

Beziehungen zwischen dem Heterozygotiegrad, geschätzt aus Markergenen, und der Fruchtbarkeit beim Rind *

I. Schätzung und Ausmaß der Heterozygotie in deutschen Rinderrassen

H.F. Hierl

Institut für Tierwissenschaften der Technischen Universität München - Weihenstephan (BRD), Lehrstuhl für Tierzucht, und Tierzuchtforschung e.V. - Institut für Blutgruppen- und Resistenzforschung, München (BRD)

Relationship between Heterozygosity as Estimated from Genetic Markers and Fertility in Cattle.
I. Estimation and Dimension of Heterozygosity in German Cattle Breeds

Summary. Blood groups and biochemical markers were used to estimate heterozygosity in cows of Bavarian Fleckvieh (spotted upland), Braunvieh (brown), Hinterwälder and a Holstein-Friesian herd. These groups showed little difference in the estimated degree of heterozygosity which averaged around 35-40%. Within groups considerable variability of the estimated percentage heterozygosity existed. The range of estimated values extended from less than 10% to more than 70%. The group average of heterozygosity as estimated from the individual bloodgroups and biochemical markers exceeded the value estimated from population gene frequencies of the various loci. It is concluded that adult animals are more heterozygous than the average of the original calf (or embryo) population.

Zusammenfassung. Mittels leicht erfaßbarer Markergene von Blutgruppen- und biochemischen Loci wird die Heterozygotie des Bayerischen Fleck- und Braunviehs, der Hinterwälder und einer Schwarzbunt-Holstein-Friesian Herde geschätzt. Die Unterschiede zwischen den Gruppen sind nur gering, der durchschnittliche HZG beträgt 35-40%. Reinzuchttiere unterscheiden sich nicht unerheblich in ihrem Heterozygotiestatus, der Schwankungsbereich des HZG liegt zwischen weniger als 10% und mehr als 70%. Die tatsächliche Heterozygotie liegt bei allen Gruppen über der erwarteten. Dies deutet darauf hin, daß heterozygote Tiere in adultem Stadium zahlreicher vorhanden sind.

I. Einleitung

Verminderte Fruchtbarkeit spielt bei Rindern eine große Rolle. Obwohl den genetischen Ursachen der Fruchtbarkeit eine nicht sehr bedeutende Rolle zugeschrieben wird, wie Heritabilitätswerte um und unter 5% zeigen, haben Untersuchungen an verschiedenen Tierarten ergeben, daß der Heterozygotiestatus eines Tieres eine nicht unerhebliche Bedeutung hat. Weniger ingezüchtete Tiere sind im allgemeinen fruchtbarer als ihre mehr homozygoten Artgenossen. Dieser Zusammenhang ließ sich sehr deutlich in verschiedenen Kreuzungsexperimenten nachweisen.

Plowman (1956) verglich die Zahl der notwendigen Besamungen pro Konzeption und die Tage von der ersten Besamung bis zur Konzeption zwischen ingezüchteten Tieren ($F = 0,13$) und nicht ingezüchteten Tieren. Die Zahl notwendiger Besamungen war 2,51 resp. 1,93 und die Tage von der 1. Besamung zur Konzeption betragen 64 resp. 35. Die Differenz von

0,58 Besamungen und 29 Tagen war hochsignifikant. Die Abgangsquote nicht ingezüchteter Tiere lag nach Were (1965) mit 18%, gegenüber 28% bei ingezüchteten, signifikant niedriger. Zwischen Inzuchtkoeffizient und Abgangsquote ließ sich eine nahezu lineare Beziehung herstellen. Gaines et al. (1966) berichten von Abkalbeziffern je eingestellte Kuh von 76, 89, 84 und 87% bei Reinzucht, Zweirassen-, Dreirassen- und Rückkreuzung und einer generellen Überlegenheit der Kreuzungstiere von 10%. Die Fruchtbarkeit, gemessen als Prozentsatz abgesetzter Kälber pro Untersuchungsgruppe, war nach Cundiff et al. (1974) bei Kreuzungstieren um 6,4% besser als bei Reinzuchtieren. Die Überlegenheit resultiert aus einem höheren Prozentsatz erstkonzipierender und trächtiggebliebener Tiere.

Fruchtbarkeit ist eine Eigenschaft mit sehr hoher Variabilität. Die wenigen Tiere vieler Kreuzungsexperimente lassen somit häufig kaum aussagefähige Ergebnisse bzw. signifikante Unterschiede erwarten. Auch bei Reinzuchtieren ist anzunehmen, daß sie sich in ihrem HZG-Status unterscheiden. Mittels leicht erfaßbarer Markergene, wie die der hier in die Untersu-

* Auszug aus der von der Fakultät für Landwirtschaft und Gartenbau genehmigten Dissertation gleich lautenden Titels.

Tabelle 1. Rasse, Zahl der untersuchten Tiere und einbezogene Loci

Rasse	Identifizierung	Erläuterungen	Anzahl Tiere	untersuchte Blutgruppe	biochemische Loci
Bayerisches Fleckvieh (FV)	Ia	Blutgruppenuntersuchte weibliche Tiere des Blutgruppenlabors München im Zeitraum von 1966 bis 1971	1177	AH FV	-
Bayerisches Braunvieh (BV)	Ib		422	J L M	-
Hinterwälder	II	Herdbuchbestand	265	SU Z	-
Dtsch. Schw. × Holstein-Friesian	III	Herde des Versuchsgutes Oberschleißheim	111	R'S'	-
Bayerisches Fleckvieh	IV	Nachkommenprüfgruppen	220	AH FV J L M SU Z R'S' T'	Hb* Tf Am Cp

* Hb = Hämoglobin
Tf = Transferrin
Am = Amylase
Cp = Ceruloplasmin

chung einbezogenen Blutgruppen- und biochemischen Loci, läßt sich stichprobenartig die Heterozygotie einzelner Individuen und damit der Gesamtpopulation schätzen. Dabei wird angenommen, daß die betreffenden Gene bzw. Genotypen eine Stichprobe des Gesamtgenotyps darstellen und es wird ihnen keineswegs eine besondere Wirkung auf Fruchtbarkeit zugeschrieben.

Je größer natürlich die Anzahl untersuchter und identifizierbarer Genorte ist, desto zutreffender lassen sich Schlüsse auf das Gesamtgenom ziehen und um so weniger werden Teilergebnisse, resultierend letztthin aus dem komplexen Koadaptionsverhalten des Gesamtgenpools und seiner multiplen Wechselwirkungen, isoliert betrachtet. Briles und Mitarbeiter (1954, 1955, 1956, 1957) lieferten in den fünfziger Jahren beim Geflügel überzeugende Arbeiten bezüglich des Vorteils der Heterozygotie an einem Blutgruppenlocus. Heterozygotie an zwei oder mehr Loci ist beim Huhn mit einem Selektionsvorteil hinsichtlich Zahl der Nachkommen und Überlebenschance verbunden (Gilmour 1954).

Plum (1959) versuchte als einer der ersten, den Heterozygotiestatus von Rindern aus dem Bluttyp abzuleiten. Auch Conneally et al. (1963) berechneten mittels 35 Blutgruppenfaktoren, wobei sie Unabhän-

gigkeit, Dominanz und gleich Frequenzen annahmen, einen, allerdings noch recht ungenauen Heterozygotie-Index. Chakrabarti (1970) verwendete schließlich zur Schätzung die Heterozygotie der Blutgruppenloci. Diese Methode wird auch hier angewendet. Sie ist relativ einfach und liefert unverzerrte Schätzwerte.

Ziel dieser Arbeit war es, die Heterozygotie mehrerer deutscher Rinderrassen zu schätzen und einen Beitrag zur Frage möglicher Beziehungen zwischen dem Heterozygotiegrad (HZG) und den Reproduktionsleistungen beim Rind zu liefern. In einer ersten Veröffentlichung soll die Problematik der HZG-Schätzung dargestellt und die Ergebnisse dieser Schätzung diskutiert werden.

Material und Methode

Tabelle 1 gibt Aufschluß über Rasse, Zahl der untersuchten Tiere und einbezogene Loci.

Der Heterozygotiegrad (HZG) wird definiert als der Anteil der untersuchten Loci, die heterozygot sind.

Der genotypische Status (hetero- bzw. homozygot) kann bei Loci mit intermediärer bzw. codominanter Vererbung direkt festgestellt werden. Bei dominanten Loci aber muß dieser Status mit Hilfe der Genfrequenzen geschätzt werden (hierbei wird angenommen, daß an diesen Loci ein genetisches Gleichgewicht vorhanden ist), es sei denn, daß er aus den Genotypen der Eltern abgeleitet werden kann. Die Berechnung des HZG_m bei einem dominanten System ist an folgenden Beispielen dargestellt:

Tabelle 2. Schätzung des foetalen Heterozygotiegrades (HZG_F) beim AH-System

Mögliche Paarungen	Frequenz	wahrscheinliche Homozygotie	Heterozygotie
H/H × AH/AH	2s ² l ²	-	2s ² l ²
H/H × AH/A	4s ² lp	-	4s ² lp
H/H × AH/H	4s ³ l	2s ³ l	2s ³ l
H/H × AH/-	4s ² lr	-	4s ² lr
H/H × A/H	4s ³ p	2s ³ p	2s ³ p
H/- × AH/AH	4srl ²		4srl ²
H/- × AH/A	4srlp		4srlp
H/- × AH/H	4s ² rl	s ² rl	3s ² rl
H/- × AH/-	4sr ² l	sr ² l	3sr ² l
H/- × A/H	4s ² rp	s ² rp	3s ² rp
wahrscheinlich	Z: $\frac{2s^3(1+p) + sr(sl + rl + sp)}{4sl(sp + s^2 + sr + rl + rp + sr + r^2) + 4s^2p(s+r) + 2s^2l^2}$		
Homozygotie			
wahrscheinliche Heterozygotie	= 1 - Z.		

Tabelle 3. Ausmaß der Heterozygotie in den untersuchten Populationen

Material	Loci	HZG _M (%)	HZG _F (%)	aufgrund der Populationsgenfrequenzen erwarteter HZG (%)
I a	8	35,8 ± 13,5	35,2 ± 7,4	35,6 ± 18,0
I b	8	36,0 ± 14,7	34,3 ± 7,7	34,0 ± 17,6
II	8	40,7 ± 14,6	36,4 ± 7,8	35,0 ± 17,9
III	8	37,9 ± 14,8	41,2 ± 8,2	36,2 ± 18,4
IV	8	35,3 ± 13,0	31,6 ± 8,1	35,6 ± 18,1
	13	38,2 ± 12,2	----	40,2 ± 19,6

Die Genhäufigkeiten des Blutgruppenlocus M sind: pM + qm = 1. Hat ein Tier den Phänotyp M, kann es sich um M/M oder M/- handeln. Die zu erwartende Heterozygotie des Phänotyps M entspricht demnach dem Verhältnis $\frac{2pq}{p^2 + 2pq} = \frac{2q}{1+q}$.

Die Hetero- bzw. Homozygotie des prospektiven Foetus (HZG_F) muß aus den Genotypen der Eltern unter Zuhilfenahme der Mendelschen Wahrscheinlichkeitswerte geschätzt werden. Insofern als die Elterngenotypen selbst nur mit Hilfe der Genfrequenzen abgeleitet worden sind, kann die Genauigkeit der Schätzung sehr beschränkt sein.

Nachfolgend wird die Schätzung des HZG_F bei einem komplexen System dargestellt. Am AH-Locus existieren folgende Genhäufigkeiten:

$$pA + sH + ra + 1AH + mAZ' + qAHZ' = 1$$

Der Phänotyp z.B. des Vaters AH kann durch die Genotypen AH/AH, AH/A, AH/H, AH/-, A/H, der Phänotyp z.B. der Mutter H durch die Genotypen H/H und H/- determiniert sein. Aus der Paarung AH × H ergeben sich somit die von Tabelle 2 aufgezeigten Paarungsmöglichkeiten.

Ergebnisse

Tabelle 3 zeigt die durchschnittlichen maternalen und foetalen Heterozygotiegrade der untersuchten Populationen sowie die aufgrund der Populationsfrequenzen erwartete Heterozygotie.

Abbildung 1 zeigt stellvertretend für alle Gruppen die Verteilung der HZG von Material I a. Wie daraus und aus Tab. 3 ersichtlich ist, unterscheiden sich auch Reinzuchttiere hinsichtlich ihrer HZ ganz beträchtlich.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen sind nur klein, der durchschnittliche HZG beträgt 35 bis 40%. Die gefundenen maternalen HZG-Werte sind fast durchwegs höher als die erwarteten, jedoch ist die Differenz nur in Material II hochsignifikant (p ≤ 0,01). Gerade bei dieser, numerisch kleinen Rasse wäre jedoch ein niedrigerer HZG zu erwarten gewesen. Die tatsächlich gefundenen Werte deuten

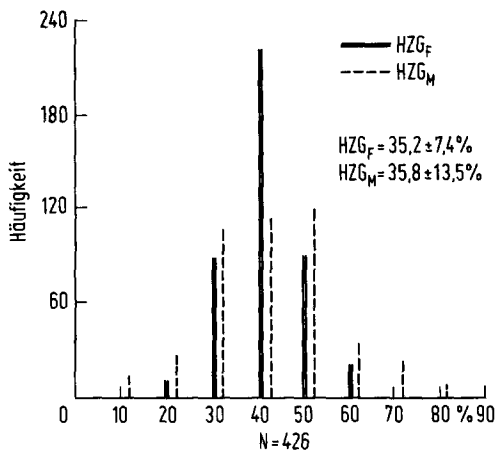


Abb. 1. Verteilung der maternalen und foetalen Heterozygotiegrade (Material Ia)

daraufhin, daß heterozygote Tiere in adultem Stadium zahlreicher vorhanden sind. Selektion hinsichtlich Fruchtbarkeit, Vitalität und Leistung könnte als mögliche Ursache infrage kommen.

Bei den Hinterwäldern wurde jedoch ein ganzer Rassenbestand untersucht und der Genotyp zahlreicher Tiere ließ sich durch Abstammung und Nachkommen klären. Die damit mögliche, exaktere Schätzung resultiert in einem, im Vergleich zu Fleckvieh und Braunvieh, höheren HZG der Hinterwälder. Die mehr indirekte Schätzung bei den anderen Populationen, wo bei dominanten Loci genetisches Gleichgewicht unterstellt werden mußte, führte zu einer Verzerrung in Richtung auf Hardy-Weinberg-Gleichgewichtsfrequenzen. Eine andere Ursache für den höheren HZG der Hinterwälder könnte das Fehlen eines zentralen Zuchtprogrammes sein. Der HZG_M der Schwb-HF-Herde ist höher als der von FV und BV. Das überrascht nicht, da es sich bei dieser Herde um Kreuzungstiere handelt. Bei Material IV wurde der HZG_M aufgrund von 8 bzw. 13 Loci geschätzt. Letzterer ist natürlich höher, da von den 5 zusätzlichen Systemen das Transferrin-, Amylase- und Ceruloplasmin-System polyallel sind. Ihr Beitrag zur durchschnittlichen HZ ist größer als der bialeler Blutgruppenloci, die mit Ausnahme des Z-Systems sehr ungleichmäßige Genfrequenzen aufweisen. Die Korrelation zwischen dem HZG_M (8 Loci) und dem HZG_M (13 Loci) ist erwartungsgemäß hoch und beträgt 0,77, jene zwischen HZG_M (9 Loci) aus Blutgruppen und HZG_M (4 Loci) aus den 4 biochemischen Loci aber nur 0,03, so daß durch Einbeziehung bio-

chemischer Loci ein beträchtlicher Informationsgewinn zu erzielen ist.

Der aufgrund der elterlichen Genotypen, Populationsgenfrequenzen und Mendelschen Erwartungswerten berechnete HZG_F vermag die tatsächliche Heterozygotie nur unzureichend zu erfassen, insbesondere dann, wenn, wie es die Regel ist, die Elterngenotypen selbst nur mit Hilfe der Genfrequenzen abgeleitet worden sind. Durch ein vollständiges Pedigree (Vater und Mutter) konnte bei 204 Hinterwälder-Tieren der aufgrund der Elternblutgruppen geschätzte HZG_F dem tatsächlichen HZG gegenübergestellt werden. Letzterer beträgt $40,7 \pm 14,6\%$, der geschätzte HZG $36,4 \pm 7,8\%$.

Die Korrelation zwischen dem geschätzten foetalen HZG und dem beim lebenden Tier ermittelten tatsächlichen HZG ist mit 0,29 relativ niedrig. Die Differenz ist ähnlich wie die bereits erwähnte zwischen dem tatsächlichen und dem aufgrund der Populationsgenfrequenzen errechneten maternalen HZG. Ebenso wie jene kann auch diese Differenz mit dem Überleben mehr heterozygoter Tiere bzw. Foeten erklärt werden. Möglicherweise gilt dieselbe Erklärung für die relativ niedrige Korrelation.

Bei Material III liegt die foetale HZG über der maternalen. Das könnte darauf zurückgeführt werden, daß nach Erzeugung der Stammgeneration mit nur 5 Holstein-Friesian-Stieren nun eine größere Anzahl Vatertiere Verwendung fand, welche zudem in ihren Genfrequenzen von denen der weiblichen Gruppe abweichen dürften. Solche Unterschiede führen nach Robertson (1965) zu einem Überschuss Heterozygoter im Verhältnis von $1/2 (q_1 - q_2)^2$, wobei q_1 die Frequenz des einen Gens an einem diallelen Locus in der Stier-, q_2 die in der Kuhpopulation ist.

Diskussion

Ausführlich diskutiert werden sollte Ausmaß und Plausibilität der geschätzten Heterozygotie. Nach Lewontin und Hubby (1966) sind bei *Drosophila* 12% aller Strukturloci eines Individuums im Durchschnitt heterozygot und rund ein Drittel aller Loci in einer Population polymorph. Daraus resultiert ein durchschnittlicher Populationsheterozygotiegrad von 12/33, also ungefähr 40%, ein Wert, der gut mit den hier festgestellten Ergebnissen übereinstimmt. Untersuchungen von Selander und Yang (1969) zeigen, daß sich die

Proportionen bei Mensch und Maus in ähnlichen Kategorien bewegen.

Wohl entscheidend ist die Frage, ob die hier einbezogenen Loci als repräsentativ gelten können. Gillespie und Kojima (1968) bei *Drosophila*, Kojima et al. (1970) bei *Drosophila* und Omenn et al. (1971) beim Menschen finden in ihren Untersuchungen des Enzym polymorphismus einen markanten Unterschied zwischen der Variation, welche Enzyme zeigen, die an wesentlichen Abbauvorgängen (glykolytischer Abbauweg bei Omenn und Mitarbeiter, energetischer Abbauweg bei Gillespie und Mitarbeiter) beteiligt sind, und der Gruppe der restlichen Enzyme. Bei den sogenannten kritischen Enzymen ist Polymorphismus weniger häufig anzutreffen bzw. fehlt ganz, bei der Gruppe der restlichen Enzyme dagegen ist dieses Phänomen weit verbreitet. Die Ergebnisse von Kojima et al. zeigen, daß die Gruppe der restlichen Enzyme sowohl einen höheren Anteil polymorpher Loci, eine größere Zahl Allele pro Locus als auch eine höhere durchschnittliche Heterozygotie hat. Harris und Hopkinson (1972), die bei ihrer Untersuchung von 71 Enzymen einen guten Querschnitt erfaßt zu haben glauben, sprechen sich dagegen aus, eine Klassifizierung aufgrund der Funktionen vorzunehmen, da nach ihrer Meinung für eine elektrophoretische Aufdeckung strukturelle Charakteristika von wesentlicher Bedeutung sind. In ihre Untersuchungen des Enzym polymorphismus beim Menschen sind alle Enzyme einbezogen, welche vorgenannte Autoren unter die Gruppe kritischer Enzyme zusammengefaßt haben. Rund ein Drittel von 71 untersuchten Enzym systemen sind polymorph. Selbst im Vergleich zu Serumproteinen zeigen sich bezüglich Anzahl polymorpher Loci, Allele pro Locus und durchschnittlicher Heterozygotie keine wesentlichen Unterschiede. Der Prozentsatz von einem Drittel ist möglicherweise sogar stark unterschätzt, da nach Harris und Hopkinson gerade bei einer Reihe dieser sogenannten Stoffwech selenzyme aufgrund kinetischer Studien und durch Inhibition eine deutliche quantitative Variation nachgewiesen werden konnte.

Die hier einbezogenen Blutgruppen- und biochemischen Loci zeigen bezüglich der Allele ähnliche Anzahl, Frequenz und mögliche Effekte, wie die Mehrheit aller Loci, die bei verschiedenen Arten zur Schätzung des Polymorphismusgrades herangezogen worden sind. So sind einbezogen stark polymorphe Loci wie

das AH- und SU-System mit 6 bzw. 8 Allelen einerseits, die codominanten Systeme FV und R'S' und die nur wenig Variation zeigenden biallelen, dominanten Loci J, L, M und T', von welchen M nahezu monomorph ist. Auch ist der B-Locus, an welchem wahrscheinlich Sonderverhältnisse herrschen dürften, nicht einbezogen. Allerdings ist die Zahl der Blutgruppenloci mit 8 bzw. 9 Systemen sehr klein. Darunter sind zudem nur 2 codominante Loci, so daß der HZG noch sehr indirekt geschätzt werden muß.

Die Korrelation zwischen dem aus 9 Blutgruppen- und dem aus 4 biochemischen Loci geschätzten HZG ist mit 0.03 sehr niedrig. Grundsätzlich ist durch Einbezug weiterer, insbesondere codominanter Systeme ein beträchtlicher Informationsgewinn zu erzielen. Auch ist es möglich, daß biochemische Systeme (Loci) möglicherweise einen anderen Teil des Genotyps reflektieren als Blutgruppen. Dies muß jedoch nicht bedeuten, daß der genotypische Status an biochemischen Loci ein grundsätzlich anderer ist als der an Blutgruppen-Loci. Es stellt sich jedoch die Frage, ob die hier einbezogenen biochemischen Systeme einen repräsentativen Querschnitt darstellen. Leider bestehen bei Rindern keine Untersuchungen, die ein ganzes Enzymspektrum erfassen, wie dies durch Verhorst (1973) beim Schwein geschehen ist. Werden jedoch eine Reihe weiterer, beim Rind untersuchter Loci der Serumproteine und Erythrozytenenzyme, die jedoch nur z.T. vom Fleckvieh und Fleckvieh verwandten Rassen stammen, betrachtet, so läßt sich zumindest annähernd beurteilen, ob die Einbeziehung der hier untersuchten biochemischen Merkmale zu einer verzerrten Schätzung des HZG geführt hat. Der aufgrund der hier untersuchten 4 biochemischen Merkmale ermittelte HZG beträgt 50,6%. Ein mittels Populationsgenfrequenzen von Albumin (Bouquet und Weghe, 1972), Postalbumin (Geldermann, 1969), Carboanhydrase (Soos, 1971), Purin-Nucleosid-Phosphorylase (Ansary und Hanset, 1972) sowie Katalase und 6-Phospho-Gluconat-Dehydrogenase (Kramser, 1972) errechneter HZG liegt mit 21,2% wesentlich niedriger. Allerdings waren mit der Katalase und der 6-PGD zwei monomorphe Loci berücksichtigt. Wird mittels Genfrequenzen ein gemeinsamer HZG aus den hier bei Fleckvieh untersuchten Systemen Tf, Hb, Am und Cp und den 6 obigen Systemen errechnet, so ergibt sich ein HZG von 35%. Dieser Wert unterscheidet sich nicht wesentlich von dem mittels Blutgruppen er-

mittelten HZG. Die in die Schätzung des HZG_{M(13 Loci)} einbezogenen biochemischen Loci dürften somit tatsächlich zu einer gewissen Überschätzung der Heterozygotie geführt haben, da mit diesen 4 Loci ein Spektrum erfaßt wurde, welches eine größere Variation zeigt als der Durchschnitt der Serumprotein- und Erythrozytenenzym-Systeme. Zusätzlich zu Blutgruppenloci sollten also möglichst viele dieser Loci einbezogen werden.

Der Überschuß an Heterozygoten in Population II, relativ zum Erwartungswert, scheint, wie schon erwähnt, auf eine Bevorzugung Heterozygoter in natürlicher und künstlicher Selektion zurückzuführen zu sein. McDowell und McDaniel (1968) und Donald und Russel (1968) berichten von einer deutlichen Überlegenheit von mehr Heterozygoten in bezug auf Fruchtbarkeit und Hawk et al. (1955) in bezug auf intrauterine Lebensfähigkeit. Dickinson und Touchberry (1961) finden eine deutliche Heterosis für die Überlebensrate. Nach ihren Untersuchungen sind mehr als die Hälfte aller Abgänge bis zur ersten Abkalbung auf Lebensschwäche und Kälberkrankheiten zurückzuführen. Die Verlustrate innerhalb der ersten 12 Monate war bei Kreuzungstieren signifikant niedriger. Es ist daher anzunehmen, daß sich ähnliches innerhalb einer Rasse abspielt und länger "überlebende Tiere" stärker heterozygot sind als der Durchschnitt der Kälber (oder Embryonen) einer Population.

Literatur

- Ansary, M.; Hanset, R.: Purine nucleoside phosphorylase (NP) of bovine erythrocytes: Genetic control of electrophoretic variants. *Anim. Blood Grps. biochem. Genetics* **3**, 219-227 (1972)
- Bouquet, Y.; Weghe, S. van de: Some genetic systems of physiological importance in the blood of cattle. II. Albumins. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* **41**, 257-266 (1972)
- Briles, W.E.: Evidence of overdominance of the B blood group alleles in the chicken. *Genetics* **39**, 961-962 (1954)
- Briles, W.E.; Krüger, W.F.: The effect of parental B blood group genotypes on hatchability and livability in Leghorn inbred lines. *Poultry Sci.* **34**, 1182 (1955)
- Briles, W.E.: Superiority of the birds heterozygous for blood group genes. *Proc. 5th Poultry Breeder's Roundt.* pp. 78-106 (1956)
- Briles, W.E.; Allen, C.P.; Millen, T.W.: The B blood group system of chickens. I. Heterozygosity in closed populations. *Genetics* **42**, 631-648 (1957)
- Chakrabarti, S.: Untersuchungen über Zusammenhänge zwischen Heterozygotie und Fruchtbarkeit bei Rindern. *Vet. Med. Diss., Tierärztliche Hochschule Wien* (1970)
- Conneally, P.M.; Stone, W.H.; Tyler, W.J.; Casida, L.E.; Morton, N.E.: Genetic load expressed a fetal death in cattle. *J. Dairy Sci.* **46**, 232-236 (1963)
- Cundiff, L.V.; Gregory, K.E.; Koch, R.M.: Effects of heterosis on reproduction in Hereford, Angus and Shorthorn cattle. *J. Anim. Sci.* **38**, 711-727 (1974)
- Dickinson, F.N.; Touchberry, R.W.: Livability of purebred vs. crossbreed dairy cattle. *J. Dairy Sci.* **44**, 879-887 (1961)
- Donald, H.P.; Russel, W.S.: Some aspects of fertility in purebred and crossbreed dairy cattle. *Anim. Prod.* **10**, 465-471 (1968)
- Gaines, J.A.; McClare, W.H.; Vogt, E.W.; Carter, R.C.; Kincaid, C.M.: Heterosis from crosses among British breeds of beef cattle: Fertility and calf performance at weaning. *J. Anim. Sci.* **25**, 5-13 (1966)
- Geldermann, H.: Darstellung und Beschreibung des Transferrin- und Postalbuminpolymorphismus bei einigen deutschen Rinderrassen. *Dissertation Göttingen* (1969)
- Gillespie, J.H.; Kojima, K.I.: The degree of polymorphism in enzymes involved in energy production compared to that in non-specific enzymes in two *Drosophila ananassae* populations. *Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.* **61**, 582-585 (1968)
- Gilmour, D.G.: Selective advantage of heterozygosity for blood group genes among inbred chickens. *Heredity* **8**, 291 (1954)
- Harris, H.; Hopkinson, D.A.: Average heterozygosity per locus in man: An estimate based on the incidence of enzyme polymorphism. *Ann. Hum. Genetics* **36**, 9-20 (1972)
- Hawk, H.W.; Tyler, W.J.; Casida, L.E.: Effect of sire and system of mating on estimated embryonic loss. *J. Dairy Sci.* **38**, 420-427 (1955)
- Kojima, K.I.; Gillespie, J.; Tobari, Y.N.: A profile of *Drosophila* species enzymes assayed by electrophoresis. I. Number of alleles, heterozygosities and linkage disequilibrium in glucose metabolizing systems and some other enzymes. *Biochem. Genetics* **4**, 627-637 (1970)
- Kramser, P.: Biochemischer Polymorphismus und Blutgruppen bei österreichischen Rinderrassen. *Vet. Med. Diss., Tierärztl. Hochschule Wien* (1972)
- Lewontin, R.C.; Hubby, J.L.: A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **54**, 595-609 (1966)
- McDowell, R.E.; McDaniel, B.T.: Interbreed matings in dairy cattle. I. Yield traits, feed efficiency, types and rate of milking. *J. Dairy Sci.* **51**, 767-777 (1968)
- Omenn, G.S.; Cohen, P.T.; Motulsky, A.G.: Genetic variation in glycolytic enzymes in human brain. *Proc. 4th Intern. Congr. of Human Genetics. Excerpta Medica Intern. Congr. Series* **233**, 135 (1971)
- Plowman, R.D.: An evaluation of a breeding program and sires used in a selected dairy herd. *Ph. D. Thesis, Univ. Minnesota, St. Paul* (1956)
- Plum, M.: Hetero blood types and breeding performance. *Sci.* **129**, 781-782 (1959)
- Robertson, A.: The interpretation of genotypic ratios in domestic animal populations. *Anim. Prod.* **7**, 319-324 (1965)

Selander, R.K.; Yang, S.Y.: Protein polymorphism and genetic heterozygosity in a wild population of the house mouse. *Genetics* 63, 653-667 (1969)

Soos, P.: Populationsgenetische Untersuchungen über den Karboanhydrase-Polymorphismus des Rindes. *Acta veter. Acad. Sci. Hung.*, Budapest 21, 231-238 (1971)

Verhorst, D.: Enzym- und Serumproteinpolymorphismen in Schweinezuchtlinien. Dissertation Göttingen (1973)

Were, H.R.: The influence of sire line and system of mating on the rate of dairy female disposal. M.S. Thesis, University of Wisconsin, Madison 1965 (Zit. n. Technical Bulletin 266 "Inbreeding Investigations with Dairy Cattle in the North Central Region of the United States" North Central Regional Research Publication 191, Febr. 1969)

Eingegangen am 7. Juli 1975
Angenommen durch W. Seyffert

Dr. Hubert Franz Hierl
Institut für Tierwissenschaften der
Technischen Universität München
Lehrstuhl für Tierzucht
D-805 Freising-Weihenstephan (Germany/BRD)