

Rinderkreuzungsprogramme in subtropischen Regionen, ein biologischer Konflikt

Crossbreeding programs in subtropical regions, a biological conflict

Von G. Stranzinger*

1. Einleitung

Die systematischen Versuche, in subtropischen Regionen neue angepaßte Rassen zu züchten, sind durch Namen wie Santa Gertrudes (USA), Bonsmara (Afrika), Belmont (Australien), Jamaica Hope (Mittelamerika) und andere Neuzüchtungen gekennzeichnet. Dabei steht meist eine Rasse mit der Kombination der Vorteile von *Bos indicus* und *Bos taurus* im Vordergrund. Die bisherigen Resultate der Neuzüchtungen konnten nur zum Teil befriedigen, besonders auffällig ist bei bestimmten Tieren und Kombiantionen die geringe Fruchtbarkeit, gemessen und ausgedrückt in Form der Kalberate. Autochthone Populationen sind mit wenigen Ausnahmen kaum einbezogen worden, bzw. Rinder waren ursprünglich in den angesprochenen Regionen nicht vorhanden, so daß sowohl *taurus* wie *indicus* gleichzeitig oder in unterschiedlichen Adaptionsstufen in diese Gebiete gebracht wurden. Eine Nutzung der absoluten Grünland- und Steppengebiete für die Rindfleischproduktion ist weiterhin sinnvoll und auch die Züchtung angepaßter Rassen, wobei die neuesten biologischen und zytogenetischen Erkenntnisse in die Züchtungsstrategien eingebaut werden sollten, um einerseits die Krankheitsresistenz und Höhentoleranz und auch die Leistungsveranlagung inklusive die Fruchtbarkeit zu steigern, andererseits aber negative Erscheinungen zu verhindern.

* Prof. Dr. G. Stranzinger, Institut für Tierproduktion, Gruppe Tierzucht, Eidg. Technische Hochschule (ETH) Zürich, Tannenstraße 1, 8092 Zürich

2. Bisherige Projekterfahrungen

Genauere Datenerhebungen über den Fruchtbarkeits- und Leistungsstatus von Neuzüchtungen sind wenig dokumentiert. Werden Zuchtprogramme von privaten Züchtern oder Organisationen durchgeführt, unterbleiben Veröffentlichungen über auftretende Probleme, da die verkaufspolitischen Aspekte berücksichtigt werden müssen. Eine Ausnahme stellt der Artikel von Rendel (1980) dar, der Daten aus der Belmont Station diskutiert und eine Hypothese zur Erklärung der Fruchtbarkeitsprobleme anbietet. Die Trypanosomie-Toleranz verschiedener Rassen wurde von Murray et al. (1979) in einer Zusammenfassung dargestellt, wobei die Überlegenheit von N'Dama Rindern gegenüber Zebutieren auf genetischer Basis angenommen wird und züchterische Maßnahmen erfolgreich sein sollten. Bisherige Projekterfahrungen bei der Züchtung des Sunandini Rindes in Indien (pers. Mitteil. Kerala's Cattle Development Project) und allgemein bekannte Probleme bei anderen Neuzüchtungen lassen Schwierigkeiten bei der Fruchtbarkeit in den verschiedensten Stufen der Kreuzungsprogramme erkennen. Männliche Tiere zeigen schlechte Spermaqualität, verzögerte Geschlechtsreife, zu langes Präputium, und in Verbindung mit unzureichendem Fütterungsniveau zeigen auch die weiblichen Kreuzungstiere eine schlechte Abkalberate. Obwohl durch eine Verbesserung der Umwelt sowohl auf der männlichen wie weiblichen Seite eine Verbesserung des Fruchtbarkeitsstatus möglich ist, sollen hier die zusätzlichen genetischen Ursachen herausgearbeitet werden, die mit großer Wahrscheinlichkeit für das teilweise Versagen von Tieren aus diesen Kreuzungsprogrammen verantwortlich sind.

3. Biologische Grundlagen und Hypothesen

Die bisherigen Vorstellungen über die Geschlechtsdifferenzierung müssen modifiziert und korrigiert werden. Obwohl die Geschlechtschromosomen X und Y primär entscheiden für die Ausbildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsmerkmale sind, verdichten sich die Hinweise, daß speziell das H-Y Antigen als der stoffliche Induktor für die Ausbildung des männlichen Geschlechtes bei Säugetieren angesehen werden kann (Wachtel et al.). Beim Geflügel liegen die Verhältnisse genau umgekehrt, das männliche Tier ist homogametisch (ZZ) und H-Y Antigen negativ. Es ist außerdem bekannt, daß der Genlocus für das H-Y Antigen auf einem autosomen Chromosom liegt, wobei bei landwirtschaftlichen Nutztieren das Chromosom selbst bisher nicht bekannt ist und über die Verfahren der Genkartierung bestimmt werden könnte. Die Genwirkung zwischen dem Y Chromosom, einem X Chromosom und dem H-Y Antigen Locus tragenden Autosom wurde von Ohno et al. (1976) zuerst postuliert, von Wolff (1979) aber in einer Hypothese plausibel erklärt. Eine Zusammenfassung der Nachweismethoden und der genetischen Aspekte, speziell im Zusammenhang der Zwitterbildung und der Hornlosigkeit bei Ziegen, wurde von Stocker u. Stranzinger (1981) gegeben. Die in der erwähnten Arbeit durchgeführten Überlegungen führten auch zur folgenden Hypothese im Zusammenhang der hier aufgeführten Probleme bei der Kreuzungszucht bei Rindern vom taurus und indicus Typ. Rendel (1980) stellte ebenfalls eine Hypothese auf, die große Parallelen zu unseren Erklärungen aufweist, jedoch den Aspekt der epistatischen Wirkung zwischen den 3 erwähnten Chromosomen und des Vorhandenseins von H-Y Antigen außeracht läßt.

3.1 Die Entstehung und Unterschiede der Geschlechtschromosomen

Eine Reihe von Arbeiten, angeführt durch die Gruppe um Ohno (1976), zeigen, daß während der Evolution aus zwei undifferenzierten Chromosomen durch mutationale Vorgänge das X und Y Chromosom entstanden sind. Das Y Chromosom trägt nur wenige bedeutsame Gene, wovon das Gen zur Geschlechtsdifferenzierung nur in Verbindung mit einem Gen auf dem X Chromosom wirksam wird, und durchaus eine basenspezifische Verwandtschaft bestehen kann. Da kein Gen austausch zwischen X und Y Chromosom stattfindet (End zu End Lage bei Meiose), bleiben die evolutionär durch Mutation entstandenen Unterschiede bestehen. Auch morphologische und biochemische X chromosomale Unterschiede bestehen (siehe Enzym- und Chromosomen-Polymorphismen zwischen Esel und Pferd) und sind bei indicus und taurus denkbar. Ein crossing over findet aber zwischen den X Chromosomen statt, so daß bei Rassenkreuzungen Rekombinanten möglich sind und besonders erst in der F₂ Generation wirksam werden. Zusätzlich wird durch die X Chromosomen-Inaktivierung bei weiblichen Zygoten (Lyon, 1963) die eventuelle polymorphe Struktur ausgeschaltet, so daß 3 chromosomale Unterschiede weniger zum Ausdruck kommen und daraus auch die geringeren Fertilitätsprobleme bei Artkreuzungen und weiblichen Tieren abgeleitet werden können (Jak x Rind, Bison x Rind, etc.). Inkompatibilitäten zwischen Y und X Chromosom, aber auch zwischen X und dem speziellen Autosom mit dem H-Y Antigen-Locus gestatten viele Erklärungsmöglichkeiten für eine gestörte Geschlechtsentwicklung und daraus resultierende Fruchtbarkeitsprobleme.

3.2 Der H-Y Antigen Locus

Neben den chromosomalen Aspekten und den gegenseitigen Interaktionen spielen auch Wirkungen von Genorten in Form von qualitativ und quantitativ veränderten Genprodukten eine Rolle. In diesen Bereich muß auch die H-Y Antigen-Expression eingereiht werden, wobei die bestehenden Untersuchungen durch die geringe Aussagekraft des Testes auf H-Y Antigen eingeschränkt werden.

Die geringe histokompatible Wirkung und die Beziehung zum männlichen Geschlecht bei Säugern (Y Chromosom) führte zum Namen dieses Eiweißkörpers, der im Normalfall geschlechtsspezifisch und nur bei männlichen Säugern und weiblichen Vögeln feststellbar ist. Damit ist auch der Bezug zum heterogametischen Geschlecht (XY, ZW) dokumentiert und alle Abweichungen sowohl in quantitativer wie auch in qualitativer Art geben einen Hinweis, daß entweder mutationale Veränderungen oder interaktive Beeinflussungen von Genorten oder Genprodukten bestehen.

Im Humanbereich festgestellte geschlechtschromosomale Veränderungen lassen sich mit der erwähnten Hypothese gut erklären, wie auch durch die bei Ziegen, Hunden und bei Vögeln dargestellten Ergebnisse der Genwirkung über 3 Chromosomen bestätigt werden (siehe Abb. 1: Hypothese für Kopplung Intersexualität und Hornlosigkeit bei Ziegen). ←

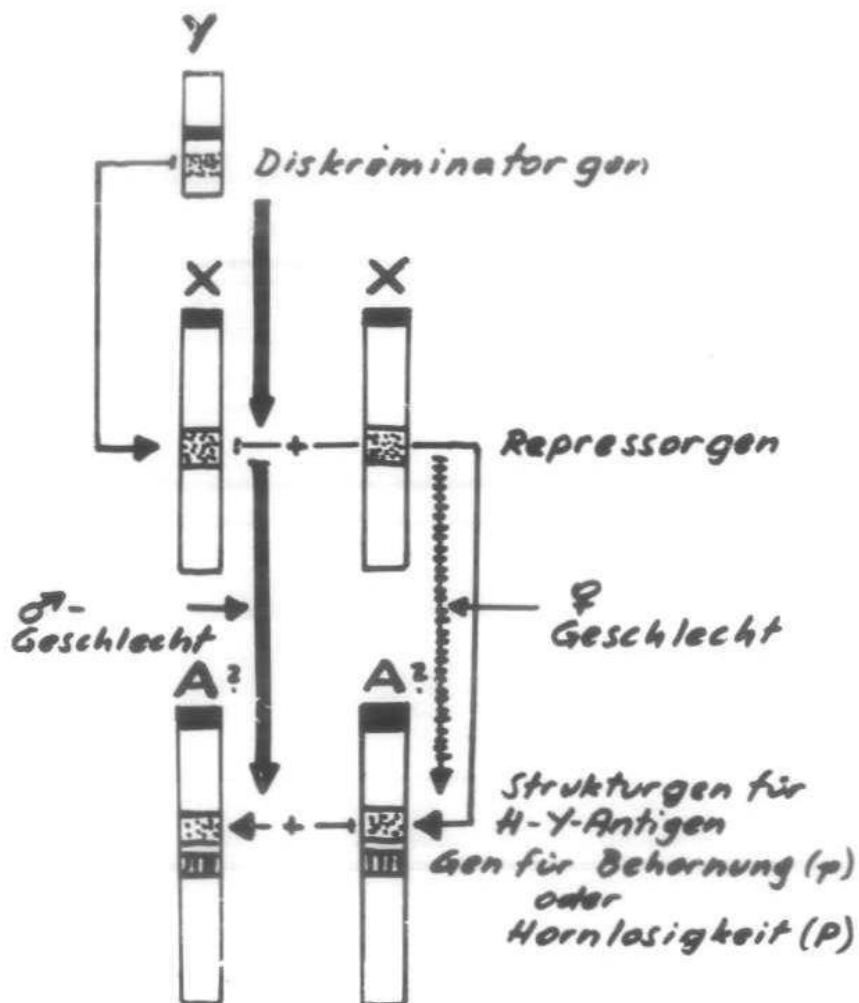


Abb. 1: Modell der Genexpression für den H-Y Antigenfaktor zur Geschlechtsdifferenzierung bei Ziegen.
Kopplung Zwitterbildung mit Hornlosigkeit.

4. Übertragung der Hypothesen auf praktische Beispiele

Für eine genaue Erklärung der Genwirkung und speziell des Genaufbaues der betroffenen Chromosomen ist eine Genkarte notwendig. Bei autosomen Chromosomen landwirtschaftlicher Nutztiere wurde erst eine Kopplungs- und Syntäniegruppe auf das Chromosom Nr. 15 beim Schwein kartiert (Fries et al., 1982). Über das X Chromosom liegen mehrere Ergebnisse vor (Förster et al., 1980), jedoch ist die Dichte der Erkenntnisse nicht groß genug, um das X Chromosom hinlänglich genau zu umschreiben. Bestimmte Chromosomenabschnitte sind aber über species-spezifische Bereiche hinweg übertragbar und können Anhaltspunkte für die Erklärung von Hypothesen geben.

Mit der Abb. 2 werden die Verhältnisse bei der Kreuzung von *Bos taurus* und *Bison americanus* dargestellt, wobei versucht wird, die in der Praxis beobachteten Erscheinungen im Modell zu erklären. Ähnliche Effekte sind bei weniger entfernten Kreuzungsprodukten wie *Bos indicus* und *Bos taurus* in abgeschwächter Form denkbar, eine Verifizierung ist jedoch mit dem oben erwähnten H-Y Test und weiteren biochemischen und zytogenetischen Untersuchungen nur möglich.

Der einzige sichtbare Unterschied in der Abb. 2 aus zytogenetischer Sicht und im Blickwinkel der H-Y Antigen Wirkung zur Geschlechtsdifferenzierung ist die unterschiedliche Herkunft der Geschlechtschromosomen zwischen Bison und Rind. Üblicherweise wird eine Tauruskuh mit einem Bisonbullen gedeckt oder mit dessen Sperma besamt, und alle weiblichen Nachkommen ($X^R X^{BA} R^{AB}$) sind fruchtbar, die männlichen Tiere ($X^R Y^{BA} R^{AB}$) steril. Die epistatische Wirkung zur männlichen Geschlechtsausprägung geht vom Y Chromosom aus, beeinflusst einen Repressor-Locus am X Chromosom (dieser Locus ist normalerweise und bei zwei X Chromosomen für die Beeinflussung des H-Y Antigenlocus an einem autosomen Chromosom unwirksam), so daß dieser Genort seine Wirkung vom X Chromosom auf den H-Y Antigen-Locus zum Autosom zur Wirkung kommen läßt. Damit wird erst eine normale männliche Geschlechtsausprägung möglich. Durch die unterschiedliche Herkunft der beiden Geschlechtschromosomen ist die Erkennung oder Wirkung von Genprodukten zwischen diesen Chromosomen gestört, so daß es zu einer unvollständigen Geschlechtsdifferenzierung kommt, die sich bei diesen männlichen Kreuzungspunkten in einer extremen Spätreife und unvollständiger Ausbildung der Hoden mit Spermatogenesestörungen bemerkbar macht. Da es zur weiblichen Geschlechtsausprägung dieser epistatischen Wirkung nicht bedarf, außerdem durch die theoretisch zufallsmäßige Inaktivierung einer der beiden X Chromosomen zu einem Mischeffekt kommt, sind die weiblichen Kreuzungstiere fertil. Trotzdem sind auch meiotische Entwicklungsstörungen bei weiblichen Tieren dann zu erwarten, wenn zu große morphologische Unterschiede zwischen homologen Chromosomen und den beiden X Chromosomen vorliegen. Störungen treten jedoch dann erst in der F_2 Generation bei weiblichen Tieren auf.

Für die Züchtung eines fruchtbaren Stieres mit hohem Bisonanteil ist daher erste Voraussetzung, die X und Y Chromosomen zwischen Bison und Rind durch zytogenisch oder geschlechtschromosomale gekoppelte biochemische Marker erkenntlich zu machen und derartige Rückkreuzungsprodukte auszuwählen, die ein X^{BY^B} besitzen (Abb. 2). Zwischen Zebu und Taurus ist ein polymorphes Y Chromosom bekannt (Buckland u. Evans, 1978), eigene vorläufige zytogenetische Untersuchungen und die von Lenoir u. Lichtenberger (1980) an Bison und Taurus lassen auch einen Unterschied im X Chromosom erkennen. Durch die Verfahren der Genkartierung muß zusätzlich das autosome Chromosom mit dem H-Y Antigen-Locus gefunden werden, damit auch der letzte Einfluß einer möglichen Inkompatibilität ausgeschlossen werden kann. Nicht berücksichtigt werden dabei alle anderen chromosomalen Ursachen einer Infertilität.

Die Darstellung dieser Artkreuzung wurde deshalb gewählt, da die auftretenden Effekte gut bekannt sind, ähnliche chromosomale und genetische Varianten in den Geschlechtschromosomen sind aber auch bei *Bos taurus* und *Bos indicus* oder sehr weit entfernten Rassen vorhanden. Besonders unterstützt wird diese Hypothese durch die Verhältnisse bei den Ziegen, wo durch eine enge Kopplung des

Hornlosigkeitsgens mit dem H-Y Antigen-Locus auf einem Autosom eindeutige phänotypische Varianten auftreten (Stocker u. Stranzinger, 1981).

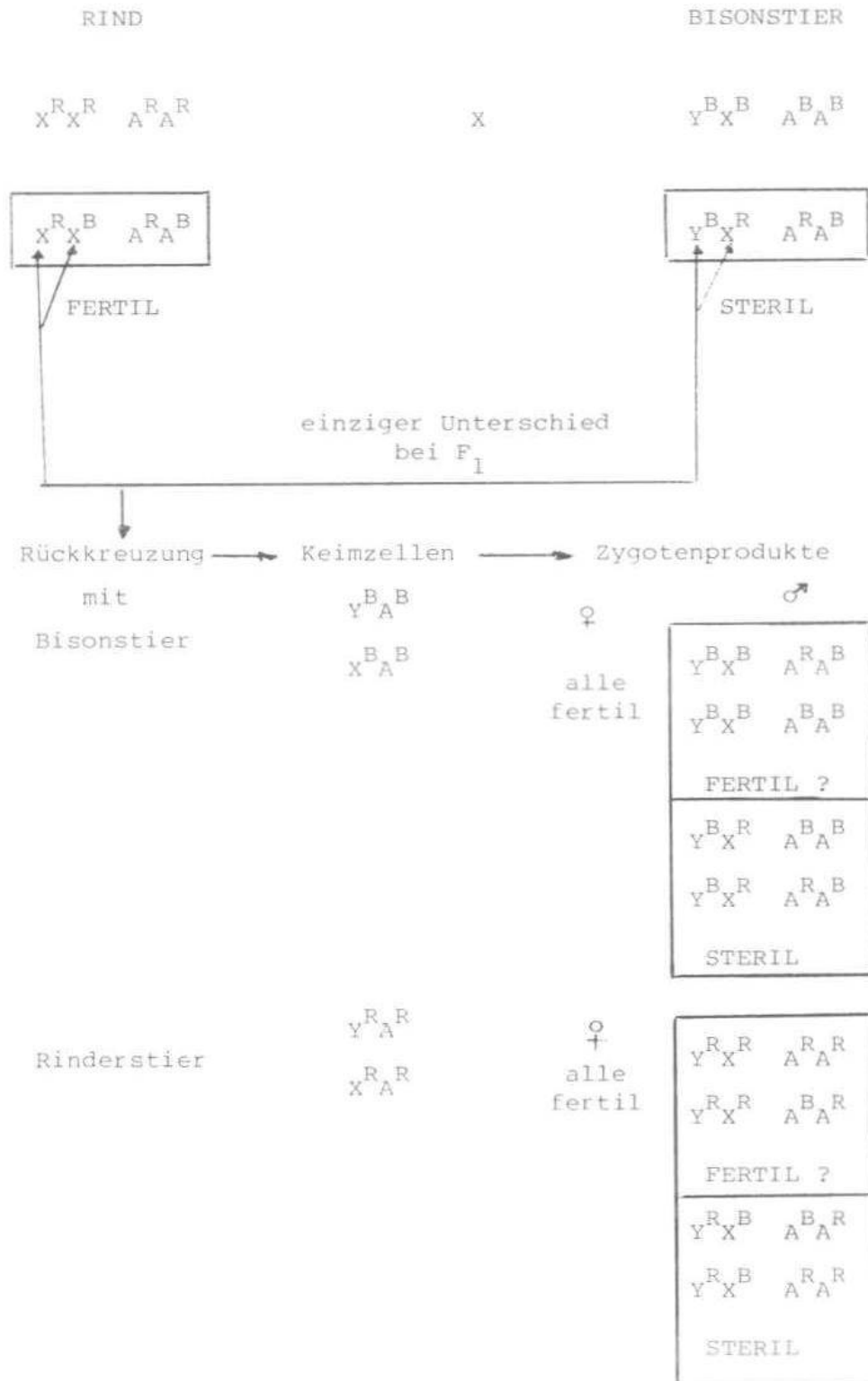


Abb. 2: Kreuzungsschema bei Rind (R) x Bison (B)
 F_1 und Rückkreuzung
 $X^R Y^R$, X od. Y Chromosom vom Rind
 $X^B Y^B$, X od. Y Chromosom vom Bison
 A = Autosom mit H-Y Antigen Locus

5. Konsequenzen für neue Zuchtprogramme

Die vorgelegten Ausführungen zeigen deutlich, daß mit neuen zytogenetischen und biochemischen Erkenntnissen auftretende Probleme in der Tierzucht erklärt oder zumindest mit Hilfe neuer Hypothesen überprüft werden können. Gleichzeitig soll mit dieser Arbeit dokumentiert werden, daß die Kombination erwünschter Eigenschaften zwischen Bison, Jak und Rind, oder auch innerhalb der Spezies bei *indicus* und *taurus* möglich sein soll, wenn die entsprechenden Testmethoden, z.B. für H-Y Antigen, ausgearbeitet und die Erkenntnisse aus der Genkartierung konsequent eingesetzt werden. Zusätzlich müssen jedoch auch aus populationsgenetischer Sicht Zuchtprogramme erarbeitet werden, die ebenfalls zum Großteil in diesen Regionen fehlen. Sehr viel Geld und Energie wurde bisher bei dem Versuch zur Neuzüchtung angepaßter Rassen mit unterschiedlichem Erfolg verwendet. Die Aufgabe des Cattalo-Projektes in Canada, der Wirbel um das Beefalo und die eingangs erwähnten Probleme bei den anderen Neuzüchtungen sollen stellvertretend für viele andere mehr oder minder verlustreiche Tätigkeiten aufgeführt werden. Gemessen an den eigenen Aktivitäten und Aufwendungen zur Genkartierung bei Rind und Schwein und den gewonnenen Erkenntnissen, die zu diesen Zeilen führten, kann die Forschung als einzige Alternative zur Lösung der Probleme angesehen werden.

„Zusammenhänge der Vererbung erforschen und erkennen lernen, ganze Tiere züchten und in Generationen denken“, dies muß weiterhin das Streben des Tierzüchters, auch für die angesprochenen Regionen, sein.

6. Zusammenfassung

Praxisbeobachtungen bei Rinderkreuzungsprogrammen und Erkenntnisse in der Zytogenetik, Immunologie und biochemischen Genetik gestatten die Konstruktion einer Hypothese über mögliche Einflüsse auf die Geschlechtsdifferenzierung und dadurch verursachte Fruchtbarkeitsprobleme. Zur Erklärung der Hypothese werden einige biologische Grundlagen aufgeführt und mit der Literatur verglichen. Im Vordergrund steht die epistatische Genwirkung zwischen 3 Chromosomen (Y, X und ein Autosomenpaar) zur Ausbildung des H-Y Antigens, welches für die männliche Geschlechtsausbildung bei Säugern notwendig ist. Der unterschiedliche genetische Aufbau von weitgehend homologen Chromosomen zwischen den Kreuzungspartnern und deren Nachkommen beeinflusst die Genexpression in wichtigen Teilen der Meiose und Organogenese. Dabei kommt es zu Störungen der Gametogenese und zum embryonalen Fruchttod. Für weitere Zuchtprogramme wird ein Überdenken und der Einbau der erwähnten biologischen Aspekte gefordert.

Summary

Practical experiences in crossbreeding programs and new informations from cytogenetics and biochemical genetics allow establishment of a hypothesis concerning possible influences on sex differentiation and connected fertility problems. To explain this hypothesis, basic biological aspects are compared with literature. The major cause, in this respect, seems to be the epistatic gene effect between 3 chromosomes (Y, X and one autosome) to produce the H-Y Antigen, which is absolutely necessary for the male sex differentiation in mammals. The

genetic differences between homologous chromosomes from different parental lines in crossbreeds and their offspring influence the gene expression in important parts of meiosis and spermatogenesis. Failure of gametogenesis and embryonic death are the consequences. For further breeding programs in the tropics, inclusion of these aspects are necessary.

Literaturverzeichnis

1. BUCKLAND, R. A., and H. J. EVANS, 1978: Cytogenetic aspects of phylogeny in the Bovidae. I.G. banding. *Cytogenet. Cell Genet.* 21, 42–63.
2. FÖRSTER, M., G. STRANZINGER u. B. HELCKUHL, 1980: X Chromosome gene assignment of swine and cattle. *Naturwissenschaften* 67,48.
3. FRIES, R. G. DOLF u. G. STRANZINGER, 1982: Genkartierung bei landwirtschaftlichen Nutztieren: Gegenwärtiger Stand, eigene Untersuchungen und Anwendungsmöglichkeiten. *Festschrift Schweiz. Landw. Monatshefte* (im Druck).
4. LENOIR, F. u. J. M. LICHTENBERGER, 1980: Comparison of sex chromosomes of Basolo Hybrid Beefalo, American Buffalo and Domestic cattle. 4th Eur. Colloq. *Cytogenet. Domest. Anim.*, 268–271.
5. LYON, M. F., 1963: Attempts to test the inactive X theory of dosage compensation in mammals. *Genet. Res.* 4, 93–103.
6. MURRAY, M., W. I. MORRISON, P. K. MURRAY, D. H. CLIFFORD and J. C. M. TRAIL, 1979: Trypano-tolerance — a review. *World Animal Review* 32, 2–12.
7. OHNO, S., L. C. CHRISTIAN, S. S. WACHTEL and AG. C. KOO, 1976: Hormon-like role of H-Y antigen in bovine freemartin gonad. *Nature* 261, 597–599.
8. RENDEL, J. M., 1980: Low Calving Rates in Brahman Cross Cattle. *Theor. Appl. Genet.* 58, 207–210.
9. STOCKER, H., G. STRANZINGER, 1981: H-Y Antigen: Genetische Aspekte und Nachweismethoden (ein Literaturüberblick). *Zuchthyg.* 16, 1–10.
10. WACHTEL, S. S., S. OHNO, G. C. KOO, E. A. BOYSE, 1975: Possible role for H-Y antigen in the primary determination of sex. *Nature* 157, 235–236.
11. WOLF, U., 1979: XY Gonadal dysgenesis and the H-Y antigen. *Human genet.* 47, 269–277.