

Genetische Vielfalt in der Eringerpopulation

Christine Flury und Stefan Rieder, Schweizerische Hochschule für Landwirtschaft, 3052 Zollikofen

Auskünfte: Christine Flury, E-Mail: christine.flury@bfh.ch, Tel. +41 31 910 22 64



Die Eringerrasse ist eine einzigartige Rinderrasse der Schweiz. Eine möglichst breite genetische Vielfalt bildet die Voraussetzung für ihren langfristigen Erhalt. (Eva Moors, Universität Göttingen, Göttingen, Deutschland)

Einleitung

Das Jahr 2010 wurde von den Vereinten Nationen als internationales Jahr der Biodiversität deklariert. Spätestens seit der Umweltkonferenz von Rio de Janeiro im Jahre 1992 ist klar, dass auch die Landwirtschaft einen wichtigen Beitrag zur globalen Biodiversität leistet.

Im Bereich der Nutztiere findet sich Vielfalt einerseits zwischen Spezies als auch zwischen und innerhalb Rassen. Die Produkte tierischer Herkunft wie auch andere Nutzen und Werte der landwirtschaftlichen Nutztiere sind sehr vielfältig und oft an regionale Gegebenheiten angepasst. Der Erhalt von Rassen mit unterschiedlichen Charakteristiken ermöglicht eine angepasste Reaktion auf Veränderungen in den Umweltbedingungen und Veränderungen auf den Absatzmärkten. Innerhalb der

Rassen kann eine massive Einschränkung der genetischen Vielfalt zu einem gehäuften Auftreten von Erbfehlern sowie einer abnehmenden Fitness und Fruchtbarkeit der Tiere führen.

In der Schweiz sind mehr als 90 Rinder-, Pferde-, Schaf-, Ziegen- und Schweinerassen registriert (BLW 2007), davon sind jedoch nur 25 ursprüngliche Schweizer Rassen. Die Eringerrasse gehört zu dieser Gruppe und besitzt den Gefährdungsstatus «zu beobachten» (BLW 2002). Damit eine unkontrollierte Abnahme der genetischen Vielfalt verhindert werden kann, wird für solche Populationen die Überwachung der aktuellen, genetischen Vielfalt empfohlen. Falls Abstammungsinformationen vorhanden sind, bietet PopReport (Groeneveld *et al.* 2009) eine relativ einfache, internetbasierte Möglichkeit für ein periodisches Monitoring der genetischen Vielfalt.

Sved (1971) und Hill (1981) haben theoretisch gezeigt, dass eine Beziehung zwischen dem Kopplungsphasenungleichgewicht («*linkage disequilibrium*» – LD) zwischen zwei Genloci, deren Distanz und der effektiven Populationsgrösse – einem wichtigen Mass zur Bestimmung der genetischen Vielfalt – besteht. Diese Beziehung wurde von verschiedenen Autoren (z.B. Hayes *et al.* 2003; Tenesa *et al.* 2003) für die markergestützte Schätzung der effektiven Populationsgrösse herangezogen. Seit Ende 2007 ist für das Rind der 50k Illumina Beadchip für kommerzielle Genotypisierungen verfügbar. Diese weitreichende genetische Information erlaubt seither eine noch genauere Schätzung des LD beziehungsweise der effektiven Populationsgrösse.

In der vorliegenden Arbeit wurde die genetische Vielfalt für die Eringerpopulation in der Schweiz analysiert. Dies einerseits basierend auf der Abstammungsinformation für 15 Referenzjahrgänge (alle Tiere mit den Jahrgängen 1993 bis 2007). Andererseits wurden zusätzlich 128 Tiere für den 50k Illumina Beadchip genotypisiert und diese Genotypen wurden für die genomische Schätzung der effektiven Populationsgrösse herangezogen. Die verschiedenen Schätzwerte erlauben eine Aussage zu der aktuellen genetischen Vielfalt in der Eringerpopulation, deren Entwicklung als auch einen Vergleich zwischen markerbasierten und pedigreebasierten Schätzungen.

Material und Methoden

Für die vorliegende Studie wurden 120 Tiere die zwischen 2000 und 2003 geboren worden waren ausgewählt und für den 50k Illumina Beadchip genotypisiert. Aus einer anderen Studie (Timm *et al.* 2010) standen die Genotypen von acht weiteren Tieren, geboren zwischen 1998 und 1999, zur Verfügung.

Nach dem Filtern der Genotypisierungsergebnisse standen insgesamt 128 Eringertiere mit je 33 849 informativen, sogenannten Single Nucleotid Polymorphisms (SNPs) für die weitergehende Analyse zur Verfügung. Im Zentrum der Auswertungen standen die Parameter Inzuchtkoeffizient (F), Inzuchtrate (ΔF) und effektive Populationsgrösse (N_e). Diese Grössen dienen als Masse zur Beurteilung der genetischen Vielfalt in Nutztierpopulationen. N_e verhält sich umgekehrt proportional zu ΔF ($N_e = 1/2 \Delta F$).

Für die markerbasierte Schätzung der effektiven Populationsgrösse ist das LD zwischen zwei Markern von Bedeutung. Dieses wurde für die Stichprobe der 128 Genotypen mit dem Paket Haploview (Barrett *et al.* 2005) geschätzt. Für die markerbasierte Schätzung der effektiven Populationsgrösse wurde die untenstehende

Zusammenfassung

Bei der Rasse Eringer handelt es sich um eine ursprüngliche Rinderrasse der Schweiz. Ziel der vorliegenden Studie war es, die Entwicklung der genetischen Vielfalt von 1993 bis 2007 basierend auf Abstammungsinformation zu untersuchen. Weiter wurden 128 Eringerkühe für den Illumina 50k Beadchip genotypisiert und die genetische Vielfalt basierend auf dieser genomweiten Markerinformation bestimmt. Die Schätzungen für die aktuelle effektive Populationsgrösse liegen zwischen 53 und 321. Die markerbasierten Schätzungen liegen für alle Methoden bei Werten unter 100, während die pedigreebasierten Schätzungen alle Werte > 100 ergaben. Ein möglicher Grund für diese Differenzen liegt in der unterschiedlichen Vollständigkeit der Pedigreeinformation, die im Jahre 2001 für die erste bis zur sechsten Ahnengeneration unter 90 % gefallen ist. In der vorliegenden Arbeit werden Strategien zum langfristigen Erhalt der genetischen Vielfalt in dieser einzigartigen Schweizer Rasse dargestellt und diskutiert.

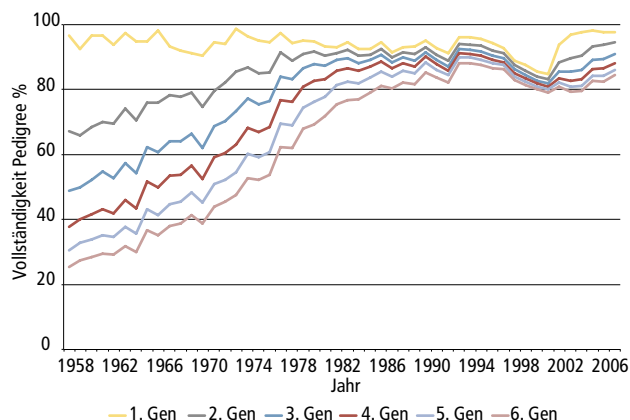


Abb. 1 | Vollständigkeit der Abstammungsinformation für jeweils sechs Generationen, bezogen auf die Referenzjahrgänge zwischen 1958 bis 2007.

Formel nach Sved (1971), sowie deren Erweiterung um den Faktor (1/n) von Hill (1981) verwendet:

$$E(r^2) = \frac{1}{(1+4N_e c)} + \frac{1}{n}$$

Bei r^2 handelt es sich um ein weitverbreitetes Mass für die Beschreibung von LD, $E(r^2)$ steht für den Erwartungswert von r^2 , n steht für die Stichprobengrösse und c für die genetische Distanz zwischen zwei Markern. Zur Schätzung der markerbasierten effektiven Populationsgrösse wurden sowohl die Annahmen zur genetischen Distanz (Annäherung der genetischen Distanz über die physikalische Distanz oder durch die geschätzten genetischen Distanzen in Morgan) als auch die Annahmen zur Korrektur für die Stichprobengrösse n (ohne Korrektur für die Stichprobengrösse oder mit Korrektur für die Stichprobengrösse) variiert, somit konnten vier verschiedene Methoden verglichen werden. Die kleinste Distanz zwischen zwei Genloci die berücksichtigt wurde, entspricht 25 kb. Zur Ermittlung der Anzahl Generationen, für welche die Schätzung gilt, wurde die Formel $1/(2 \times c)$ herangezogen

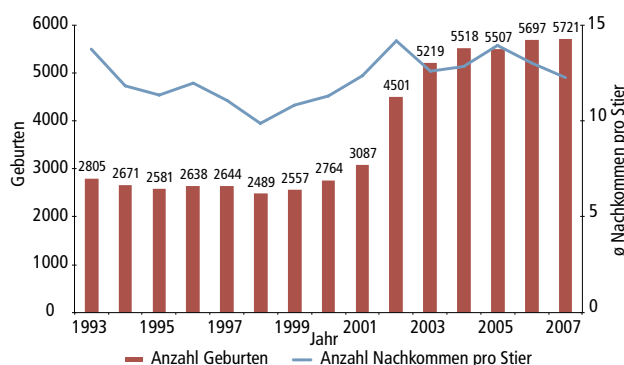


Abb. 2 | Entwicklung der Anzahl Geburten pro Jahr und der durchschnittlichen Anzahl Nachkommen pro Stier.

(Hayes *et al.* 2003). Weitere Angaben zu der markerbasierten Schätzung der effektiven Populationsgrösse können Flury *et al.* (2010a) entnommen werden.

Die gesamte Abstammungsinformation der Rasse Eringer von 1926 bis 2007 wurde freundlicherweise vom Eringerzuchtverband zur Verfügung gestellt. Für die pedigreebasierte Analyse wurden neben dem gesamten Pedigree für die Referenzjahrgänge aller geborener Tiere von 1993 bis 2007 auch die Abstammungsinformation für die Stichprobe der 128 SNP genotypisierten Tiere ausgewertet. Die Abstammungsinformation für die Referenzjahrgänge umfasste total 72 232 Tiere, demgegenüber fanden sich total 4798 Ahnen im Pedigree der Stichprobe der 128 genotypisierten Tiere. Die Abstammungsinformation wurde mit gängiger Software wie CFC (Sargolzaei *et al.* 2006), Endog (Gutiérrez und Goyache 2005) und PopReport (Groeneveld *et al.* 2009) analysiert.

Resultate und Diskussion

Entwicklung der genetischen Vielfalt in den Referenzjahren (1993 bis 2007)

Für die Bestimmung der genetischen Vielfalt basierend auf Abstammungsinformationen ist deren Vollständigkeit wichtig. Je vollständiger die Abstammungsinformationen sind desto genauer können Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Tieren und somit auch die Parameter der genetischen Vielfalt geschätzt werden. In Abbildung 1 ist die Entwicklung der Vollständigkeit der Abstammungsinformation für die 15 Referenzjahrgänge beim Eringerind dargestellt.

Für 1993 geborene Tiere fanden sich noch 90 % und mehr der Abstammungsinformation der ersten sechs Ahnengenerationen. Danach hat die Vollständigkeit der Abstammungsinformation kontinuierlich abgenommen und ist im Jahre 2001 für alle untersuchten Ahnengenerationen unter 90 % gefallen. Gründe für diese Abnahme sind die teilweise Öffnung des Herdebuchs für Tiere der Rasse Evolèner, sowie die vergleichsweise schlechtere Meldungsrate der Abstammung von Natursprungkälbern seitens der Tierhalter (persönliche Kommunikation E. Fellay). Ab 2002 hat die Vollständigkeit der Information wieder zugenommen.

Die Entwicklung der Anzahl dokumentierter Geburten pro Jahr und die durchschnittliche Anzahl Nachkommen pro Stier ist Bestandteil von Abbildung 2. Hauptsächlich durch die Einführung der Tierverkehrsdatenbank beziehungsweise der Meldepflicht weiblicher wie auch männlicher Kälber haben sich die dokumentierten Geburten ab 2002 bis heute fast verdoppelt. Der gleiche Effekt ist auch für andere Rassen bekannt (z.B. Flury und

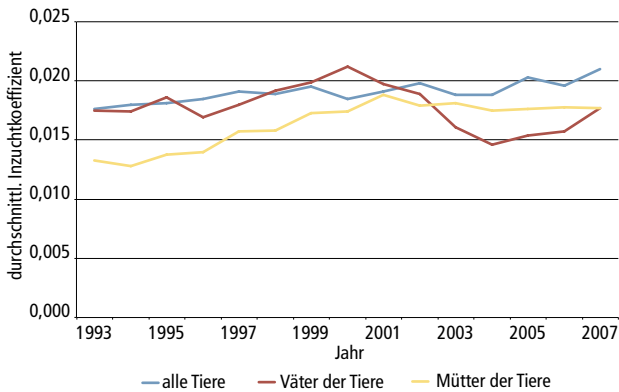


Abb. 3 | Entwicklung der durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten für alle Tiere geboren zwischen 1993 und 2007, sowie deren Väter und Mütter.

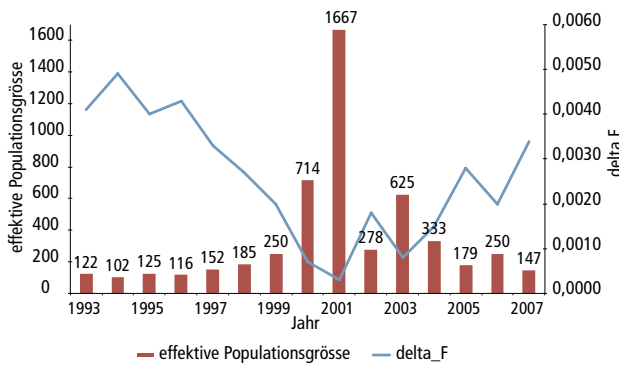


Abb. 4 | Effektive Populationsgrösse (vertikale Achse links) und zugehörige Inzuchtrate (vertikale Achse rechts) für die 15 Referenzjahrgänge.

Bapst 2010). Es ist davon auszugehen, dass die dokumentierte Information heute ungefähr der tatsächlichen Anzahl geborener Kälber von Herdebuchtieren entspricht. Im Jahr 2007 wurden 5721 Geburten erfasst. Diese Kälber gehen auf 453 Stiere und 5392 Kühe zurück. Die durchschnittliche Anzahl Nachkommen pro Stier belief sich im selben Jahr auf 12,3 Tiere. Die vergleichsweise tiefe durchschnittliche Anzahl Nachkommen pro Stier ist nicht weiter erstaunlich, da in der Eringerasse nach wie vor ein sehr hoher Anteil der Bedeckungen (66 %) über den Natursprung erfolgt (Eringerrasseverband 2009).

Beim Inzuchtkoeffizienten, der Inzuchtrate und der effektiven Populationsgrösse handelt es sich um wichtige Parameter zur Beschreibung der genetischen Vielfalt in einer Population. In Abbildung 3 ist die Entwicklung der durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten für alle Tiere der 15 Referenzjahrgänge, sowie auch für deren Väter und Mütter dargestellt.

Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient für alle Tiere hat von 1993 bis 2007 von 1,76% auf 2,10% zugenommen. Wobei für die Spanne von zwischen 1999 bis 2004 im Mittel keine Veränderung verzeichnet werden kann. Die durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten der Väter zeigen für diese Spanne sogar einen abnehmenden Trend an.

Die geschätzten effektiven Populationsgrößen und die zugehörigen Inzuchtraten sind Bestandteil von Abbildung 4. Die Inzuchtraten (ΔF) beschreiben die Veränderung der durchschnittlichen Inzuchtkoeffizienten pro Zeiteinheit (hier pro Jahr) und lassen sich somit aus den Ergebnissen in Abbildung 3 ableiten.

Seit 1996 hat die Inzuchtrate stetig abgenommen bis zu einem Tiefpunkt im Jahr 2001. Es wird angenommen, dass diese Abnahme primär durch die abnehmende Vollständigkeit der Abstammungsinformation bedingt ist und die «wahren» Inzuchtraten hier somit unterschätzt werden. Die Öffnung des Herdebuches für Tiere der Evolènerasse und damit die Migration von teilweise Eringer-fremden Genen trägt ebenfalls zur Abnahme der beobachteten Inzuchtrate bei. Von 2002 bis 2007 zeigt die Inzuchtrate wieder einen zunehmenden Trend. Die Abnahme der Inzuchtrate zwischen 1996 bis 2001 widerspiegelt sich aufgrund der umgekehrten Proportionalität von N_e und ΔF direkt in den Schätzwerten für die effektive Populationsgrösse dieser Zeitspanne. Dabei ist der extreme Schätzwert für das Jahr 2001 auffällig. Die aktuelle effektive Populationsgrösse (d.h. Jahr 2007) liegt bei 147.

Markergestützte Schätzung der genetischen Vielfalt

Die historische Entwicklung der markergestützten effektiven Populationsgrösse der Eringerpopulation aus den vier verschiedenen Schätzmethode ist Bestandteil von Abbildung 5. Die kleinste Distanz zwischen zwei Genloci die berücksichtigt wurde entspricht 25 kb was aufgrund der Beziehung $1/(2 \times c) \times 2000$ Generationen entspricht. Für welche Rinderpopulation die Schätzer weiter als 100 Jahre (d.h. 20 Generationen) zurück gelten ist nicht klar. Es wird angenommen, dass die Schätzer eher z.B. für die Rinderpopulationen der Alpenregion gelten, als spezifisch für die Eringerasse (Flury *et al.* 2010a).

Tab. 1 | Markerbasierte Schätzungen für die aktuelle effektive Populationsgrösse (1 bis 5 Generationen zurück; Flury *et al.* 2010b).

	Effektive Populationsgrösse ... Generationen zurück			
Methode	1,00	2,00	3,34	5,01
Ne_1_approx	53	88	114	134
Ne_1_Morgan	53	93	120	144
Ne_2_approx	92	134	157	171
Ne_2_Morgan	92	147	169	187

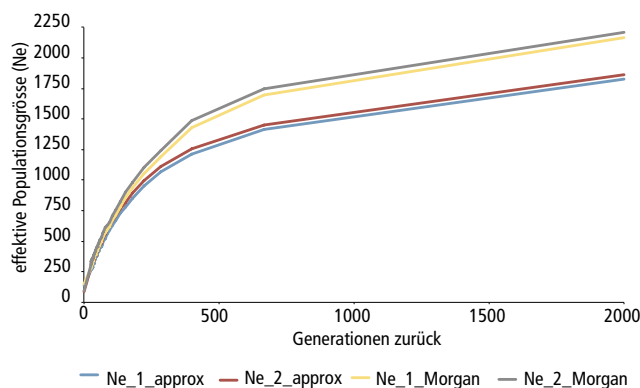


Abb. 5 | Entwicklung der effektiven Populationsgrösse basierend auf genomischer Information für die vier verschiedenen Methoden. Ne_1 steht für die Methode ohne Korrektur für die Stichprobengrösse n und Ne_2 für die Methode mit der Korrektur für die Stichprobengrösse. Weiter stehen die Endungen *_approx* für die Annäherung der genetischen Distanz über die physikalische Distanz und *_Morgan* für die Berücksichtigung der geschätzten genetischen Distanzen in Morgan (Flury et al. 2010a).

Aus Abbildung 5 wird ersichtlich, dass die Schätzungen der aktuellen effektiven Populationsgrösse (d.h. 100 Generationen und weniger) für alle vier Methoden ungefähr gleich sind.

Die markerbasierten Schätzungen der aktuellen, effektiven Populationsgrösse für die vier Schätzmethode sind Bestandteil von Tabelle 1.

Aus Abbildung 5 sowie aus Tabelle 1 wird deutlich, dass sowohl die historische als auch die aktuelle effektive Populationsgrösse für die Eringerrasse abgenommen hat. Dieser Trend ist auch aus Untersuchungen für andere Rassen bekannt (Hayes et al. 2003; The Bovine Hapmap Consortium 2009; Flury und Bapst 2010; Flury et al. 2010b).

Die Schätzungen für die heutige effektive Populationsgrösse schwanken zwischen 53 und 92, d.h. liegen unter 100. Die pedigreebasierten Schätzungen für die Abstammungsinformation der 128 typisierten Tiere liegen im Bereich von 110 - 321 (Flury et al. 2010a). Diese Unterschiede werden hauptsächlich durch die historisch beschränkte Natur der Abstammungsinformation wie auch die Abnahme der Vollständigkeit des Pedigrees von 1994 bis 2001 begründet. Das älteste Tier im berücksichtigten Pedigree wurde im Jahr 1926 geboren. Allfällige gemeinsame Ahnen vor diesem Zeitpunkt sind in der Analyse basierend auf Abstammungsinformation nicht berücksichtigt. Es muss aber davon ausgegangen werden, dass es auch vor 1926 verwandtschaftliche Beziehungen in der Eringerrasse gab. Die genomische Information trägt diesem Umstand Rechnung. Dem zweiten Grund, der kürzlichen Abnahme der Pedigreevollständig-

keit (Meldedisziplin), wird jedoch noch der grössere Einfluss auf die gefundenen Unterschiede zugeschrieben. Es ist davon auszugehen, dass alle hier vorgestellten pedigreebasierten Schätzungen die wahren Parameter überschätzen. Eine Verzerrung der markerbasierten Schätzung durch die Auswahl der Tiere für die Stichprobe ist grundsätzlich möglich (z.B. zufällige Auswahl von nah verwandten Tieren). Bei der Auswahl der 128 Tiere für die Typisierung wurde jedoch versucht dem soweit wie möglich entgegenzuwirken, indem Halb- und Vollgeschwister ausgeschlossen wurden.

Schlussfolgerungen

Die genetische Vielfalt in der Eringerrasse hat in den vergangenen Jahren abgenommen. Im direkten Vergleich ist die Abnahme etwas weniger ausgeprägt als für andere geschlossene Rinderpopulationen.

Es wird angenommen, dass die hier präsentierten Ergebnisse für die pedigreebasierten Schätzungen überschätzt sind, dies aufgrund der erst vor kurzem aufgetretenen abnehmenden Pedigreevollständigkeit. Sowohl für Selektionsentscheide als auch für das Monitoring der genetischen Vielfalt ist das Vorhandensein möglichst kompletter Abstammungsinformation eine wichtige Grundlage.

Bei der Eringerrasse handelt es sich um eine relativ kleine, geschlossene Population mit einem hohen Anteil an Natursprung-Bedeckungen. Insgesamt ist das Zuchtprogramm weniger selektiv als in anderen Nutztierassen. Somit sollte auch die genetische Vielfalt unter geringerem Druck stehen als in anderen Populationen.

Um eine möglichst grosse genetische Vielfalt dieser einzigartigen Rasse zu erhalten wird den Züchtern als einfache Regel geraten die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen potenziellen Paarungspartnern bis mindestens zur dritten Ahnengeneration zurück in der Paarungsplanung mit zu berücksichtigen und Abstammungen vollständig dem Herdebuch zu melden. Von einem Einsatz von überdurchschnittlich stark mit der weiblichen Zuchtpopulation verwandten Stieren, sowie der direkten Verpaarung von Eltern mit einem Verwandtschaftsgrad von mehr als 12% wird abgeraten. Ein einfaches Instrument für Anpaarungsentscheidungen unter Berücksichtigung der genetischen Vielfalt wie auch den Zuchtwerten wurde für die Schweizer Freibergerrasse von Hasler et al. (in press) vorgeschlagen. Die Anwendung dieses Instruments ist auch für lokale Rinderrassen – wie die Eringer – denkbar. ■

Riassunto

Diversità genetica della razza Hérens

La razza di Hérens è una razza bovina di origine svizzera. Lo scopo di questo studio era quello di verificare l'evoluzione della sua diversità genetica dal 1993 al 2007 basandosi su informazioni genealogiche. Inoltre, 128 animali sono stati genotipizzati con l'ausilio della tecnologia Illumina 50k Beadchip, e la diversità genetica di questa popolazione è stata determinata partendo dai marcatori genomici ottenuti. I valori stimati per la misura effettiva della popolazione varia tra i 53 ed i 321. Le stime basate sui marcatori genomici sono sempre inferiori a 100, mentre le stime basate sul pedigree sono sempre superiori a 100. Queste differenze potrebbero essere spiegate da variazioni nella completezza dell'informazione sul pedigree che nell'anno 2001 risultava inferiore al 90 % per le prime sei generazioni di ascendenti. Questo studio propone misure per preservare a lungo termine la diversità genetica di questa razza Svizzera unica.

Literatur

- Barrett J.C., Fry B., Maller J. & Daly M.J., 2005. Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics* **21**, 263–265.
- BLW, 2007. Tiergenetische Ressourcen der Schweiz. Broschüre im Auftrag des Bundesamts für Landwirtschaft im Zusammenhang mit der ersten technischen Konferenz für Tiergenetische Ressourcen, Interlaken, Schweiz. Zugang: <http://www.blw.admin.ch/themen/00013/00082/00087/index.html?lang=en>.
- BLW, 2002. Die Rassenvielfalt der landwirtschaftlichen Nutztieren der Schweiz. Bericht der Schweiz zuhanden der FAO, Rom. <http://www.blw.admin.ch/themen/00013/00082/00087/index.html?lang=de>
- Eringerezuchtverband, 2009. Geschäftsbericht 2009. <http://www.raceherens.ch/D/pv.php>. Abgerufen am 27.10.2010.
- Flury C., Tapio M., Sonstegard T., Drögemüller C., Leeb T., Simianer H., Hanotte O. & Rieder S., 2010a. Effective population size of an indigenous Swiss cattle breed estimated from linkage disequilibrium. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **127**, 339–347.
- Flury C., Tapio M., Sonstegard T., Drögemüller C., Leeb T., Simianer H., Hanotte O. & Rieder S., 2010b. The use of SNP data for the estimation of effective population size in cattle breeds. Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 1–6, Leipzig, Germany.
- Flury C. & Bapst B., 2010. Genetic diversity in the Swiss Original Brown cattle population. Proceedings of the European Brown Swiss Conference, October 14–16, Novo Mesto, Slovenia.
- Groeneveld E., Westhuizen B.v.d., Maiwashe A., Voordewind F., Ferraz J.B.S. (2009) POPREP: a generic report for population management. *Genetics and Molecular Research* **8**, 1158–1178.

Summary

Genetic diversity of the Eringer breed

The Eringer cattle breed is a local breed of Swiss origin. The objective of this study was to analyse the development of genetic diversity from 1993 to 2007 using pedigree information. In addition, 128 Eringer cows were genotyped for the Illumina 50k beadchip and, using this genome-wide marker information, the genetic diversity within the population was assessed. The current effective population size is estimated to be between 53 and 321. For all methods applied, the marker-based estimates were below 100, whereas the pedigree-based estimates were above 100. One possible reason for this difference is the degree of pedigree completeness: for animals born before 2001, the completeness over six generations of ancestors was found to be below 90 %, whereas for all other animals the completeness was found at nearly 100%. In this study, strategies to maintain the genetic diversity of this unique cattle breed of Switzerland are presented and discussed.

Key words: local cattle breed, inbreeding, effective population size, SNPs.

- Gutiérrez J.P., Goyache F. (2005) A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **122**, 172–176.
- Hasler H., Flury C., Menet S., Haase B., Leeb T., Simianer H., Poncet P.-A. & Rieder S., in press. Genetic diversity in an indigenous horse breed – implications for mating strategies and the control of future inbreeding. *Journal of Animal Breeding and Genetics*.
- Hayes B.J., Visscher P.M., McPartlan H.C. & Goddard M.E., 2003. Novel multilocus measure of linkage disequilibrium to estimate past effective population size. *Genome Research* **13**(4), 635–643.
- Hill W.G., 1981. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genetical Research* **38**, 209–216.
- Sargolzaei M., Iwaisaki H., Colleau J.J. (2006) CFC: A tool for monitoring genetic diversity. Proc. 8th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., CD-ROM Communication no 27–28. Belo Horizonte, Brazil, Aug. 13–18, 2006.
- Sved J.A., 1971. Linkage disequilibrium and homozygosity of chromosome segments in finite populations. *Theoretical Population Biology* **2**(2), 125–141.
- Tenesa A., Knott S.A., Ward D., Smith D., Williams J.L. & Visscher P.M., 2003. Estimation of linkage disequilibrium in a sample of the United Kingdom dairy cattle population using unphased genotypes. *Journal of Animal Science* **81**, 617–623.
- The Bovine HapMap Consortium, 2009. Genome-wide survey of SNP variation uncovers the genetic structure of cattle breeds. *Science* **324** (5926), 528–532.
- Timm K., Rüfenacht S., von Tscharnar C., Bornand V.F., Doherr M.G., Oevermann A., Flury C., Rieder S., Hirsbrunner G., Drögemüller C. & Roosje P.J., 2010. Alopecia areata in Eringer cows. *Veterinary Dermatology* **21**, 545–553.