory (Beilharz et al., 1993) und die Hierarchie des Energiestoffwechsels (Wade und Jones, 2004) liefern einen Erklärungsansatz für unterschiedlich starke Merkmalsantagonismen unter verschiedenen Umweltbedingungen. Sölkner und James (1994) stellten ein genetisches Modell vor, in dem gezeigt wird, dass bei knapper werdenden Ressourcen ein „Verteilungskampf“ um die vorhandene Energie immer stärker und folglich der Antagonismus zwischen den Merkmalen größer wird. Ausgehend von dieser Annahme könnten daher unterschiedlich hohe genetische Korrelationen zwischen Merkmalen, die um Ressourcen konkurrieren, unter verschiedenen Umweltbedingungen gefunden werden. Im Fall von höheren genetisch unerwünschten Korrelationen unter intensiven Bedingungen kann aber auch argumentiert werden, dass diese teilweise nur scheinbar direkte genetische Merkmalsbeziehungen darstellen (Schwerin, 2009). Nach der Theorie von Wade und Jones (2004) gehören Fortpflanzung und Fetteinlagerung zu den entbehrlichen Prozessen. Am Beginn der Laktation einer sehr hochleistenden Kuh kann während der Phase einer stark negativen Energiebilanz keine Energie für Fortpflanzungsaktivitäten bereitgestellt werden. Das heißt, in diesem Zeitraum handelt es sich um eine ernährungsbedingte Unfruchtbarkeit, die reversibel ist,

sobald die Energiebilanz wieder positiv ist (Wade und Jones, 2004).

Unter österreichischen Bedingungen wurden genetische Korrelationen getrennt für Tiere in intensiven und extensiven Betrieben geschätzt. Die untersuchten Daten bestanden je nach Merkmal zwischen 5.400 und 24.376 Fleckvieh-Datensätzen, wobei im Modell die in der Zuchtwertschätzung üblichen Einflussfaktoren (Betrieb, Kalbealter, Laktation, usw.) berücksichtigt wurden. Die Daten wurden auf einfache Weise nach Stalldurchschnitt für Milchmenge auf zwei Betriebsintensitäten aufgeteilt (niedrig = Stalldurchschnitt ≤ 6000 kg, hoch = Stalldurchschnitt ≥ 9000 kg Milch). Tatsächlich ergaben sich Unterschiede in den genetischen Korrelationen zwischen Milch- und Fitnessmerkmalen (Tab. 1). Der negative genetische Zusammenhang der Milch zur Nutzungsdauer wurde im hohen Niveau nur geringfügig stärker ausgeprägt. Bei den Fruchtbarkeitsmerkmalen Rastzeit (Zeit von Abkalbung bis 1. Belegung) und Verzögerungszeit (Zeit von 1. bis erfolgreicher Belegung) und auch bei der Zellzahl sind die Unterschiede jedoch sehr deutlich. Das bedeutet, dass bei höherer Intensität eine hohe Milchleistung zu einer stärkeren Verschlechterung der Fruchtbarkeit und der Zellzahl führt als im niedrigen Bereich.

Tabelle 1: Genetische Korrelationen zwischen Milchmenge und einigen Fitnessmerkmalen in unterschiedlichen Betriebsniveaus beim Fleckvieh (niedrig = Stalldurchschnitt ≤ 6000 kg, hoch = ≥ 9000 kg Milch).

	niedrig	hoch
Milch - Nutzungsdauer	-0,16	-0,19
Milch - Rastzeit	0,12	0,31
Milch - Verzögerungszeit	0,21	0,44
Milch - Zellzahl	0,11	0,56

Fazit

Immer wieder wird argumentiert, dass unterschiedliche Zuchtziele für die Haltung von Milchkühen unter stark verschiedenen Umweltbedingungen notwendig sein könnten. Gründe dafür liegen zum Teil in einer vermuteten Genotyp-Umwelt-Interaktion, da angenommen wird, dass die aus der gemeinsamen Feldprüfung selektierten Tiere möglicherweise nicht die besten Tiere für die Haltung unter extensiven Bedingungen sind. Darüber hinaus können sich auch genetische Merkmalsbeziehungen nicht nur durch Selektion sondern auch in Abhängigkeit der Umwelt ändern. Züchten wir nun die richtigen Milchkühe für alle Haltungsbedingungen oder brauchen wir unterschiedliche Zuchtziele bzw. Zuchtprogramme? Diesen Fragen wird von Schwarzenbacher und Fürst (2013) und Fürst (2013) nachgegangen.

Danksagung

Die Yield Deviations für die Milch wurden dankenswerterweise von der LfL Grub (Dr. Reiner Emmerling) zur Verfügung gestellt.

Literatur

- Beilharz, R.G., Luxford, B.G., Wilkinson, J.L., 1993. Quantitative genetics and evolution: Is our understanding of genetics sufficient to explain evolution? *J. Anim. Breed. Gen.* 110, 161–170.
- Eßl, A. (1987): Statistische Methoden in der Tierproduktion. Österreichischer Agrarverlag Wien.
- Falconer, D. S. Mackay, T. F. (1996): Introduction to quantitative genetics. 4th Ed., Longman Group, Harlow, England.
- Fürst, C. (2013): Brauchen wir unterschiedliche Zuchtziele und Zuchtprogramme? In: Die beste Kuh für's Gras. Seminar des Ausschusses für Genetik der ZAR, Salzburg.
- Fürst, C., Sölkner, J. (2002): Merkmalsantagonismen in der Rinderzucht. In: Leistungszucht und Leistungsgrenzen beim Rind. Seminar des genetischen Ausschusses der ZAR, Salzburg, 47-52.
- BMLFUW (2012): Grüner Bericht 2012. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, www.gruenerbericht.at.
- Rauw, W.M., Kanis, E., Noordhuizen-Stassen, E.N., Grommers, F.J. (1998): Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.* 56, 15-33.
- Robertson A. (1959): The sampling variance of genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15, 469-485.
- Schwarzenbacher, H., Fürst, C. (2013): Züchten wir die richtigen Kühe für extensive Betriebe? In: Die beste Kuh für's Gras. Seminar des Ausschusses für Genetik der ZAR, Salzburg.
- Schwerin, M. (2009): Die Zucht hochleistender und gesunder Milchkühe – nur ein Traum? *Züchtungskunde* 81, 389-396.
- Sölkner, J. und James, J.W. (1994): Curvilinearity in the relationship of traits competing for resources: a genetic model. *Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* 151-154.
- Wade, G.N., Jones, J.E. (2004): Neuroendocrinology of nutritional infertility. *Am. J. Physiol.* 287, R1277-R1296.
- Willam, A., Simianer, H. (2011): Tierzucht. Grundwissen Bachelor. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- ZAR (2012): Die österreichische Rinderzucht 2011. <http://www.zar.at/filemanager/download/23387/>