

Wissenschaftliches Kolloquium

Nutztierzüchtung im Wandel der Zeit

anlässlich der Emeritierung von

Prof. Dr. Peter Glodek

Professor für Haustiergenetik

am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik
der Georg-August-Universität Göttingen



9. Dezember 2002

Hörsaal des Max-Planck-Instituts für biophysikalische Chemie
Göttingen-Nikolausberg

Wissenschaftliches Kolloquium

Nutztierzüchtung im Wandel der Zeit

anlässlich der Emeritierung von

Prof. Dr. Peter Glodek

Professor für Haustiergenetik

am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik
der Georg-August-Universität Göttingen



9. Dezember 2002

Hörsaal des Max-Planck-Instituts für biophysikalische Chemie
Göttingen-Nikolausberg

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2004

ISBN 3-86537-114-0

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2004

Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen

Telefon: 0551-54724-0

Telefax: 0551-54724-21

www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2004

Gedruckt auf säurefreiem Papier

ISBN 3-86537-114-0

Wissenschaftliches Kolloquium

Nutztierzüchtung im Wandel der Zeit

anlässlich der Emeritierung von

Prof. Dr. Peter Glodek

Professor für Haustiergenetik

am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik
der Georg-August-Universität Göttingen

9. Dezember 2002

Hörsaal des Max-Planck-Instituts für biophysikalische Chemie
Göttingen-Nikolausberg

Tagungsband herausgegeben von
Gabriele Hörstgen-Schwark und Henner Simianer

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Vorwort

G. Hörstgen-Schwark, Göttingen 7

Tierzucht gestern, heute und morgen

D. Smidt, Garbsen 11
Der Beginn der modernen Tierzucht in Deutschland

R. Wörner, Lüneburg 23
Umsetzung populationsgenetischer Konzepte
in Zuchtprogramme

H. Simianer, Göttingen 31
Perspektiven der Tierzucht

Advances in European Farm Animal Research and Practice

W.G. Hill, Edinburgh, Großbritannien 57
Maintenance of Variability and Long-Term Selection Response

M. Bichard, Abingdon, Großbritannien 71
Constraints on International Pig Improvement:
1950 to the Present

L. Ollivier & J.-L. Foulley, Jouy-en-Josas, Frankreich 87
Objectives in Livestock Diversity Preservation:
The European Pig Example

VORWORT

GABRIELE HÖRSTGEN-SCHWARK

INSTITUT FÜR TIERZUCHT UND HAUSTIERGENETIK

Anlässlich der Emeritierung von Prof. Dr. Peter Glodek, dem langjährigen Inhaber des Lehrstuhls für Haustiergenetik an der Fakultät für Agrarwissenschaften der Georg-August-Universität Göttingen und Leiter der gleichnamigen Arbeitsgruppe am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik, fand am 9. Dezember 2002 das wissenschaftliche Kolloquium „Nutztierzüchtung im Wandel der Zeit“ in Göttingen statt. Mit der Durchführung dieses Kolloquiums brachte das Institut für Tierzucht und Haustiergenetik seine Wertschätzung und seinen Dank zum Ausdruck für den Wissenschaftler, Hochschullehrer und Kollegen Peter Glodek, der acht Jahre lang auch als geschäftsführender Direktor des Institutes im Rahmen einer kollegialen Institutsführung tätig war.

Als Wissenschaftler zeichnet sich Peter Glodek durch seine kreativen und innovativen Forschungsarbeiten aus, die in mehr als 230 Veröffentlichungen, viele davon in internationalen Zeitschriften, dokumentiert sind. Besonders hervorzuheben ist hier sein großer Beitrag zur Verbreitung populationsgenetischer Ansätze in der Tierzucht und zur Konzeption und Etablierung einer modernen Schweinezucht in Deutschland. Seine wissenschaftliche Facharbeit erstreckte sich auf nationale und internationale Gremien. So war er für die Deutsche Forschungsgemeinschaft Fachgutachter für Tierzucht und Tierhaltung, Vorsitzender und stellvertretender Vorsitzender des Fachausschusses Landwirtschaft und Gartenbau sowie Mitglied der Prüfungsgruppe des Schwerpunktprogramms Genomanalyse und Gentransfer beim Nutztier. Weiter war er als Kurator der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft und als Mitglied des wissenschaftlichen Beirates der Gesellschaft für wissenschaftliche Datenverarbeitung tätig. In der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde hatte er lange Jahre den Vorsitz des genetisch-statistischen Ausschusses inne, war Mitglied und Vizepräsident in der Pig Commission der Europäischen Vereinigung für Tierzucht und hatte die Sprecherfunktion der deutschen Delegation der EVT-Schweinekommission.

Peter Glodeks Wirken ist gekennzeichnet durch eine gelungene Verbindung von wissenschaftlicher Forschung mit einer passionierten Vermittlung seiner Forschungsergebnisse in Lehr- und Vortragsaktivitäten sowie deren Umsetzung in der tierzüchterischen Praxis.

Beispielhaft hierfür sind seine Vorlesungen im agrarwissenschaftlichen Studium zu nennen, in denen er den Studierenden die quantitative Genetik und Tierzüchtung näher brachte und sie für dieses Gebiet begeistern konnte, wie die zahlreichen unter seiner Leitung durchgeführten Diplomarbeiten zeigen. Genau so bedeutsam war seine enge Zusammenarbeit mit den Tierzuchtorganisationen beim Aufbau und bei der Organisation von Zucht- und Leistungsprüfungsprogrammen.

Peter Glodeks erfolgreiches Wirken in Wissenschaft und Tierzuchtpraxis wird dokumentiert durch Auszeichnungen wie der Hermann-von-Nathusius-Medaille der DGfZ, der Goldenen Ehrennadel des Zentralverbandes Deutscher Schweineerzeuger, der Distinguished Service Medal der Europäischen Vereinigung für Tierzucht sowie des Justus-von-Liebig Preises der Alfred Töpfer Stiftung.

Nicht zuletzt soll ein großer Verdienst von Peter Glodek hervorgehoben werden, nämlich seine Förderung des wissenschaftlichen Nachwuchses. Peter Glodek betreute 5 Habilitations- und 86 Promotionsvorhaben. Er war ein guter Doktorvater und wissenschaftliches Vorbild für alle seine Schülerinnen und Schüler. Er lehrte sie, was ihn auszeichnete: eine genaue Planung, Durchführung und Auswertung der wissenschaftlichen Arbeiten, eine kritische Interpretation der erzielten Forschungsergebnisse sowie konsequente Schlußfolgerungen aus den erhaltenen Ergebnissen. Es war weiterhin sein besonderes Anliegen, dass seine jungen Mitarbeiter ihren Blickwinkel im Ausland erweiterten und unterstützte ihre Ausbildungs- und Forschungsaufenthalte in jeglicher Weise. Peter Glodek hatte stets ein offenes Ohr für die wissenschaftlichen, aber auch für die privaten Probleme seiner jungen Leute.

Mit mehr als 150 Teilnehmern aus Wissenschaft, Administration und Tierzuchtpraxis aus dem In- und Ausland, darunter vielen seiner ehemaligen Doktorandinnen und Doktoranden sowie Kollegen, fand das Kolloquium regen Zuspruch und dokumentierte eindrucksvoll die Achtung und Anerkennung, die Peter Glodek und seinem Wirken entgegengebracht wird. So war es auch nicht schwierig, internationale Tierzuchtwissenschaftler ersten Ranges für die aktive Teilnahme an dieser Veranstaltung zu gewinnen.

Auf Anregung der Teilnehmer und unterstützt durch Spenden der auf der nächsten Seite aufgezählten Organisationen ist die hier vorliegende Veröffentlichung der Beiträge erfolgt, um auch weiteren Interessierten die Inhalte der Veranstaltung zugänglich zu machen.

Das Kolloquium wurde dankenswerterweise unterstützt von:

H Wilhelm Schaumann Stiftung

Züchtungszentrale Deutsche Hybridschwein GmbH

SEMEX Deutschland GmbH

Ellegaard Göttingen Minipigs

Deutsche Reiterliche Vereinigung

Westfälisches Pferdestammbuch

Lohmann Tierzucht GmbH

Deutsche Gesellschaft für Züchtungskunde

Schweinezuchtverband Weser-Ems

Verband Hannoverscher Warmblutzüchter

Zuchtrind-Erzeugergemeinschaft Hannover

Vereinigte Informationssysteme Tierhaltung

RPN Vertriebs GmbH

Premium-Fleisch AG

Osnabrücker Herdbuch E.G.

Nordland Erzeugergemeinschaft w.V.

Verein zur Förderung der bäuerlichen Veredelungswirtschaft

Besamungsstation Neustadt/Aisch

Verein Ostfriesischer Stammviehzüchter

DER BEGINN DER MODERNEN TIERZUCHT IN DEUTSCHLAND

DIEDRICH SMIDT

Lieber Peter Glodek, sehr verehrte Teilnehmerinnen und Teilnehmer an diesem Festkolloquium, ich freue mich über diese Gelegenheit, dem Emeritus und langjährigen Weggefährten Professor Peter Glodek die besten Wünsche für sein weiteres Leben und Wirken zum Ausdruck zu bringen.

Tierzucht gestern - heute und morgen heißt die Thematik des heutigen Vormittags, wobei ich in dieser Trilogie den Part für "gestern" übernehme. Da aber "heute" morgen schon wieder gestern ist, stehen die 3 Zeitspannen in enger Beziehung zueinander. Der Beginn der modernen Tierzucht lässt sich nicht exakt datieren, vielleicht liegt er bereits im Vorgang der Domestikation, aber ich beziehe mich vor allem auf die ersten Jahrzehnte nach dem zweiten Weltkrieg. Auf dem Weg zur modernen Tierzucht von heute haben sich ständig die Zielsetzungen, Methoden und technisch-organisatorischen Instrumentarien weiter entwickelt, einhergehend mit zunehmender Effizienz züchterischer Maßnahmen.

Was ist nun "moderne" Tierzucht? Modern heißt neuzeitlich, neuartig, aber auch: der Mode entsprechend. Insofern war die Tierzucht in ihren jeweiligen Zeitabschnitten immer "modern", da sie stets ihre Ziele und Strategien an Veränderungen anpassen musste. Auch dem Zeitgeist, also modischen Einflüssen, hat sie sich wohl nicht immer verschließen können. Zu allen Zeiten hat Modernes auch Kritiker auf den Plan gerufen. Auch die heutige "moderne" Tierzucht ist Wechselbädern ausgesetzt von hoher Anerkennung ihrer Leistungen und Erfolge für Menschen, Tiere und Umwelt einerseits bis hin zur Ablehnung ihrer Methoden, Zielsetzungen und Ergebnisse andererseits.

Die Zielorientierung in der modernen Tierzucht liegt vor allem in der Schaffung optimaler genetischer Voraussetzungen bei Nutztieren zur Erzeugung hochwertiger Produkte zu vertretbaren Kosten, unter tier- und umweltgerechten Bedingungen, und in nachhaltigen Produktionsverfahren.

Ich möchte in meinen weiteren Ausführungen einige "Landmarks" anfänglicher Entwicklungen beleuchten, die zum heutigen Erscheinungsbild der Tierzucht im engeren Sinne hingeführt haben. Dabei werde ich die Dinge weniger in historischer Systematik und Vollständig-

keit abhandeln oder aus der Literatur reproduzieren, sondern mehr aus meiner persönlichen Wahrnehmung und Erinnerung reflektieren. Da ich 17 Jahre, über weite Strecken zusammen mit Peter Glodek, am Göttinger Tierzuchtinstitut tätig war, und in diese Zeit viele der hier darzustellenden Entwicklungen fallen, bitte ich um Verständnis, wenn ich mich öfter einmal auf Göttinger Arbeiten beziehe, wohl wissend, dass die deutsche Tierzuchtwissenschaft insgesamt ihren Anteil am Beginn moderner Tierzucht geleistet hat.

Obwohl dieser Beginn noch mehr oder weniger getrennt in 2 deutschen Staaten stattfand, werde ich mich, schon aus Zeitgründen, auf die Entwicklungen in der damaligen Bundesrepublik beschränken. Ich gehe davon aus, dass alle hier im Saal um den Stellenwert der Tierzucht in der DDR und um die Beiträge in Wissenschaft und Praxis aus dieser Zeit wissen.

Schlaglichter auf Erscheinungen auf dem Weg in die moderne Tierzucht lassen unter anderem folgende Bereiche als besonders relevant erkennen:

- Dynamik von Verbraucheransprüchen, gesellschaftlichen Betrachtungsweisen und wirtschaftlichen Problemen.
- Entwicklung und Anwendung genetisch-statistischer Erkenntnisse und Methoden.
- Biotechnologische Fortschritte für die Züchtungstechnik.
- Vom subjektiven Eindruck zum Rechenzentrum: Entwicklungen in der Leistungsprüfung und Zuchtwertschätzung.
- Forschung und Praxis in der angewandten Züchtung.
- Gesetzlicher Rahmen und Organisationsstrukturen.

DYNAMIK VON VERBRAUCHERANSPRÜCHEN, GESELLSCHAFTLICHEN BETRACHTUNGSWEISEN UND WIRTSCHAFTLICHEN PROBLEMEN

Verbraucheransprüche und gesellschaftliche Betrachtungsweisen sind wichtige Motivationen für tierzüchterische Entscheidungen. Für die Entwicklung sinnvoller Perspektiven in der Tierzucht gilt es, signifikante Tendenzen im Verbraucherverhalten abzugrenzen gegen kurzfristige Reaktionen auf spektakuläre Ereignisse mit hoher Medienpräsenz. Tierzucht bedarf langfristiger Perspektiven und verträgt sich daher nicht so gut mit modischen Attitüden ohne rationalen Hintergrund.

Ich stamme noch aus Zeiten sogenannter "Erzeugungsschlachten" und erinnere mich noch gut an entsprechende Vorgaben und Zwänge für die Agrarproduktion im 2. Weltkrieg. Auch nach dem Ende des Krieges 1945 galt es, durch Mengenproduktion die Menschen im zerstörten Deutschland vor schwersten Ernährungsmängeln zu bewahren. Es ist verständlich, dass sich der Qualitätsbedarf damals auf naheliegende Ansprüche, wie zum Beispiel unverdorben, haltbar, Eignung für den Verwendungszweck, nicht gesundheitsschädlich, beschränkte. Nach 1948 änderte sich das schnell, wofür die in den 50er Jahren entwickelte Verbraucherpräferenz für mageres Fleisch ein gutes Beispiel ist. Mit dieser Präferenz verbinden sich große Erfolge in der Züchtung auf erhöhten Fleischanteil beim Schwein, aber auch die Notwendigkeit züchterischer Korrekturen der im Gefolge davon aufgetretenen Konstitutions- und Qualitätsprobleme. Beiden Bereichen hat Peter Glodek einen großen Teil seines wissenschaftlichen Engagements gewidmet. Heute ist intramuskuläres Fett als Komponente des Geschmacks ja wieder erwünscht, und „low fat diets“ werden unter diätetischen Aspekten nicht einheitlich positiv bewertet. Verbraucheransprüche sind eben wandelbar und haben auch kein einheitliches Erscheinungsbild.

Heute können züchterische Zielvorstellungen weitgehend vor dem Hintergrund buchstäblich „grenzenloser“ Verfügbarkeit von Nahrungsmitteln entwickelt werden. Damit verbunden, sind die Erwartungen seitens der Gesellschaft und des Marktes differenzierter und umfassender geworden, während gleichzeitig die wirtschaftlichen Spielräume eng geblieben sind, und der Wettbewerb in der EU und weltweit an Härte zunimmt. Entsprechend sind die Anforderungen an züchterische Strategien und Programme gestiegen. Gegebenenfalls kann sich dies bis zur funktionellen Diversifizierung der Produkte, z.B. bei der Milch, mit Hilfe der Gentechnologie weiter entwickeln.

ENTWICKLUNG UND ANWENDUNG GENETISCH-STATISTISCHER ERKENNTNISSE UND METHODEN.

Systematische, planmäßige Nutztierzucht wurde bereits im Deutschen Reich, jeweils entsprechend dem damaligen Erkenntnisstand, betrieben.

Nach dem Krieg musste Anschluss gefunden werden an neue Entwicklungen auf dem Gebiet der angewandten Haustiergenetik, wie sie z. B. in den USA stattgefunden hatten, u.a. verbunden mit Namen wie Wright und Lush (ANIMAL BREEDING PLANS 1945).

In den 50er Jahren etablierten sich in der deutschen Tierzuchtwissenschaft, auch dank des Weitblicks der damaligen Ordinariengeneration, größere Arbeitsgruppen für Haustiergenetik und Züchtung. In Forschung und Lehre kamen neue Denk- und Arbeitsmodelle zum Tragen, mit deren Vokabular und Inhalten sich der wissenschaftliche Nachwuchs und die züchterische Praxis vertraut zu machen hatten. Die zumeist jüngeren Interpreten der neuen Konzepte hatten anfänglich nicht immer einen leichten Stand und entwickelten in engagierten Diskussionen die Schubkräfte für die Umsetzung in der Praxis. Wir erinnern uns an damalige Jahrestagungen der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde (DGfZ), auch an die gemeinsamen Veranstaltungen der Gesellschaft für Tierzuchtwissenschaft (GfT) mit der DGfZ, sowie an die von Professor Haring organisierten tierzüchterischen Kolloquien in Göttingen, alles spannende Foren interdisziplinärer Diskussion über aktuelle züchterische Themen.

Viele damals noch junge Experten erweiterten ihre Kenntnisse um internationale Erfahrungen, wobei Studienaufenthalte in den USA eine wesentliche Rolle spielten. Von diesen, zu denen auch Peter Glodek gehörte, sind viele entscheidende Impulse für die Entwicklungen zur modernen Tierzucht in Deutschland ausgegangen. Schwerpunktartig darauf ausgerichtete Kongresse, z.B. der Europäischen Vereinigung für Tierproduktion (EVT), haben das Ihrige beigetragen. In Erinnerung geblieben ist mir auch ein NATO-Ferienkurs von 1961 in Mariensee, wo Informationen aus erster Hand von Referenten wie den Professoren Lush und Johannson geboten wurden. Die so gewonnenen Anschlüsse an internationale Entwicklungen kamen auch darin zum Ausdruck, dass große internationale Kongresse wieder nach Deutschland kamen, wie der Welttierzuchtkongress, der Internationale Kongress für Fortpflanzung und Besamung der Haustiere und die EVT mit ihrer Jahrestagung.

Zum Handwerkszeug des Haustiergenetikers gehörte die Beherrschung der mathematischen Statistik, die in Verbindung mit der rasanten Entwicklung der elektronischen Datenverarbeitung (EDV) die Realisierung aller neueren züchterischen Programme ermöglicht und begleitet hat. Diese Zusammenhänge wurden bereits in den Anfängen von der DGfZ erkannt und umgesetzt in der Etablierung des Arbeitsausschusses für genetisch-statistische Methoden, zuerst viele Jahre von Edwin Lauprecht, später von Peter Glodek geleitet. Hier erscheint es mir angebracht, hervorzuheben, dass Peter Glodek an den Entwicklungen in der angewandten Haustiergenetik überragenden Anteil hat, und zwar in einem eindrucksvollen, konsequenten Weg vom jungen Nachwuchswissenschaftler zum erfahrenen Experten, dessen Rat über die Emeritierung hinaus unvermindert in Anspruch genommen wird. Mich hat auch sein

Bemühen beeindruckt, biologische und mathematisch-statistische Belange in Balance zu halten, weshalb in Göttingen die nutztierbiologische Forschung und Lehre immer ihren Stellenwert gehabt und in enger Wechselbeziehung zu den genetisch-statistischen Arbeiten gestanden hat. Eine authentische Zeitzeugin des Beginns "moderner Tierzucht", Ruth GRUHN, hat dies in einer Göttinger Institutsveranstaltung 1971 wie folgt – hier etwas gekürzt wiedergegeben - kommentiert :

Dieses neue genetisch-statistische Gedankengut mussten sich alle in der Tierzucht tätigen Wissenschaftler zu eigen machen. Dies gelang in unserer Göttinger Teamarbeit relativ schnell. Wir waren uns dabei aber stets einig, dass der biologischen Betrachtungsweise der Vorrang vor der statistischen einzuräumen sei.

Mit dieser Teamarbeit beschreibt sie eine Gruppe von Persönlichkeiten im damaligen Haus von Fritz Haring, wobei mir, neben Ruth Gruhn, Namen wie Joachim Weniger, Heye Groenewold, Erwin Wode und, vor seinem Wechsel in die Ökonomie, Theodor Heidhues, einfallen. Die tägliche Teamarbeit vollzog sich mit einer großen Zahl von jungen Nachwuchswissenschaftlern, unter denen, neben vielen anderen heute hier Anwesenden, sich auch Peter Glodek für seine wissenschaftlichen Aufgaben und Berufungen profilieren konnte.

Von der damaligen nutztierbiologischen Forschung in den deutschen Tierzuchtinstituten spanne in diesem Zusammenhang den Bogen zur heutigen Bedeutung der physiologisch-biochemischen Parameter im Rahmen der Untersuchung und Bewertung von Genwirkungen. Die Entwicklungen in der Molekulargenetik haben ein neues Kapitel Zukunft eröffnet und werden später wahrscheinlich als Beginn der dann als modern anzusprechenden Tierzucht gelten, wenn, wie Horst KRÄUSSLICH in den 18. HÜLSENBERGER GESPRÄCHEN (2000) ausführte, das ganzheitliche populationsgenetische Modell in der Tierzucht von einem ganzheitlichen molekulargenetischen Modell abgelöst sein wird.

FORTSCHRITTE IN DER ZÜCHTUNGSTECHNIK

Moderne Tierzucht ist nicht denkbar ohne züchtungstechnische Instrumentarien. So ist auch der Beginn der neuzeitlichen Tierzucht in den 50er und 60er Jahren eng mit der Entwicklung und Anwendung der künstlichen Besamung (KB), später auch des Embryo-Transfers (ET), verknüpft.

Bereits während des Krieges wurde die KB in Deutschland eingeführt, zunächst mit dem vorrangigen Ziel, die Ausbreitung von Deckinfektionen durch Unterbrechung der genitalen Kontaktkette einzudämmen. Die dabei erzielten Erfolge sorgten für zunehmende Popularität des zunächst auch in Züchterkreisen nicht unumstrittenen neuen Verfahrens. Die KB nahm rasch an Umfang und züchterischem Einfluss zu, wie ich unmittelbar während meiner Tätigkeit als junger Tierarzt für die Zentral-Besamung Bremen-Niedersachsen in den 50ern miterlebt habe. In den 3 Jahren meiner Tätigkeit stieg die Zahl der Besamungen in dem betreuten Bezirk von ca 600 Erstbesamungen auf über 5000, und zwar ohne irgendeine Werbung. Die Züchter kamen einfach! In der Bundesrepublik Deutschland stieg der Anteil besamter Kühe und Färsen von 10,3 % im Jahr 1950 auf bereits 89,1% im Jahr 1980. Die entsprechenden Werte für die DDR betrugen 2,8% und 99,5%. Eingeführt aus zuchthygienischen Motiven, entwickelte sich die KB zu einem unentbehrlichen und wirksamen Instrument zur Realisierung von Zuchtprogrammen in der modernen Rinderzucht. Ein Meilenstein war dabei die Erfindung des Tiefgefrierens von Samenzellen durch C. Polge in Cambridge um 1950, in Deutschland seit Ende der 50er Jahre praktisch eingesetzt.

Entwicklungen der künstlichen Besamung bei anderen Tierarten, z.B. für Schweine und Pferde, erfolgten, dem jeweiligen Stand der Technik entsprechend, mit unterschiedlichen zeitlichen und quantitativen Verläufen.

Nicht in gleichem Umfang, aber mit erheblicher Bedeutung in speziellen Anwendungsbereichen, entwickelte sich die Rolle des ET, z.B. im Rahmen der möglichen Realisierung von speziellen Nukleus - Zuchtprogrammen. Förderlich war dabei die Arbeitsgemeinschaft Embryotransfer deutschsprachiger Länder (AET-d), die mit ihrer jährlichen Tagung erheblich zum Fortschritt beigetragen hat. Von 1983 bis 2000 stieg die Zahl der beim Rind in der Bundesrepublik Deutschland durchgeführten Embryotransfers von 6374 auf 21859 an.

Bleibt anzumerken, dass sich im Kielwasser der KB und ET eine ganze Reihe sogenannter assoziierter biotechnischer Verfahren entwickelt und etabliert haben, z.B. in-vitro-Produktion von Embryonen, geschlechtsbestimmende Trennung von Spermien sowie Verfahren für den Gentransfer. Sie alle sind auf ihre Weise Wegbereiter für die moderne Tierzucht von heute und für die Perspektiven von morgen.

VOM SUBJEKTIVEN EINDRUCK ZUM RECHENZENTRUM: ENTWICKLUNGEN IN DER LEISTUNGSPRÜFUNG UND ZUCHTWERTSCHÄTZUNG

So lange die Modernität der Tierzucht noch nicht so weit fortgeschritten ist, dass man die Veranlagung von Zuchttieren für quantitative Leistungsmerkmale vollständig aus dem Genom direkt ablesen kann, sind Leistungsprüfungen und die auf ihren Ergebnissen basierende Zuchtwertschätzung eine unabdingbare Voraussetzung für erfolgreiche Tierzucht.

Der Umstieg von persönlichen Eindrücken und Erfahrungen auf objektive Leistungsdaten im 19. Jahrhundert markiert den eigentlichen Beginn der Leistungsprüfungen in der modernen Tierzucht, in der sie nach im Tierzuchtgesetz enthaltenen Grundsätzen, ergänzt durch Verfahrensvorschriften der Länder und Empfehlungen der Dachverbände der jeweiligen Tierzuchtorganisationen, von den verschiedenen dafür geschaffenen Institutionen durchgeführt werden.

Milchleistungsprüfungen in Deutschland sind etwas über 100 Jahre alt. Eingeführt aus betriebswirtschaftlichen Gründen, wurden sie später für züchterische Zwecke entdeckt und eingesetzt. Der Anteil geprüfter Tiere am Gesamtmilchviehbestand der Bundesrepublik Deutschland betrug 25% im Jahr 1950, stieg bis 1980 bereits auf 48,1% und erreichte zu Beginn dieses Jahrhunderts 80,4%. Die Einmündung in den Beginn moderner Tierzucht kann man mit folgenden Entwicklungen in Verbindung bringen:

- Anwendung populationsgenetischer Erkenntnisse in der Tierzucht.
- EDV als methodische Voraussetzung für Datenflüsse und differenzierte Datenverwertung.
- Entwicklung der KB zur Verbesserung der Grundlage und Verwertungseffizienz von Leistungsdaten in der Zucht.

Entwicklungen vom Beginn bis zu den in der modernen Tierzucht von heute üblichen Standards basieren unter anderem auf

- Erweiterungen des Aufgabenspektrums der mit Leistungsprüfung befassten Institutionen um Serviceleistungen und administrative Vorgänge,
- methodischen Neuerungen, z.B. in der Proben- und Datengewinnung oder der Analytik,

- organisatorischen Optimierungsschritten, z.B. Besitzerkontrolle oder alternierende Kontrolle.

Entsprechendes gilt, zum Teil zeitlich versetzt und mit sachlichen Modifikationen, auch im Zusammenhang mit anderen Leistungsprüfungen für züchterisch relevante Merkmale der verschiedenen Tierarten. So wurden im Bundesgebiet in den 60er Jahren Mastleistungsprüfungen bei Schweinen in 13 Mastprüfungsanstalten durchgeführt.

Die Möglichkeiten der EDV, von Gravert auch als 2. industrielle Revolution angesprochen, sind heute praktisch unbegrenzt. Entsprechend komplex sind die für die differenzierte Datenauswertung und für die heute gebräuchlichen Methoden der Zuchtwertschätzung entwickelten Programme. Das zentrale Handling der Daten erfolgt in Rechenzentren, die ein integriertes Aufgabenspektrum in vernetzten Datenverbundsystemen wahrnehmen. Die Erschließung der EDV für die Datenverwertung in den 60er Jahren markiert somit weitgehend den Beginn der modernen Tierzucht auf diesem Sektor.

Abschließend möchte ich noch die frühen Göttinger Beiträge zu Leistungsprüfungen und Fragen der Zuchtwertschätzung erwähnen, speziell Untersuchungen zur Mastleistungsprüfung bei Schweinen und Rindern im Versuchsgut Friedland der Universität Göttingen, sowie die frühen Aktivitäten in Zusammenarbeit mit dem Verein Ostfriesischer Stammviehzüchter in der Nachkommenprüfstation Loga. Diese Arbeiten gehören sicher zu den damals in der gesamten deutschen Tierzuchtwissenschaft erbrachten Pionierleistungen im Rahmen des Beginns moderner Tierzucht.

FORSCHUNG UND PRAXIS IN DER ANGEWANDTEN ZÜCHTUNG

Die Übertragung neuer populationsgenetischer Modelle und Erkenntnisse in die praktische Tierzucht wurde in Deutschland begünstigt durch traditionell gute Verbindungen zwischen Forschung und Praxis. Als Mittlerinnen zwischen Wissenschaft und Praxis haben Einrichtungen wie die DGfZ und die DLG diesen Dialog gefördert. So wurden für die Praxis und mit der Praxis Zuchtprogramme für die einzelnen Tierarten und deren Populationen entwickelt und realisiert, die in Verbindung mit entsprechender Zuchtplanung zu einer Verbesserung des genetischen Fortschritts führten. Auf diese Weise wurden die bekannten Leistungssteigerungen sowie die Verbesserung von Qualitätskriterien der Produkte und indirekter

Leistungsmerkmale erzielt. Als Beispiel sei erwähnt, dass die Milchmenge bei den Kühen im Bundesgebiet in der Zeit von 1950 bis 1970 um etwa 50% gesteigert werden konnte.

Eine besondere Rolle kam der Hereinnahme ausländischen Zuchtmaterials, z.B. holländischer und dänischer Landrasse beim Schwein, Holstein Friesians beim Rind, zu. Pionierprojekte hatten, nach anfänglicher Skepsis, letztlich die Akzeptanz in der Praxis zur Folge.

Mit wachsenden Ansprüchen an Nutzungsvarianten, Tiergesundheit, Produktbeschaffenheit und Wirtschaftlichkeit in der Tierzucht stieg die Zahl gleichzeitig zu verbessernder Eigenschaften, und mit verbesserten Prüfmethoden und statistischen Modellen stieg die Zahl der verfügbaren Informationsquellen für den Zuchtwert. Daraus entwickelte sich die Notwendigkeit von Selektionsindices, in denen Kriterien und Informationsquellen nach ihrer relativen Bedeutung und Aussagefähigkeit gewichtet wurden.

Eine weitere wichtige Entwicklung lag in der Anwendung von Kreuzungsprogrammen, wie z.B. in der Schweinezucht in Form der Verwendung spezieller Mutterrassen mit hoher Fruchtbarkeit, Aufzuchtleistung und Stressresistenz sowie besonderer Vaterassen, die beim Mastschwein vor allem fleischreiche Schlachtkörper hervorbringen sollen.

Aufbauend auf den Erfahrungen und Erfolgen mit der Hybridzucht beim Geflügel, wurden in der Schweinezucht ebenfalls Hybridzuchtprogramme entwickelt, in Deutschland als Bundeshybridzuchtprogramm (BHZP) bekannt.

Hier mache ich erneut eine kleine Zäsur, um die Verbindung von den kurz skizzierten Entwicklungen zu Peter Glodek wieder aufzunehmen. Er hat diese Entwicklungen wissenschaftlich begleitet und vieles aktiv gestaltet und initiiert. Für dieses umfassende wissenschaftliche und praktische Engagement führe ich 3 Zeugnisse an:

In seiner Dissertation befasste sich Glodek mit dem Einfluss der holländischen Landrasse auf die deutsche Fleischschweinezucht.

Die Habilitationsschrift behandelt die Konstruktion und Eigenschaften von Selektionsindices am Beispiel eines Indexes für die Selektion von Jungebern.

Als drittes Beispiel nenne ich seinen maßgeblichen beratenden und gestalterischen Einfluss als treibende Kraft in der Entwicklung und Funktion des Bundeshybridzuchtprogramms beim Schwein.

GESETZLICHER RAHMEN UND ORGANISATIONSSTRUKTUREN

Der Weg in die moderne Tierzucht wurde stets begleitet und auch gefördert von gesetzlichen Regelungen und Rahmenbedingungen. Das 1936 erlassene "Reichsgesetz zur Förderung der Tierzucht" wurde, bald nach Gründung der Bundesrepublik, 1949 abgelöst durch das "Gesetz über Maßnahmen auf dem Gebiet der tierischen Erzeugung". In der Novellierung von 1976 wurden, wie auch durch mehrere, bereits vorher erfolgte, Änderungen die Entwicklungen zur modernen Tierzucht berücksichtigt. So wurde das "Gesetz über künstliche Besamung" von 1971 integriert, die sogenannte Deckerlaubnis entfiel für den Natursprung, und für die Körung wurde jetzt der "Zuchtwert" herangezogen, definiert als "erblicher Einfluss von Tieren auf die Wirtschaftlichkeit ihrer Nachkommen". Eine weitere Neufassung erfolgte 1989, unter anderem aufgrund erforderlicher Umsetzung von EU- Richtlinien in nationales Recht. Dabei wurde auch ein Ziel aufgenommen, das in der modernen Tierzucht wichtig geworden ist, während es zu Beginn als Problem eher unterschätzt wurde, nämlich die Erhaltung genetischer Vielfalt in der Tierzucht. Auch entfiel der staatliche Körzwang für zur Zucht eingesetzte männliche Tiere.

In weitgehend synergistischer Funktion zum Tierzuchtrecht stehen weitere, mit der modernen Tierzucht in Beziehung stehende Gesetze, von denen ich hier, beispielhaft, das Tierseuchenrecht, das Tierschutzrecht und die Futtermittelgesetzgebung nenne. Das Tierschutzgesetz enthält ausdrücklich auch zuchtrelevante Bestimmungen, bezogen auf die gentechnologische Veränderung von Tieren, sowie auf die Vermeidung tierschutzrelevanter Erbfehler und unerwünschter Selektionsfolgen.

Hier ist wiederum einzuflechten, dass Professor Glodek ein gefragter und einflussreicher Berater bei allen mit Gesetzen, Verordnungen und Durchführungsbestimmungen verbundenen Vorgängen war und sicher auch jetzt noch ist.

Zum Beginn der modernen Tierzucht gehören unter anderem auch Konzentrationsprozesse der Tierzuchtorganisationen. Die in den Nachkriegsjahren noch bestehende große Vielfalt und regionale Eigenständigkeit von Tierzuchtverbänden wurde weitgehend, mit einigen erfolgreichen Ausnahmen, durch größere Einheiten abgelöst. Gründe waren vor allem neue technische Möglichkeiten der EDV, Markterfordernisse, integrierte züchterische Aufgaben und letztlich auch die Ausdünnung der Mitgliedsbetriebsdichte.

Die Zuchtorganisationen sind in mehreren Dachorganisationen bundesweit zusammengeschlossen, von denen der Weg in die moderne Tierzucht entscheidend mit gestaltet wurde, unter anderem durch aufgeschlossene und kooperative Auseinandersetzung mit den Ergebnissen und daraus entwickelten Denkanstößen und praktischen Vorschlägen aus der Tierzuchtwissenschaft. Für die vielen dort seinerzeit mit dem Beginn der modernen Tierzucht verbundenen Persönlichkeiten nenne ich hier stellvertretend den Vorsitzenden der Arbeitsgemeinschaft deutscher Tierzüchter (ADT) bis 1976, Franz Gerauer, und die ADT-Geschäftsführer Robert Winnigstedt und Heino Messerschmidt. Auch mit diesem Instrumentarium der Kooperation und, wo nötig, der Konfrontation, ist Peter Glodek immer virtuos umgegangen und hat auf diese Weise viele seiner Ideen zum Tragen gebracht.

Vom Beginn der modernen Tierzucht zum heutigen Standard wurden ansehnliche Wege zurückgelegt. Grundlagen der erzielten Erfolge und Fortschritte lagen in der weitgehenden Fähigkeit der Tiere, ihnen züchterisch zugedachte sinnvolle Aufgaben und Erwartungen auch zu erfüllen. Auf der Züchterseite war es vor allem die Bereitschaft, lebenslang Neues zu lernen und weiter zu entwickeln und die damit verbundenen täglichen Aufgaben mit Liebe zum Tier und zum Beruf zu erfüllen.

Der Erzieher, Reformator und Landwirt Pestalozzi hat dieses Gefüge auf seine Weise ganz treffend charakterisiert:

Das Tier taugt zu allem, was es soll, vollkommen, der Mensch zu nichts recht, als was er lernt, liebt und übt.

Der letzte Halbsatz ist positiv gemeint, nämlich dass der Mensch in allem vollkommen sein kann, was er gründlich studiert, mit Begeisterung tut und lebenslänglich optimiert, wie es Peter Glodek mit der modernen Haustiergenetik und Tierzüchtung von deren Beginn bis heute in Wissenschaft und Praxis gehalten hat.

Dafür wissen wir ihm Dank, verbunden mit dem Wunsch, dass er auch weiterhin die Tierzucht so erfolgreich wie bisher mit Rat und Tat wissenschaftlich begleiten wird.

LITERATUR

AVERDUNK, G., 2002: Persönliche Mitteilungen

COMBERG, G., 1984: Die deutsche Tierzucht im 19. und 20. Jahrhundert. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

- DGFZ-SCHRIFTENREIHE, 2002: Beitrag der Tierzucht und Tierhaltung zur Sicherheit tierischer Produkte. Heft 26.
- DGFZ-SCHRIFTENREIHE, 1999: Auswirkungen neuer Technologien auf die Rinderzucht. Heft 13.
- GLODEK, P., 1992: Schweinezucht, 9. Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- GRAVERT, H.O., 1999: Die deutsche Tierzucht zum Ende des 20. Jahrhunderts. DGFZ-Schriftenreihe, Heft 16.
- HAMMOND, J., JOHANNSON, I., HARING, F., 1958, 1959, 1961: Handbuch der Tierzüchtung, Band 1–3. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- HÜLSENBERGER GESPRÄCHE 2000: Biotechnologie in den Nutztierwissenschaften. Schriftenreihe der H. W. Schaumann-Stiftung.
- JAHRESBERICHT DER ARBEITSGEMEINSCHAFT DEUTSCHER RINDERZÜCHTER (ADR) 2001.
- KRÄUßLICH, H., 1997 (Hrsg.): Tierzüchtungslehre, 4. Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- RUTH GRUHN 1907 – 1988, 2002: Anlässlich des 50jährigen Fakultätsjubiläums der Fakultät für Agrarwissenschaften der Universität Göttingen von den Frauenbeauftragten Kaarina Hillmer und Alexandra Klein herausgegebene Schrift.
- ZORN, W., COMBERG, G., RICHTER, K. (1968): Schweinezucht. 7. Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

UMSETZUNG POPULATIONSGENETISCHER KONZEPTE IN ZUCHTPROGRAMME

ROLAND WÖRNER

Züchtungszentrale Deutsches Hybridschwein GmbH, Lüneburg

BESTIMMUNGSGRÜNDE ZUR EINFÜHRUNG DER KREUZUNGSZUCHT IN DEUTSCHLAND

Ende der 60er Jahre wurde deutlich, dass zur Erreichung einer guten Wirtschaftlichkeit in Schweine haltenden landwirtschaftlichen Betrieben eine optimale Kombination von Leistungseigenschaften erforderlich ist:

vitale Schweine, hohe Tageszunahme

hoher Muskelfleischanteil

gute Fleischbeschaffenheit

gute Fruchtbarkeit

Wissenschaftliche Untersuchungen im Ausland (vor allem USA) hatten die Überlegenheit der Kreuzungszucht gegenüber Universalrassen ermittelt. Die Gründe lagen in der Nutzung von

Heterosiseffekten sowie

Kombinations- bzw. Stellungseffekten.

TESTPHASE IM BHZP (1969 – 1974)

Ende der 60er Jahre startete die „Arbeitsgemeinschaft Deutscher Schweinezüchter“ – ausgehend von den Erfolgen der Hybridzucht beim Geflügel - mit erheblicher finanzieller Förderung durch Bund und Länder einen in Deutschland einmaligen Großversuch beim Schwein: Dabei wurden 27 ausgewählte Mehrfachkreuzungen aus 11 in- und ausländischen Rassen mit über 4.500 Würfen und 23.000 ausgeschlachteten Endprodukten geprüft, um die wirtschaftlichste Kombination herauszufinden. Die Ergebnisse überzeugten, für die beste Kombination sollte eine strukturierte Vermehrungszucht aufgebaut und mit kontinuierlichem Zuchtfortschritt weiterentwickelt werden. Dazu wurde als Zuchtunternehmen 1970 die „Züchtungszentrale Deutsches Hybridschwein GmbH“ gegründet.

Die Entwicklung von neuen Zucht- und Gesundheitskonzepten erfolgt im BHZP von Beginn an in Zusammenarbeit mit Institutionen der Landwirtschaftsverwaltung und mehreren wissenschaftlichen Forschungseinrichtungen.

Der Abschlussbericht zur Testphase wurde 1974 von Prof. Dr. Peter Glodek und Reg. Dir. Dr. Gottfried Averdunk vorgelegt. Er bildete den Auftakt für die strategische und insbesondere züchterische Ausrichtung des Bundeshybridzuchtprogramms (BHZP).

ZUCHTBASIS IM BHZP

Die Züchtungszentrale startete mit fünf vertraglich gebundenen Basiszuchtbetrieben und 550 Stammsauen, die sich auf 4 kommerzielle Rassen und drei weitere Reserverassen aufteilten. Die Eberprüfung erfolgte im Rahmen einer Vollgeschwisterprüfung mit einer Jahreskapazität von ca. 1.000 geprüften Probanden. Zum züchterischen Kern gehörte des weiteren eine Besamungsstation mit rund 100 Ebern.

Die Durchführung eines Hybridzuchtprogramms erfordert heute andere Dimensionen. Die wichtigsten Elemente:

- Zwei Vaterlinien mit einer angestrebten Populationsgröße von mind. 200 Stammsauen / Linie
- Zwei Mutterlinien mit einer Zielgröße von mind. 600 Stammsauen / Linie
- Eine Prüfstation für den Ebereigenleistungstest mit einer Kapazität von mehr als 3.000 geprüften Ebern pro Jahr
- Fünf Besamungsstationen mit über 600 Zuchtlinien- und Endstufenebern mit vorgeschalteten Quarantänebetrieben
- ferner: Vertraglich gebundene Prüf- und Testbetriebe

GESCHLOSSENES ZUCHTPROGRAMM MIT LINIENSPEZIFISCHER SELEKTION

Die **Zuchtmethode** ist gekennzeichnet durch

- die Entwicklung spezialisierter Zuchtlinien (Vater- und Mutterlinien)
- die Selektion in diesen Zuchtlinien aufgrund ihrer spezifischen Ausrichtung

- die Prüfung und Erstellung von Kombinationen aus diesen Zuchtlinien für die Stufen Ferkelerzeugung und Mast.

ENTWICKLUNG DER INZUCHTKOEFFIZIENTEN INNERHALB DER ZUCHTLINIEN

Im BHZP werden die Linien seit Gründung geschlossen geführt und konsequent nach dem jeweiligen linienspezifischen Zuchtziel züchterisch bearbeitet. Der Inzuchtzuwachs wird fortlaufend kontrolliert und durch eine ausreichende effektive Populationsgröße sowie gezielte Paarungspläne auf niedrigem Niveau gehalten.

Lediglich die Vaters-Vaterlinie wurde in den 90er Jahren in nennenswertem Umfang geöffnet, um eine Stresssanierung dieser Linie einzuleiten.

Nach Erarbeitung der wissenschaftlichen Grundlagen durch Prof. Glodek und Dr. Averdunk wurde im BHZP die Indextheorie erfolgreich in der praktischen Schweinezucht konsequent angewendet.

KOMBINATIONSEIGNUNG DER ZUCHTLINIEN

Bei den **Mutterlinien** liegt der züchterische Schwerpunkt auf den Zuchtzielkomponenten Fruchtbarkeit, Vitalität und Zunahmevermögen bei guter Futteraufnahme.

Bei den **Vaterlinien** wird vor allem der Schlachtkörperwert züchterisch beeinflusst. Die Linien werden züchterisch gleichartig weiterentwickelt.

VIERLINIENKREUZUNG IM BHZP

Was heute in der Politik und der Lebensmittelbranche diskutiert wird, war für das BHZP schon in den achtziger Jahren Realität. Als erstes Zuchtunternehmen in Deutschland wurde der züchterische Schwerpunkt auf Stressresistenz und gute Fleischbeschaffenheit gelegt. Mit der Halothansanierung war bereits 1982 begonnen worden. Heute wird das hohe Niveau mit dem MHS-Gentest in allen Linien abgesichert. Die BHZP-Kombinationen

- Eber 65 x db-Sau
- Eber 77 x db-Sau

zeichnen sich durch hohe Wirtschaftlichkeit für Ferkelerzeuger und Mäster sowie hervorragende Ergebnisse in der Fleischbeschaffenheit aus. Die BHZP-Kombinationen basieren auf der organisatorisch anspruchsvollen systematischen Vier- oder Drei-Linien-Kreuzung. Die Vermehrung der Linie 05 erfolgt aufgrund des günstigen Stellungseffekte für Vitalität und Libido beim Endstufeneber.

Der Lebensmittelmarkt hat seit längerem qualitätsorientierte Marktsegmente aufgebaut. Das erfordert auf der Erzeugerseite Qualitätszusammenschlüsse. Deren Mitglieder müssen sich mit standardisierten Produktionsverfahren in solche Ketten einbringen, für die sie damit zu nicht austauschbaren Partnern werden. Die Genetik des BHZP bietet dafür eine geeignete Basis.

Die Erzeugergemeinschaft Osnabrück (EGO) und die Bauernsiegel Erzeugergemeinschaft Elbe-Weser mit der Premium-Fleisch AG sind von Landwirten organisierte bedeutende Erzeugerzusammenschlüsse mit BHZP-Endprodukten im Rahmen von Markenfleischprogrammen.

BHZP-ZUCHTPYRAMIDE

Die **Grundlage der Zuchtarbeit** bilden heute rund 1500 Stammsauen, die in sechs Basiszuchtbetrieben gehalten werden.

Die **Vermehrung** der Zuchtlinien sowie die Erzeugung von Hybridsauen und -ebnern erfolgt in 200 vertraglich angeschlossenen Vermehrungsbetrieben mit rund 30.000 Großelternsauen. Diese Betriebe werden von der Züchtungszentrale zum Teil mit Zuchtschweinen und alle mit Ebersamen beliefert. Sieben Vermehrungsorganisationen betreuen bundesweit die Vermehrungsbetriebe und vermarkten die Hybridsauen und –eber an die nachgelagerte Erzeugerstufe. Die zu verwendenden Tiere, die Produktionskapazitäten und die züchterische Verfahrensweise sind geregelt.

Die effiziente Zuchtarbeit wird für alle Beteiligten durch die Zusammenarbeit aller Produktionsstufen gewährleistet und bietet ökonomische Vorteile. Die vertikale Struktur dient der Erhaltung und dem Ausbau der marktorientierten Qualitätsproduktion und ermöglicht auch eine strenge Qualitäts- und Herkunftssicherung.

BESTIMMUNGSKOMPONENTEN FÜR DEN SELEKTIONSERFOLG

Das Ziel des BHZP ist es, unter Ausnutzung der züchterischen, organisatorischen und gesundheitlichen Möglichkeiten die Gesamtwirtschaftlichkeit der Schweinehaltung durch Züchtung und Verbreitung leistungsstarker Hybridschweine zu verbessern. Das Zuchtziel wird jeweils auf die gegebenen bzw. die für die Zukunft erwarteten Produktions- und Marktverhältnisse ausgerichtet. Der Selektionserfolg ist an den Leistungen der Hybridsauen und Endprodukte zu messen.

Das Zuchtunternehmen steht heute im Wettbewerb mit vielen nationalen und internationalen Zuchtschweineanbietern.

Die züchterische Infrastruktur des BHZP in Basiszucht, zentraler Leistungsprüfung, Vermehrungszucht sowie Testbetrieben im Endstufenbereich und einer umfassenden Datenverarbeitung bilden die Grundlage des züchterischen Erfolges des BHZP.

Zuchtwertschätzungs- und Leistungsprüfungsverfahren können weiterentwickelt und konsequent umgesetzt werden.

Besonderes Augenmerk wird zur Erreichung eines schnellen Zuchtfortschritts auf ein kurzes Generationsintervall in der Basiszuchtstufe gelegt.

Die komplexen Zusammenhänge zur Gestaltung eines erfolgreichen Zuchtprogramms erfordern kompetente Mitarbeiter und wissenschaftliche Beratung für Tierzucht und Veterinärmedizin.

Seit 1994 erfolgt im BHZP die Zuchtwertschätzung mittels BLUP-Tiermodellen. Die Anwendung reicht durch die Nachkommenprüfung von Endstufenebern (TOP-Genetik-Prüfung) hinein bis in die Ferkelerzeugung. Voraussetzung sind Betriebe mit guter Datenqualität.

Der Zuchtwerte der verschiedenen Merkmale werden gemäß linienspezifischen Selektionsschwerpunkten zum Gesamtzuchtwert und damit dem Selektionskriterium zusammengefasst.

QUALITATIVE GENETIK

In der Schweinefleischerzeugung kann auf veränderte Markterfordernisse züchterisch nicht kurzfristig reagiert werden, zumal die Weitergabe des genetischen Fortschritts von der Zucht

bis zum Endverbraucher über mehrere Stufen erfolgt. Umso wichtiger ist eine weitsichtige, wissenschaftlich abgesicherte Zuchtarbeit.

Die konsequente Nutzung agrartechnologischer Innovationen ist verbunden mit einer deutlichen Steigerung der Produktionsleistung. Die bereits verfügbaren und in der Entwicklung befindlichen bio- und gentechnologischen Verfahren lassen es möglich erscheinen, die Begrenzungen der bisherigen züchterischen Arbeit zu überwinden. Reproduktionsbiologische und molekularbiologische Verfahren dürften in absehbarer Zeit die Leistung und die Effizienz sowie die Gesundheit der Tierproduktion nachhaltig beeinflussen.

Neben der konventionellen Zuchtarbeit investiert die Züchtungszentrale daher auch in molekular-gentechnische Forschungen. Die Züchtungszentrale ist über den Förderverein Biotechnologieforschung (FBF) in das Projekt „Defektgenkartierung beim Schwein“ eingebunden. Mit „Pordictor“, EU-Projekt zur molekulargenetischen Analyse der Muskelentwicklung und Fleischbeschaffenheit, ist die Züchtungszentrale an internationalen Forschungsnetzwerken maßgeblich beteiligt.

STATIONSPRÜFUNG DER EBER

Die Züchtungszentrale betreibt eine eigene moderne Leistungsprüfungsstation mit Gruppenhaltung und automatischer individueller Futteraufnahmeregistrierung. Die zentral geprüften Linienener durchlaufen eine gemeinsame Ferkel- und Läuferaufzucht, danach beginnt im Alter von ca. 84 Tagen die eigentliche zeitbezogene Prüfung.

Alle Eber werden zum Prüfungsende dem Eigenleistungstest unterzogen: Es wird die Tageszunahme im Prüfabschnitt ermittelt, und die Rückenspeck- und Muskeldicke wird mit Ultraschallmessungen erfasst. Das Exterieur (Fundament, Rahmen und Bemuskelung) wird anhand linearer Merkmale mit einer Notenskala von 1 bis 5 beschrieben. Die Beurteilung des Fundamentes umfasst die Stellung und Fesselung der Hinter- und Vorderhand und eine gesonderte Beurteilung der Klauen.

Die nach BLUP-Zuchtwert und Exterieur besten ca. 10 Prozent der eigenleistungsgeprüften Eber werden zur Remontierung der Linienener in den Besamungsstationen genutzt. Von den gemerzten Ebern werden Schlachtkörpermerkmale und die Fleischbeschaffenheit gezielt als Informationsquelle für die Zuchtwertschätzung (Voll- bzw. Halbgeschwisterdaten) verwendet.

Die Leistungsprüfung der Linieneber endet nicht mit dem Besamungseinsatz sondern wird intensiv fortgesetzt: Die Eber werden auf Spermaqualität, Besamungserfolg, Wurfgröße und Anomaliefrequenz fortlaufend geprüft, auffällige Eber werden systematisch in kurzen Intervallen gemerzt.

Des weiteren wird die Veränderung des BLUP-Zuchtwertes infolge neu hinzu kommender Verwandtenleistungen für Mastleistung und Schlachtkörperwert beobachtet und als Kriterium für Merzungsentscheidungen mit herangezogen. Auch die Selektionsquote der Nachkommen (z.B. Eignung als Hybridsau) wird später berücksichtigt.

UMFASSENDE DATENVERBUND

Bei der systematischen Zuchtlinienkreuzung werden leistungsgeprüfte Zuchttieren oder Sperma von der nächsthöheren Zuchtstufe bezogen. Das erfordert integrierte Organisationsformen mit eng abgestimmter Zusammenarbeit zwischen Zuchtstufe (Basis- und Vermehrungszucht), Produktionsstufe (Ferkelerzeugung und Mast) und Vermarktungs-/Verarbeitungsstufe.

Der züchterische Entscheidungsablauf wird maßgeblich durch ein zentrales Datenverarbeitungssystem der Züchtungszentrale, in dem Daten aus allen Stufen erfasst werden, gesteuert. Für die Anwendung der BLUP-Zuchtwertschätzung ist ein Datenverbund über alle Zuchtbetriebe erforderlich. Dieser ist seit vielen Jahren im BHZP realisiert. Alle Daten werden routinemäßig an die Zentrale nach Lüneburg weitergeleitet und in einem Datenpool zur Auswertung zusammengeführt. Garant für eine aussagekräftige Datenqualität ist die eigene Software, die in allen Zuchtbetrieben sowie in der EDV-Zentrale zum Einsatz kommt. Die Datenbank bildet die Grundlage für populationsgenetische Analysen, Zuchtwertschätzung und Spezialauswertungen, darunter auch für veterinärmedizinische oder produktions-technische Fragestellungen.

Die für den überbetrieblichen Vergleich von Zuchtwerten notwendige genetische Verknüpfung zwischen den Betrieben wird durch den ausschließlichen Einsatz der künstlichen Besamung in den Basiszucht- und Reinzuchtzwischenvermehrungs- sowie Ebervermehrungsbetrieben gewährleistet. Auch in den KB-Stationen findet selbst entwickelte Software ihre Anwendung.

Der db-Planer, ein Sauenmanagementprogramm für Ferkelerzeuger, wird ständig weiterentwickelt und erschließt sich einen immer größeren Kundenkreis.

ERFOLG ANGEWANDTER TIERZUCHTWISSENSCHAFTEN

Neben dem globalen Ziel, die Wettbewerbsstellung der deutschen Schweinefleischerzeugung zu festigen und auszubauen, gibt es für das BHZP weitere zentrale Aufgaben wie die Erzielung einer hohen Wirtschaftlichkeit, hohe Produktsicherheit und optimaler Qualität von Schweinefleisch. Das ist in der Vergangenheit erfolgreich umgesetzt worden.

Für die Zukunft erwarten wir, dass sich für die deutsche und europäische Landwirtschaft sehr bald schon neue Realitäten und Herausforderungen ergeben werden. Der Strukturwandel hin zu größeren Beständen in den Erzeugerbetrieben vollzieht sich immer schneller. Es gilt nach wie vor, die vorhandenen Reserven in der Kostensenkung, im Management und in der Leistung auszureizen.

Das BHZP und die Züchtungszentrale haben von der Zusammenarbeit mit der Wissenschaft enorm profitiert. Wir halten das auch weiterhin für unabdingbar und sind fest davon überzeugt, dass wir durch die Forschung und wissenschaftlichen Rat entscheidungssicherer werden.

Die Wissenschaft arbeitet mit dem Zuchtunternehmen im Bereich Forschung und Entwicklung eng zusammen, und diese Verknüpfung gewährleistet die zukünftige Leistungsfähigkeit des BHZP. Die Zusammenarbeit ist für beide Seiten förderlich und Professor Dr. Glodek hat den Erfolg der Symbiose deutlich unter Beweis gestellt. Die Zukunftsausrichtung des Zuchtunternehmens hängt entscheidend von den Impulsen aus der Forschung und der Einführung in die Praxis ab.

PERSPEKTIVEN DER TIERZUCHT

HENNER SIMIANER

Institut für Tierzucht und Haustiergenetik, Georg-August-Universität Göttingen

EINLEITUNG

Die Aufgabenstellung der Tierzucht ist, Nutztierpopulationen so zu entwickeln, dass mit ihnen unter den gegebenen Rahmenbedingungen eine wirtschaftliche, tiergerechte und nachhaltige Erzeugung der Produkte in der erforderlichen Qualität möglich ist. Da Tierzucht eine in die Zukunft gerichtete Maßnahme ist, sind die Zuchtziele auf die zukünftigen Rahmenbedingungen auszurichten.

Dies ist naturgemäß problematisch, der Zeithorizont richtet sich dabei wesentlich nach dem Generationsintervall der betreffenden Nutztierart. Während zum Beispiel beim Geflügel das Generationsintervall nur etwa ein Jahr beträgt, sind dies beim Milchrind auf der Vaterseite sechs bis acht Jahre. So lange dauert es mindestens, bis eine heute beschlossene Änderung im Zuchtziel auch im vollen Umfang in der Population umgesetzt ist.

Betrachtet man Organisationen der Tierzucht als Unternehmen, so ist eine der wesentlichen unternehmerischen Entscheidungen die Definition des Zuchtziels, welche wesentlich von der korrekten Einschätzung der zukünftigen Rahmenbedingungen abhängt. Nur wer unter ggf. geänderten Rahmenbedingungen die am besten geeigneten Zuchtprodukte anbieten kann, wird langfristig wirtschaftlich bestehen können.

Die Konzeption und Implementierung des Zuchtprogramms ist entscheidend durch die verfügbaren Techniken geprägt. Kaum eine Technologie hat die Zuchtpraxis in den wirtschaftlich bedeutendsten Tierarten in den vergangenen 50 Jahren so beeinflusst wie die künstliche Besamung. Hingegen sind andere Biotechnologien, wie z.B. der Embryotransfer beim Rind, bis heute hinter den (etwas vollmundig geschürten) Erwartungen zurück geblieben. Theoretisch überlegenen Rinderzuchtprogramme, die auf entsprechend hohen weiblichen Reproduktionsraten basieren, wie z.B. MOET-Programme (NICHOLAS UND SMITH 1983) haben sich aufgrund der unzureichenden Effizienz der verfügbaren Biotechnologien bis heute nicht durchgesetzt.

In diesem Beitrag soll zunächst auf absehbare Veränderungen der Rahmenbedingungen der Tierproduktion eingegangen werden. Anschließend wird exemplarisch anhand dreier ausgewählter Beispiele auf zukünftige Entwicklungen und Chancen eingegangen. Abschließend werden die Perspektiven der Tierzuchtforschung und auch die Herausforderungen angesprochen.

ENTWICKLUNG DER RAHMENBEDINGUNGEN

Die Rahmenbedingungen der Tierproduktion, und damit auch der Tierzucht, lassen sich einteilen in:

- **Genetische Rahmenbedingungen:** verfügbare Populationen und genetische Variabilität etc.
- **Rechtliche Rahmenbedingungen:** Gesetze und Verträge auf internationaler, nationaler und Länderebene.
- **Technische Rahmenbedingungen:** Möglichkeit des Einsatzes von Technologien in der Produktion, Reproduktion und Leistungsprüfung
- **Markt und Verbrauchererwartungen:** Entwicklung der Absatzmöglichkeiten und Chancen der Einkommenserzielung mit der Tierproduktion einschließlich der politisch-ökonomischen Regulierung, etwa innerhalb der Europäischen Marktordnungen.

Bei den ökonomischen Rahmenbedingungen spielt insbesondere die Entwicklung der Nachfrage nach tierischen Produkten eine zentrale Rolle. Diese ist sicher Abhängig vom Bezugsrahmen.

- Der Verbrauch, und damit die Nachfrage nach Produkten der Tierproduktion auf nationaler Ebene nimmt langfristig ab. Dies liegt zum einen am prognostizierten Rückgang der Wohnbevölkerung, zum anderen aber auch an der Umstellung der Ernährungsweise, die seit einiger Zeit zum Beispiel mit einem Rückgang des Fleischkonsums zu Gunsten pflanzlicher Produkte einher geht. Es ist zu erwarten, dass diese Tendenz von jedem neuerlichen, medial beförderten ‚Lebensmittelskandal‘ weiter verstärkt wird.

- Auf der Ebene der Europäischen Union wird die Nachfrage nach Lebensmitteln tierischen Ursprungs tendenziell eher leicht wachsen. Dies gilt insbesondere für die ab 2004 erweiterte Union, da durch die Angleichung der Lebensverhältnisse in den Beitrittsländern eine Erhöhung des Lebensstandards und damit auch eine Tendenz zur Substitution pflanzlicher Nahrungsmittel durch solche tierischen Ursprungs erfolgt. Gleichzeitig ist auch eine Tendenz hin zu qualitativ besseren Nahrungsmitteln und zu einem höheren Veredlungsniveau zu erwarten.
- Auf globaler Ebene ist schon aufgrund des fortwährenden Bevölkerungswachstums mit einer steigenden Nachfrage nach Nahrungsmitteln tierischer Herkunft zu rechnen. Dieser Trend wird unterstützt durch das Phänomen, dass mit einem steigenden Pro-Kopf-Einkommen auch der Fleischkonsum tendenziell ansteigt. Durch die Bemühungen, in den bevölkerungsreichsten Schwellenländern, wie z.B. China, Indien, Indonesien oder Nigeria die wirtschaftliche Situation der Bevölkerung zu verbessern, wird es zu einer erheblichen Nachfragesteigerung nach Lebensmitteln tierischen Ursprungs kommen („Livestock Revolution“). Es ist abzusehen, dass diese Nachfrage zu einem überproportionalen Anteil durch Erzeugnisse aus Aquakultur gedeckt werden wird.

Für die Tierproduktion in Deutschland bedeutet diese Entwicklung, dass national mit schrumpfenden Märkten zu rechnen ist. Dies kann durch eine entsprechende Exportorientierung kompensiert werden. Für die Tierzucht ergibt sich hieraus die Chance, aber auch die Herausforderung, sich mehr als Technologie- und Systemlieferant für Exportmärkte zu verstehen, indem das in nationalen Zuchtprogrammen etablierte Know-How als Dienstleistung im europäischen oder globalen Markt angeboten wird. Entsprechende Entwicklungen sind im Bereich der Zuchtberatung (z.B. durch die ADR Projekt GmbH, Bonn), der Zuchtwertschätzung (durch die VIT w.V., Verden) oder durch international tätige Zuchtunternehmen wie Lohmann Tierzucht GmbH (Cuxhaven) bereits eingeleitet, werden jedoch in Zukunft an Bedeutung gewinnen.

Die politischen Entwicklungen innerhalb der EU aber auch die Ansätze zur Liberalisierung des Welthandels für Agrarprodukte im Rahmen der WTO weisen darauf hin, dass langfristig nur eine Produktion zu Weltmarktpreisen am Markt konkurrenzfähig sein wird. Diese Tendenz wird voraussichtlich innerhalb der EU abgemildert durch eine produktionsunabhängige Vergütung (Entkopplung) jener Zusatzfunktionen der Landwirtschaft, für welche keine

Marktpreise zu erlangen sind. Diese Zusatzfunktionen können etwa Umweltschutz, Freihalten der Landschaft in Fremdenverkehrsregionen, Erhaltung genetischer Ressourcen, Deichschutz und ähnliches sein. Für die Tierzucht ergibt sich daraus zum einen, die Zuchtziele mehr auf Kosteneffizienz als auf die absolute, zum Teil teuer bezahlte, Spitzenleistung auszurichten. Zum anderen ist abzusehen, dass der Strukturwandel, etwa was die Entwicklung der Bestandsgrößen in der Milchvieh- und Schweineproduktion angeht, sich weiter beschleunigen wird, so dass in der Zukunft insbesondere problemlose, ‚großanlagentaugliche‘ Tiere nachgefragt werden.

Mit steigenden Betriebsgrößen und dem Rückgang der öffentlichen Förderung steigen auch die Anforderungen an die Struktur von Zuchtorganisationen. Der verstärkte Technologieeinsatz setzt eine gewisse kritische Größe voraus, da nur dann die notwendige Kosteneffizienz zu erreichen ist. Im Bereich der Milchviehzucht hat sich Deutschland im internationalen Vergleich zu viele Organisationen, zu viele unabhängige Zuchtprogramme und damit auch zu hohe Züchtungskosten geleistet. In diesem Bereich ist der Strukturwandel in Form von Fusionen und Kooperationen in Gang gekommen. Da auf den schrumpfenden nationalen Märkten Wachstum nur durch Fusionen, durch Diversifizierung in andere Technologiebereiche, oder durch einen Verdrängungswettbewerb möglich ist, entsteht ein Druck hin zu Aktivitäten in Auslandsmärkten oder zu Kooperationen und Fusionen mit internationalen Partnern.

Andererseits ist die theoretisch erwartete Abhängigkeit des Zuchtfortschrittes von der Größe der aktiven Zuchtpopulation empirisch nicht nachweisbar (GRANDKE UND SIMIANER, 1998), so dass auch kleine Organisationen durch effizienten Technologieeinsatz und innovatives Zuchtmanagement züchterisch konkurrenzfähig sein können.

Es ist abzusehen, dass der Staat sich in Zukunft aus der direkten Förderung der Tierproduktion, z.B. der Leistungsprüfung zurückziehen wird. Andererseits steigt die Regulierungsintensität in Bereichen, die die Tierproduktion unmittelbar tangieren, also etwa im Tierschutz, Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit, Immissionsschutz oder Tierarzneimittelrecht. Wenn diese Maßnahmen im einzelnen sicherlich auch die berechtigten Anforderungen der Gesellschaft an die Tierproduktion widerspiegeln, so führen sie doch häufig zu so nicht gewünschten Konsequenzen. So können übermäßige Vorschriften im Baurecht dazu führen, dass sich Stallneubauten erheblich verzögern bzw. auf diese ganz verzichtet wird und statt dessen Altanlagen weiter genutzt werden, die weder tier- noch umweltgerecht sind.

Was die technischen Rahmenbedingungen der Tierzucht angeht leben wir in einer Zeit des Umbruchs. Neuartige Technologien sind im Prinzip verfügbar, bis zum Routineeinsatz in der Tierzuchtpraxis sind jedoch noch erhebliche Entwicklungen zu leisten. Die neuen biotechnologischen Möglichkeiten werden am besten symbolisiert durch

- den Abschluss der Sequenzierung des Humangenoms (LANDER ET AL. 2001) mit Folgeprojekten zur Sequenzierung von Nutztiergenomen, mit deren Ergebnissen in den nächsten Jahren zu rechnen ist. Insbesondere aus der Human- und Modelltiergenomforschung ist mit erheblichen ‚Spin-off‘-Ergebnissen zu rechnen, die nutzbringend auch in der Tierzucht eingesetzt werden können.
- Die mit dem Schaf Dolly (WILMUT ET AL. 1997) erstmals demonstrierte Möglichkeit der somatischen Klonierung, mit der aus bereits differenzierten Zellen adulter Tiere genetisch identische Kopien erstellt werden.

Obwohl es sich in beiden Fällen um qualitative technologische Durchbrüche handelt, müssen die Konsequenzen für die Tierzucht nüchtern abgeschätzt werden. Am Beispiel des Klonens wird die Problematik vielleicht am besten im Argument deutlich, dass züchterische Selektion genetische Variabilität erfordert, Klonierung hingegen zur Uniformität führt. Bis auf einige wenige, eher exotische Varianten, ist der züchterische Nutzen des Klonens bis heute nicht überzeugend dargelegt.

In beiden Fällen besteht auch eine erhebliche Diskrepanz zwischen den Hoffnungen und Erwartungen der Wissenschaft und den Befürchtungen der Öffentlichkeit und der Verbraucher, die diesen Entwicklungen eher kritisch bis ablehnend gegenüber stehen. Wenn diese neuen Technologien in der Zukunft eine Rolle in der Zuchtpraxis spielen sollen, so ist eine offene Kommunikation über Chancen und Risiken von zentraler Bedeutung.

EIN BEISPIEL FÜR NEUE PROBLEMSTELLUNGEN: ERHALTUNG DER BIODIVERSITÄT

Die Erhaltung der genetischen Diversität der Nutztiere wurde im vergangenen Jahrzehnt als Aufgabe von zentraler Bedeutung erkannt. Ausgangspunkt war sich die 1992 verabschiedete Convention on Biological Diversity, die als Ergebnis des ‚Earth Summit‘ von Rio de Janeiro den Erhalt der Biodiversität als Menschheitsaufgabe anerkannt hat. Die Signatarstaaten der

Konvention haben sich darauf verpflichtet, entsprechende Maßnahmen einzuleiten, wobei für den Bereich der Nutztiere der FAO hierbei eine Schlüsselfunktion zukommt.

Dass die Situation kritisch ist, lässt sich vielleicht am besten daran ablesen, dass von den weltweit ca. 6400 Nutztierassen ca. 1 bis 2 Prozent pro Jahr verloren gehen (SCHERF, 2000). Aber selbst in sehr großen Populationen, wie z.B. der weltweiten Holsteinpopulation, ist auf Grund von einheitlichen Zuchtzielen und der Dominanz einiger weniger Linien eine fortschreitende genetische Verengung zu beobachten (MIGLIOR ET AL. 1995).

Maßnahmen zur Erhaltung der genetischen Diversität sind schon aus ökonomische Gründen geboten. SMITH (1984) hat mit versicherungsmathematischen Argumenten gezeigt, dass in geschlossenen Zuchtprogrammen die Unterhaltung von Reservelinien eine lohnende Investition ist. Ein wesentliches Argument für die Erhaltung von Rassen, die unter heutigen Marktbedingungen nicht konkurrenzfähig sind, ist deren optionaler Wert, d.h. dass diese Rassen vielleicht genetische Eigenschaften haben, die unter zukünftigen Produktionsbedingungen oder Marktanforderungen wertvoll sein können.

Die Frage, in welchem Umfang Mittel für die Erhaltung der genetischen Diversität von Nutztieren eingesetzt werden, ist eine Frage politischer Prioritäten und wissenschaftlich nicht zu beantworten. Hingegen ist es durchaus möglich, bei einer gegebenen Investitionssumme diejenige Allokation zu bestimmen, mit der das Maximum an genetischer Diversität erhalten wird.

Die methodische Grundlage für die Lösung dieses Optimierungsproblems stammt von dem Ökonomen WEITZMAN (1992, 1993). SIMIANER ET AL. (2003) haben auf der Basis populationsgenetischer Zusammenhänge gezeigt, wie verschiedene Strategien zur Erhaltung der Diversität in das von WEITZMAN vorgeschlagene Konzept integriert werden können. Generell ist zwischen verschiedenen Szenarien zu unterscheiden, und zwar einerseits auf der Seite der Gestaltung der Erhaltungsmaßnahmen, andererseits auf der Seite der Auswirkungen:

In Bezug auf die Kosten eines Erhaltungsprogramms in einer Population ist zu unterscheiden zwischen

- **Fixen Kosten:** Diese Kosten sind von der Größe der Population unabhängig. Dies können zunächst einfach die Kosten der Einrichtung einer Erhaltungsmaßnahme sein (Personal, Räume, Logistik etc.). Auch Maßnahmen wie z.B. Öffentlichkeitsarbeit,

Erstellung von Informationsmaterial, Anlage einer zentralen Kryokonserven (z.B. Spermien oder Embryonen) sind von der Größe der Population weitgehend unabhängig.

- **Variablen Kosten:** Diese Kosten sind proportional zur Tierzahl, insbesondere können dies z.B. Prämien sein, die an die Tierhalter zum Ausgleich einer leistungsmäßigen Unterlegenheit gegenüber vergleichbaren Rassen gezahlt werden.

Auch die Auswirkungen eines Erhaltungszuchtprogramms können danach klassifiziert werden, ob sie auf die (effektive) Populationsgröße einen additiven oder multiplikativen Effekt haben:

- **Additiver Effekt:** Durch Massnahmen wie z.B. die Anlage einer Kryokonserven oder einer ex situ erhaltenen Tiergruppe wird, unabhängig von der Entwicklung der ‚Restpopulation‘, eine genetische Stichprobe mit einem definierten Umfang gesichert.
- **Multiplikativer Effekt:** Durch Information und Schulung kann erreicht werden, dass z.B. durch Konstanthaltung der Familiengröße die effektive Populationsgröße um einen konstanten Faktor erhöht wird.

SIMIANER ET AL. (2003) haben gezeigt, dass sich aus den unterschiedlichen Kombinationen dieser beiden Klassifikationen von Massnahmen und Wirkungen unterschiedliche Funktionstypen ergeben, mit denen die Kosteneffizienz eines zu Erhaltungszwecken eingesetzten Betrages beschrieben werden kann.

Die Vorgehensweise kann am Beispiel der Erhaltung von 26 afrikanischen Rinderrassen (*Bos taurus* und Sanga = *Bos taurus* x *Bos Indicus*) demonstriert werden. In TABELLE 1 sind die Rassen, deren relativer Gefährdungsstatus und die sogenannte ‚marginale Diversität‘ dargestellt. Der Gefährdungsstatus ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine Rasse in den nächsten 50 Jahren ausstirbt. Im vorliegenden Fall liegt diese Wahrscheinlichkeit zwischen 20 (Nguni) und 77 (Sheko) Prozent. Diese Wahrscheinlichkeiten sind der Arbeit von REIST-MARTI ET AL. (2003) entnommen und wurden aus einer Vielzahl von Indikatoren abgeleitet, unter anderem der Populationsgröße, aber auch der geographischen Verteilung, der kulturellen und religiösen Bedeutung der Rasse, dem Vorhandensein von Zucht- oder Erhaltungsprogrammen und anderem mehr. Die mittlere Aussterbewahrscheinlichkeit von etwa 50% bedeutet, dass in 50 Jahren etwa die Hälfte der dargestellten Rassen ausgestorben sein wird. Dies korrespondiert mit Zahlen der FAO, nach denen derzeit jährlich in bis zwei Prozent der dokumentierten Nutztierassen aussterben (SCHERF, 2000).

TABELLE 1: Rassenbezeichnung, Aussterbewahrscheinlichkeit (z_i) und marginale Diversität (m_i) der 26 betrachteten Rassen

Rasse	z_i	m_i	Rasse	z_i	m_i
ABIGAR	0.47	-0.045	MASHONA	0.32	-0.054
AFAR	0.43	-0.081	MUTURU	0.43	-0.376
AFRICANER	0.30	-0.118	N'DAMA	0.33	-0.181
ANKOLE	0.45	-0.104	NAMCHI	0.47	-0.106
BALADI	0.43	-0.117	NGUNI	0.20	-0.053
BAOULÉ	0.48	-0.113	NKONE	0.50	-0.100
BAROTSE	0.57	-0.064	PEDI	0.63	-0.134
BLONDE D'OULMÈS	0.47	-0.180	RAYA-AZEBO	0.37	-0.061
DANAKIL	0.50	-0.070	SHEKO	0.77	-0.061
KAOKOLAND	0.57	-0.065	SOMBA	0.50	-0.081
KAPSIKI	0.67	-0.078	TONGA	0.47	-0.052
KAVANGO	0.47	-0.094	TULI	0.32	-0.066
KURI	0.56	-0.076	WATUSI	0.57	-0.085

Die marginale Diversität einer Rasse X ist definiert als die Veränderung der Diversität der gesamten Gruppe von 26 Rassen, wenn die Aussterbewahrscheinlichkeit der Rasse X um eine Einheit erhöht wird. Da die zukünftige Diversität sinkt, wenn das Aussterben einer Rasse wahrscheinlicher wird, hat die marginale Diversität ein negatives Vorzeichen. Sie ist ein gutes Maß für den Beitrag einer Rasse zur Diversität der Gruppe, MARTI UND SIMIANER (2002) schlugen diesen Parameter als wichtigste Kenngröße zur Ableitung von Erhaltungsprioritäten vor. Aus TABELLE 1 wird deutlich, dass die am meisten gefährdeten Rassen (Sheko, Kapsiki und Pedi) nicht notwendigerweise auch die Rassen mit der höchsten absoluten marginalen Diversität (Muturu, N'dama und Blonde d'Oulmès) sind. Insbesondere Muturu zeichnet sich durch eine große phylogenetische Distanz zur untersuchten Rassen-
gruppe aus (ABBILDUNG 1).

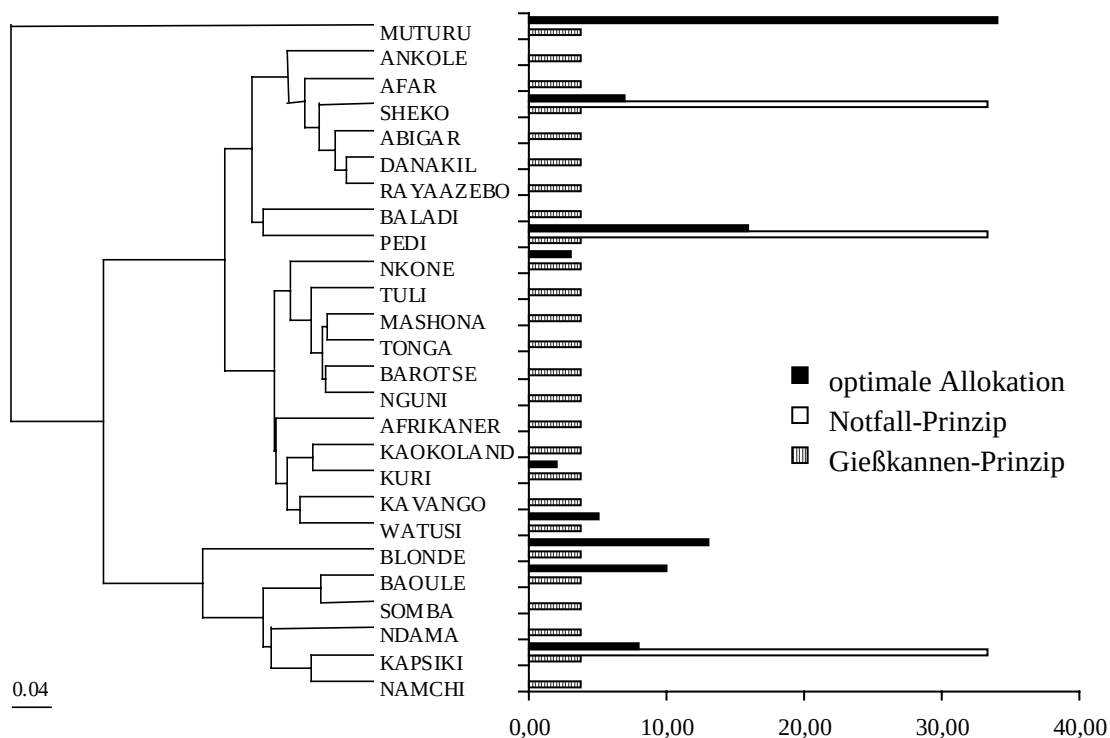


ABBILDUNG 1: Phylogenetischer Baum der 26 Rassen und prozentuale Allokation der Ressourcen zur Erhaltung der Diversität unter den drei betrachteten Szenarien.

Am vorliegenden Beispiel wurde der Effekt von drei verschiedenen Erhaltungsstrategien verglichen:

- **Das Gießkannen-Prinzip:** Die für Erhaltungsmaßnahmen verfügbaren Mittel werden auf alle Rassen gleichmäßig verteilt, d.h. für jede der Rassen wird $1/26$ des Gesamtbudgets eingesetzt.
- **Das Notfall-Prinzip:** Die verfügbaren Mittel werden nur für die am meisten gefährdeten Rassen ausgegeben, im vorliegenden Fall wird jeweils ein Drittel der Gesamtmittel für die Erhaltung der Rassen Sheko, Pedi und Kapsiki ausgegeben
- **Die optimale Allokation:** Mittels eines von SIMIANER (2002) vorgeschlagenen Algorithmus werden die Mittel auf die 26 Rassen so verteilt, dass die erhaltene Diversität maximal ist.

Das verfügbare Gesamtbudget wurde so gewählt, dass bei Anwendung des Gießkannenprinzips der Verlust an Diversität um zehn Prozent reduziert wird. Der selbe Betrag wurde bei den beiden anderen Szenarien zu Grunde gelegt.

Wie aus ABBILDUNG 1 zu sehen ist, werden bei optimaler Allokation der Ressourcen neun der 26 Rassen gefördert, wobei etwa 35 Prozent der verfügbaren Mittel für die Erhaltung der Muturu-Rasse ausgegeben werden. Auch die drei am stärksten gefährdeten Rassen sind in die Förderung einbezogen.

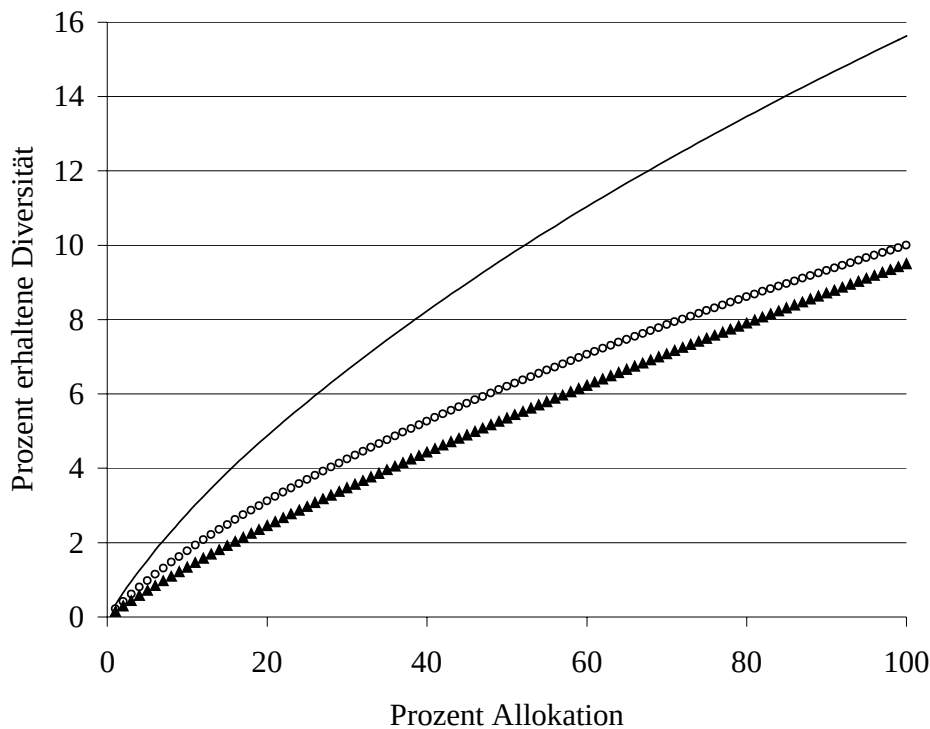


ABBILDUNG 2: Prozent erhaltene Diversität als Funktion der prozentualen Allokation der eingesetzten Ressourcen unter den drei betrachteten Szenarien optimale Allokation —, Notfall-Prinzip ▲ und Gießkannen-Prinzip ○.

In ABBILDUNG 2 ist dargestellt, wie sich die drei Erhaltungsstrategien in Form von ‚erhaltener Biodiversität‘ auswirken. Dabei ist der Erhaltungseffekt in Abhängigkeit vom Anteil eingesetzter Mittel dargestellt. Das Notfall-Prinzip führt gegenüber dem Gießkannen-Prinzip zu einem geringfügig höheren Verlust an Diversität. Bei einer optimalen Ressourcenallokation werden nur ca. 55 Prozent der ansonsten eingesetzten Mittel benötigt um den gleichen Erhaltungseffekt zu erzielen wie mit den Referenzstrategien. Wird die gleiche Summe eingesetzt, so ist die erzielte Erhaltungswirkung etwa 60% höher als mit dem Gießkannen- oder mit dem Notfall-Prinzip erreicht werden kann.

Global wird die Notwendigkeit der Erhaltung genetischer Diversität bei Nutztieren immer die für diesen Zweck verfügbaren Mittel übersteigen. Aus diesem Grund ist es dringend erforderlich, Strategien zu entwickeln, mit denen der Einsatz der verfügbaren Mittel optimal gestaltet werden kann. Die hier vorgeschlagene Vorgehensweise ist ein erster Ansatz hierzu, muss aber sicher noch im Detail ausgearbeitet werden. Insbesondere die Kosteneffizienz verschiedener Erhaltungsstrategien, d.h. wie viel ‚erhaltene Diversität‘ bekomme ich für einen eingesetzten Euro, muss für verschiedene Szenarien empirisch bestimmt und hierauf aufbauend verallgemeinert und modelliert werden. Aus globaler Sicht wird es jedoch von zentraler Bedeutung sein, den Entscheidungsträgern auf nationaler und internationaler Ebene optimale Planungsstrategien und Richtlinien für einen Mitteleinsatz mit maximaler Kosteneffizienz anzubieten.

Ein Beispiel für neue Zuchtziele: Funktionale Nutzungsdauer

In Zuchtprogrammen beziehen sich die primären Zuchtziele meist auf die spezifischen Leistungsmerkmale der jeweiligen Art, also das Potenzial des Tieres, das jeweilige Produkt (z.B. Milch, Eier oder Fleisch) in der gewünschten Menge und Qualität zu produzieren. Ein zweiter Merkmalskomplex umfasst Effizienzmerkmale, also welcher Input im Verhältnis zum Output erforderlich ist. Das beste Beispiel hierfür sind Merkmale der Futterverwertung, aber auch die tägliche Zunahme von Masttieren zählt zu dieser Merkmalskategorie, da hier der Input an fixen Stallplatzkosten ins Verhältnis zu den pro Zeiteinheit erzeugten Masttieren gesetzt wird. In diese Merkmalskategorie ist ebenfalls die Nutzungsdauer (z.B. bei Milchrind, Mutterkühen und Sauen in der Ferkelerzeugung) einzuordnen, da mit einer hohen Nutzungsdauer die fixen Remontierungs- und Aufzuchtkosten über einen längeren Zeitraum abgeschrieben werden und damit die erzeugte Produkteinheit (kg Milch, abgesetzte Kälber oder Ferkel) anteilig mit geringeren Fixkosten belastet wird.

Die Nutzungsdauer muss allerdings relativ zur Leistung des Tieres gesehen werden. Es ist sicher nicht wünschenswert, z.B. eine Kuh mit einer unzureichenden Milchleistung möglichst lange zu halten. Häufig ist es allerdings umgekehrt, dass nämlich Kühe mit der höchsten Leistung aus funktionellen Gründen ausscheiden. Die aktuelle mittlere Nutzungsdauer in der deutschen Holsteinpopulation beträgt nur etwa 2.5 Laktationen, was einer Remontierungsquote von ca. 36 Prozent entspricht. Die Abgangsursachen teilen sich in etwa gleichmäßig

auf die drei Problembereiche Fruchtbarkeit, Euter und Fundament auf, nur sechs Prozent der Tiere gehen wegen unzureichender Leistung ab.

Aus diesen Gründen wurde als Zuchtziel die funktionale, also die um das Leistungsniveau korrigierte Nutzungsdauer vorgeschlagen (DUCROCQ, 1987). Bei der züchterischen Verbesserung der funktionalen Nutzungsdauer ist man allerdings mit zwei methodischen Problemen konfrontiert:

1. Die Information über die tatsächliche Nutzungsdauer fällt erst spät an, nämlich wenn ein Tier schon abgegangen ist. Dies ist züchterisch ungünstig, da der Zuchtfortschritt pro Zeiteinheit umgekehrt proportional zum Generationsintervall ist. Es wurde daher versucht, die erwartete Nutzungsdauer eines Tieres über früh erfassbare Hilfsmerkmale, z.B. des Exterieurs, abzuschätzen (siehe z.B. BÜNGER, 1999) oder die Nutzungsdauer durch die ‚Stayability‘ zu ersetzen. Dies ist, auf einen Bullen bezogen, der Anteil der Töchter, der ein gewisses Alter, z.B. 60 Monate erreicht (VAN DOORMAL ET AL. 1985).
2. Bei der Nutzungsdauer handelt es sich um ein ‚zensiertes‘ Merkmal, da zu einem gegebenen Zeitpunkt nur für die Tiere, die schon abgegangen sind, der exakte Merkmalswert feststeht. Für die aktuell noch lebenden Zuchttiere ist bekannt, dass sie zumindest ihr aktuelles Alter erreicht haben, nicht aber, wie alt sie noch werden können.

Der methodisch korrekte Ansatz zur statistischen Auswertung von Nutzungsdauerdaten ist die sog. Survivalanalyse, die in Form des Programm-Pakets ‚Survival Kit‘ (DUCROCQ UND SÖLKNER, 1999) für tierzüchterische Anwendungen implementiert wurde und das die angesprochenen Problempunkte in statistisch geeigneter Weise berücksichtigt.

Neben der methodischen Umsetzung ist allerdings die Gewichtung des Merkmals ‚funktionale Nutzungsdauer‘ im Zuchtziel von entscheidender Bedeutung. Diese hängt wesentlich vom Grenznutzen des Merkmals ab, also davon, wie sich die Gesamtökonomie des Produktionssystems verändert, wenn die Nutzungsdauer um eine Einheit (also z.B. ein Jahr) verändert wird.

Dies wurde auf der Basis der aktuellen Populationsparameter der deutschen Holstein-Population untersucht. Grundlage war der Ansatz, innerhalb der Laktationen die Abgangswahrscheinlichkeit um jeweils 25 Prozent zu senken, wobei die Betrachtung auf die ersten acht Laktationen beschränkt wurde und die Abgangswahrscheinlichkeit bei der achten Lakta-

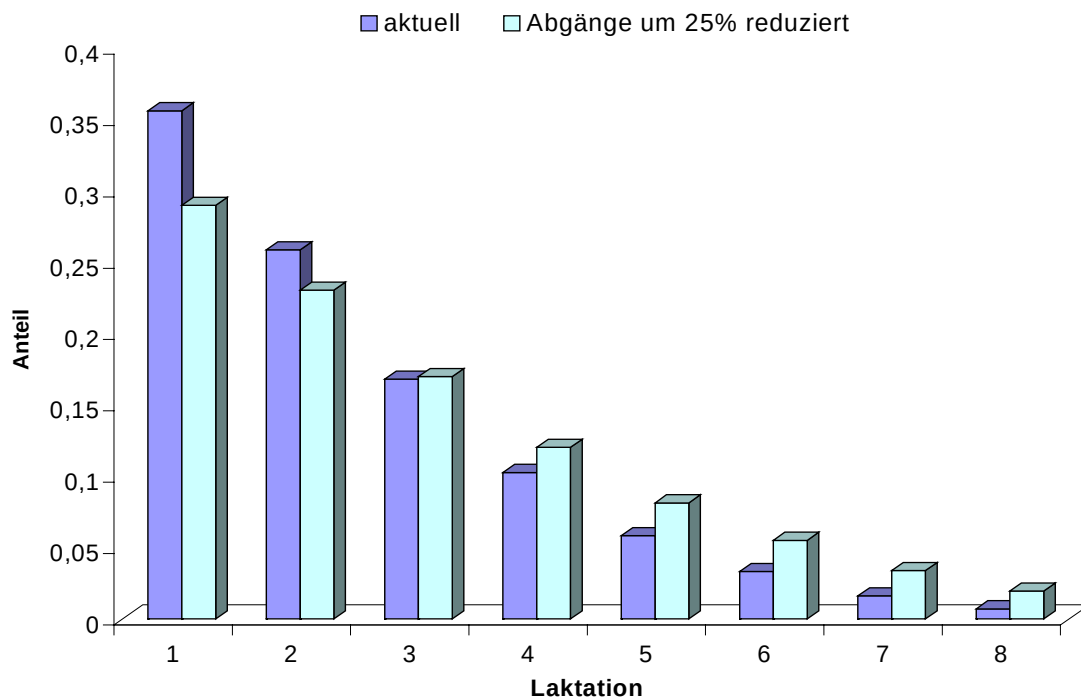


ABBILDUNG 3: Altersstruktur der Population unter Annahme der aktuellen und bei um 25 Prozent reduzierten Abgangswahrscheinlichkeiten für die ersten acht Laktationen.

tion auf 100 Prozent fixiert wurde. In ABBILDUNG 3 ist die hieraus resultierende Altersstruktur zu erkennen, die im Vergleich zur aktuellen Situation durch eine relative Abnahme der Kühe in der ersten und zweiten Laktation und die Zunahme der Kühe in höheren Laktationen gekennzeichnet ist. Durch die Verminderung der Abgangswahrscheinlichkeit steigt die mittlere Nutzungsdauer von 2,5 auf 2,9 Laktationen und somit um 0,4 Laktationen oder 16%. Da gleichzeitig relativ weniger Färsenleistungen und mehr ‚höhere‘ Laktationen mit einer höheren Milchleistung erbracht werden, steigt die erwartete mittlere Milchmenge von 7779 auf 7836 kg, was einer Steigerung um etwa 0,7% entspricht.

Für eine angenommene Populationsgröße von 100'000 laktierenden Kühen bedeutet eine Verminderung der Abgangswahrscheinlichkeit um 25%, dass jährlich statt 35'600 Färsen nur 29'000 Färsen remontiert werden müssen, die Remontierungsrate somit um 18.5 % sinkt.

Für die ökonomische Betrachtung wurden folgende Erlöse und Kosten zu Grunde gelegt:

- Erlös für ein Reinzuchtkalb 52 € (weiblich) und 117 € (männlich)
- Aufzuchtkosten für eine Färse: 1'150 €
- Erlös für eine Schlachtkuh: 350 €

- Grenzerlös für ein kg Milch (ohne Remontierungskosten und Erlös für Kälber und Schlachtkuh): 0.20 €/kg

Unter Verwendung dieser ökonomischen Parameter ergeben sich die in TABELLE 2 dargestellten Kosten und Erlöse für die beiden Szenarien der aktuellen Altersstruktur und der um 25% reduzierten Abgänge.

TABELLE 2: Kosten und Erlöse bei der aktuellen Populationsstruktur und unter der Annahme, dass die Abgänge pro Laktation um ein Viertel reduziert sind (100'000 Kühe, Angaben in mio. €; kursiv in Klammern die Abweichungen gegenüber dem aktuellen Szenario in Prozent)

	aktuell	Abgänge um 25 % reduziert
Erlös Milchproduktion	155,6	156,7 (+0.7%)
Erlös Altkühe	12,5	10,1 (-19.2%)
Erlös Nutzkälber männlich	5,3	5,3 (<i>± 0.0 %</i>)
Erlös Nutzkälber weiblich	0,5	0,8 (+60.0%)
Summe Erlöse	173.8	172.9 (-0.5%)
Kosten Remontierung	41,0	33,3 (-18.8%)
Erlöse - Kosten	132,8	139,6 (+5.1%)

Eine Reduzierung der Abgänge führt gegenüber dem aktuellen Szenario zu einer geringfügigen Reduzierung der Gesamterlöse, da höheren Erlösen aus der Milchproduktion und dem Verkauf weiblicher Nutzkälber geringere Schlachtkuherlöse gegenüberstehen. Dagegen sinken die Remontierungskosten deutlich, so dass der Gesamtgewinn um 5.1 % oder 68 € pro Kuh und Jahr steigt. Dieser zusätzliche Gewinn beruht im wesentlichen darauf, dass die Remontierungskosten über mehr Laktationen abgeschrieben werden.

Da weniger Kälber für die Remontierung benötigt werden, ermöglicht dieser Ansatz prinzipiell auch eine stärkere Selektion auf der Kuhseite. Es konnte allerdings gezeigt werden, dass der hierdurch ermöglichte zusätzliche Zuchtfortschritt minimal ist und nur etwa 0.3 Prozent des aktuellen Zuchtfortschritts beträgt (SIMIANER, 2003).

Eine lange Nutzungsdauer hat allerdings auch den Nachteil, dass der kontinuierliche Zuchtfortschritt in der Population erst realisiert wird, wenn eine alte Kuh durch eine Färse ersetzt wird. Daher führt eine lange Nutzungsdauer zu einer verspäteten Umsetzung des Zuchtfortschrittes in Produktionsleistung.

Hierzu ein Beispiel:

Die Remontierungskosten in Form der Kosten eines selbst erzeugten weiblichen Zuchtkalbes plus der Aufzuchtkosten betragen 1200 €. Hiervon wird der Erlös für die Altkuh in Höhe von 350 € abgezogen, so dass die Netto-Aufzuchtkosten pro Kuh 850 € betragen. Erbringt die Kuh 4 Laktationen, so ist jede Laktation mit $850/4 = 212.50$ € Netto-Aufzuchtkosten belastet. Verlängert man die Nutzungsdauer auf 5 Laktationen, so sinkt die Belastung einer Laktation auf $850/5 = 170.00$ €. Der Grenznutzen der Verlängerung der Nutzungsdauer von vier auf fünf Laktationen beträgt also $212.50 - 170.00 = 42.50$ €.

Diesem Grenznutzen stehen die Grenzkosten des verspätet realisierten Zuchtfortschrittes gegenüber. Wird eine Kuh nach der 4. Laktation durch eine Färse ersetzt, so ist die Färse bei einer angenommenen Zwischenkalbezeit von 12 und einer Laktationsdauer von 10 Monaten 46 Monate jünger als die ausgeschiedene Kuh. Bei einem Zuchtfortschritt von 84 kg Milchmenge im Jahr entspricht dies 322 kg Milch. Dies ist die erwartete, genetisch bedingte Leistungsüberlegenheit der knapp 4 Jahre jüngeren Kuh im Durchschnitt über alle Laktationen.

Erhöht man die Nutzungsdauer um ein Jahr, so steigt der Altersunterschied auf 58 Monate und der erwartete Zuchtfortschritt auf 406 kg Milch. Die Grenzkosten (im Sinne eines entgangenen Nutzens) der Verlängerung der Nutzungsdauer um ein Jahr entsprechen somit dem wirtschaftlichen Äquivalent von 84 kg Laktationsleistung, unter der Annahme eines Grenzerlöses von 0.20€/kg sind dies 16.80 €. Im dargestellten Beispiel übersteigt also der Grenznutzen von 42.50 € die Grenzkosten der Verlängerung der Nutzungsdauer von 4 auf 5 Laktationen in Höhe von 16.80 €, so dass aus ökonomischen Gründen eine Verlängerung der Nutzungsdauer sinnvoll erscheint.

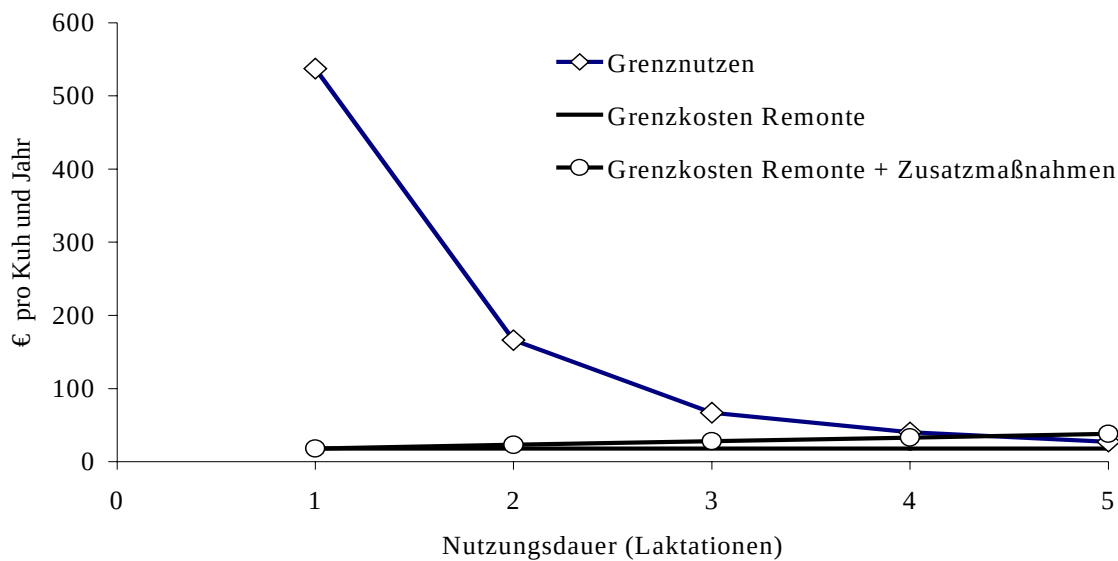


ABBILDUNG 4: Grenznutzen und Grenzkosten (ohne und mit zusätzlichen Managementmaßnahmen) der Verlängerung der Nutzungsdauer um eine Laktation in Abhängigkeit von der aktuellen mittleren Nutzungsdauer.

In ABBILDUNG 4 sind der Verlauf des Grenznutzens und der Grenzkosten der Verlängerung um jeweils eine Laktation in Abhängigkeit von der aktuellen mittleren Nutzungsdauer abgebildet. Es wird deutlich, dass die Verlängerung der Nutzungsdauer von ein auf zwei Laktationen naturgemäß den höchsten Grenznutzen von über 500 € hätte. Ausgehend von der aktuellen Nutzungsdauer von 2.5 Laktationen beträgt der Grenzerlös der Verlängerung um eine weitere Laktation etwa 100 € pro Kuh und Jahr. Grenzkosten und Grenznutzen gleichen sich bei einer Nutzungsdauer von 5 Laktationen in etwa an, so dass die optimale Nutzungsdauer in diesem Bereich liegen würde.

Bei dieser Betrachtungsweise sind allerdings die Zusatzkosten und andere Auswirkungen der Verlängerung der Nutzungsdauer nicht berücksichtigt. Wie bereits dargestellt, kann die Nutzungsdauer im wesentlichen durch eine Verminderung der krankheitsbedingten Abgänge vermindert werden. Dies erfordert umfassende Maßnahmen in verschiedensten Bereichen, wie z.B. verbessertes Fruchtbarkeitsmanagement, Intensivierung der Klauenpflegemaßnahmen, Sicherstellung der bedarfsgerechten Fütterung, Verbesserung der Euterhygiene und vieles andere mehr. Dies alles sind Maßnahmen, die sowohl innerbetriebliche (z.B. mehr Zeitaufwand für Brunstbeobachtung) als auch externe Kosten (z.B. Tierarzt, Medikamente, Klauenpfleger) verursachen. Neben den Kosten sind auch andere Auswirkungen zu berücksichtigen.

sichtigen, wie z.B. eine Verlängerung der Zwischenkalbezeit, wenn eine Kuh mit Fruchtbarkeitsproblemen nicht nach der ersten erfolglosen Nachbesamung abgemolken wird und abgeht, sondern so lange nachbesamt und ggf. tierärztlich behandelt wird, bis sich eine neue Trächtigkeit einstellt.

Die tatsächlichen Grenzkosten einer Verlängerung der Nutzungsdauer sind also um diese spezifischen zusätzlichen Kosten erhöht, was in diesem Fall im Vergleich zu den dargestellten Ergebnissen zu einem reduzierten Grenznutzen und zu einer geringeren optimalen Nutzungsdauer führt. Nimmt man an, dass die Kosten der zusätzlich zu ergreifenden Maßnahmen je Laktation nur 5 € betragen, so reduziert sich zwar der Grenzerlös einer Steigerung der aktuellen Nutzungsdauer von 2.5 auf 3.5 Laktationen von 100 € auf 92.50 €, die optimale Nutzungsdauer reduziert sich jedoch von mehr als fünf auf etwas über vier Laktationen.

Wichtig in diesem Zusammenhang ist, dass sich diese Betrachtungsweise auf den Populationsdurchschnitt und nicht auf Einzeltiere bzw. Einzelbetriebe bezieht. Selbstverständlich sollte eine Kuh, die vier oder mehr Laktationen erbracht hat und dabei leistungsstark und ohne Gesundheitsprobleme ist, weiter genutzt werden.

Ziel der züchterischen Maßnahmen muss es sein, die *durchschnittliche* Nutzungsdauer in der Population zu erhöhen. Da aktuell die Mehrzahl der Kühe in den ersten beiden Laktationen steht, kann dieses Ziel vor allem dadurch erreicht werden, dass die Abgänge nach der ersten und zweiten Laktation vermindert werden. Wissenschaftliche Untersuchungen haben gezeigt, dass Kühe, die in den ersten Laktationen massive gesundheitliche Probleme wie z.B. eine klinische Mastitis oder stoffwechselbedingte Probleme wie Milchfieber oder Ketose hatten, auch nach erfolgreicher Behandlung ein deutlich erhöhtes Risiko haben, vorzeitig abzugehen. Die Zucht auf Nutzungsdauer muss also vorrangig bei diesen Faktoren und Merkmalskomplexen ansetzen. Die Erbllichkeit der Anfälligkeit für diese Krankheiten ist jedoch vergleichsweise gering, mehr als 90% der Variabilität des Erkrankungsrisikos sind umwelt- und managementbedingt. Insofern kann die Züchtung zur Erhöhung der Nutzungsdauer beitragen, die wesentlichen Impulse müssen allerdings von der Managementseite her kommen: Probleme in den Bereichen Fütterung, Fruchtbarkeit, Klauen und Euter werden als Ursache für mehr als 50% der unfreiwilligen Abgänge angegeben – hier gilt es anzusetzen um die Nutzungsdauer zu erhöhen.

Ein Beispiel für neue Technologien: Sperma Sexing

Tierzucht ist wie wenige andere Bereiche ‚technology driven‘, also in der Weiterentwicklung abhängig von neuen Technologien. In der Vergangenheit waren dies insbesondere Technologien im Reproduktionsbereich (künstliche Besamung, Embryotransfer), im Bereich der Molekulargenetik, aber auch in der Informationstechnologie (computerintensive Zuchtwertschätzungsverfahren). Generell ist es so, dass neue Technologien nicht einfach in bestehende Zuchtprogramme einzufügen sind, sondern unter den neuen Rahmenbedingungen die Strukturen jeweils neu zu optimieren sind.

Beispiele hierfür sind

- das von SKJERVOLD (1966) vorgeschlagene Grundprinzip von Besamungszuchtprogrammen als Folge der Praxisreife der künstlichen Besamung beim Rind,
- die von NICHOLAS UND SMITH (1983) entwickelte Grundidee von MOET-Zuchtprogramme unter Verwendung von Embryotransfertechniken;
- der von Mackinnon und Georges (1998) vorgeschlagene ‚bottom-up-approach‘ für die Realisierung markergestützter Selektionstechniken in Rinderzuchtprogrammen.

Eine technologische Entwicklung die schon lange betrieben, aber seit kurzem erstmals tatsächlich am Markt angeboten wird, ist das Sperma-Sexing, also das Trennen eines Ejakulates in überwiegend das Y-Chromosom tragende bzw. überwiegend das X-Chromosom tragende Spermien. Beim Einsatz dieses Spermas lässt sich das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen von 50:50 auf etwa 90:10 (in beide Richtungen) verschieben.

Das in ABBILDUNG 5 skizzierte anwendungsreife Verfahren beruht auf einer mechanischen Trennung der Spermien in einem Durchflusszytometer, und nutzt die Tatsache aus, dass X-tragende Spermien aufgrund des größeren X-Chromosoms etwa 4% mehr DNA enthalten als Y-tragende Spermien. Dieser Unterschied wird nach einer entsprechenden Anfärbung erkannt und die Spermien werden einzeln über ein magnetisches Feld in die entsprechenden Fraktionen sortiert. Obwohl der Durchsatz etwa 90'000 Spermien pro Sekunde beträgt, enthalten die am Markt angebotenen gesexten Spermaportionen eine deutlich geringere Spermiedichte als konventionelle, ungesexte Dosen. Hinzu kommt, dass nicht alle Bullen sich für diese Prozedur eignen, so dass bislang gesextes Sperma nur für einige wenige Bullen angeboten wird.

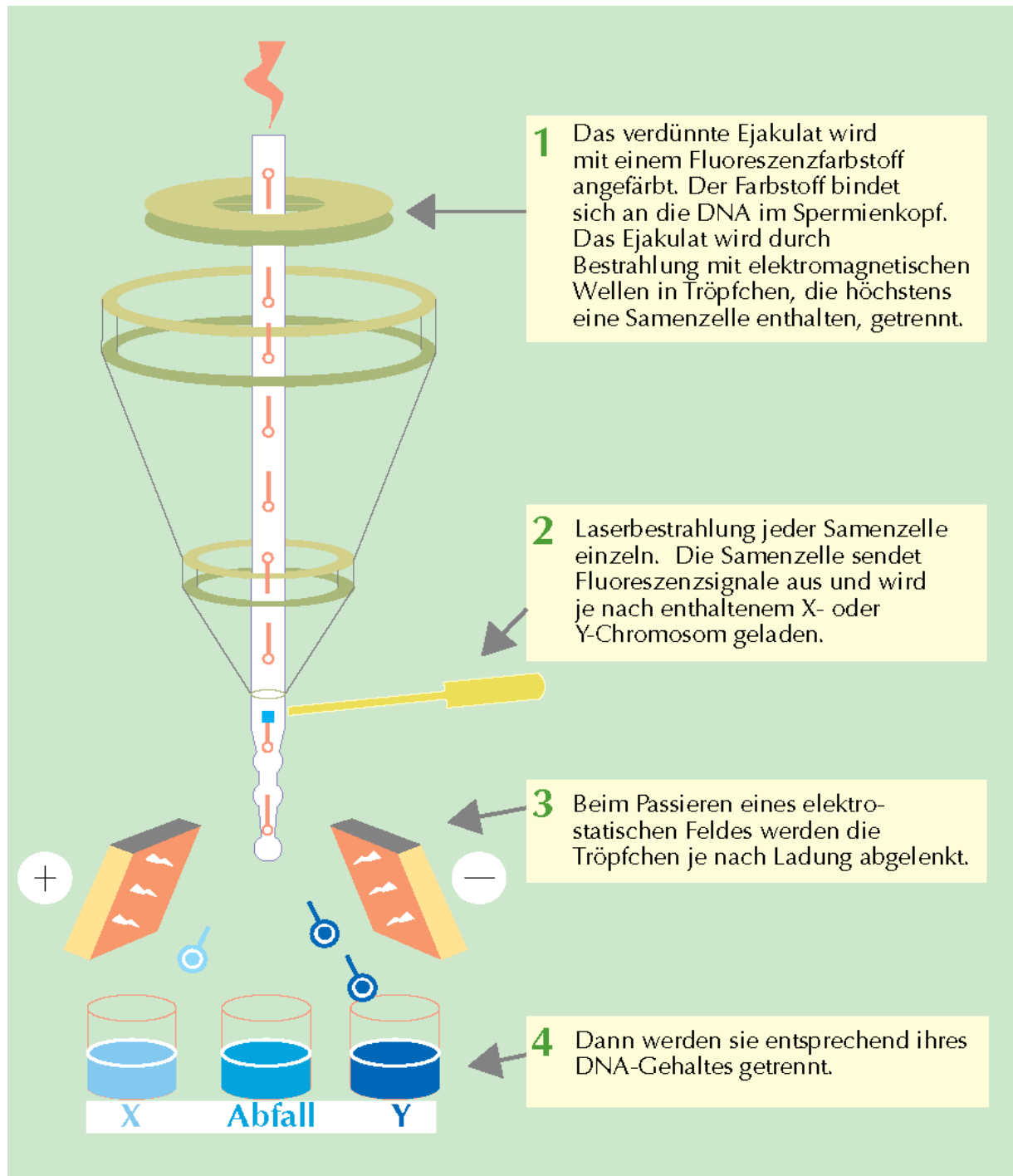


ABBILDUNG 5: Prinzip der Spermientrennung im Durchflusszytometer

Trotz dieser Einschränkungen wird schon heute gesextes Sperma in geringem Umfang am Markt angeboten, und es ist damit zu rechnen, dass mit einer Optimierung der zu Grunde liegenden Technologie das Angebot in den nächsten Jahren substantiell erweitert wird. Daher

ist es sinnvoll, sich an dieser Stelle über die züchterischen und produktionsökonomischen Folgen eines solchen qualitativen technologischen Fortschrittes Gedanken zu machen.

Dies soll anhand einer Populationsstruktur geschehen, die in etwa den aktuellen Gegebenheiten in der deutschen Holstein-Population entspricht. Die erforderlichen Kenngrößen wurden den aktuellen Jahresberichten der Arbeitsgemeinschaft Deutscher Rinderzüchter und der Vereinigten Informationssystemen Tierhaltung entnommen.

Status Quo: Beim aktuellen Altersaufbau der Holsteinpopulation werden pro 100'000 Kühe jährlich etwa 35'600 Färsen für die Bestandsremontierung benötigt. Geht man von einem geschlossenen System ohne Im- und Export von Zuchttieren aus, so bedeutet dies, dass von den ca. 45'000 weiblichen Kälbern, die jedes Jahr geboren werden, abzüglich der Verluste und des Bedarfs für die Remontierung ca. 4'900 weibliche Kälber verbleiben, die in die Schlachtung gehen. Dies ist das derzeitige Potenzial für Gebrauchskreuzungen, bei gesicherter Remontierung können somit etwa 11 % der Kühe mit Fleischrindersperma besamt werden. Der ökonomische Vorteil eines Gebrauchskreuzungskalb gegenüber einem Reinzuchtkalb wurde dabei auf Grund von Marktdaten mit 48 € beim männlichen und 41 € beim weiblichen Kalb angenommen.

Situation mit Spermasexing: In großem Umfang verfügbares gesextes Sperma würde es ermöglichen, nur die für die Bestandsremontierung benötigten Kühe mit ‚weiblichem‘ Sperma von Reinzucht-Spitzenbullen und alle anderen Kühe mit ‚männlichem‘ Fleischrindersperma zu besamen. Dies hätte zur Folge, dass neben den reinrassigen weiblichen Kälbern für die Remonte nur männliche Gebrauchskreuzungskälber anfallen würden, die zu einem entsprechend höheren Preis zu vermarkten wären. In diese Berechnungen sind allerdings die allfälligen Verluste und die Erfolgsrate des Spermasexing-Verfahrens mit einzubeziehen. Ist die I

1

erfolgen und es fallen in geringem Umfang auch männliche Reinzuchtkälber bzw. weibliche Kreuzungskälber an. Da der Einsatz gesexten Spermas eine gezieltere Auswahl von Kühen zur Produktion der weiblichen Remonte und damit eine höhere Selektionsintensität auf dem Kuhmütterpfad ermöglicht, ist eine Steigerung des gesamten Zuchtfortschrittes um etwa neun Prozent (von 84 auf 92 kg Milch Zuchtfortschritt pro Jahr) möglich.

Auf das gesamte Produktionssystem bezogen beträgt der Grenznutzen des Einsatzes einer gesexten Spermaportion bei 90% Erfolgsrate des Spermasexing 18.45 € je Kuh und Jahr. Hierbei wird auch berücksichtigt, dass etwa bei der Erzeugung von Reinzucht-Remontekälbern im Gegensatz zum traditionellen Verfahren das teurere gesexte Sperma eingesetzt wird, aber kein zusätzlicher Nutzen entsteht. ABBILDUNG 6 macht deutlich, dass

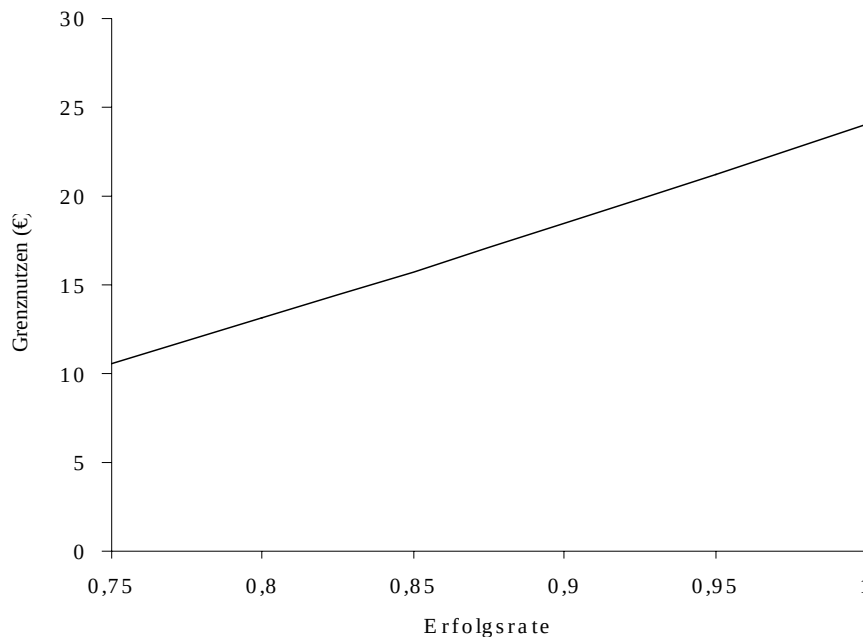


ABBILDUNG 6: Ökonomischer Grenznutzen des Spermasexing als Funktion der Erfolgsrate in € je Kuh und Jahr.

dieser Grenznutzen annähernd linear von der Erfolgsrate abhängig ist und ggf. auch weniger aufwändige technologische Lösungen, die das Geschlechtsverhältnis z.B. nur im Verhältnis 75 : 25 verschieben würden, am Markt Chancen hätten, wenn die Kosten für das ‚geschlechtsverschobene‘ Sperma entsprechend niedriger wären (10 € Zuschlag). Der dargestellte Grenznutzen kann als Anhaltspunkt für den Preisaufschlag angesehen werden, der bei breitem Einsatz der Technologie am Markt durchzusetzen wäre. Die Kostendifferenz bezieht sich allerdings auf die Kosten aller Besamung, die zur Erzeugung eines Kalbes erforderlich sind. Sind hier mit gesextem Sperma aufgrund der geringeren Spermienkonzentration mehr Besamungen erforderlich als mit konventionellem Sperma, so muss der Preisaufschlag nochmals durch die Anzahl der zusätzlichen Besamungen geteilt werden.

Die dargestellten Ergebnisse beziehen sich auf den breiten Einsatz gesexten Spermas zur gezielteren Produktion von Gebrauchskreuzungskälbern. Es steht außer Frage, dass in Einzelfällen, etwa bei der gezielten Anpaarung in der Spitzenzucht, ggf. in Kombination mit *in vitro*-Fertilisation einzelne gesexte Spermadosen von extrem hohen wirtschaftlichen Wert sein können und damit in solche Einzelfällen auch deutlich höhere Zusatzkosten gerechtfertigt sind. Es handelt sich hierbei jedoch um einen sehr geringen Umfang von Besamungen, wohingegen die Weiterentwicklung der Technologie und die Auslastung der mit hohen Anschaffungskosten belasteten Apparaturen zur Spermientrennung sich nur rechnen wird, wenn gesextes Sperma in großem Umfang eingesetzt wird. Insofern wird die Entscheidung ob die Technologie langfristig zum Routineverfahren innerhalb der Rinderzucht wird davon abhängen, ob sich die Preisaufschläge für gesextes Sperma im Rahmen des dargestellten Grenznutzens bewegen.

SCHLUSSBEMERKUNGEN

Tierzüchtung erfolgt im Grenzbereich von Genetik, Biotechnologie und quantitativen Methoden einschließlich der (Bio-)Informatik. Erfolgreiche Zuchtprogramme zeichnen sich durch eine Integration der genannten Bereiche aus, dies umso mehr, als durch moderne molekulargenetische und expressionsphysiologische Methoden erstmals ein kausales Verständnis der Zusammenhänge von Genetik und Phänotyp möglich wird. Innovative Zuchtstrategien bauen auf diesen naturwissenschaftlichen Grundlagen auf, genauso wichtig ist jedoch, dass in der Planung züchterischer Maßnahmen die ökonomischen Rahmenbedingungen und die gesellschaftliche Akzeptanz mit berücksichtigt werden. Nachhaltige Tierzucht kann nur betrieben werden, wenn die eingesetzten Methoden und Zuchtziele der Gesellschaft vermittelt werden können und von dieser mit getragen werden. Während dieser gesellschaftliche Konsens bei biotechnologischen Maßnahmen, etwa im Reproduktionsbereich, weitgehend gegeben ist, steht die Gesellschaft der Anwendung gentechnischer Methoden, insbesondere transgenen Techniken in der Nahrungsmittelerzeugung deutlich kritischer gegenüber.

Unter den gegebenen Rahmenbedingungen kann sich die Tierzucht nicht nur auf nationale Zuchtziele und Marktchancen ausrichten. Im Gegensatz zur Nachfrageentwicklung auf nationaler Ebene wird der globale Bedarf an Lebensmitteln tierischer Herkunft massiv steigen, so dass sich Zuchtprogramme langfristig auf diese Wachstumsmärkte ausrichten müssen. Die

effiziente und nachhaltige, ressourcenschonende Produktion in Low-Input-Systemen wird ein Zuchtziel von zentraler Bedeutung werden. Schließlich ist die Erhaltung der genetischen Variabilität und damit der genetischen Anpassungsfähigkeit der Nutztiere eine unabdingbare Voraussetzung, um auf zukünftige, heute noch nicht absehbare Herausforderungen züchterisch reagieren zu können.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Effizienz tierzüchterischen Handelns ist wesentlich von den Voraussetzungen und Rahmenbedingungen abhängig. Dies umfasst sowohl die technischen Möglichkeiten als auch ökonomische und politische Vorgaben für die Tierproduktion. Die Auswirkungen veränderter Rahmenbedingungen werden an drei Beispielen illustriert:

- Die Erhaltung nutztiergenetischer Ressourcen ist ein wesentlicher Grundpfeiler züchterischen Handelns. Verschiedene methodische Konzepte zur optimalen Allokation von Ressourcen werden am Beispiel der Erhaltung der Diversität Afrikanischer Rinderrassen vorgestellt und es wird gezeigt, dass durch die Verfolgen einfacher Prinzipien die Kosteneffizienz von Erhaltungsmaßnahmen um ca. 60 Prozent gesteigert werden kann.
- In modernen Zuchtprogrammen ist die funktionale Nutzungsdauer ein wichtiges Zuchtziel. Die spezifische Problematik der Züchtung auf Nutzungsdauer wird diskutiert und es wird über die Ableitung des Grenznutzens gezeigt, dass die ökonomisch optimale mittlere Nutzungsdauer bei Milchkühen im Bereich von 4 bis 5 Laktationen liegt. Mit der aktuellen mittleren Nutzungsdauer von 2.5 Laktationen verzichtet man auf einen Gewinn von ca. 100 € pro Kuh und Laktation.
- Als neue Biotechnologie ist insbesondere das Sperma-Sexing viel versprechend. Basierend auf den aktuellen Strukturen der Milchviehzucht in Deutschland wird der potenzielle Nutzen dieser Technologie diskutiert. Es wird gezeigt, dass der Grenznutzen eines gesexten Kalbes in etwa 18.50 € beträgt und somit der breite Einsatz dieser Technologie nur erreicht werden kann, wenn die Zusatzkosten einer erfolgreichen Besamung mit gesextem Sperma etwa in der gleichen Größenordnung liegen.

Über diese konkreten Beispielen hinaus werden für die Zukunft erfolgreiche Zuchtprogramme die neusten Entwicklungen in den Bereichen der Genetik, der Biotechnologie und der quanti-

tativen Methoden integrieren und sowohl auf die wirtschaftlichen Rahmenbedingungen als auch auf die gesellschaftlichen Anforderungen angemessen reagieren.

Literatur

- LANDER, E.S. et al. 2001: Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* **409**: 860 – 921.
- GRANDKE, G., SIMIANER, H., 1998: Ein Ansatz zur Quantifizierung von Managementunterschieden zwischen Rinderzuchtprogrammen. *Arch. Tierz.* **41**: 143-150.
- REIST-MARTI, S. B., SIMIANER, H., GIBSON, J., HANOTTE, O., REGE, J.E.O., 2003: Analysis of the actual and expected future diversity of African cattle breeds using the Weitzman approach. *Conserv. Biol.* **17**: 1299-1311.
- SCHERF, B.D. (ed.), 2000: World watch list for domestic animal diversity. 3rd edition, FAO, Rome.
- SIMIANER, H., 2002: NOAH'S DILEMMA: WHICH BREEDS TO TAKE ABOARD THE ARK? PROC. 7TH WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, CD-ROM COMMUNICATION No. 26-02.
- SIMIANER, H., REIST-MARTI, S.B., GIBSON, J., HANOTTE, O., REGE, J.E.O., 2003: An approach to the optimal allocation of conservation funds to minimize loss of genetic diversity between livestock breeds. *Ecol. Econ.* **45**: 377-392.
- SMITH, C., 1984: Economic benefits of conserving animal genetic resources. *Animal Genetic Resources Information.* **3**: 10-14.
- WEITZMAN, M. L., 1992: ON DIVERSITY. *QUART. J. ECONOMICS* **CVII**: 363-405.
- WEITZMAN, M. L., 1993: What to preserve? An application of diversity theory to crane conservation. *Quart. J. Economics.* **CVII**: 157-183.
- WILMUT, I., SCHNIEKE, A.E., MCWHIR, J., KIND, A.J., CAMPBELL, K.H.S., 1997: Viable offspring derived from fetal and adult mammalian cells. *Nature* **385**: 810-813.
- MARTI, S.B., SIMIANER, H., 2002: Marginal diversity: a decision taking tool for maximizing conservation. Proc. 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, CD-Rom Communication No. 26-05.

- DUCROCQ, V., 1987: An analysis of length of productive life in dairy cattle. Ph.D. Diss, Cornell Univ. Ithaca, N.Y. USA.
- BÜNGER, A., 1999: Die Länge des produktiven Lebens und ihre Beziehung zu linearen Exterieurmerkmalen bei Holstein-Friesian Kühen. Göttinger Agrarwissenschaftliche Beiträge, Bd. 7, Göttingen, Braunschweig, Hainholz-Verlag.
- VAN DOORMAL, B.J., SCHAEFFER, L.R., KENNEDY B.W., 1985: Estimation of genetic parameters for canadian Holsteins. J. Dairy Sci. **68**: 1763-1769.
- DUCROCQ, V., SÖLKNER, J., 1999: The Survival Kit 3.12. [HTTP://WWW.BOKU.AC.AT/NUWI/](http://www.boku.ac.at/nuwi/)
- SIMIANER, H. 2003: Zur optimalen Nutzungsdauer von Milchkühen aus biologischer und ökonomischer Sicht. Praxisinformation Tierische Erzeugung, Grünland und Futterwirtschaft, Heft 34: Verbesserung der Nutzungsdauer in der Milchviehhaltung, LWK Hannover.
- MACKINNON, M.; GEORGES, M., 1998: A bottom-up approach towards marker assisted selection. Livestock Production Science **54**:229-250.
- SKJERVOLD, H., 1966: Die künstliche Besamung als bedeutendes Hilfsmittel moderner Rinderzucht. Sonderheft 2 der Tierzüchter.
- NICHOLAS, F.W., SMITH, C., 1983: Increased rates of genetic change in dairy cattle by embryo transfer and splitting. Animal Prod. (UK). **36**: 341-353.
- MIGLIOR F., E. B. BURNSIDE, E.B., KENNEDY, B.W., 1995: Production traits of Holstein cattle: estimation of nonadditive genetic variance components and inbreeding depression. J. Dairy Sci. **78**:1174-1180.

MAINTENANCE OF VARIABILITY AND LONG-TERM SELECTION RESPONSE*

WILLIAM G. HILL

**Institute of Cell, Animal and Population Biology, School of Biological Sciences,
University of Edinburgh**

SUMMARY

Factors influencing the levels of genetic and phenotypic variance in populations are reviewed. Although we have good theory and knowledge of factors that lead to changes in genetic and consequently phenotypic variability, our understanding of the actual levels and determinants of phenotypic variance are poorly understood. Responses in long term selection experiments have continued almost linearly for over 100 generations, and substantial responses are being made in livestock for food, without overt reduction in genetic variation, whereas response in racing performance of horses and dogs appears to have reached a plateau. The effects of selection on change in variance in models where the residual variance is under genetic control are discussed.

Variability in quantitative traits is ubiquitous, both at the phenotypic and genetic level. Yet we do not have fully adequate theory to explain the actual levels maintained. Here I shall discuss some of these issues, and in particular their impact on long-term selection response. I shall ask more questions than I answer, but that may be regarded as both a strength and a weakness of quantitative genetics at the turn of the century: it does not answer all the questions, but it provides new challenges.

PHENOTYPIC VARIABILITY

Phenotypic variance (V_P) is assumed to comprise environmental (V_E) and genetic (V_G) components, but we do not have a very clear understanding of what comprises the environmental component. Among its constituents is, presumably, developmental noise, for example as seen in differences between the numbers of bristles on the left and right side of a fruit fly. A sec-

* This paper is dedicated to Professor Peter Glodek on his retirement, to mark his many contributions to livestock genetics and production research and teaching in general and to pig improvement in particular.

ond constituent is due to random local environmental differences to which the animal is exposed, for example maternal quality and disease. A third constituent in most analyses is likely to be non-additive genetic variance not otherwise accounted for in the fitted model, for it is impossible to distinguish between, for example, additive x dominance genetic variance and V_E in any practical situation with livestock.

A particular feature of the phenotypic variance is that it takes characteristic values for similar traits in different populations, at least when scaled relative to the mean. The coefficient of variation (CV) of juvenile body weight is about 10% in a wide range of species and at quite different ages. Why is it fairly constant? Why is it 10% and not some other value, such as 1%? This apparent constancy is exemplified by results from selection experiments in the mouse. For example, in the lines selected for 42 day body weight in Dummerstorf, Germany, after 100 generations the high selected line is almost three times the weight of the unselected control (BÜNGER *et al.*, 2001b; HILL AND BÜNGER, 2004). Yet the phenotypic standard deviation has risen in proportion, such that the CV has remained close to 10% in both selected and control lines, despite the inbreeding due to finite population size and the selection, both of which might be expected to lead to a reduction in genetic variance and have some impact on phenotypic variance. Furthermore, we have brought together in Edinburgh lines of mice selected for body weight from labs around the world, and then conducted inbreeding on them by brother-sister mating (BÜNGER *et al.*, 2001a). The range of body weight at 70 days is about 5-fold, in both the outbreds and the inbreds derived from them. The CV of body weight has a relatively much narrower range, however, as seen in Table 1 (from HILL AND BÜNGER, 2004). This suggests that there must have been some compensation in increased environmental variance to compensate for the loss in genetic variance by selection and slow, then intense, inbreeding.

Such a consistent pattern of change in V_P and CV is not always seen, however. For example, in the classic selection experiment for abdominal bristle number in *Drosophila*, the variance increased in the low line, despite it having much lower mean than the BASE (CLAYTON AND ROBERTSON, 1957; see also FALCONER AND MACKAY, 1996, p. 221). Genetic variance is expected to fall as a consequence of loss of genetic variance by selection and inbreeding. As FALCONER AND MACKAY (1996 p. 221) remark: ‘The loss of genetic variance expected by the

theory [...] should lead to a reduced phenotypic variance. The phenotypic variance, however, is seldom found to decline as expected; often it increases.’

Table 1. Statistics of male body weight at 70 days of growth-selected lines before and after inbreeding and of a control line

Generations	4-7		11-14		15-20	
	Mean(g)	CV%	Mean(g)	CV%	Mean(g)	CV%
EDCo	31.7	11.1	33.4	11.4	34.3	11.2
EDLi	16.3	6.1	16.0	7.5	17.6	8.1
EDHi	46.3	8.1	43.2	9.8	47.6	6.3
BEL(i)	22.6	9.5	19.8	9.7	18.5	10.6
BEH(i)	53.7	14.8	53.3	15.3	58.6	7.3
MUL(i)	21.2	10.5	18.7	9.5	18.9	8.1
MUH(i)	43.5	10.0	44.0	8.0	46.3	10.0
ROL(i)	19.9	10.2	19.0	11.0	19.4	9.4
ROH(i)	42.2	11.2	42.8	15.1	49.5	11.5
DAH(i)	65.9	10.8	59.7	13.5	64.7	10.3
RAH(i)	58.9	10.0	62.8	9.3	65.5	11.8
DUH(i)	76.6	11.0	70.9	17.3	81.6	9.3
DUHo	76.6	11.0	89.9	9.6	89.4	10.1

Populations: o: outbred throughout, i: inbred throughout, (i): initially outbred, but full-sib inbred from generation 8: outbreds with moderate selection (gen. 4-7), partially inbred in a few families (gen. 11-14), one inbred family (gen 15-20).

Lines: EDC, EDL, EDH: Edinburgh Control, Low, High (P-lines), BEL, BEH: Berlin low, high; MUL, MUH: Munich low, high; ROL, ROH: Roslin low, high; DAH: RAH, DUH: Davis, Raleigh, Dummerstorf high (Bünger *et al.*, 2001a).

Sample sizes: n>100 except gen. 11-14: MUL(i) n=85, ROL(i) n=86; gen. 15-20: BEH(i) n=67

Source: HILL and BÜNGER (2004)

GENETIC VARIABILITY

Whilst genetic variance is in principle a function of the effects and frequencies of the genes segregating in a population, in practice heritability values are quite consistent (albeit there is some bias in the estimation process: outliers are more likely to be recomputed, even if formal Bayesian shrinking is not used). Thus the heritability of juvenile body weight typically takes values of around 25% over a wide range of species, while traits of reproduction typically have

lower heritabilities and those of conformation typically higher. We are not surprised to find the values for fitness traits lower than for growth, for example, because natural selection presumably removes additive genetic variance. But the genetic coefficient of variability or ‘coefficient of evolvability’ (additive genetic standard deviation/mean = hCV) is typically higher for litter size in pigs ($h=0.3$, $CV=0.3$) than for growth rate ($h=0.5$, $CV=0.1$). How do we explain this? Further, why are heritability values typically around 10-50% and not, for example, 1-5%? Although there has been extensive theoretical work on maintenance of variation in quantitative traits in natural populations, this is typically couched in terms of explaining observed levels of heritability or genetic variation, not why they take particular values.

LONG TERM SELECTION RESPONSE IN LABORATORY EXPERIMENTS AND DOMESTIC POPULATIONS

We have recently reviewed the progress of long-term selection experiments in vertebrates (HILL AND BÜNGER, 2004), and will merely give some summary here. In terms of maintenance of response, of particular importance are experiments that have been conducted over the very long term, say more than 30 generations. The most famous of all is the Illinois corn experiment, which has now been continued for over 100 years and 100 generations (DUDLEY AND LAMBERT, 2004; see also FALCONER AND MACKAY p.216 for results for 76 generations). The high lines for oil and protein percentage have continued to respond (although possibly with a plateau in high protein after 90 generations), but those for low oil and protein have essentially reached a plateau, the former at close to 0%, the latter at about 5%, which is presumably a level needed to provide a viable embryo. A characteristic of these and other high lines is that the selection response has been almost linear, some reduction in heritability being compensated for by an increase in phenotypic variability, arguably a partial scale effect. Lines of quail have been selected by MARKS (1996) for 100 generations for increased 4-week body weight under two dietary regimes. The initial rate of response was not maintained, but even so his P line on good diet has increased in weight almost linearly for the more than the last 50 generations. Finally, the Dummerstorf selection line mentioned previously has also continued to respond over 100 generations, albeit at a somewhat lower rate than initially (BÜNGER *et al.*, 2001b).

Experiments in smaller populations have led to earlier slow down and cessation of response, indeed a fit of long term response to population size has been obtained in an analysis by EISEN (1980), as predicted by ROBERTSON (1960), and increased responses have been obtained by WEBER (1990) using very large population sizes (many hundreds or thousands) in *Drosophila*. But overall, we generally do not see a cessation of response in large populations where directional selection can continue (i.e. no lower bound, e.g. small body size, 0% oil in the kernel). Furthermore there is some compensation by phenotypic variance for the loss of genetic variance. Mutation is clearly playing a major role in the continued responses, and is likely to contribute more as population size is increased.

RATES OF IMPROVEMENT IN DOMESTIC LIVESTOCK

Reviews have recently been undertaken of progress in domesticated livestock (see HILL AND BÜNGER, 2004, for a summary). Perhaps the most intensive selection has been practised in broiler poultry, with at least 50 generations of intensive selection mainly on juvenile body weight. What is striking is that progress is still being made. Table 2 lists comparisons from Aviagen (formerly Ross Breeders) of a 1976 stock, subsequently maintained as an unselected control population, and a modern 1999 line (from MCKAY *et al.*, 2000). During this period there were increasing incidences of mortality, leg abnormality and ascites; but in each case intense selection directed at these traits has led to a subsequent reduction in incidence. Although annual rates of progress for juvenile weight are currently about 2.4% of the mean per year, the most recent published estimates of heritability in two of their nucleus populations were 25% and 32% (KOERHUIS AND THOMPSON, 1997). Obviously estimation methods are more sophisticated and probably environments are better, but heritability values remain at their traditional 25% or so level.

Table 2. Genetic progress in commercial broilers: contemporary comparison of 1976 control and commercial line males

Year	1976	1999
Live weight 42 days* (g)	1050	2600
Age at 2kg (d)	63	36
Yield of breast meat (g)	250	340
Feed/breast meat (kg/kg)	20	10

Source: MCKAY *et al.* (2000)

Possible selection limits for performance in poultry for table egg production have long been a concern, and experiments using selection modified day length to overcome the daily laying pattern were initiated in the 1950s. Although we do not have good current estimates using control populations, evidence from Random Sample Tests is that populations still continue to respond to selection on standard 24 hour cycles, and that heritability for production at times other than peak lay (when there is little phenotypic variability) are still at typical levels of about 20% (PREISINGER AND FLOCK, 2000). Responses in other poultry for meat, pigs (MERKS, 2000) and dairy cattle continue to be large, and heritability for milk production in cattle is now taken as about 35% rather than the traditional 25%, presumably due to better recording, but at least indicative that variance has not been lost. Even so, the increasing rate of inbreeding in the nucleus black and white dairy population due to concentration on few grandsires is becoming an issue.

The major problem in livestock improvement is probably not lack of variation and response in the major economic traits such as growth rate and milk yield, but in correlated deleterious changes in traits related to fitness, such as leg weakness or fertility. There is plenty of evidence that these have occurred (see review by RAUW *et al.*, 1998). The indications are that when appropriate records are taken and used with intense selection, such changes can be reduced or prevented, as in broilers (MCKAY *et al.*, 2000); but this is clearly at the expense of progress in the main production traits, particularly when selection intensities are low.

Whilst these results imply progress, it is not true of all species. Attention has previously been given to plateaux in speed of horses (GAFFNEY AND CUNNINGHAM, 1988), and we recently presented results on the Kentucky Derby (HILL AND BÜNGER 2004), which is a non-handicapped race over 1¼ miles. The winning time dropped from about 2min12sec at the start of the last century to close to 2 minutes by mid-century, but then reached a plateau. For

example, the winner's time in 1950 was 2m0.1s, the same as in 2000, and the current record (1m59.04s) has been held by Secretariat since 1973. A similar pattern is seen for greyhound dogs in the English Greyhound Derby, run over 480m. The winning time dropped from about 30.5s in the late 1920s to under 29.0s by the late 1940s. Yet it has averaged about 28.7s during 1998-2002, and the current record time was set in 1997.

There is good evidence, at least in horses, for intense selection being based on performance, albeit generation intervals are long: the Derby winners are selected for stud, are mated to the best mares, and their offspring get the best trainers. There is also evidence, based on analyses of winnings and of competitive success, that performance is moderately highly inherited (e.g. GAFFNEY AND CUNNINGHAM, 1988). Whilst estimates are likely to be biased upwards by special treatment, however, simply because the offspring of the best stallions are best managed, how do we explain the total lack of progress? The Thoroughbred had a narrow base, but even so that was long ago and there has been plenty of opportunity for mutations to occur. My favoured but perhaps untestable view is that mutations that occur are almost invariably deleterious with respect to speed, such that most selection pressure is devoted to their elimination but they contribute to the genetic variation while still segregating. Further elucidation is needed, however.

MAINTENANCE OF GENETIC VARIANCE

In simple terms, maintenance of genetic variance involves a balance between the input of variation by mutation and its loss by genetic drift due to finite population size and to selection. In natural populations such selection is usually assumed to be of stabilizing form, whereby the intermediates are more fit (traditionally exemplified by birth weight in man); in selection experiments and livestock populations the selection is directional; but both kinds of selection remove variability. There have been a number of estimates of the magnitude of mutational variance (V_M) in laboratory animals, particularly *Drosophila*, with a limited number in mice, but none in domestic livestock. Estimates are typically expressed as the mutational heritability (V_M/V_E), the ratio of the new variance each generation to the environmental variance. (In order to distinguish signal from noise, estimates are usually made in highly inbred or isogenic populations.) Estimates of the mutational heritability are usually centred on and close to 0.1% (FALCONER AND MACKAY, 1996, p. 349; see KEIGHTLEY, 2004, for a recent

summary). This is small relative to typical heritabilities of 25% from standing variation, but new mutations occur every generation and they contribute cumulatively to the variation. In the absence of selection in a population of effective size N_e , the genetic variance maintained by additive mutations equals $2N_eV_M$, so with a mutational heritability of 0.1%, an effective population size of about 170 is required to maintain a heritability of 0.25 (i.e. $V_G = V_E/3$) (HILL, 2000).

Such calculations assume neutrality, and so are likely to be a substantial overestimate of the variability maintained in any but a very small natural population because mutants are usually at a disadvantage through their effect on the trait itself or on overall fitness. Models invoking selection with real or apparent intermediate optima for a trait are of two basic types (see e.g. FALCONER AND MACKAY, 1996, ch. 20). In the classic case, individuals are assumed to be increasingly less fit as their phenotype deviates from some optimum value, typically modeled as a quadratic or normal-shaped function. It has generally been concluded that this cannot explain both the levels of variation and the levels of stabilizing selection observed if sensible values for mutation rate per locus and numbers of loci influencing the trait are used. It is possible that strengths of stabilizing selection have been exaggerated, but even so the model is deficient in assuming that selection occurs on any trait independent of others, whereas we know both that pleiotropy is ubiquitous and that selection must act in much the same direction on traits which are similar, e.g. juvenile and mature body size. An alternative model is the so-called pleiotropic model, in which it is assumed that mutants affect the trait *and* have a pleiotropic effect on overall fitness (*inter alia* through fertility). The apparent stabilizing selection arises because mutants are unfit and also deviate from the mean for the trait. This model also has weaknesses, notably that it does not restrict the population mean to any bound, imposes no limit on variance as population size increases, and does not show sufficient apparent stabilizing selection.

We have, therefore recently considered joint models, whereby the target trait is indeed under stabilizing selection, but mutants also have a pleiotropic effect on fitness (ZHANG AND HILL, 2002). This model can lead to acceptable values of both variance and (real and apparent) stabilizing selection providing the mutants have a more leptokurtic distribution of effects on fitness than on the trait (i.e. high leptokurtosis implying a small proportion of the mutants contribute most of the variance). Even so, it is not fully satisfactory, for it seems reasonable to assume that a higher proportion of mutants are likely to have a significant effect on overall

fitness than on any specific trait. The joint model also makes predictions that need to be evaluated, notably that most of the genetic variance is contributed by genes of very small effect and most of the stabilizing selection by those of large effect. It also predicts rather extreme values for the gene frequencies at steady state, whereas observations of response to directional selection might indicate more uniformity. We are continuing to pursue these models, both to consider non-additive gene action, in particular the roles of multivariate stabilizing selection as a contributor to the pleiotropic effect on fitness and of mutants that are fully or partially recessive for fitness, but have essentially additive effects on the trait. Analyses of the results of selection experiments founded from natural populations should inform us about the validity of these models.

Theoretical aspects of long-term response and limits in populations subject to artificial selection have been reviewed elsewhere (e.g. HILL, 2000). In brief, continued responses in early generations can be explained by the presence of many genes of small effect influencing the trait, and do not require in practice the infinitesimal model whereby all are of very tiny effect. Even though the latter may fit the selection data, there is substantial sampling variance in any achieved response, and QTL analyses are consistently revealing the presence of regions with large effect. The infinitesimal model must always be regarded as merely a convenient approximation, which is more or less robust depending on the application. Continued long-term response can generally be attributed to mutation; indeed theory shows that the same variability is maintained at additive genes in a directionally selected as in an unselected population of the same effective size, basically because more mutants are brought to sufficient frequency to contribute to the variability, but then are lost more quickly. Although there is a fairly substantial body of relevant selection theory, it is better able to predict the consequences of changes in factors such as effective population size and selection intensity than to predict the absolute values of quantities such as selection limits (HILL, 2000).

EFFECTS OF SELECTION ON PHENOTYPIC VARIANCE

Let us now turn to consider the less researched area of the implications and effects of selection on phenotypic variance directly. In our standard models, changes in V_P arise as a consequence of changes in genetic variance, which itself changes as a consequence of the differences in mean performance of individuals of different genotype: the mean genotype and

hence phenotype of individuals having A_1A_1 genotype, for example, is assumed to be higher than those which are A_1A_2 and A_2A_2 . Changes in variance then arise as a consequence of those in gene frequencies and in the covariances of gene frequencies (the Bulmer effect) induced by selection. Similarly, stabilizing selection leads to a diminution in variance as mutants in a population at the optimum are at a disadvantage and also because of the Bulmer effect (see earlier). Variance is also lost as a consequence of finite population size, but gained as a consequence of mutation; and may also be gained by migration/introgression into populations that are not closed. In all cases, however, the models used imply differences in mean but constancy of environmental variance of individuals of different genotype, or equivalently of constancy of residual phenotypic variance among genotypes at an individual locus is considered.

In view of some of the previous results, for example on the constancy in CV, it can be argued that selection may also be acting on variance *per se*. To examine this consider a model in which genotypes differ both in mean and in residual variance ($\sigma^2 = V_p$, approximately). Let us assume that phenotypic values of A_1A_1 , A_1A_2 and A_2A_2 individuals are normally distributed as $N(\mu, \sigma)$, $N(\mu + a, \sigma + b)$, $N(\mu + 2a, \sigma + 2b)$, respectively. The simplest case is if a population is fixed for A_1A_1 and a mutant allele A_2 appears. Then if $b = 0$, with truncation selection on phenotype the selective advantage of A_1A_2 over A_1A_1 is $s = ia/\sigma$, where i is the selection intensity; this standard result reflects the fact that individuals of higher mean have a higher probability of exceeding the truncation point (i.e. higher survival probability and fitness). More generally, however, the differences in variance also affect this probability. With intense selection, individuals of higher variability are also at a selective advantage, for even if they have the same mean ($a = 0$) they are more likely to be over-represented among the extreme phenotypes. (An analogous situation is intense selection of cows from the national herd as potential bull dams. Unless the selection index/BLUP program used specifically corrects for differences in variability among herds, cows from more variable herds are more likely to be selected.) It can be shown that the selective value of A_2 is $s = ia/\sigma + ixb/\sigma$, where x is the truncation point in standard units (HILL, 2002). With 50% selected, $x = 0$, but if less than about 15% are selected, $ix > x$ and more variable genotypes are at a selective advantage and such mutants that increase variance are more likely to be fixed.

Assuming now a multi-locus model with small additive effects across loci, the analysis can be extended. For clarity, let us relabel as $V_{A\mu}$ ($= V_A$) the (usual) additive genetic variance, i.e. variance among individuals in breeding value (offspring mean), which is computed as the sum over loci of a^2 values weighted by heterozygosity. Similarly let us define $V_{A\sigma}$ as the additive genetic variance in standard deviation, i.e. a weighted sum of b^2 values and a function of the variance among individuals in the phenotypic variance of their offspring (which could, in principle, be estimated from the difference among sires in their within family variance). Finally let $Cov_{A\mu\sigma}$ be the corresponding covariance, i.e. a function of the sum of cross products ab . Then it can be shown (Hill, 2002) that the expected responses in the mean and variability are:

$$\text{mean: } iV_{A\mu}/S + ixCov_{A\mu\sigma}/\sigma;$$

$$\text{phenotypic standard deviation: } iCov_{A\mu\sigma}/\sigma + ixV_{A\sigma}/\sigma$$

(ignoring the Bulmer effect, which is non-cumulative). These results might explain why variance may rise more in *Drosophila*, where selection intensities are high, than in mouse where they are weak; but more examination of models and of their fit to data is needed.

With stabilizing selection in natural populations it would be expected that, if terms b or $V_{A\sigma}$ are non-zero, then selection would lead to a reduction in variance because more variable individuals would be at selective disadvantage. Yet the variance does not vanish. Possible explanations are that there is in fact no genetic variation in variance, i.e. $V_{A\sigma} = 0$, even after mutation and that the selection model is too simplistic. A more plausible explanation is that there are also perceivable benefits to fitness of increased phenotypic variability, in particular a need for individuals to be plastic to environmental change: if individuals have a (nearly) fixed phenotype they could not, for example, respond to a poor environment by reducing productivity in order to sustain fertility.

There has long been discussion about reducing phenotypic variability by selection so as to give a more uniform animal to manage and product to market. Its effectiveness is not known and is assumed to be low, but has been little tested, however. SANCRISTOBAL-GAUDY *et al.* (1998) specifically considered selection programmes to reduce variation by selecting sires with least variable offspring. Its effectiveness would of course depend on the value of $V_{A\sigma}$ or equivalent parameters.

CONCLUSIONS

Livestock improvement by selection has been highly effective and continues to be so, (albeit horses and dogs do not run faster) because variation has remained in populations or arisen by immigration or mutation. Whilst we have a good understanding of the principles underling the changes in genetic variance, our ability to make quantitative predictions of actual values is limited. Furthermore, it is argued that the factors maintaining levels of phenotypic variance are less poorly understood, and merit further attention. Knowledge of the distributions of effects and frequencies of genes affecting quantitative traits will greatly inform these analyses. Some of this should come from the extensive analyses of QTL and then genes, although those of large effect will be detected first and the greater subtleties of the many of small effect will be longer coming. Meanwhile, we should keep selecting on phenotype!

ACKNOWLEDGEMENTS

Studies reported here were funded by the BBSRC. I am also grateful to Lutz Bunger, Xu-Sheng Zhang and Peter Keightley for many discussions and contributions.

REFERENCES

- BÜNGER, L., LAIDLAW, A., BULFIELD, G., EISEN, E.J., MEDRANO, J.F., BRADFORD, G.E., PIRCHNER, F., RENNE, U., SCHLOTE, W., HILL, W.G., 2001a: Inbred lines of mice derived from long-term growth selected lines: unique resources for mapping growth genes. *Mamm. Genome* **12**: 678-686.
- BÜNGER, L., RENNE, U., BUIS, R.C., 2001b: Body weight limits in mice - Long-term selection and single genes. 337-360. In: E.C.R. REEVE (ed.), *Encyclopedia of Genetics*. Fitzroy Dearborn Publ., London, Chicago.
- DUDLEY, J.W., LAMBERT, R.J., 2004: 100 generations of selection for oil and protein in corn. *Plant Breed. Rev.* **22**: (in press)
- EISEN, E.J., 1980: Conclusions from long-term selection experiments with mice. *Z. Tierz. Züchtungsbiol.* **97**: 305-323.

- FALCONER, D.S., MACKAY, T.F.C., 1996: Introduction to Quantitative Genetics. 4th ed. Longman, Harlow, UK
- GAFFNEY, B., CUNNINGHAM, R.P., 1988: Estimation of genetic trend in racing performance of thoroughbred horses. *Nature* **332**: 722-724.
- HAVENSTEIN, G.B., FERKET, P.R., SCHEIDELER, S.E., LARSON, B.T., 1994: Growth, livability, and feed conversion of 1957 vs. 1991 broilers when fed 'typical' 1957 and 1991 broiler diets. *Poult. Sci.* **73**: 1785-1794.
- HILL, W.G., 2000: Maintenance of quantitative genetic variation in animal breeding programmes. *Livest. Prod. Sci.* **63**: 99-109.
- HILL, W.G., 2002: Direct effects of selection on phenotypic variability of quantitative traits. *Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* CD-ROM comm. n° 19-02.
- HILL, W.G., BÜNGER, L., 2004: Inferences on the genetics of quantitative traits from long-term selection in laboratory and farm animals. *Plant Breed. Rev.* **22**: (in press).
- KEIGHTLEY, P.D., 2004: Mutational variation and long-term selection response. *Plant Breed. Rev.* **22**: (in press)
- KOERHUIS, A.N.M., THOMPSON, R., 1997: Models to estimate maternal effects for juvenile body weight in broiler chickens. *Genet. Sel. Evol.* **29**: 225-249
- MCKAY, J.C., BARTON, N.F., KOERHUIS, A.N.M., MCADAM, J., 2000: The challenge of genetic change in the broiler chicken. In: W.G. HILL, S.C. BISHOP, B.J. MCGUIRK, J.C. MCKAY, G. SIMM, G. AND A.J. WEBB (eds.), *The Challenge of Genetic Change in Animal Production*. Occ. Publ. Brit. Soc. Anim. Sci., no 27. pp. 1-7.
- MARKS, H.L., 1996: Long-term selection for body weight in Japanese quail under different environments. *Poult. Sci.* **75**: 1198-1203.
- MERKS, J.W.M., 2000: One century of genetic changes in pigs and the future needs. In: W.G. HILL, S.C. BISHOP, B.J. MCGUIRK, J.C. MCKAY, G. SIMM, G. AND A.J. WEBB (eds.), *The Challenge of Genetic Change in Animal Production*. Occ. Publ. Brit. Soc. Anim. Sci., no 27. pp. 8-19.
- PREISINGER, R., FLOCK, D.K., 2000: Genetic changes in layer breeding: Historic trends and future prospects. In: W.G. HILL, S.C. BISHOP, B.J. MCGUIRK, J.C. MCKAY, G. SIMM,

- G., WEBB. A.J. (eds.), The Challenge of Genetic Change in Animal Production. Occ. Publ. Brit. Soc. Anim. Sci., no 27. pp. 20-28.
- 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., 1960: A theory of limits in artificial selection. *Proc. Roy. Soc. Lond. B153*: 234-249.
- SANCRISTOBAL–GAUDY, M., ELSEN, J.-M., BODIN, L., CHEVALET, C., 1998: Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. *Genet., Sel., Evol.* **30**: 423-451.
- WEBER, K.E., 1990: Increased selection response in large populations. I. Selection for wing-tip height in *Drosophila melanogaster* at three population sizes. *Genetics* **125**: 579-584.
- ZHANG, X.-S., HILL, W.G., 2002: Joint effects of pleiotropic selection and stabilizing selection on the maintenance of quantitative genetic variation at mutation-selection balance. *Genetics* **162**: 459 – 471.

CONSTRAINTS ON INTERNATIONAL PIG IMPROVEMENT: 1950 TO THE PRESENT

MAURICE BICHARD

**Principal Visiting Research Fellow, School of Agriculture, Policy and Development,
University of Reading, UK**

INTRODUCTION

It might be thought appropriate when celebrating the contributions of Peter Glodek to highlight the achievements in pig genetics over the almost 50 years during which he and I have taken an interest, but other contributions have already done this. Instead I will make some comments on why I think we have not been even more efficient in adapting our pig genotypes to meet the requirements of producers, processors and consumers, and hence try to identify constraints on future improvements. After an initial 15 years of university teaching and research, I have been exposed to problems in most of the world's important pig production centres during almost 30 years in the commercial sector. In spite of this, my observations are bound to be biased towards UK conditions.

These constraints can be grouped into those associated with the gradual emergence of scientific knowledge, and others related to organizational structures and economic conditions, though they are inevitably inter-related.

SCIENCE

Genetics

When reviewing the emergence of today's understanding, it is easy to make false assumptions in both directions. On the one hand we must not assume that pig improvement only began with Groeneveld et al's BLUP program in 1990 and the patenting of the HAL test in 1991, since we had most of the underlying knowledge many years earlier. On the other hand, if we go back to the early 1950s when Peter and I were students, there was surprisingly little easily available, proven methodology. True, LUSH's textbook was first published in 1937 while LERNER's first book appeared in 1950, but FALCONER's was brand new in 1960, and other European texts only appeared after that. Thus, at the start of our careers, quantitative and

population genetics were not widely taught at undergraduate level, and graduate coursework had to be sought out at a few pioneering centres in the USA or Edinburgh or from the first generation of European teachers who had already returned.

Furthermore, there were hardly any well documented illustrations of the successful application of these theoretical conclusions to pigs. As a consequence, the people who owned or controlled pig breeds could not be expected to be convinced to change the way they mated individuals or selected future parents. Indeed, our British farming press frequently featured accounts of the antagonism between breeders and ‘boffins’ (as scientists were labelled with derision).

Even the ability to predict the effect of truncation selection based upon phenotypic measurements had not been clearly demonstrated in all species 50 years ago. While experiments with plants, flies and mice might have been convincing to geneticists, it was still necessary to show similar results with pigs since breeders usually discount analogies even from other livestock. Simple demonstrations were only just beginning. e.g. the Beltsville high- and low-fat lines in 1954. Herdbook breeders took time before they could be persuaded to participate in national selection schemes. Today, when nucleus herds are often controlled by technicians, such new understanding could surely be applied much more quickly.

Prediction of breeding values for male and female candidates had been studied as early as the 1940s in Iowa; and methods of deriving the optimum weights to give to information from the pedigree, the individual, and its sibs and progeny, had been published. Yet the application of this to the optimization of selection was long delayed. Perhaps this was because both breeders and organisers of national schemes found it easier to focus on accuracy than on the more complex concept of predicted gain per year which also involved selection pressure and generation interval. In 1962 Charles SMITH wrote to me

‘The object of (my) talk (to the combined EAAP Genetics and Pigs Study Commissions in Stockholm, 1960) was to prove and recommend the value of performance testing to the entrenched European and Scandinavian progeny testers. The Beltsville experiment was my trump card. Though well received, the impact of the paper on the thinking of the Pig Commission (two years later) seems minimal’.

A great deal of time and effort was put into explaining both multiple trait selection and the use of information from relatives to breeders and scheme organisers. It should nevertheless be

admitted that it was no small job to derive the optimum weights and to calculate index values for large numbers of candidates before electronic data processing became easily available.

Turning to crossbreeding, we should not underestimate the resistance to what we regard today as essential crossbreeding systems. Danish pig breeding, for so long the standard against which all other countries were compared, had increasingly become based on a single breed, mated pure, and remained so until a new importation of Large White after 1970. Much United States work in the 1940s was based on the idea of producing lines with all-round merit either from single breeds, or using initial crosses to provide a wider foundation. Early livestock improvement legislation in most countries was strongly influenced by the herdbook societies which insisted that crossbred animals should not be used for breeding. Commercial farmers in some countries did use a proportion of crossbred sows, but crossbred boars were illegal in Europe.

It was only in the mid-1960s that some new controlled experiments (e.g. Swedish trials by SKARMAN in 1965) and analyses of field data (e.g. SMITH AND KING, 1964) produced precise estimates of the efficiency gains from the use of crossbred sows. Even in late 1974 the Dutch hosted a symposium at Zeist which brought together new information from subsequent trials. It took many years before all commercial farms converted to the use of crossbred sows.

It seems likely that the effects of inbreeding have not been a constraint on pig improvement during the past 50 years, nor is there a current concern (although this is different in the major breeds of dairy cattle). Individual boars are seldom if ever tested to the same accuracy as proven dairy bulls, so there is not the same temptation to use them. In any case, pig AI has not been so widespread until recently. In addition, semen has not often been sold across national frontiers both because of market differences and the fact that ejaculates cannot be extended to the same degree.

In fact, it is possible to argue that inbreeding levels have been kept too low, and hence improvement through selection has been constrained. Virtually all commercial pigs are crossbred so they would not be affected. In any case, not many 'pure' lines are maintained as closed populations for many generations.

In the absence of precise theory, those of us who controlled selection lines probably drew up approximate procedures which erred on the side of caution. Today, however, we have the ability to pre-set our chosen rate of inbreeding per generation and then maximise the selection

pressure compatible with this decision (BIJMA, 2000). If I were still running selection lines, I would probably maintain smaller effective population sizes.

Techniques for selection based upon the identification of specific alleles, directly or via markers, have been with us for 30 years (ROBERTSON, 1973) and transgenic mammals for 20 (PALMITER et al 1982). Few would disagree that pig improvement will one day be based upon direct genetic information rather than indirectly via phenotypes. But few could deny that these technologies have had almost no impact during these 20 or 30 years on improving commercial pigs, contrary to predictions by early molecular geneticists. (The exception was speeding up the elimination of the RYR allele via the HAL test). Their over-enthusiasm was presumably partly deliberate, since exaggerated claims brought new research grants. But it was more likely just naïveté because they had so little understanding of the complexity of livestock improvement and the economic context in which it is created. Useful alleles, of large enough effect on the phenotype to be worth manipulating, have been slow to emerge: PIC (now Sygen) currently claims a total of 12 from almost all the world's research laboratories in a period of 11 years since HAL in 1991.

The introduction of transgenes has been delayed for several reasons. At first, our inability to identify really useful genes in other species was a limitation together with the inefficiency of the reproductive manipulations required to successfully insert gene constructs into pigs. Most important today is the strong public reaction against GM food products, particularly in Europe. This followed from the early academic animal experiments (e.g. the Beltsville pigs with a human growth hormone construct) and the export of GM feed grains into Europe, and the clumsy attempts of international seed companies to tell consumers what was good for them. It is not possible to say whether today's pigs might already have benefited from this technology, but it is quite certain that tomorrow's will not – just because breeding organisations have had to exclude it from their programmes. The possible exception is the use of transgenic pig lines whose organs are destined for xenotransplants, but here progress is being delayed by concerns over viral transfer.

Reproduction

Applications of new knowledge in reproductive science have also mostly taken place much more slowly than seemed likely in the 1950s. At that time it had been shown how all the steps in the reproductive process were under hormonal control. This led specialists to believe that each part would soon be manipulated by appropriate interventions in order to increase the efficiency of commercial production and to a lesser extent genetic improvement. In practice most of these interventions have proved insufficiently reliable or too expensive. Thus we still do not have cheap, useful methods of oestrous control or increasing litter size. Control of the birth process is perhaps the only routine procedure which is fairly successful. We also have an increasing consumer resistance to such manipulations in some markets.

None of this denies the highly sophisticated laboratory manipulations which are involved in successful cloning – but these have so far had no impact on pig improvement. Routine artificial insemination (particularly from frozen semen) in commercial sow herds encountered many more difficulties than in dairy cows. AI has, however, now become widespread, and is no doubt resulting in a reduced genetic lag from nucleus to commercial levels. Reliable non-surgical embryo transfer is still awaited.

Veterinary Science

It has long been obvious that an efficient structure for disseminating genetic progress throughout a pig industry can also spread pathogens at even greater speed. Early hopes that veterinary research would provide us with cheap drugs or vaccines effective against all important pig diseases, or show the way to breed for natural resistance to them, have long since been abandoned. Drugs and vaccines are often expensive and less than fully effective. Some major diseases of the 1950s and 1960s have been eliminated, but there seems to be a continuous emergence of new ones, equally important, and there are long delays before remedies are provided.

The consequences for pig improvement are that both breeding organisations and commercial producers have been forced to accept less efficient, or more costly, improvement and dissemination programmes. Movement between herds is minimised, slowed down, or carried out

by procedures (AI, embryo transfer, medicated early weaning, hysterectomy) which attempt to transfer genetic material uncontaminated by pathogens.

The overwhelming importance of disease in affecting profits from commercial pig production has probably never been understood in any genetic school, while no veterinary school has really grasped the science of genetic improvement. As a result, progress has only been made where good specialists from both disciplines have worked alongside each other and come to understand the constraints implied in the solutions proposed from each side. The realisation that central test stations could be responsible for spreading disease among participating nucleus herds undoubtedly helped move national schemes towards on-farm testing, but feed intake recording was then more difficult.

Veterinarians have been unable to provide breeders with an efficient but affordable way of maintaining the highest health status in nucleus and multiplication herds. One has the choice of living with diseases or routinely establishing new healthy herds. Apart from the considerable financial cost of such start-ups, there is inevitably an interruption in the testing and selection programme so that annual progress is temporarily reduced, or even halted.

Another way in which disease control measures may have slowed down genetic development in the past 50 years has been the difficulty of moving breeds or lines across national borders. The samples which were eventually permitted to enter Europe from N America and China were inevitably selected more on their ability to test negative for pathogens than on their genetic merit, and at such high cost that many useful sources may have been bypassed.

ORGANISATION AND ECONOMICS

Social and Legal

Fifty years ago, individual breeders, bound together in the herdbook societies which originated in the late 19th and early 20th centuries, controlled the genotypes of commercial pigs. Denmark had long had a national improvement programme for these herds, based upon progeny testing boars through central stations. Several other countries had been influenced by this example, but developments were interrupted by the second world war. The important herds were still those which produced good looking pigs and carcasses, but new progeny testing schemes were beginning, usually with government support. In 1955, John KING challenged

conventional thinking by showing that it should be more efficient if these facilities could be used to select young boars based on their own performance or that of their full sibs. He realised this would be difficult since it would involve persuading breeders to rely on less accurate proofs in order to shorten generation intervals. Nevertheless, these changes were made in the UK's new facilities from 1966 and in other schemes.

Charles Smith had produced shock waves throughout Europe in 1963 when he attempted to measure the genetic trends in Danish pigs and suggested that these were very much less than the observed phenotypic changes, and far below what was theoretically possible. The explanation was that herdbook breeders were not ready to accept the test data as their major selection criterion for herd replacements, and had not grasped the inefficiency of favouring older 'proven' animals as parents. Yet in spite of this, Europe's new national programmes were all co-operative in nature, where final decisions remained with large numbers of owners. Only very gradually did the surviving schemes reduce the number of participating herds to few breeders and thus approach the discipline of a single nucleus herd.

It is easy to excuse the time scale of this structural change within our breeding industries, and argue that the original breeders needed time to adopt new ideas and technologies. Yet it is worth noting that many scientists and government officials also helped to delay the inevitable by insisting that breeding must continue to be based on the family farms where it had been for the previous 50 years. This was in spite of the fact that there were successful examples of radical change in the poultry breeding industry. Not surprisingly, several poultry breeding companies moved into pig breeding in the late 1950s, besides some groups of commercial pig producers who were convinced that the herdbook sector would not modernise itself.

Curiously, this bias against corporate breeding was also quite pronounced amongst university scientists and extension staff in the United States and Canada – those champions of free enterprise. Great efforts were made to keep the local purebred breeders alive through advice, test station facilities, and support for stock judging. This continued long after it was obvious that real genetic improvement had moved into the closed herds and facilities of the corporate breeders. No doubt this was due in part to the strength of the rural vote in influencing the finances of the Land Grant universities. It also reflects the widespread unease which academics both there and in Europe unfortunately feel towards 'business'. They often suspect that com-

panies would much prefer to spend a Euro on advertising rather than on good science. And in truth, there have been many examples where this was true.

The legal structures which persisted for many years were also based upon the supposition that pig breeders remained uneducated, small-scale operators who must be tightly controlled, both for their own benefit and to prevent their breeding stock harming the livelihoods of the equally small-scale commercial producers. This persisted even when the EC Directive finally became law and supposedly put the breeding company on the same footing as the herdbook societies. I have the impression that the independent breeding company was tolerated rather than welcomed.

It has to be admitted that many European producers have continued to favour co-operative rather than privately owned breeding structures. The historical background has recently been discussed by VISSAC (2002) in his book on French cattle breeding. Both Danavl in Denmark and Topigs in the Netherlands have been successful in holding on to their national markets. But even the co-operative programmes have sometimes found it difficult to replace the small breeders as suppliers of specialised parent boars. This is particularly true in Bavaria where Pietrains from small-scale herdbook breeders continue to be dominant. UK farmers, on the other hand, have resisted many attempts to make them co-operate. No doubt their attitudes were important for the development of several pig breeding companies within the very relaxed legal environment provided by their enlightened (or uncaring) governments.

Recording Systems

Production recording systems have been developed over many years for commercial pig herds in order to help their owners control both physical and economic performance. These vary in detail and complexity. Nucleus herds are often recorded separately, either using systems provided by the co-operative breeding programme or, within private breeding companies, using specially written software. This means that all necessary data can be recorded and subsequently analysed. This is a big advantage compared with dairy cattle breeding since almost all cattle data come from milk producing herds as a by-product from commercial recording for management purposes. The number of traits which can be considered is thus limited to what these herds are prepared to record.

Carcass Value

It has been a common complaint in recent years that the breeding industry has concentrated too much on those traits which affect costs of production on commercial pig farms and to carcass lean, while it has paid insufficient attention to the ultimate value of the carcass to the processor and consumer. To the extent that this has been true, it may have resulted from the extremely crude way in which carcass value is identified and rewarded. For the vast majority of carcasses, value has been determined only by weight and predicted lean content, sometimes modified by a conformation score. Yet the true value to processor and consumer depends upon many other attributes which have so far been seen as too difficult or expensive to measure on each carcass, either on the slaughter line or in the chill room several hours later.

A major problem has been the lack of trust between the producer and carcass buyer. If producers were willing to enter long-term relationships with their buyers, and these processors with the retailers, then carcasses and products derived from them could be more thoroughly evaluated and rewarded accordingly.

Pig Production Economics

The production sector is famous for its cycles of profitability and losses. These are almost always the result of slaughter pig price changes reflecting shortages or surpluses. These in turn may be the delayed consequences of previous prices or of the widespread presence or absence of disease.

The effects of such fluctuations in cash flow on commercial farms then impact on the breeding organisations which serve them. When money is short, some of the only expenses which can be postponed are repairs and maintenance, and replacement breeding stock (by delayed culling of old or unproductive animals, or reduction of herd size). Consequently, the demand for breeding gilts, and even boars, fluctuates. This leads the breeder to slaughter selected animals at some times and to supply too few (or sub-standard) replacements at others.

Breeding Organisation Economics

If there is to be optimum genetic progress in our pig industries, then there must be efficiently-run breeding organisations and adequate investment. Many of these were, and some still are, types of co-operatives originating in the herdbook associations but perhaps controlled by

commercial producers. One problem with these is that they are viewed as service organisations – providing breeding stock and semen as cheaply as possible to members.

Private sector organisations have been variously created by feed companies or abattoirs (again as a service to customers), by poultry breeding companies, by groups of herdbook breeders, or commercial producers. In time, the survivors have moved closer in structure and mission, and in contrast to the co-operatives, their success is judged only by their financial returns to shareholders. Very few have been able to deliver regular profits high enough to interest outside investors. No doubt in some cases this has been due to incompetence, but there are some fundamental problems.

The breeding organisation is apparently offering to commercial pig producers what they already have in abundance: gilts, boars, semen or perhaps ova. Producers know their own costs of production, or at least the sale price of slaughter pigs. They believe there may be additional value in the ‘improved breeding stock’ on offer, but find it difficult to calculate this (or to believe the supplier’s estimates). If they maintain a sow herd and finishing pigs, they always have the option of retaining their own pigs for breeding (with no transport cost or risk of introducing disease), or some from their neighbour, or from their cooperative which provides a service. As a result, the price of genetic inputs may be more controlled by production costs than by genetic merit (as also for most dairy cattle semen). This is different from the poultry industry where a commercial egg producer or broiler grower has no other choice than to buy in for each crop.

The early breeding companies realised that they could not run a viable business selling only boars. In any case they could have a greater immediate impact on customer profits by offering them a new product: first-cross replacement gilts. In order to achieve adequate scale, they grew their gilt multiplication capacity quickly, either by taking on more farms themselves, or by agreements with contracted partners. In order to be attractive, such contracts often had to provide sales guarantees concerning both price and volume.

At the bottom of each pig cycle, demand for replacement breeding gilts is sharply reduced as customers stop expanding, stay constant by retaining their old sows or own gilts, reduce herd size temporarily, or even go out of business. The effect on the breeding organisation can be disastrous. Not only are they also receiving depressed slaughter prices on the three quarters of their output which normally goes to the abattoir, but their income from breeding gilt premi-

ums is sharply reduced even though they may still be paying guarantees to contracted multipliers. This scenario exists particularly where the gilt customers are rather small producers.

Farmers are used to large annual swings in their profitability, resulting from their lack of control over weather, commodity markets, and disease. By contrast, city investors place a high premium on dependable results. Where pig production is being restructured into much larger specialist businesses (e.g. USA, Latin America, Spain), the professional managers are now producing their own replacement females under contract from the breeding organisation, and paying an agreed 'genetic premium' or royalty on each.

Another way of avoiding cyclicalities is for the breeding organisation to service a number of different markets where the pig cycles might not be expected to be synchronised. Some UK-based companies pursued markets in several European countries by exporting parent gilts from Britain. Unfortunately, this has not proved useful since cycles in all EU member countries have gradually become one. There have also been the effects of periodic travel restrictions because of disease outbreaks and the high costs of transport and quarantine relative to the gilt price.

Diversification therefore needs to come by serving more distant markets. This necessarily means establishing stand-alone breeding businesses within those countries – since regular long distance transport is ruled out by cost (unlike the poultry industry) and veterinary regulations. In recent years, those European companies which did not have a strong cash flow from N American subsidiaries suffered very badly during the long periods of depression in the EU industry.

The past 40 years have provided many lessons from both co-operative and private pig breeding organisations. Many have disappeared and virtually no new ones have entered the field.

CHARLES SMITH (1986) first pointed out that the organisers of large national schemes should in theory be able to retain a higher proportion of the increased profitability of the production sector that makes use of their genetic progress. But he had to accept the paradox that in practice it is the private breeding companies which actually spread the risks from future market uncertainty by selecting in separate lines for different objectives. Having worked both in the private sector and with herdbook breeders, I am very much in favour of having control in the hands of a small group of professionals and their commercial directors, and of course this is the tendency even in successful co-operatives. Looking at the world pig breeding scene, one

might conclude that there are currently not enough strong independent organisations to effectively service diverse markets. If this is because the rewards from running a breeding stock business are too low, then pig producers should be concerned and should be asking how they can encourage more players.

Public Comparisons

Some scientists and producers might argue that the world's pig industries have made less genetic progress than they might have done because there has been rather little objective performance data available to producers comparing individual boars, specific lines or breeding organisations. Random sample tests used to be a prominent feature of egg-laying poultry and broilers, but have greatly reduced in recent years. Dairy cattle sires are evaluated both nationally and via Interbull and the results are widely available.

There have been several attempts to provide comparable information on sources of pig breeding stock but I would maintain that we are all better off without them. My argument is centred around the complexity of the comparisons involving breeding, finishing and carcass traits, their interactions with nutrition and disease, and the need to draw samples from multiple source farms for each brand. In contrast with the task of running all-in all-out crops of poultry for a few weeks or up to one year, even replicated on several test sites, the capital and running costs of valid pig comparisons are huge. Because of this, the only tests which have been attempted are massively over-simplified to the extent that they can be positively misleading. Even tests of terminal sire lines, conducted by using multiple sources of semen into a given sow herd, and rearing the progeny on site are subject to problems of boar selection.

CONCLUSIONS ON IMPORTANT CONSTRAINTS

Scientific Knowledge

In this review, I have looked for, and inevitably found, examples of where an apparent lack of scientific information theory or proven methods has delayed genetic improvement in commercial pig populations. Nevertheless, my overall conclusion is that the pig breeder starting to work at the end of the 1950s had a great deal of science waiting to be freely applied. He was perhaps much more favourably placed than his successor today, who will have to wait for

new advances in knowledge before he can implement them, and probably have to part-finance the research which produces them.

Structural Change

I believe that the unwillingness of governments and agricultural establishments to recognise that the successful application of new breeding methods would require radical organisational changes was a definite brake on progress. Whether they would have encouraged or even forced such changes had they recognised the true situation is, of course, debatable.

Disease

The new breeding organisations have taken a long time to understand the power of continually emerging serious pathogens in opposing the creation and dissemination of genetic improvement. Complex and expensive measures have proved necessary to create adequate pyramid structures which exclude or escape serious diseases.

Business Models

Equally, the new breeding organisations have only gradually evolved business models which are more robust in the face of the deeply cyclical profits of their customers so that survival is not so frequently threatened.

Carcass Improvement

The evolution of improved pig carcasses has undoubtedly been delayed by the inability of the abattoir/processor/retailer sector to relay effective messages to the producer and breeding organisation. Since it has proved impossible to provide useful price signals via individual carcasses on anything but carcass weight and lean content, there will need to be much closer co-operation between the various parties, perhaps direct from processor/retailer to the breeder.

FINAL WORDS

There is much to celebrate when looking back over the last half century of pig improvement. The increased understanding of heredity during the first part of the century, at least in statistical terms, was ready to be applied to our livestock populations. Our generation had the task of working out how this could be done. We contributed to a vastly changed scene: a plentiful supply of pork products which consumers buy at a fraction of their previous prices in real terms. Unfortunately many of the people we might have thought we were serving, the breeders and producers, have not really benefited – most of their businesses have disappeared. We leave behind us a breeding industry now largely separated from production, which is much better fitted to utilise the discoveries of molecular genetics to carry out society's new wishes. These will be different from those we satisfied, and will embrace product quality, safety, pig welfare and health, sustainability, as well as cost.

Peter Glodek has played a vital role during this whole period both in Germany and beyond its borders, and has acted as an essential bridge between science and practice. I am sure his messages have not always been popular, but no one can doubt the integrity he has brought to this role.

REFERENCES

- FALCONER, D.S., 1960: Introduction to quantitative genetics. Longman, London.
- HETZER, H.O., HARVEY, W.R., 1967: Selection for high and low fatness in swine. *J. Anim. Sci.* **26**: 1244-1251.
- GROENEVELD, E., KOVAC, M., WANG, T., 1990: PEST a general purpose BLUP package for multivariate prediction and estimation. *Proc. 4 WCGALP, Edinburgh XIII*: 488-491.
- KING, J.W.B., 1955: The use of testing stations for pig improvement. *Anim. Br. Abs.* **23**: 347-356.
- LERNER, I.M., 1950: Population genetics and animal improvement. Cambridge University Press.
- LUSH, J.L., 1937: Animal breeding plans. Iowa State College Press.

- PALMITER, R.D., BRINSTER, R.L., HAMMER, R.E., TRUMBAUER, M.E., ROSENFELD, M.G., BIRNBERG, N.C., EVANS, R.M., 1982: Dramatic growth of mice that develop from eggs microinjected with metallothionein growth hormone fusion genes. *Nature* **300**: 611-615.
- ROBERTSON, A., 1973: Linkage between marker loci and those affecting quantitative traits. *Behaviour Genetics* **3**: 389-91.
- SMITH, C., 1960: PERFORMANCE AND PROGENY TESTING IN PIGS. PAPER GIVEN AT EAAP, STOCKHOLM.
- SMITH, C., 1963: Genetic change of backfat thickness in the Danish Landrace breed of pigs from 1952-1960. *Anim. Prod.* **5**: 259-268.
- SMITH, C., 1986 VARIETY OF BREEDING STOCKS FOR THE PRODUCTION-MARKETING RANGE, AND FOR FLEXIBILITY AND UNCERTAINTY. *PROC. 3 WCGALP X*: 14-20.
- SMITH, C., KING, J.W.B., 1964: Crossbreeding and litter production in British pigs. *Anim. Prod.* **6**: 265-272.
- SKARMAN, S., 1965: Crossbreeding experiments with swine. *K. Lantbrukshogsk. Ann.* **31**: 3-92.
- VISSAC, B, 2000: Les vaches de la République. INRA editions, 506pp.
- ZEIST, 1974. Proceedings of the working symposium on breed evaluation and crossing experiments with farm animals. pp521, Research Institute for Animal Husbandry Schoonoord', Zeist.

OBJECTIVES IN LIVESTOCK DIVERSITY PRESERVATION: THE EUROPEAN PIG EXAMPLE¹

L. OLLIVIER AND J.-L. FOULLEY,

INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, Jouy en Josas Cedex, France.

ABSTRACT

Europe shares a major part of the world domestic animal diversity. A demonstration project was initiated under EC Framework IV to evaluate the European pig diversity at DNA level. The study covered 70 breeds or lines originating from 15 European countries and including a sample of European Wild Pig and one Chinese breed. By using genetic markers such as microsatellites (50 loci) and AFLP (148 loci), a fairly precise evaluation of the pig genomic diversity was obtained. The data collected in the project also provided information on both between- and within-breed diversity, which could be used in defining conservation priorities.

Between-breed diversity is classically considered as a major criterion to be taken into account when setting priorities for conservation of domestic animal breeds. When diversity is evaluated on the basis of genetic markers, use can be made of measures of genetic distances between breeds to derive individual breeds contributions to diversity. Such an approach, which may be termed “conservationist”, is somewhat different from the standard “population geneticist” approach, where the emphasis is put on time since divergence and phylogeny. It is also recognised that additional criteria are needed for establishing conservation priorities, among which the *within-breed diversity*, as expressed for instance through the individual breeds heterozygosities for the markers considered. The analysis of the demonstration project showed that more than half of the total European between-breed diversity could be assigned to the 29 local breeds considered, while their average internal diversity was about 3 % below the overall within-breed mean.

The question then arises of how these two components of diversity should be combined in an *aggregate diversity*, analogous to the classical aggregate genotype defined in breeding plans.

¹ This paper is dedicated to Professor Glodek, as a tribute to his long time interest in the preservation of the pig genetic resources and his many scientific contributions in the field.

For instance, one could weight the between-breed and the within-breed marginal contributions of each individual breed by FST and $1-FST$, respectively, since the fixation index FST of Wright represents the proportion of the total genetic variation which is due to differences in allelic frequencies between populations. Such an approach applies in a situation of selection within a so-called « meta-population ». However, in a more general context of animal breeding, when heterosis and complementarity between breeds have also to be considered, as well as adaptation to specific environments, more weight should be given to the between-breed variation. The problem is illustrated by using a sample of European pig microsatellite genotypes.

Conservation of plant and animal variation is necessary to meet future agricultural challenges as well as to preserve the rich agricultural heritage of the various regions of the world. An overview of the historical background of animal genetic resources and the reasons for concern about their future, both in the developing and developed world, has been presented by BARKER (2002).

Europe shares a major part of the world domestic animal diversity. For example, our continent hosts more than one third of all breeds of pigs mentioned in the world inventory of FAO. The critical evaluation of livestock genetic resources and conservation of key populations are important for enabling the European agriculture and food industries to respond to future changes in consumers needs. With this aim in mind, a project was launched by the European Union in 1998, - under the EC 4th Framework Biotechnology Programme - entitled *Characterisation of genetic variation in the European pig to facilitate the maintenance and exploitation of biodiversity* (in brief PigBioDiv). The intention was to evaluate and quantify as accurately as possible the contribution of a large and diverse sample of European pig breeds to the genetic diversity of this species.

This paper will first give a general presentation of the project, including a description of the populations sampled and of the biological material analysed. The methods for analysing genetic marker data in a diversity setting will then be presented. And, finally, using the tools available for measuring within-breed and between-breed genetic variation, ways to combine these two components of diversity will be discussed. The emphasis in this paper is on methodology. Detailed results will not be given here. One may refer to previous studies on genetic

markers in European pigs (e.g. GLODEK *et al.*, 1993; VAN ZEVEEREN *et al.*, 1995; Laval *et al.*, 2000; MARTINEZ *et al.*, 2000), and to an overview of PigBioDiv results by SANCRISTOBAL *et al.* (2002).

The project objectives and design

The main objective of the project was to demonstrate the benefits of an evaluation of genetic diversity in the European pig, considering both commercial populations and local breeds, in order to enhance utilisation of the biodiversity of this species and its preservation for future generations. By using the results of previous EC-funded programmes, such as PiGMaP (1991-1996), the project also intended to ensure that the European leadership would be maintained in an area of rapid development, so that the European pig breeders would consolidate their world lead position. A significant benefit of the project was therefore its strong technology transfer element, as manifested in particular by the setting up of databases available on the Internet and direct involvement of end users active in pig breeding and conservation. A new EC pig biodiversity project (PigBioDiv2) was indeed prepared shortly after the completion of this one, including Chinese partners, with the intention of having the European experience extended to China.

A biodiversity project should provide the reference data necessary to estimate within-breed genetic variability as well as genetic distances between breeds allowing between-breed variability to be evaluated. The design of this project mainly addressed the second issue, which may be seen as the primary focus in the conservation of domestic animal diversity (BARKER, 2002). This was achieved by sampling 50 individuals from each of several different breeds and lines and determining diversity at DNA level. The project essentially followed the FAO recommendations, as outlined in the MoDAD report (BARKER *et al.*, 1998), putting a strong emphasis on the use of standard DNA marker technologies, such as *simple sequence repeat* (so-called microsatellites) and *arbitrary amplification of fragment length polymorphism* (AFLP), and using high throughput genotyping devices.

Altogether, including this project (PigBioDiv) and a previous pilot project (PiGMaP, detailed in LAVAL *et al.*, 2000), eighteen partners were involved in the various tasks necessary for achieving the objectives previously defined. The diversity of status of the participating teams is to be noted, as shown by the following list of participants: 10 Universities, 2 Research In-

stitutes, 1 Breeders Organisation, 1 Semi-private Laboratory, 1 Private Breeding Company; 1 Non-Governmental Organisation, 1 Inter-Governmental Organisation, 1 International Organisation of the United Nations. More information on the participating teams is given in Ollivier *et al.* (2003).

Adding the 59 breeds sampled in PigBioDiv to the 11 breeds analysed in PiGMaP, a total of 70 breeds was reached². The 68 European domestic breeds (excluding the European wild pig and the Chinese *Meishan*) were sorted in 3 categories, namely local breeds (29), national varieties of international breeds (18), and commercial lines (21), mostly derived from the previous category. The numbers per category and per country of origin are given in Table 1.

Table 1. Breeds sampled in PigBioDiv and PiGMaP

Country of origin	Category of population				Total
	Local breed	National variety of international breed	Commercial line	Other	
EUROPE					
Belgium		1			1
Czech Republic	1	-	-	-	1
Denmark	1	2	-	-	3
Finland	-	1	-	-	1
France	5	4	7	-	16
Germany	4	3	4	-	11
Iceland	-	1	-	-	1
Italy	4	3	-	-	7
The Netherlands	-	1	-	-	1
Norway	-	1	-	-	1
Poland	1	-	-	1 ¹	2
Portugal	1	-	-	-	1
Spain	4	-	-	-	4
Sweden	1	1	-	-	2
UK	7	-	-	-	7
CHINA	-	-	-	1 ²	1
INTERNATIONAL (PIC)	-	-	10	-	10
	29	18	21	2	70

¹Wild pig

²Meishan

² Excluding the Italian *Mora Romagnola* breed only genotyped for microsatellites on DNA pools.

The sampling objective was 50 animals (25 males and 25 females), obtained by selecting 2 animals of different sex in each of 25 litters, in order to have 25 sires and 25 dams, as unrelated as possible, represented in each breed sample. In small breeds this objective was sometimes difficult to reach, and the pedigree information requested could not always be provided. Consequently, a minimum of 25 individuals, from 13 different litters, had been set for a breed to be eligible in the analyses. Out of the 70 breeds sampled, only four were actually below this minimum of 25 individuals.

Microsatellites

This is a marker technology widely used in farm animal species. Microsatellite loci are known to be multi-allelic and co-dominant, and precisely mapped on the pig genome. Here 50 loci evenly distributed over the whole pig genome were typed. The technique is based on the evaluation of fragment sizes corresponding to the various alleles, which implies establishing a coding system for loci typed in different laboratories. This was needed for combining PiG-MaP and PigBioDiv data on the 27 loci common to both projects. By using a set of 4 control DNAs used in both projects a fairly satisfactory correspondence could be established, since at most loci the range of size for the alleles in common between the 2 projects differed by less than one base pair, though mean allele sizes sometimes differed by several base pairs.

Overall, microsatellite polymorphism was quite large over the 70 breeds sampled, since the average number of alleles per locus was 14.5. This figure markedly exceeded the previous counts of 8.5 in the PiG-MaP and USDA reference families and 10.5 in the PiG-MaP diversity study (see LAVAL *et al.*, 2000). The proportion of monomorphic populations for each locus was low, since only 2 % of the populations sampled were monomorphic on average across loci, the proportion at each locus varying from 0 to 16 %. As a consequence, expected heterozygosity per breed was high, with an overall value of 55.6 %.

AFLP

This technique was only applied in the 59 breeds of the PigBioDiv project, and 148 AFLP loci were typed. Such loci, contrary to microsatellites, are not mapped on the pig genome. They are known to be biallelic and they were here scored dominantly, which meant that only

presence or absence of a given band could be scored. The proportion of monomorphic populations for each locus -- i.e. when the band was either always present or always absent -- was large and also quite variable across loci, since an average over loci of 63 % of the 59 populations sampled were monomorphic, with a range of 3 to 98%. As a consequence, and in contrast with microsatellites, a low expected heterozygosity per breed of 11.5 % was noted. Because of the dominant scoring, however, heterozygosity is underestimated, since recessive gene frequency estimates are biased downwards.

Genetic distances and genetic diversity

The useful information in between-breed analysis is allele frequencies. Allele frequencies are compared between populations via the computation of a genetic distance. Numerous genetic distances are found in the literature and, going back to the earliest concepts proposed, genetic distances may be seen as serving purposes either of clustering of populations or of study of their evolution (NEI, 1987). They can also be partitioned into groups according to mathematical criteria (LEFORT-BUSON AND DE VIENNE, 1985) or population genetics criteria (LAVAL *et al.*, 2002).

Models underlying genetic distances

A genetic distance is supposed to tell us something about the genetic differences between 2 populations. It may be appropriate here to refer to a statement of Felsenstein (2000) drawn from his notes about GENDIST in his widely used PHYLIP software. This statement might well summarise the population geneticist approach: “genetic distance is not an abstract, idealized measure of « differentness ». It is an estimate of a parameter of the model which is thought to have generated the differences we see”. In contrast, the conservationist approach considers genetic distance as a measure of genetic « differentness » between populations at a given time, without reference to the model supposed to have generated the differences seen. Models of divergence, however, may serve to predict future differences and future diversity. In PigBioDiv, two classic measures of genetic distances were retained, namely REYNOLDS (*DR*) and standard NEI (*DS*). Each of which corresponds to a particular genetic model which will be presented now.

The simplest model is the one underlying the Reynolds distance (REYNOLDS *et al.*, 1983). Here pure genetic drift is assumed, excluding any admixture as well as mutations. Under such a model DR increases linearly with time. In fact, $DR = t/2Ne$ (approximately), where t is the number of generations and Ne the effective size of the 2 populations considered. More generally, if the populations differ in their effective sizes, the harmonic mean of the 2 may be considered. If two populations have effective sizes N_i and N_j respectively, $DR = t ((1/4N_i) + (1/4N_j))$. Then, knowing the Reynolds distance between two given populations and their effective sizes, as given for instance in databases - of EAAP (<http://www.tiho-hannover.de/einricht/zucht/eaap/index.htm>) or of FAO (<http://www.fao.org/dad-is/>) - one can estimate a time since divergence of the relevant populations. It should be kept in mind that the distance calculated does not require the drift model to actually apply. DR in fact only tells us that the difference we presently observe between the two populations is “equivalent” to a certain number of generations of pure drift, assuming given population sizes of the populations since they diverged, and also assuming no admixture and no mutation. Actual results usually yield extremely long period of divergence, which shows that the simple model underlying DR cannot explain the differences observed. It should, however, be borne in mind that past population sizes, quite difficult to estimate, would also be needed to properly evaluate divergence times.

The standard Nei distance (NEI, 1972) also assumes a linear increase with time, however under a model slightly more complex, and of doubtful relevance in most cases of breeds differentiation, since it assumes that the populations have reached a mutation-drift equilibrium. Then $DS = 2vt$, where v is the mutation rate per generation and t the number of generations since divergence (TAKEZAKI AND NEI, 1996). This also implies that DS is expected to depend on the number of alleles per locus (or heterozygosity) whereas DR is not. With a mutation rate of 10^{-4} currently assumed for microsatellites, actual values of DS may yield extremely long divergence time which are not compatible with historical data (e.g. see the *Meishan DSM* value in table 2 below), showing again that the model assumed does not satisfactorily explain the differences observed.

Exploitation of genetic distance data

The number of genetic distances figures tends to increase quadratically as the number n of populations increases, since the number of distance figures is $n(n-1)/2$. In this project, with 2

AFLP distances over 59 breeds and two microsatellites distances over 70 breeds, a set of 8 252 distances could be produced. A need can therefore easily be seen for a framework of analysis of such large amounts of data. Three such frameworks may be considered, namely (i) *comparisons* of a given measure of distance across types of markers, or across measures of distances for a given type of marker, with the purpose of throwing some light on possible models of divergence, (ii) drawing *trees*, in view of phylogeny inferences (TAKEZAKI AND NEI, 1996) or of classification, and (iii) analysis of *between-breed diversity*, with an objective of biodiversity management.

Various *comparisons* between distances were presented by SANCRISTOBAL *et al.* (2002). They are illustrated on two sets of distances in table 2, considering populations very close to each other such as *Large White* populations on the one hand, and populations genetically far apart such as the Chinese *Meishan* breed with respect to the European breeds on the other hand.

Table 2. Comparisons between Reynolds and standard Nei genetic distances among pig populations for two types of markers (microsatellites and AFLP)

Average distance among (or between)	Reynolds distance ¹ (D_R)			Standard Nei distance ² (D_S)	
	D_{RM}	D_{RA}	D_{RAP}	D_{SM}	D_{SA}
Four <i>Large White</i> populations from France	0.04	0.06 (0.04)	0.14 (0.04)	0.11 (0.05)	0.02 (0.005)
<i>Meishan</i> breed and all European populations	0.35	0.18 (0.35)	0.46 (0.35)	1.59 (0.44)	0.14 (0.05)

¹ D_{RM} : Reynolds distance for microsatellites;

D_{RA} : Reynolds distance for AFLP, assuming a zero distance for pair-wise identically monomorphic loci;

D_{RAP} : Reynolds distance for AFLP, ignoring pair-wise identically monomorphic loci (PHYLIP software).

In brackets expected value for AFLP given D_{RM} , under a pure drift model (i.e. $D_{RA} = D_{RM}$).

² D_{SM} : standard Nei distance for microsatellites;

D_{SA} : standard Nei distance for AFLP;

In brackets expected value given D_R , under a pure drift model and taking into account marker average heterozygosity (H) of 0.556 for microsatellites and 0.115 for AFLP (i.e. $D_S = D_R H / (1 - H)$).

Table 2 first reveals peculiarities of the AFLP marker Reynolds distances (*DRA*). Since the Reynolds distance is not sensitive to the marker heterozygosity (see above), the two groups of distances were expected to show about equal values for the two markers. The AFLP distances, however, appeared to significantly deviate from the values expected under the pure drift model. This situation essentially is the consequence of the large number of AFLP loci which are fixed (see above), with quite frequently the same allele being fixed in pairs of populations. The proportion of loci in such a situation, which may be called identically monomorphic (IM) loci, is surprisingly very high even in pairs of breeds genetically far apart, such as for instance the *Meishan* and the European breed most distant from it, where the proportion of IM loci reaches 44 %. As noted by WEIR (1996), IM loci do not carry any information on the duration of the drift process since the populations have diverged and, assuming such loci to be rare, he recommends to ignore them. Obviously the Reynolds model breaks down as loci start to drift all the way to fixation, as also pointed out by FELSENSTEIN (2000). The PHYLIP software computes a “weighted” Reynolds distance which indeed amounts to ignore such loci. Now if one considers an objective of diversity evaluation, a sensible approach would be to compute a multi-locus distance assuming a value of zero for IM loci. Table 2 shows that *DRA* so calculated was quite below the corresponding microsatellite distance between *Meishan* and the European breeds, which suggests that the zero value assumed for IM loci underestimates considerably the overall drift process between the two groups. Such a bias in terms of drift appears to be negligible for breeds having recently diverged, since *DRA* even slightly exceeded the corresponding *DRM* among the *Large White* populations. Table 2 also shows that the AFLP distances produced by the PHYLIP software (noted here *DRAP*) far exceeded the corresponding microsatellite distances, as expected knowing that loci showing no difference were ignored in *DRAP* whereas all loci were considered in *DRM*. The bias mentioned previously in gene frequency estimation from AFLP data may otherwise affect the previous comparisons, and, more generally, raises the question of the proper use of dominant markers in estimating F-statistics and genetic distances (W. G. HILL, personal communication).

Comparing the standard Nei distances to the corresponding Reynolds distances is also of interest. An important difference between *DR* and *DS* is that the latter, contrary to the former, is expected to depend on the type of marker considered, particularly its heterozygosity (*H*). The two distances are indeed related as follows, approximately for small distances (see LAVAL *et*

al., 2002): $DS = DR H/(1 - H)$. For microsatellite data, given the heterozygosity of 0.556 mentioned above, DS is expected to be about 25 % higher than DR . Taking this into account, the *Meishan* breed, however, appeared to be about 3.6 times more distant from the European breeds than would be expected from drift alone, strongly suggesting that mutations may explain a large part of the differences observed (SANCRISTOBAL *et al.*, 2002). Though mutations are not likely to contribute to short-term divergence, a higher than expected DSM was also observed among the *Large White* populations, for which there is no clear explanation. Finally it can be noted that the AFLP standard Nei distances (DSA) are expected to behave more like the corresponding Reynolds DRA than $DRAP$ since the calculation of multi-locus DS amounts to give a zero value to the IM loci. Comparisons with Reynolds are however difficult, because of the potential incidence of mutations.

Once a pair-wise genetic distance matrix is available, it can be summarised by drawing a *tree*, like a Neighbor-Joining tree (SEITOU AND NEI, 1987). An example of such a tree derived from the PigBioDiv data is given in SANCRISTOBAL *et al.* (2002). It is generally admitted that when dealing with breeds of farm animals great care is needed in interpreting trees in terms of phylogeny (SANCRISTOBAL *et al.*, 2002; WEIR, 2002), because essentially the assumption of a tree-like branching process would not hold in such situations. Trees, however, offer useful classification tools, by allowing breeds (or lines) clustering within the whole set analysed. In PigBioDiv, lines appeared to be clustered around their breed of origin with generally rather high bootstrap values, thus affording some evidence that the European pig industry population structure somewhat reflects its assumed genetic background and history. Nevertheless, trees may sometimes reveal unsuspected topologies or unexpected positions of some breeds which may be worth investigating. In addition, trees may allow quantifying individual breeds contributions to diversity, in a framework of diversity analysis, as we shall see now.

When *analysing between-breed diversity*, individual breed contributions to diversity may be derived from any set of distances. In a context of species conservation, WEITZMAN (1992, 1993) showed how to derive a diversity function V from a set of distances in order to evaluate the relative loss of diversity resulting from the extinction of any given species. He defined the diversity V of a set S of species, $V(S)$, as the maximum over i of $[di + V(S/i)]$, where di is the distance between species i and the set S deprived of species i , called S/i , and where $V(S/i)$ is recursively defined by the same maximisation procedure as $V(S)$. WEITZMAN (1992) also showed that the algorithm leading to V generates a rooted tree which may be interpreted as an

evolutionary tree, and whose branch lengths correspond to the diversity lost when the corresponding species goes extinct. Weitzman went on to define a diversity expected after a given period of time, based on the extinction probability of each species. The “marginal diversity” of any species was then obtained as minus the partial derivative of the expected diversity with respect to the extinction probability of the species considered. Knowing the costs of projects that might improve survival probabilities, a framework is thus provided for selecting the most effective conservation strategy. This diversity function is in fact the basic element in determining how best to preserve diversity under a limited budget constraint, a methodology which has been formalised as the “Noah’s ark problem” (WEITZMAN, 1998).

The Weitzman approach can be extended to the situation of livestock breeds diversity, as advocated by THAON D’ARNOLDI *et al.* (1998), and may serve to evaluate the relative merits of endangered breeds when setting conservation programmes. A relative loss of diversity for a breed k may be defined as $V(k) = [V(S) - V(S/k)]/V(S)$, where $V(S)$ is the diversity of the whole set of breeds considered and $V(S/k)$ is the diversity of the set deprived of breed k . The quantity $V(k)$ may also be termed marginal diversity, as it can be shown to be equal to the marginal diversity defined by Weitzman for the particular situation of zero probabilities of extinction. This method has already been widely used in farm animal species (and particularly in the pig by LAVAL *et al.*, 2000). In most studies highly unequal contributions of the breeds considered were evidenced. Based on this Weitzman diversity concept, the optimum allocation of a limited budget in a conservation strategy has also been illustrated on a set of 26 African cattle breeds by SIMIANER (2002).

The method, however, because of the recursive nature of the V function, becomes computationally demanding when the number of breeds is high, as in this European study. A software has been developed in the framework of PigBioDiv in order to obviate this difficulty (see DERBAN *et al.*, 2002). The marginal diversities of each of the 68 European domestic breeds in table 1, excluding the wild pig and the Chinese *Meishan*, were thus evaluated. The same approach can be applied to any subset of breeds in order to evaluate the relative loss of diversity incurred if the whole set would become extinct. When the 3 categories of breeds in table 1 were considered, their relative contributions to the between-breed diversity were 55.9, 15.4 and 28.7 % for the local breeds, the international breeds and the commercial lines respectively (see table 3).

Table 3. Genetic diversity per group of European breeds, based on microsatellite data

Group	Number of breeds	Marginal between-breed diversity (%)	Expected heterozygosity
Local breeds	29	55.9	0.541
National varieties of international breeds	18	15.4	0.587
Commercial lines	21	28.7	0.549
TOTAL (or average)	68	100.0	0.556

Combining within- and between-breed variation

Ranking breeds for conservation purposes is a difficult task. The main issue is how to deal with small populations. When a breed is made of very few breeding animals, it becomes endangered and will eventually become extinct. This situation, however, is not in itself a sufficient reason for giving conservation priority to the most endangered breeds, since this kind of reasoning might lead to give a conservation priority to a (nearly) inbred line, even though it might show no particular genetic originality. On the other hand, large populations generally have a higher potential for genetic improvement due to their higher internal genetic variability. In PigBioDiv, as we have seen above, more than half of the between breed microsatellite diversity could be assigned to 29 small local breeds. In contrast, their internal diversity, based on their average expected heterozygosities, was 3% below the overall within-breed heterozygosity (see table 3).

Various approaches in biodiversity analysis combining within- and between-breed aspects have been proposed. A global structural index is provided by the F_{ST} statistics of Wright, which represents the proportion of the total genetic variation which is due to differences in allelic frequencies between populations. One may refer to the analysis of variance procedure of WEIR AND COCKERHAM (1984), or to the closely related gene diversity (G_{ST}) analysis of NEI (1977). PETIT *et al.* (1998) proposed two methods to evaluate the contribution of any population to the total diversity on the basis of genetic markers, using either the gene diversity parameters of Nei or measures of allelic richness. Let us note that measures of allelic richness may also be used to define a diversity function, provided care is taken to properly account for the dependency of allelic richness on sample size. If we follow the analogy proposed by WEITZMAN (1998) between the gene pool of a breed and the books in a library, the

diversity of a set of breeds (libraries) is simply defined as the number of different alleles (books) in this set of breeds. Marginal diversities attached to each breed can then be derived from this diversity function following the approach outlined previously for the case of genetic distances.

PETIT *et al.* (1998) showed that the gene diversity and allelic richness contributions might in turn be partitioned in two components, a contribution to the between-population diversity and a contribution to the average within-population diversity, these two components adding up to the total contribution. A similar method, however based on the concept of co-ancestry, instead of gene diversity, was proposed by CABALLERO AND TORO (2002) and EDING *et al.* (2002). It should also be noted that marker-based co-ancestries can be converted into genetic distances. By using between individual genetic distances derived from multi-locus estimations of co-ancestry, as shown for instance by CHEVALET (1980), the Weitzman approach, applied above to the between-breed level, could very easily be extended to the individual (or within-breed) level.

CABALLERO AND TORO (2002) showed that the ranking of breeds based on total diversity may be quite different from the ranking based on between-breed diversity and warned against conclusions which might be drawn if only the latter were considered. Hence the need to examine how to best combine those two components of diversity. When individual breed contributions to marker diversity are evaluated by the method of PETIT *et al.* (1998), the total breed contributions to gene diversity may be shown to be the result of weighting the between-breed contribution (to the total between-breed diversity) and the within-breed contribution (to the mean within-breed diversity) by F_{ST} and $1-F_{ST}$ respectively. A similar definition applies to the total diversity based on the concept of kinship. It may be argued, however, that different weights would be desirable in some contexts, as suggested for instance by CHAIWONG AND KINGHORN (1999). By using a linear combination of the two breed components of diversity some flexibility may be given to the definition of a “diversity goal”, or an *aggregate diversity*, analogous to the classical aggregate genotype used in breeding plans (OLLIVIER AND FOULLEY, 2002). This is illustrated in table 4, using the data on the 11 German breeds in table 1. In this example, the between-breed component (V) was based on the diversity function of Weitzman, previously described, using marginal diversities derived from the Reynolds distances based on microsatellites. The within-breed component (H) was derived from within-breed heterozygosities for microsatellites, as $H(k) = [H(S) - H(S/k)]/H(S)$, where $H(S)$ is the

average within-breed heterozygosity of the whole set S and $H(S/k)$ the average within-breed heterozygosity of the set deprived of breed k . $H(k)$ may thus be considered as a “marginal within-breed diversity”. It must be noted that, contrary to the V contributions which by definition are always positive, the H values may be either positive or negative. Two diversity goals were used in table 4. The first, $D_1 = 0.23V + 0.77H$, resulted from applying the F_{ST} value of 0.23 obtained over the 70 breeds of table 1. The second, $D_2 = 0.60V + 0.40H$, followed a suggestion for an arbitrarily chosen five times higher weighting of the (total) between-breed variation made by CHAIWONG AND KINGHORN (1999), since $5 \times 0.23 / 0.77 = 1.5$. The results of table 4 show that the order of priority for conservation strongly depends on the relative weights given to the two components of diversity. In this example the V contribution was weakly correlated with D_1 , because of a tendency for the larger V contributions to be associated with lower within-breed heterozygosities (see table 3).

Table 4. Individual contributions of eleven German pig breeds to total German genetic diversity, based on microsatellite data (in bold: first PRIORITY; IN ITALIC: LAST PRIORITY)

Breed (or line) ²	V	Contribution ¹ (in %)		
		H	D_1	D_2
L1	6.14	1.00	2.18	4.08
L2	6.38	0.15	<i>1.58</i>	3.89
L3	5.57	1.53	2.46	3.96
L4	16.07	<i>-1.88</i>	2.25	8.89
I1	5.43	0.79	1.85	3.57
I2	9.82	0.82	2.89	6.22
I3	7.74	0.11	1.87	4.69
C1	13.40	-0.82	2.45	7.71
C2	7.39	-0.02	1.63	4.30
C3	13.22	-1.13	2.08	7.25
C4	9.72	-0.55	1.75	5.44

¹ V : marginal diversity based on the function of Weitzman;

H : breed contribution to average within-breed heterozygosity;

D_1 and D_2 : linear combinations of V and H , such as $D_1 = 0.23V + 0.77H$, and $D_2 = 0.60V + 0.40H$.

²Breed code:

L1 to L4: local breeds

I1 to I3: international breeds

C1 to C4: commercial lines

It is recognised that the analysis of molecular markers for biodiversity purposes is a complex process. The emphasis has been here on the genetic models underlying the two genetic distances analysed. Potential pitfalls of interpretation have been highlighted. One should keep in mind the well-known fact that the evolutionary processes are expected to be quite different in species and natural populations compared to breeds within species under man domestication pressure, not to mention the time scale dimension of the comparison. Genetic models are however useful for trying to understand the evolutionary forces behind the present diversity situation, and also for predicting future evolution of diversity (see NUNNEY, 2000). We have not considered here purely descriptive and model-free statistical tools, which are available in large numbers (e.g. see LALOË *et al.*, 2002). They may be considered in situations where the standard population genetics models do not satisfactorily fit the real data, as for instance with AFLP markers in our case.

The application presented illustrates the fact that priorities for conservation will depend on the *relative importance* of between- and within-breed diversity and on their *interrelation*. The relative importance of these two components of diversity has been widely debated both in plant and in animal breeding. A similar issue arises in conservation genetics when choosing the most appropriate conservation unit for diversity analysis. Diversity can indeed be analysed at the individual level, at the species level, at the ecosystem level, or at some other levels, as pointed out by WEITZMAN (1993). As we have seen, several methods are available for measuring and for combining the between- and the within-breed components of diversity. Interrelations among these components are difficult to predict and need investigation (see the example analysed by BARKER, 2001).

In animal production, it is well known that within-breed and between-breed genetic variation both play important roles. One should however keep in mind their markedly different features in terms of respective ways of *assessment* (e.g. heritabilities vs crossbreeding parameters), of *use* in animal breeding (e.g. breed improvement vs crossbreeding systems), of long-term *evolution* (e.g. gradual change vs abrupt change in case of breed extinction), and of *management* (e.g. mating rules vs breed preservation). The role of each component of diversity therefore needs careful consideration before defining an aggregate diversity. The objective of total diversity defined as D_1 in table 4 represents the total diversity reached after pooling the breeds in equal proportions, which amounts to creating a synthetic population including all

breeds available, or a so-called “meta-population”. However, in a more general context of animal breeding, the between-breed diversity plays an essential role in the benefits to be expected from heterosis and complementarity when implementing current crossbreeding schemes. For traits showing heterosis, and assuming the relevant trait loci have diverged at the same rate as the markers, the various crosses among a set of breeds or lines are indeed expected to rank in accordance with the corresponding genetic distances, as shown for instance on a set of German pig lines typed for 12 biochemical polymorphisms (GLODEK, 1974). In such a context, the extreme position of ignoring within-breed diversity could to some extent be justified. On the other hand, and in a longer time perspective, one should consider the economic advantage of being able to cope with changing production-marketing systems (e.g. SMITH, 1986), or to adapt to specific environments. This would require maintaining diverse breeding stocks and paying less attention to their internal diversity, using an objective closer to D_2 in table 4.

Extensive surveys of genetic diversity based on genetic markers have now been performed on most farm animal species. Since marker diversity is generally expected to correlate with variation at loci under selection (see for instance BATAILLON *et al.*, 1996), marker-based genetic distances should provide an initial guide for conservation decisions. Marker information, however, needs to be completed by a more detailed characterisation. This in particular implies setting a balance between genetic diversity and “perceived genetic merit” of the breeds, as illustrated for instance by CHAIWONG AND KINGHORN (1999), or, more generally, between “distinctiveness” and “utility” (WEITZMAN, 1998). As to the proper weight to apply in defining a diversity goal, the solutions may differ according to whether priorities are considered for genetic improvement, for comparative evaluation of breeds or for conservation of endangered breeds (BARKER, 2002). It should also be mentioned that a short-term evaluation of diversity has been discussed here. Some way of predicting the evolution of genetic diversity would be desirable, implying in particular an evaluation of the degree of endangerment of the existing breeds, as well as a prediction of within-breed diversity in the long-term. Because of the difficulties of such predictions, a continuous monitoring of farm animal genetic resources is needed for the regular up-dating of conservation policies (OLLIVIER, 1998). Moreover, other aspects must be taken into account such as economic, demographic, ecological or cultural aspects (RUANE, 2000). Combining genetic and non genetic data is the challenging goal of any sound conservation policy.

Acknowledgements

Part of this work has been supported by the EC Biotechnology Programme –namely PiGMap contract BIO2-CT94-3044 and PigBioDiv contract ECBIO4-CT98-0188 – which is gratefully acknowledged. The authors are also grateful to M. SANCRISTOBAL, C. CHEVALET (INRA, Toulouse) and W.G. HILL (University of Edinburgh) for helpful comments and discussion.

REFERENCES

- BARKER, J.S.F., 2000: Conservation and management of genetic diversity: a domestic animal perspective. *Can. J. For. Res.* **31**: 588-595.
- BARKER, J.S.F., 2002: Relevance of animal genetic resources and differences to the plant sector. In: GROENEVELD, E. AND GLODEK, P. (Eds), *Animal Breeding and Animal Genetic Resources*. Federal Agricultural Research Centre (FAL), Mariensee and Institute of Animal Genetics, Göttingen, Braunschweig, GERMANY, 15-21.
- BARKER, J.S.F., HILL, W.G., BRADLEY, D., NEI, M., FRIES, R., WAYNE, R.K., 1998: Measurement of domestic animal diversity (MoDAD): original working group report. FAO, Rome
- BATAILLON, T.M., DAVID, J.L., SCHOEN, D.J., 1996: Neutral genetic markers and conservation genetics: simulated germplasm collections. *Genetics* **144**: 409-417.
- CABALLERO, A., TORO, M. A., 2002: Analysis of genetic diversity for the management of conserved subdivided populations. *Conserv Biol.* **3**: 289-299.
- CHAIWONG, N., KINGHORN, B.P., 1999: Use of genetic markers to aid conservation decisions for groups of rare domestic breeds. *Proc. Assoc. Advmt. Anim. Breed. Genet.* **13**: 365-368.
- CHEVALET, C., 1980: Calcul des coefficients d'identité, inégalités et distances génétiques. In: LEGAY, J.M.(Ed), *Biométrie et Génétique*, Soc. Fr. de Biométrie, INRA, Paris, 42-49.
- DERBAN, S., FOULLEY, J.-L., OLLIVIER, L., 2002: WEITZPRO: a software for analysing genetic diversity. INRA, Paris.

- EDING, H., CROOIJMANS, R.P.M.A., GROENEN, M.A.M., MEUWISSEN, T.H.E., 2002: Assessing the contribution of breeds to genetic diversity in conservation schemes. *Genet. Sel. Evol.* **34**: 613-633.
- FELSENSTEIN, J., 2000: PHYLIP (Phylogeny Inference Package), Department of Genome Science, University of Washington, Seattle.
- GLODEK, P., 1974: Specific problems of breed evaluation and crossing in pigs. In: Proceedings of the Working Symposium on Breed Evaluation and Crossing Experiments with Farm Animals, Zeist, The Netherlands, pp. 267-281.
- GLODEK, P., MEYER, J.N., BRANDT, H., PFEIFFER, H., 1993: Die genetische Distanz zwischen ost- und west-deutschen Schweinerassen. 1. Mitteilung: Die Eigenständigkeit und der Heterozygotiegrad der Rassen. *Archiv f. Tierz.* **36**: 621-630.
- LALOË, D., MOAZAMI-GOUDARZI, K., CHESSEL, D., 2002: Contribution of individual markers to the analysis of the relationships among breeds by correspondence analysis. *World Congr.Genet. Appl. Livest.Prod.* **33**: 493-496.
- LAVAL, G., IANUCCELLI, N., LEGAULT, C., MILAN, D., GROENEN, M.A.M., GIUFFRÀ, E., ANDERSSON, L., NISSEN, P.H., JOERGENSEN, C.B., BEECKMANN, P., GELDERMANN, H., FOULLEY, J.-L., CHEVALET, C., OLLIVIER, L., 2000: Genetic diversity of eleven European pig breeds. *Genet. Sel. Evol.* **32**: 187-203.
- LAVAL, G., SANCRISTOBAL, M., CHEVALET, C., 2002: Measuring genetic distances between breeds: use of some distances in various short term evolution models. *Genet. Sel. Evol.* **34**: 481-507.
- LEFORT-BUSON, M., DE VIENNE, D. (Eds), 1985: Les distances génétiques. Estimations et applications. INRA, Paris, France.
- MARTINEZ, A.M., DELGADO, J.V., RODERO, A., VEGA-PLA, J.L., 2000: Genetic structure of the Iberian pig breed using microsatellites. *Anim. Genet.* **31**: 295-301
- NEI, M., 1972: Genetic distances between populations. *Am Nat* **106**: 283-292
- NEI, M., 1977: Statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.* **41**: 221-233.
- NEI, M., 1987: Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New-York

- NUNNEY, L., 2000: The limits to knowledge in conservation genetics. The value of effective population size. *Evol. Biol.* **32**: 179-194.
- OLLIVIER, L., 1998: The diversity theory of Weitzman and its application to the analysis of conservation policies. Book of Abstracts of the 49th Ann. Meeting of the European Association for Animal Production, Warsaw, Poland, 24-27 August 1998, page 39.
- OLLIVIER, L., FOULLEY, J.-L., 2002: Some suggestions on how to preserve both within- and between-breed genetic diversity. Book of Abstracts of the 53rd Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Cairo, Egypt, 1-4 September 2002, page 2.
- OLLIVIER, L., AMIGUES, Y., BOSCHER, M.-Y., 2003: An EC-funded project on characterisation of genetic variation in the European pig. Objectives, organisation, breeds sampling, DNA preparation and circulation. *Archivos de Zootecnia* (in press).
- PETIT, R.J., EL MOUSADIK, A., PONS, O., 1998: Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conserv. Biol.* **12**: 844-855.
- REYNOLDS, J., WEIR, B.S., COCKERHAM, C.C., 1983: Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* **105**: 767-779.
- RUANE, J., 2000: A framework for prioritizing domestic animal breeds for conservation purposes at the national level: a Norwegian case study. *Conserv. Biol.* **14**: 1385-1393.
- SANCRISTOBAL, M., CHEVALET, C., HALEY, C.S., RUSSELL, G., PLASTOW, G., SIGGENS, K., BAGGA, M., GROENEN, M.A.M., AMIGUES, Y., HAMMOND, K., LAVAL, G., BOSHER, M.-Y., MILAN, D., LAW, A., FIMLAND, E., DAVOLI, R., RUSSO, V., GANDINI, G., ARCHIBALD, A., DELGADO, J.V., RAMOS, M., DÉSAUTÉS, C., ALDERSON, L., GLODECK, P., MEYER, J.NN, FOULLEY, J.-L., OLLIVIER, L., 2002: Genetic diversity in pigs - Preliminary results on 58 European breeds and lines. *World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* **33**: 523-528.
- SEITOU, N., NEI, M., 1987: Reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **4**: 406-425.
- SIMIANER, H., 2002: Noah's dilemma: which breeds to take aboard the ark? *World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.* **33**: 473-480.

- SMITH, C., 1986: Variety of breeding stock for the production-marketing range, and for flexibility and uncertainty. *World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* **10**: 14-18.
- TAKEZAKI, N., NEI, M., 1996: Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics* **144**: 389-399.
- THAON D'ARNOLDI C., FOULLEY, J.L., OLLIVIER, L., 1998: An overview of the Weitzman approach to diversity. *Genet. Sel. Evol.* **30**: 149-161.
- VAN ZEVEREN, A., PEELMAN, L., VAN DE WEGHE, A., BOUQUET, Y., 1995: A genetic study of four Belgian pig populations by means of seven microsatellite loci. *J. Anim., Breed. Genet.* **112**: 191-204.
- WEIR, B.S., 1996: *Genetic Data Analysis II*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- WEIR, B. S., 2002: Genetic distances and population histories: traps and bootstraps. *World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* **33**: 467-472.
- WEIR, B.S., COCKERHAM, C.C., 1984: Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**: 1358-1370.
- WEITZMAN, M.L., 1992: On diversity. *Quart. J. Econ.* **107**: 363-405.
- WEITZMAN, M.L., 1993: What to preserve ? An application of diversity theory to crane conservation. *Quart. J. Econ.* **108**: 157-183.
- WEITZMAN, M.L., 1998: The Noah's ark problem. *Econometrica* **66**: 1279-1298.