

A V L S L Æ R E

C. AVL OG UTVALG

Hefte 3.

V. Avlsmetoder

VI. Utvalgsmetoder

Forelesninger

ved

Norges Landbrukshøgskole

1951-52

av

S. Berge

A V L S L E R E

C. AVL OG UTVALG

Hefte 3.

V. Avlsmetoder

VI. Utvalgsmetoder

Forelesninger

ved

Norges Landbrukshøgskole

1951-52

av

S. Berge

*D. 28. Feb. VIII 15. Jakt at ptt 20
Feb VIII at VII 13
D. 36
- 37
D. 33 21 at Feb. VIII 21-
• 39 i fig - O.S.
v 61 domant a t domant*

C. Avl og utvalg.

Hefte 3.

I n n h o l d :

	Side
V. AVLSMETODER <i>Se også hefte 1. Se utvalgte ^{ogse} parter</i>	1
Historie	1
1. Renavl	3
2. Innavl (slektskapsavl)	3
a. Måling av innavl	3
A. Innledning	3
B. Blodsandelen	4
C. Wright's innavlskoeffisient	5
D. Eksempel på beregning av innavlskoeffisient	6
b. Måling av slektskap	8
c. Innavl og heterosis	10
d. Innavl i praksis	15
e. Linjeavl	17
3. Kryssingsavl	19
a. Kombinasjonskryssing	19
b. Gjennomført kryssing	20
c. Bruksdyrkryssing	20
4. Promiscuous avl.	24
VI. UTVALGSMETODER <i>se også hefte 2 om utvalg generelt osv.</i>	24
1. Alderen ved utvalget	24
2. Utvalg etter fenotypen	28
3. Utvalg etter aner og slektninger i sideledd	31
4. Avkomsbedømmelse <i>korrelasjonens anvendelse på avkommet</i>	38
a. Problemstilling	38
b. Resessive, monogeniske karakterer	42
c. Fenotype-indeks	43
d. Genotype-indeks	44
A. Avlsverdi når begge foreldre har fenotype	44
B. Avlsverdi (Genotypeverdi) når farens fenotype	45
C. Avlsverdi <i>avlsverdi</i> avlsverdi <i>avlsverdi</i> avlsverdi <i>avlsverdi</i>	47
D. Prøve på beregning	47
E. Diallel og polyallel (flersidig) kryssing	48
5. Avlsverdi <i>avlsverdi</i> avlsverdi <i>avlsverdi</i> avlsverdi <i>avlsverdi</i>	50
a. Flere målinger av samme karakter	50
b. Varierende antall avkom og mødre	54
c. <i>Optimalt antall avkom</i>	57

*Recurrent selection
See reciprocal selection
Random Sample*

V. AVLSMETODER.

Historie.

se også infle 1. Evolusjonslæren, side 6 og følg.

Teoriene om de beste avlsmetoder har vekslet sterkt gjennom åra og har satt sitt preg på husdyravlen i praksis. I de eldre tider manglet det mer solide fundament som er gitt av arvelighetslæren og de meninger som ble hevdet bestod vesentlig av tilfeldige observasjoner som var dårlig fundert. Oppfatningene ble oftest sitert med støtte i eldre autoriteter som ARISTOTELES. Sjelstendig forskning var ubetydelig.

De vanlige stridsspørsmål var om innavl eller kryssing skulle anbefales.

BUFFON (1707-1788) hevdet at kryssing var det beste; fordi kryssing økte variasjonen. Dette førte til en ukontrollert kryssing som forandret bestanden mange steder.

I første halvdel av forrige århundre hersket i Tyskland "konstans"-teorien som ble hevdet av JUSTINUS, MENTZEL og flere. Ifølge denne var renavl av rasene absolutt nødvendig for å nå en konstant nedarving. Bare ved renavl av ublandete raser kunne en nå ensartet nedarving. Nyten av slektskapsavl ble framhevet. Denne avlsretning fikk stor utbredelse på kontinentet.

De omlag samtidige avlsbiologer tyskerne H. SETTEGAST og H.v. NATEUSIUS kritiserte retningen og framhevet slektskapsavlens skadeverk-

nader, og SETTEGAST ~~tilrådde kryssing. Breen om individualitetsbegrepet, som er viktig i denne sammenheng, er av stor betydning for avlsarbeidet.~~ "Konstans"-teorien fikk en spesiell form i Skandinavia i "stedegen"-bevegelsen, som har hersket her i landet inntil de seinere åra. Den ble utformet av professor V. PROSCH ved Veterinær- og landbohøjskolen i København og publisert ved hans forelesninger og hans lærebok av 1863. Ifølge denne retning var alt jordbruk og husdyrhold bestemt av de naturlige betingelser på vedkommende sted. Husdyra i et gitt strøk var resultatet av en hundreårig tilpassing til de stedegne forhold både med omsyn til fóring og klima. Følgelig var de stedegne raser overlegne over alle fremmede i de strøk de hørte hjemme fra gammel tid.

Franskmannen LAMARCK (1744-1829) sine tanker om nedarving av ervervede egenskaper lå nok bakom teorien. LAMARCK hevdet at utviklingen skjedde ved indre dirigerende krefter som sammen med bruk og ikke-bruk av organene førte til varige forandringer av arveanleggene.

metode

Ch. DARWIN (1809-1882) kom med sitt viktigste arbeid "The Origin of species" i 1859. Dette ble straks kjent og fikk stor tilslutning. Han forklarte utviklingen på en annen måte enn LAMARCK. DARWIN hevdet at kampen for tilværelsen var den viktigste årsak til utviklingen. Sjøl om de to teorier var forskjellige, ga de begge støtte til "stedegen"-læren om husdyra. Også DARWIN mente at de ervervede forandringer ble arvelige.

PROSCH var en betydelig mann og øvde stor innflytelse langt ut over sin egen tid. De norske veterinærer hadde sin utdannelse i Danmark og sluttet opp om denne retning. Han hadde også mange andre tilhengere bl.a. direktør HIRSCH. Denne retning fikk stanset utbredelsen av ayrshirerasen i slutten av forrige århundre. Bevegelsen hadde sine gode sider, men det er lett å påvise svakheten. Det var nå satt i gang arbeid med å skaffe bedre fóring og stell og det fins intet grunnlag for å hevde at de primitive landraser også var de beste under de nye forhold. Bevegelsen førte til at husdyravlen kom inn i et feil spor. Slogordet ble: "sørg bare for rikelig fór, så vil husdyravlen gå framover av seg sjøl". Hele husdyravlen ble gjort til et fóringsspørsmål og de så fullstendig bort fra muligheten at der var arvelig forskjell mellom rasene i evne til å gi avdrått når forholdene var gitt. Samtidig ble det lagt stor vekt på de lokale husdyr-raser. Det ble stilt opp et stort antall av lokale raser i Norge og rase-renheten ble sterkt framhevet som en viktig faktor. (Se BERGE 1944.

Arvshireraset i Norge før 1900.

Her er det en del som har
 Slektskapsbevegelsen var ~~stanset~~ her i landet til omkring 1920. Og det fins framleis mange som hører til retningen.

Den som i første rekke fikk brutt denne retning var Chr. WRIEDT, som var statskonsulent i arvelighetslære fra 1917 til sin død 1929. Han hadde en grundig utdannelse i husdyravl og genetikk og prøvde å innføre *et amerikansk syn* på husdyravlen. Hans arbeid vakte en sterk motstand, og det ble først en viss forandring i den offentlige avlsretning etter 1930. WRIEDT anbefalte for øvrig innavl som foredlingsmetode.

Både renavl, innavl og kryssing har sine fordeler, men de må brukes riktig i de tilfelle en har bruk for dem.

En deler vanlig avlsmetodene etter slektskapen mellom foreldrene i 3 hovedgrupper: 1) Renavl, 2) Innavl og 3) Kryssingsavl.

et viktig begrep til avlsmetoder
 Francis Galton, ~~en av de første av Darwin~~, ~~gjorde et viktig bidrag~~
~~til avlsmetoder ved å vite arbeidet over~~
 aggresjon på sine foreldre, ~~seine har gitt~~ betydning
 for avlsmetoder ~~og avlsmetoder~~
 Hans to love ble ~~de viktigste~~ ~~Galtons 1. lov~~
 1) at korrelasjonen mellom ~~avlsresultat og avlsnivå~~ er $r = +0.50$
 2) at korrelasjonen mellom ~~avlsresultat og avlsnivå~~ er $r = +0.50$
 3) at korrelasjonen mellom ~~avlsresultat og avlsnivå~~ er $r = +0.50$

1. Renavl.

Avl innen rasen kalles renavl. Denne avlsmetode er den vanligste hos oss, mens i utlandet er ofte kryssingsavl den vanligste. Vanlig renavl uten noen sterk innavl medfører liten risiko. Den virker til å stabilisere rasen. Renavl kan gi gode muligheter for framgang, dersom den blir riktig ledet. Som regel er en streng seleksjon nødvendig, dersom en skal oppnå noen vesentlig framgang, da rasene ofte er blitt homozygote for de gener som viser størst effekt. Den genetiske variasjon skyldes gener med liten effekt og genesamspill. Arvbarheten av karakterer innen rasen viser derfor svært låg arvbarhet.

Avlsmetoden er relativ billig i bruk, da en står nokså fritt i valget av handyr. Er besetningen liten, er en som regel henvist til å kjøpe handyr forholdsvis ofte for å unngå innavl. Sjøl om rasen er gammel og forholdsvis ensartet, bør en kjøpe handyr fra anerkjente og gode besetninger. En bør ikke se for meget på noen kroner når det gjelder kjøp av handyr. Har en sjøl en god besetning, vil det lett bli tilbakegang om en setter for små krav til handyret.

2. Innavl (slektskapsavl).

a. Måling av innavl.

A. Innledning.

Innavl og slektskapsavl betyr avl mellom slektninger. Ordet innavl har vært reservert for de sterkeste former av slektskapsavl. Der er ingen skarpe grenser mellom innavl, slektskapsavl og vanlig renavl innen rasene. Vanlig renavl innen rasen vil som regel bli en sterkere eller svakere grad av slektskapsavl. Sjøelve uttrykket slektskapsavl er derfor overflødig, og vi kan like gjerne kalle alle former for avl mellom beslektede individer for forskjellige grader av innavl. Ordet innavl svarer også bedre til det vi i våre dager mener med den såkalte slektskapsavl.

Etter at den moderne genetikken er blitt tatt til hjelp i avlsarbeidet, har innavlen fått langt større betydning enn før. En har festet seg ved innavlen som et brukbart middel til å oppnå en samnsynlig homozygoti for de arvelige egenskaper som ikke gir så greie spaltningstall at en uten

videre kunne bruke en vanlig genetisk analyse for å bringe homozygotien på det rene. De fleste av de økonomisk viktige egenskaper er satt sammen av mange forskjellige karakterer, som ikke kan undersøkes enkeltvis. En har prøvd å finne en avlsmetode som fører til homozygoti, sjøl om en ikke kan skille mellom homozygoter og heterozygoter under avlsarbeidet. Innavlens frambyr seg til avlsmetode under slike forhold. Det er påvist ved teoretiske undersøkelser over fremmedbefruktet at innavlens fører til at det prosentiske antall av homozygoti vil øke, sjøl om en ikke kjenner de enkelte faktorer som er på spill. Disse teoretiske undersøkelser bygger på den viktige forutsetning at homozygoter og heterozygoter har samme sjanse til å komme med i utvalget av avlsdyr. Etter det vi vet om heterosis og innavlsdepresjon er det lite sannsynlig at denne forutsetning er riktig. Det er langt mer sannsynlig at når en foretar utvalg etter veksthastighet og trivelighet, slik som utvalget vanlig blir gjort, så velger en ut nettopp heterozygotene, og vil ikke oppnå noen som helst øking av homozygotien. Det er likevel viktig å kjenne til hvordan innavlens virker som avlsmetode, når utvalget av avlsdyr er uavhengig av genotypene hos de dyr en velger blant.

Det har vært foreslått mange metoder til å måle innavlens styrke, bl.a. av grev Georg LEHNDORFF (1881), australieren Bruce LOWE (1895) og amerikaneren Raymond PEARL (1917) og Sewall WRIGHT (1921). En forklaring og kritikk av disse er gitt av S. BERGE i Nordisk Jordbrugsforskning 1930. Her skal bare omtales de metoder som ^{Kan nes a' ha d} har det beste genetiske grunnlag.

B. Blodsandelen.

Den brøkdelen som vedkommende ane utgjør av det ættledd der den forekommer, er jo til en viss grad proporsjonal med den innflytelse vedkommende ane har hatt på det individ det gjelder. Når samme ane kommer igjen flere ganger i en anetavle, kan en summere disse brøkdeler. Fins anen i 2. ættledd, som har i alt 4 aner, blir brøkdelen $\frac{1}{4}$. Kommer samme ane igjen i 3. ættledd, som har i alt 8 aner, blir brøkdeler $\frac{1}{8}$. Summen av disse brøkdeler blir kalt blodsandelen, og en pleier uttrykke det slik at i det nevnte tilfelle har vedkommende individ $\frac{3}{8}$ av vedkommende anes blod. Denne målemetode ^{er} ~~er~~ ^{blodet genetisk} ~~er~~ ^{men} ~~ikke et godt~~ grunnlag, samtidig er det klart at metoden er ufullstendig. Skal den være et mål for innavlsstyrken, må den få skarpere definisjoner for beregningsmåten. Teoretisk kan nemlig

blodsandelen komme nær opp mot 50 % uten at det foreligger innavl i det hele. Dette vil forekomme når et dyr er sterkt innavlet på en bestemt ane og en så foretar en utkryssing til ubeslektet. Blodsandelen er et bedre mål for slektskap enn for innavl. Blodsandelen var brukt av mange avlsbiologer fra midten av forrige århundre og utover, bl.a. av Herman von NATHUSIUS. Alle var tilsynelatende klar over hvor ufullstendig metoden var.

C. WRIGHT's innavlskoeffisient.

Amerikaneren Sewall WRIGHT har i 1921 og 1922 framlagt en beregningsmetode som fyller de krav en med rimelighet kan stille til et mål for innavlen, og hans metoder har vært brukt atskillig i de siste åra. Koeffisienten hans skal gi et uttrykk for hvor høgt homozygotien er nådd ved innavl, når homozygoter og heterozygoter har samme sjanse for å komme med i utvalget av avlsdyr. Den er dannet på grunnlag av abstrakte utledninger over intraklassekorrelasjonene innen populasjoner.

Sewall WRIGHT har brukt korrelasjonen mellom de gameter som forer seg ved paring av to dyr som et mål for innavlstyrken hos avkommet. Denne korrelasjon er betegnet med F.

Beregningsformelen for F er følgende:

$$F = \sum \left[(1 + F_a) \left(\frac{1}{2} \right)^{n+n'+1} \right]$$

n er antall ættledd (generasjoner) fra foreldreættledet til vedkommende ane på farsiden og n' er det samme på morsiden. F_a er innavlskoeffisienten for vedkommende ane. En må altså kjenne innavlskoeffisienten for vedkommende ane for å beregne F for et bestemt individ. Summasjonstegnet angir at en må summere resultatet for hver enkelt ane dersom vedkommende individ er innavlet på flere aner. Dessuten må en beregne og summere hver linje for hver enkelt ane dersom den gir høve til å danne flere linjer. For alle linjer som kan dannes fra anen gjennom vedkommende individ og til samme ane hos den andre av foreldrene, gjelder den forutsetning at den ikke må gå gjennom samme ane mer enn en gang. Det letter arbeidet å beholde storleikene som potenser av $\frac{1}{2}$ og omgjøre sluttresultatet til desimalbrøk. Innavlskoeffisienten har verdien null når foreldrene er ubeslektet og har 1 som maksimumsverdi, men denne maksimumsverdi nåes først etter sterk innavl i svært mange generasjoner. Avkom av en fullsøskenparing har en F-verdi

av 25 %, etter 2. generasjon 37,5 %, i 3. generasjon 50 % og 10. generasjon 88,6 %.

om det er nye tilfelle, enkelte metoder til bruk for undersøkelser om det er riktig tilfelle, anetavle.

I de fleste husdyraser er ikke F stor. I korthornrasen skal, ifølge Sewall WRIGHT, gjennomsnittet ligge ved 20-30 %. Korthorn skal være sterkere innavlet enn andre. Etter en undersøkelse av S. BERGE, (N.J.F. 1930) var innavlskoeffisienten for stambokførte telemarkokser født 1921, 7 %. Enkelte dyr kan være nådd høgre. Den høyeste verdi for storfe er antakelig 66 % for ei korthornku av Duchessfamilien. For svin er den høyeste verdi 74 % for et kull berkshiresvin ved universitetet i California og for fjørfe 83 % hos noen kvite italienere ved Iowa State College.

Blodsandelen kan brukes til beregning av F, men i stedet for å summere blir blodsandelen fra farsiden og morsiden multiplisert med hverandre og produktet multipliseres med 2 og til slutt summeres produktene for hver linje.

Prosenten av homozygoter kan en beregne når en kjenner innavlskoeffisienten. En går da ut fra at prosentene av homozygoter i bestanden før innavl tok til var 50 % og at halvdelen av innavlskoeffisienten kommer som øking av prosentene av homozygoter. En får følgende beregningsformel:

$$\text{Prosentisk homozygoti} = 100 \left(\frac{F}{2} + \frac{1}{2} \right)$$

WRIGHT (1931) har stilt opp en enkel formel til å beregne den midlere nedgang i heterozygoti for hver generasjon i en besetning som blir avlet uten fremmed blod. Den er avhengig av antall hundyr (F) og antall Handyr (M) som er brukt.

$$\text{Nedgang i proporsjon av heterozygoter pr. generasjon} = \frac{1}{8F} + \frac{1}{8M} .$$

D. Eksempel på beregning av innavlskoeffisient.

Som eksempel på beregning av koeffisienten skal gjengis en anetavle over korthornoksen Comet (155) f. 1804, med tilhørende tabell over beregningen av innavlskoeffisienten for samme okse.

(155) går tilbake til 7. ættledd, til begynnelsen av korthornstambøkene, ville Favorites koeff. ha blitt 19,2 % og for Comet 47,1 %.

b. Måling av slektskap.

I avlsarbeidet har en ofte bruk for å kunne måle slektskapet mellom to dyr. Individuer som har felles aner er i slekt. To dyr kan sjølsagt være meget sterkt i slekt uten å være innavlet. Raymond PEARL var, såvidt jeg vet, den første som skilte mellom beregning av innavl og beregning av slektskap, men PEARL's formler er ikke gode. Sewall WRIGHT's formel er langt bedre. WRIGHT har utledet sin slektskapskoeff. på grunnlag av korrelasjonen mellom genotypene (de genetiske korrelasjoner) hos de to individer som skal undersøkes og har betegnet koeffisienten med R. - Beregningen av R mellom individene b og c er gitt av følgende formel:

$$R_{bc} = \frac{\Sigma [(1 + F_a) (\frac{1}{2})^{n+n'}]}{\sqrt{(1 + F_b)(1 + F_c)}}$$

n og n' er antall ættledd (generasjoner) fra henholdsvis b og c til den felles ane, mens F_a , F_b og F_c er innavlskoeffisientene for henholdsvis den felles ane og de to individer. Ved bestemmelse av n og n' må en merke seg at en i dette tilfelle teller fra vedkommende individ til anen, mens en ved beregning av innavlskoeffisienten teller fra dyrets foreldregenerasjon og til vedkommende ane. Formelen viser godt sammenhengen mellom F og R. En må kjerne innavlskoeffisientene før en kan beregne slektskapet.

Sammenhengen mellom F og R kommer tydeligst fram når vi betrakter et tilfelle der hverken den felles ane eller de to foreldrene er innavlet. Vi får da følgende enkle relasjon mellom innavlskoeffisienten for et bestemt dyr og slektskapskoeffisienten mellom dets foreldre.

$$R (\text{foreldre}) = 2 F (\text{avkom})$$

Er de to dyr, b og c, innavlet, kan innavlskoeffisienten for deres avkom finnes ved hjelp av slektskapskoeffisienten mellom dem etter følgende formel:

$$F (\text{avkom}) = \frac{1}{2} R_{bc} \sqrt{(1 + F_b)(1 + F_c)}$$

Slektskapet mellom et dyr og en av dens aner er lett å beregne dersom der ikke foreligger innavl. Mellom et dyr og et av dens foreldre blir R beregnet på følgende måte:

$$R = \left(\frac{1}{2}\right)^{(0+1)} = \frac{1}{2}$$

Mellom et dyr og et av besteforeldrene blir formelen følgende:

$$R = \left(\frac{1}{2}\right)^{(0+2)} = \frac{1}{4}$$

Blodsandelene kan brukes ved beregningen. En multipliserer blodsandelene med hverandre og summerer både alle de linjer som dannes for hver felles ane og summerer også for alle aner, dersom det forekommer flere felles aner.

Slektskapskoeffisienten til WRIGHT er et meget nyttig redskap og en har ofte bruk for den. Spesielt ved planleggelse av linjeavl er den meget nyttig. Den har sikkert også et noe mer solid grunnlag enn innavlskoeffisienten, for innavlskoeffisienten bygger på at homozygoter og heterozygoter har samme seleksjonsverdi og dette grunnlag er usikkert. Slektskapskoeffisienten vil også bli påvirket av dette, men i mindre grad.

Som eksempel skal gjengis tabell over beregningen av slektskapskoeffisienten (coefficient of relationship) mellom Comet (155) og dens far Favorite (252).

Beregning av slektskapskoeff. (R) mellom Comet (155) og dens far Favorite (252)

Felles forfedre	Fa	n+n'	$(1+Fa) \cdot 2^{-(n+n')}$
Favorite (252)	0,188	1+0	$1,188 \cdot 2^{-1}$
"	"	2+0	$1,188 \cdot 2^{-2}$
Phoenix	0	2+1	$(1+0) \cdot 2^{-3}$
Foljambe (263)	0	3+2	$(1+0) \cdot 2^{-5}$
Lady Maynard	0	3+3	$(1+0) \cdot 2^{-6}$
$(1+Fa) \cdot 2^{-(n+n')}$		$= 1+2^{-4}$	$= 1,0625$

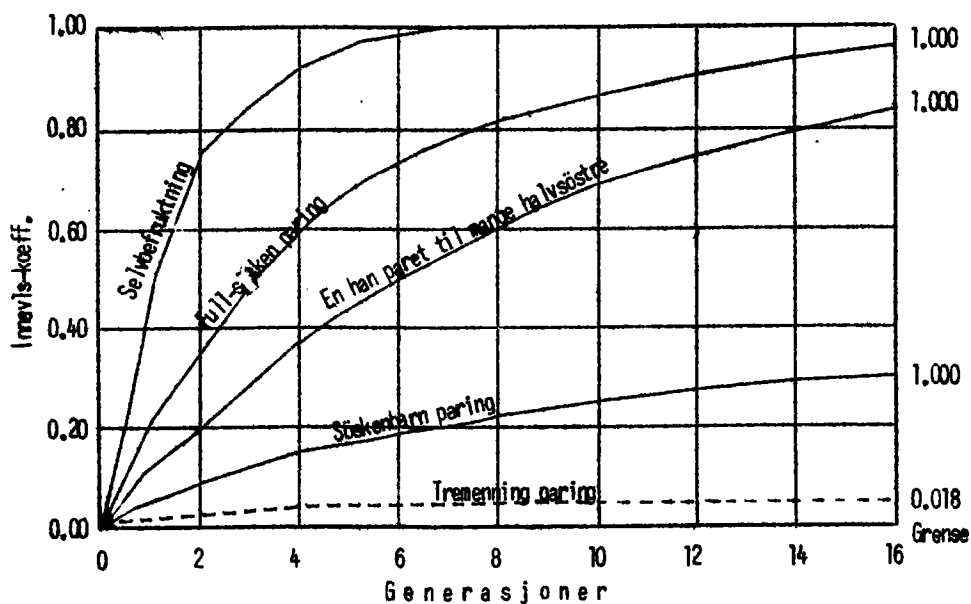
$$R = \frac{1,0625}{\sqrt{1,469 \cdot 1,188}} = 0,8046$$

Går en tilbake til 7. sttledde vil R stige til 0,82.

Som øvelse anbefales å beregne R mellom Young Phoenix og dens

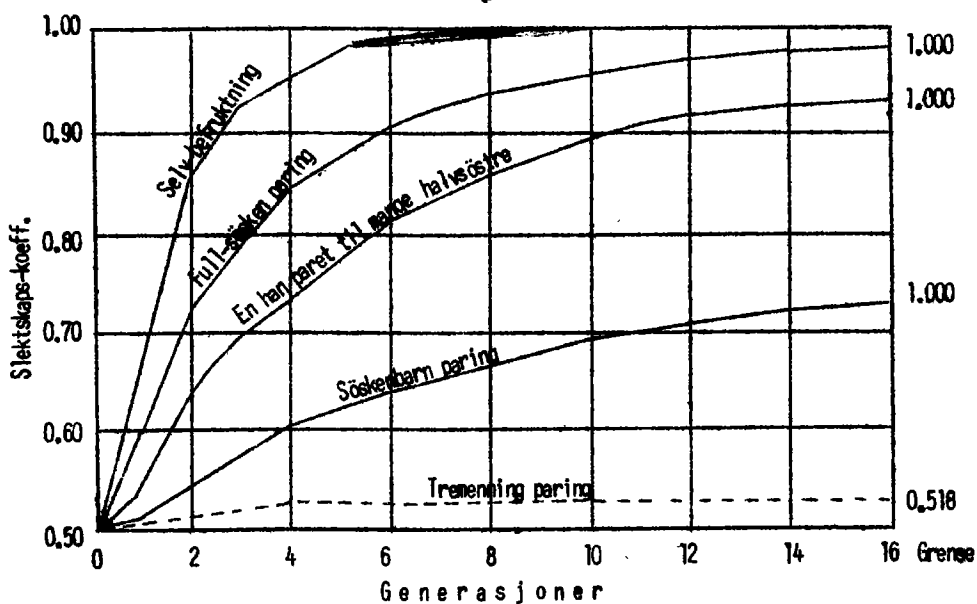
far Favorite (252).

(y Ph. Fe = 0,3125 (alla 0,344 når Lady M. regnes med i fjerd led) $j^6 = \text{Young Phoenix}$
 (Favorite) Fe = 0,1875 $C = \text{Favorite 252}$
 R y. Ph. - Favorite (252) = 0,7512 (0,742) se ovenfor



Innavis-koeff. etter stigende antall generasjoner ved forskjellige typer av innavl. Etter Wright (1921).

*Kisoren med halv søster til mange halv søstre
med 1 og 3 generasjoner*



Genetisk slektskap mellom fullsøsken etter stigende antall generasjoner av forskjellige typer av innavl. Etter Wright (1921).

Beskrivelse i vit
nr 15

- 10 -

Et veldig fint bidrag til den
konstitusjonelle side av naturen er gitt av
James F. Crow (1932) Dominance
and Overdominance, i boken
Heterosis, som gir en ordet over
Dominance for de tilfelle da heterozyg-
otene har bedre karakterer enn homozygotene.

c. Innavl og heterosis.

Ordet heterosis er benyttet av G. H. Shull ved en forbindelse av heterozygoter
og skulle bety "stimulansen av heterozygoter".

Av nyere litteratur skal nevnes H.P. RILEY (1948) Genetics
and Cytogenetics (s. 384 og følg.). Boken: Heterosis, Red. av J. W. Gowen, 1952,
Iowa State Coll. Press, 512. sider.

G.H. SHULL (1911) var den første som brukte navnet heterosis
på den store livskraft hos kryssingsprodukter, og seinere er det samme navn
brukt om denne form for livsytring, sjøl om vedkommende forfatter har hatt
en ganske annen mening om dens årsaker enn den som ble hevdet den gang.
Som en motsetning til heterosis har vi den såkalte innavlsdepresjonen. Den
har vist seg ved at vi hos svært mange arter av fremmed-befruktede planter
og hos de aller fleste av de høgestående dyr, har fått en nedgang i livs-
kraften ved innavl. Denne nedgang har vært sterkere jo sterkere innavlen
har vært og jo lengre den har pågått. Innavlsdepresjonen og heterosis er
sjølsagt to sider av samme sak. Hva som skal betegnes som det normale for
en dyreart, er et rent skjønnsmessig begrep, og beror helt på tilfeldig-
heter i det materiale en arbeider med. Vi kunne like gjerne betegne hete-
rosis som det normale og alle former, som gir lågere tilvekst, kunne kalles
innavlsdepresjoner. For ikke å bryte med det tilvante er det praktisk å
bruke de kjente og innarbeidede begreper.

Fra forsøk med planter og dyr vet vi at innavlsdepresjon er
sterkt bundet til vedkommende art. Enkelte plantearter er sjølbefruktede
og viser ingen form for innavlsdepresjon. Andre er absolutt fremmedbefruk-
tete og er sterile for støv av samme plante. En hel rekke arter er over-
gangsformer mellom disse to yttergrenser.

Det er derfor klart at resultatet en kommer til i en forsøksrek-
ke, er helt avhengig av det materiale en velger. Vi kan neppe snakke om
generelle slutninger som gjelder alle. Det er spesielle lover for hver
art og for hver rase. Ved dyreforsøk over innavlsdepresjonen gjelder det
samme. Hos de lågere dyr har en arter der formeringen foregår ved sjølbef-
ruktning. De høgre dyr er alle enkjønnede og sjølbefruktning er derfor
utelukket. Men de viser alle sammen en nokså forskjellig reaksjon på inn-
avl. Enkelte arter som bananfluen og enkelte gnagere tåler ganske bra
innavl, mens andre dyrearter, og til denne gruppe hører de fleste av våre
husdyr, viser en større eller mindre utpreget innavlsdepresjon. Vi kan
derfor ikke uten videre sammenlikne forsøksrekker over gnagere med forsøks-
rekker over for eksempel sau, svin og storfe. En må ha forsøk for hver en-
kelt dyreart. Og innen hver enkelt dyreart fins det mange raser som heller

ikke reagerer likt overfor innavl. En må derfor være meget forsiktig med å trekke generelle slutninger.

Vi har heller ikke noen rett til å avvise tanken at innavlsdepresjonen kan skyldes rent fysiologiske årsaker. Fra de lågere dyrearter kjenner vi mange eksempler på spesiell verknad av en befruktning. Vi må være merksam på at innavlsdepresjonen kan være både fysiologisk og genetisk betinget.

De genetiske forklaringer på innavlsdepresjonens årsaker har vekslet meget. Det første forsøk fra arvelighetsforskerne på en forklaring var SHULL's heterosisteori (G.H. SHULL 1911). Ifølge denne teori skyldes heterosis den heterozygotiske tilstand av F_1 . Heterosis hadde altså nærmest en fysiologisk årsak.

Samtidig som SHULL's hypotese ble framsatt, ble det av flere forskere hevdet at heterosis skyldtes mer tilstedeværelsen av dominante faktorer enn det skyldtes den heterozygotiske tilstand.

Dersom heterosis var bestemt av dominante faktorer, skulle en ved innavlsforsøk egentlig også vente å få utspaltet individ med alle de dominante faktorer. Dette var det ingen som fikk. Så kom JONES (1917) med en teori som ga en slags forklaring på dette og som derved bragte dominans-teorien fram i første rekke, så den har hersket helt til de siste åra. JONES tok nemlig den nyoppdagede teori om genenes kopleing til hjelp og hevdet at faktorene for vekst var koplet med så liten avstand at overkryssing var meget sjelden. Han mente at gener for stimulering av veksten fans i stort antall i hvert kromosom og at de adderte sin verknad. Disse gener skulle mutere meget hyppig både til mer effektive og mindre effektive allelomorfer. De som forbedret veksten var dominante og de som reduserte veksten, var resessive. På denne måte var det lett å forklare heterosis etter en kryssing. Ved en kryssing ville det være store muligheter for å få inn nye dominante gener. Samtidig var det også lett å forklare at en ikke kunne vente å opprettholde heterosisverknaden ved innavl av F_1 . Da faktorene var koplet med liten avstand, var overkryssing meget sjelden og en ville meget sjelden få en kombinasjon av alle dominante gener i samme individ. Som gjennomsnitt av hele forsøksrekken ville en få en sterk nedgang av veksten i F_2 .

JONES' hypotese er i grunnen G.H. SHULL's heterosishypotese på en litt annen måte. I realiteten blir det den heterozygote tilstand som gir best tilvekst. For den praktiske oppdretter vil det bli nøyaktig det samme som om heterosis var framkalt av den heterozygotiske tilstand av gener.

Tross alle de ukontrollerte og ukontrollerbare forutsetninger JONES' hypotese bygger på, er den stort sett godtatt blant genetikerne. Det er kommet forbausende lite kritikk over den, enda den er satt opp uten et virkelig forsøk på et bevis. For husdyrfolk faller det særlig vanskelig å godta teorien om koplingen, fordi det ellers er meget sjelden vi kan påvise koplinger hos husdyr. Ved sterk innavl hos husdyr får vi vanlig en ganske stor nedgang i tilvekst, sjøl om vi foretar sterkt utvalg. I de seinere år er nye teorier foreslått.

LIVESAY (1930) har et arbeid over rotter. Han framhever at beviset for at heterosis skyldes dominante faktorer kan først anses for gitt, når en kan lage en rase som ikke viser heterosis etter kryssing med noen annen rase og at dette bevis ennå ikke er lagt fram.

Av botanikere må nevnes SIRKS (1929), RASMUSSEN (1933, 1935, og 1936), EAST (1936) og Heribert NILSSON (1937).

SIRKS, som arbeidet med kvantitative karakterer, hevdet at det antakelig ikke er så mange faktorer på spill, men at nedarvingen kan forklares best ved å anta at det foreligger serier av multiple allelomorfer og at mutasjonshyppigheten for disse gener er forholdsvis stor. SIRKS' hypotese faller i grunnen nokså godt sammen med JONES' (1917) fordi dominante faktorer sterkt koplet oppfører seg tilsynelatende som allelomorfer.

RASMUSSEN (1933) mener at det foreligger svært mange faktorer for de kvantitative karakterer. 100-200 er mer sannsynlig enn 2-20. Disse gener adderer ikke sin verknad uten videre. Verknaden av hver enkelt er mindre jo flere der er til stede.

RASMUSSEN (1936) nevner at våre forventninger til innavlen alltid er avhengig av hvordan vi mener kvantitative egenskaper blir nedarvet og at riktig utførte innavlsforsøk vil klarlegge nedarvingen av kvantitative karakterer. Innavlsproblemet har derfor sterk sammenheng med problemet om nedarving av kvantitative karakterer.

EAST (1936) tok opp heterosisproblemet til ny behandling i et større arbeid (i Genetics) og setter fram en hypotese som kombinerer JONES' og RASMUSSEN's teorier. Han opplyser riktignok at det er uråd å gi noe bevis for teorien, men at hans lange erfaring med heterosis har overbevist ham om at den er riktig. EAST hevder at den adderende verknad av allelomorfer er sterkere jo mer forskjellig de er i verknad. Han hevder at A_1A_1 ikke kan skilles fra A_1a ; men om A_1 muterer til en ny gen, A_2 , som har en verknad forskjellig fra A_1 , så vil A_1A_2 vise seg overlegen i vekst over

både A_1A_1 og A_2A_2 . Men denne overlegenhet i vekst er ikke så stor som summen av hver av de to faktorer alene.

EAST's hypotese skiller seg ikke så meget ut fra de andre, og som EAST skriver, kan den godt forenes med JONES' og RASMUSSEN's og den kan også godt forenes med SIRKS' teori. Det er bare en litt forskjellig betraktningmåte som ligger til grunn for dem. For den praktiske forredler vil konsekvensene bli praktisk talt de samme. Vi kan ikke vente å få samlet alle gunstige gener i ett individ når vi driver innavl etter en kryssing. Den store mutasjonshyppighet som de forutsetter, gjør at vi heller ikke kan ha noe begrunnet håp om å skape homozygoti for de gunstige egenskaper, sjøl om vi skulle være heldige å få overkryssinger.

Teoriene er ikke så meget forskjellige. Enten vi skal kalle faktorene for koplør eller vi skal kalle dem allelomorfer, er i grunnen likegyldig, når vi så likevel må forutsette at en eventuell kopling er så sterk at overkryssing forekommer meget sjelden. Sannsynligheten for å oppdage en eventuell overkrysser vil være meget liten, når det gjelder kvantitative karakterer. De viktigste konsekvenser for praksis blir ifølge EAST at bare de individer som er heterozygoter for flest mulig faktorpar, viser den maksimale tilvekst. For så vidt faller EAST's teori sammen med den opprinnelige heterosisteori, som den ble hevdet av G.H. SHULL om at den skyldtes den heterozygotiske tilstand av genene. Det blir bare en strid om ord enten en skal velge den ene eller den annen forklaring av det som viser seg for oss. Og forklaringen bygger på så mange ukontrollerte og delvis ukontrollerbare forutsetninger at vi i grunnen ikke er kommet saken nærmere inn på livet.

Et forsøk på å analysere forutsetningene for innavlsteoriene er blitt gjort av Heribert NILSSON (1937) med rug som materiale. Han forsøkte å skille mellom de forskjellige årsaker, som kan framkalle innavlsdepresjoner. Som resultat har han stilt opp tre årsaker:

1. Plasmonisk depresjon (av økende homoplasmoni).
2. Genomisk depresjon (av økende homozygoti).
3. Genisk depresjon (av letale faktorer).

Alle disse tre typer kan være til stede. Den første virket sterkest og den siste svakest.

Av tekniske grunner kan det diskuteres om det er mulig å skille mellom disse tre årsaker i et forsøk, men de foreligger som muligheter. Under diskusjonen om innavlsdepresjonens årsaker bør en ikke overse disse.

For husdyravlen har saken meget stor interesse, men grunnleggende forsøk over dette kan neppe gjennomføres med større husdyr. Dertil er antall avkom for lite og formeringen for langsom. Det teoretiske grunnlag for den foreteelse, som vi kaller for heterosis og innavlsdepresjon, må antakelig klarlegges ved planteforsøk, men vi husdyrfolk er sterkt interessert i resultatene, fordi de spiller en så vesentlig rolle for planleggelsen av vår husdyravl. Etter framkomsten av JONES' teori har innavlen vært brukt helt ukritisk som foredlingsmetode for husdyr uten at en egentlig har oppnådd noen gode resultater. En har fått en sterk depresjon, men så vidt jeg vet har ingen fått den ventede homozygot som er en kombinasjon av alle de vekststimulerende dominante gener, og som var forutsatt skulle inntreffe i enkelte tilfelle.

Vi vet svært lite om innavlsdepresjonens virkelige årsaker. For planleggelsen av avlsarbeidet i husdyravlen er det påkrevd at vi får mer opplysning både om innavlsdepresjon i sin alminnelighet og om innavlens verknad for hver husdyrart. I planteforedlingen ser det ut for at saken er kommet lenger. En må hos plantene først og fremst ta omsyn til vedkommende plantes egenart og vi bør for husdyras vedkommende prøve om vi ikke kan nå like langt. Det er mulig at vi bør legge større vekt på utnyttelsen av heterosis i bruksdyravlen og la enkelte framragende oppdrettere drive renavlen av rasene. Når vi tar omsyn til det gode resultat av denne avlsmetode i sauavlen og svinavlen, er det all grunn til å prøve det videre.

Sau arbeid med sine forløpere i U.S.A.
DICKERSON ~~(Fors)~~ har framlagt sine erfaringer over innavl hos

husdyr særlig hos svin. Han hevder der at kontrollert heterosis kan forbedre ytelsen hos husdyra langt mer enn seleksjon under vanlig avl. Han samler sine erfaringer i følgende punkter:

1. Nedgang i ytelse har vært vesentlig den samme ved innavl og utvalg som for innavl uten utvalg.
2. Innavl virket mest på de karakterer (f.eks. levedyktighet) for hvilke seleksjonen har vært intens og varig, men med bare liten effekt.
3. Innavlsdepresjonen har økt lineært med økende innavl og har vært forholdsvis av samme storleik innen alle linjer.
4. Genetisk antagonisme mellom forskjellige ønskede karakterer er antydnet ved genetiske korrelasjoner og ved biverknader ved seleksjon for karakterene enkeltvis.

5. Hver rase er overlegen over de andre bare i en del av de ønskede karakterer, mens kryssingsavkommet er lik eller bedre enn den beste av foreldrerasene i hver henseende og derfor besitter en klar overlegenhet i samlet ytelse.

Punktene 1, 2, 4 og 5 antyder at de fleste gener (eller koplingsgrupper) virker på mange forskjellige vitale prosesser. Samme gen kan virke gunstig på noen og ugunstig på andre karakterer. De antyder videre at seleksjon har virket til å stabilisere som intermediære bare de gener, der den ugunstige effekt var resessiv i forhold til sin eller sine alleler. De dominante gunstige alleler er årsak til det meste av den genetiske variasjon som viser seg. De gir ofte en fordel til heterozygotene over begge homozygote alternativer. Da innavlsdepresjonen har steget ved økende innavl (punkt 3) antyder dette at et stort antall gener med relativt liten effekt har vist seg gunstige i heterozygot tilstand.

Når utvalg av avlsdyr er tilfeldig, kan en ikke oppnå en maksimal ytelse og variasjonen i heterosiseffekt er liten i forhold til det som er mulig å oppnå. Stadig gjentatt utvalg etter ytelsen i kryssinger med spesielle "test"-linjer vil gi mulighet for å nå ytelser, som ligger over det som en oppnår for tiden.

Se under avlsmetode side 50. g under tilbehør i hefte 2

Jan her side 15-16

d. Innavl i praksis.

Innavlsforsøk kan ikke bedømmes uten at en kjenner nøyaktig utvalgssystemet. Dersom utvalget blir foretatt etter levedyktighet og god tilvekst, er det klart at det vil virke som en kraftig seleksjon. Noen resultater av innavlsforsøk skal nevnes.

G n a g e r e har ofte vært brukt som forsøksobjekt. Mest kjent er marsvinforsøkene fra Beltsville, U.S.A. En har i de 30 år forsøket har gått ikke fått noen forbedring utover utgangsmaterialet. En har nærmest fått en tilbakegang for alle innavlede linjer.

M u s ser ut for å tåle innavlen bedre enn marsvin. En har fra U.S.A. eksempler på 49 generasjoner av fullsøskenparinger uten noen vesentlig uheldige verknader.

S t o r f e ser ut for å tåle innavlen mindre enn **g n a g e r n e**. Et forsøk fra U.S.A. med Holstein Friesian begynte 1912 og har vært på Beltsville forsøksgård til det siste. Formålet var å bygge en besetning på en eneste okse. En beretning om forsøket er gitt av WOODWARD og GRAVES

(1946, U.S. Dept. of Agr. Tech. Bul. 927). De konstaterte en nedgang i levedyktighet, tilvekst, produksjon og fruktbarhet. Nedgangen var sterkere enn stigningen i innavlskoeffisienten. De hevder at husdyravlerne ikke bør bruke innavl som gir høgre koeffisient enn 25 %. Eksteriøret hos de innavlede dyr var ikke godt.

Fra Norge har KULLERUD påvist for vestlandsk raukolle at mjølkemengden går tilbake ved innavl. Innavl av mjølkefe har i det hele ikke gitt gode resultater. Korthorn ser ut for å tåle innavlen bedre. LUSH (1934) har en undersøkelse over en korthornbesetning som i 20 år ikke hadde vært tilført nytt blod. Besetningen var så stor at innavlskoeffisienten for kalver født 1931 og 1932 ikke var høgre enn 16,9 %. Resultatene var bra.

H e s t e r har en, så vidt jeg vet, ingen virkelige forsøk over, men her foreligger mange observasjoner og disse er det vanskelig å trekke slutninger av. De kan like gjerne forklares som dårlige resultater av innavl, sjøl om de som kommer med dem mener det motsatte. Det har aldri vært drevet riktig sterk innavl hos hest. De sterkeste er vel i Fredriksborgstutteriet i Danmark og i det gamle Kladrubstutteriet i Bøhmen. Resultatene for Danmark tyder ikke på at innavlen har vært heldig for dyras fruktbarhet.

S v i n har ofte vært brukt som objekt. Fra de seinere år må nevnes forsøkene til prof. WINTERS, Minnesota. De fleste av dem som har vært offentliggjort har gitt dårlige gjennomsnittresultat. Det har lykkes å nå en hög innavlsprosent i noen få tilfelle, men det har vært på be-
kostning av veksthestighet og levedyktighet. I boka Svineavl (BERGE 1949) er nevnt resultater fra Svineforedlingsstasjonen. Blant praktikere har det i lange tider vært vanlig å drive rasekryssing for å produsere bruksdyr.

Dette har sikkert hatt solide erfaringer som grunnlag, Se *Fredesen 1912 i Animal Breeding Abstracts Vol. 24: 317-326, En revy av amerikanske forsøk.*
S a u e r har ikke ofte vært prøvd i egentlige innavlsforsøk, men de observasjoner som fins, antyder at også sauene er meget utsatt for innavlsdepresjoner. For sauer har det gjennom lange tider vært vanlig å utnytte heterosis i avlen ved å bruke rasekryssing for å produsere bruksdyr.

F j ø r f e ser det ut for tåler innavlen dårligere enn andre husdyr. De mange forsøk som har vært gjort, viser omtrent alle en nedgang for de økonomisk viktige egenskaper. Det er særlig klekkingsprosenten som har gått nedover, og oppverpingsalderen er blitt høgre. En får mindre egg første året. Et forsøk av WARREN (1930) viser at F_1 mellom to rene raser i visse tilfelle kan vise heterosisverknad. Kyllingdødeligheten hos F_1

*36 dager
fruktbarhet
Særlig i korthorn ble observert, se Foster og Wardo, 1936, J. Agric. Res. 50: 1-10
Lush
F. N. Sauer
Fredesen*

var mindre enn halvparten av foreldrerasesenes. WARREN anbefaler rasekryssing, da den medfører store fordeler ved små utgifter, men hevder at en må undersøke nøye hvilke kryssinger som gir best resultat. Ikke alle kryssinger er like heldige.

- - -

Sterk innavl kan således ikke anbefales som generell avlsmetode. Men den er likevel et verdifullt hjelpemiddel når det gjelder å festne enkelte egenskaper som ikke står i sammenheng med heterosis. Ved innavl kan en undersøke om et bestemt dyr er bærer av letale anlegg og kan derved hindre at nye letalanlegg sprer seg i rasen. Ved innavl vil en besetning bli spaltet opp i flere linjer.

De svakere former for innavl vil være heldigere, da de ikke medfører så sterk depresjon. Skal innavl brukes, må det helst være under kynlig ledelse, og avlen må drives av folk som har råd til å ta de tap innavlen fører med seg i form av mindre-verdige dyr.

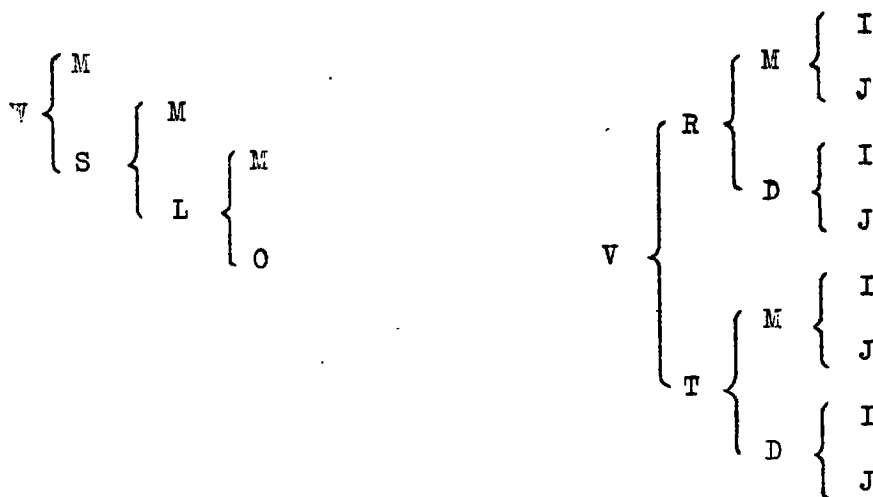
e. Linjeavl.

Det hantlige avkom etter et handyr blir kalt en linje, f.eks. hingstelinje og okselinje. Avkommet etter et bestemt hundyr blir kalt en familie, en taler om hoppefamilier og kufamilier. Denne gruppering er brukbar til praktiske formål, men har ikke godt genetisk grunnlag.

Linjeavl er avledet av linje, men har bedre genetisk grunnlag ^{enn linjen.} og har fått betydning i de seinere år. Ved linjeavl parer en dyra på en slik måte at avkommet blir sterkt beslektet med en bestemt framragende ane - vanligvis et handyr. En kan også drive linjeavl på et framragende hundyr, men da hundyra som regel har et lite antall avkom, blir det meget sjelden høve til en slik avl på et hundyr. Ved linjeavl er det slektskapet mellom dyra som spiller den største rolle og slektskapskoeffisienten er det beste mål for effekten. Med den nåværende avlsmetode med sterk bruk av framstående handyr i avlslag er det mange som bruker denne metode. Hensikten med den er å holde sammen, så lenge som mulig, de gode egenskaper hos et handyr eller hundyr, som har vist seg å ha gode avlsegenskaper. Avlscyra har kort levetid. Ofte oppdages først de gode egenskaper etter at de er avlivet og i så fall må en prøve å samle karakterene på nytt ved linjeavl. Linjeavl er ikke helt det samme som innavl. En kan godt drive innavl uten

linjeavl og en kan godt ha en svak linjeavl uten vesentlig innavl, men for de sterkeste typer av linjeavl kreves der innavl. Linjeavl er en spesiell form for innavl.

Som eksempel settes et par fingerte anetavler.



Disse to anetavler er meget forskjellige tross innavlskoeff. i begge tilfelle er 37,5 %. W er sterkt linjeavlet på M med en slektskapskoeff. på 73 %, mens V er like meget i slekt med I og J med en slektskapskoeff. på 42 % med hver av dem.

Linjeavl har to formål genetisk sett. Det første er at den skaper enhet innen grupper og ulikhet mellom grupper av dyr. Dette vil føre til at en kan drive effektiv seleksjon mellom gruppene for karakterer som har så dårlig manifestering at utvalget fra en populasjon er lite effektiv.

Det andre formål er at en sannsynligvis kan oppnå å samle på nytt i et eller flere dyr en kombinasjon av gener som var tilstede hos en av anene mot hvilken linjeavlen er rettet. Det er uten tvil hundrer av genepar som ikke er homozygote hos husdyra, og antall av mulige genotyper blant gametene til et bestemt dyr vil derfor sannsynligvis være uhyre stort. Teoretisk er det mulig at en sønnesønn kan ha 50 % av sine arveanlegg fra bestefaren, men sannsynligvis vil det være vanskelig å finne en med noe vesentlig over 25 %, sjøl om en foretar utvalg. Det er 25 % en skal vente, når en ikke foretar utvalg. Linje^{ave}ing vil hjelpe til å holde slektskapet med et framragende dyr på en viss styrke i flere generasjoner, mens det ved vanlig avl blir halvert hver generasjon. En må passe seg for å drive linjeavlen så intens at det blir sterk innavl av det. Linjeavlen er ikke nyskapende, den er konserverende. Det er bedre å bruke en skarpere seleksjon

og svakere innavl. Skarpt utvalg og innavl kan til en viss grad erstatte hverandre som avlsmetode.

Når det gjelder å øke homozygotien, er ikke linjeavl så effektiv som ren innavl. Dersom vedkommende ane var heterozygot for en eller flere gener, vil avkommet bli heterozygot, likegyldig hvor sterkt en linjeavler. Dersom anen var homozygot, vil avkommet ved linjeavl bli det samme. Den sterkeste linjeavl er fardatterparing i mange generasjoner (se anetavlen til ∇). Denne metode vil ha 50 % som maksimumsverdi av innavlskoeffisienten etter uendelig mange generasjoner, mens en ellers bare bruker 3 generasjoner av fullsøskenparing for å nå en innavlskoeff. av 50 %. (Om linjeavl se Jay L. LUSH 1937. Linebreeding, Bul. 301, Ames.)

3. Kryssingsavl.

I genetikken blir all paring mellom dyr av forskjellig genotype kalt kryssing. Strengt tatt kan således all paring mellom fremmedbefruktere betraktes som kryssing, fordi det som regel alltid vil foreligge genetisk ulikhet i et eller flere kromosompar. I husdyravlen har en brukt en noe annen definisjon. En kaller det kryssing når det foreligger paring mellom dyr av forskjellige raser. Denne definisjon på kryssing kan ofte virke nokså vilkårlig, men den er iallfall praktisk brukbar. I den praktiske husdyravl blir kryssing brukt i stor utstrekning til forskjellige formål. En skiller mellom forskjellige former.

a. Kombinasjonskryssing.

Dersom en krysser to eller flere raser for å lage en ny rase, som har karakterer fra begge, kalles det kombinasjonskryssing. De fleste husdyrraser er laget på denne måte. Metoden er stadig i bruk. Et av de nyere eksempler er kryssing av zebufe med korthorn for å danne en rase som er motstandsdyktig mot sykdommer i sørlige delen av U.S.A. Zebu er resistent mot de fleste farlige sykdommer og tåler varmen godt. Den nye rase heter Santa Gertrudis Cattle og har spredt seg sterkt i strøkene omkring den mexikanske golf. Et annet nyere eksempel er svinerasen minn. nr. 1, som er blitt dannet ved at den røde fargen hos tamworth er overført til dansk landrase, uten å tape den sistes gode vekstenergi og slaktekvalitet. *Funktionær var også mindre god.*

I hesteavlen er mange raser blitt dannet av blodsraser krysset med tyngre typer.

I saueavlen foregår stadig nye rasedannelser på denne måte. Dala-sau og rygjasau er døme fra vårt eget land.

b. Gjennomført kryssing.

(Kontinuerlig tilbakekryssing)

Når en gjennom flere generasjoner bruker handyr av en bestemt rase til hundyr av en annen rase eller raseløse dyr, vil en til slutt få innført handyrets rase i noenlunde ren form. Denne metode kalles gjennomført kryssing og virker som en stadig gjentatt tilbakekryssing til handyrets rase.

Om en regner i blodsandeler kan en si at F_1 har 50 % av den nye rase, 2. generasjon 75 %, 3. gen. har 87,5 %, 4. gen. har 93,75 % osv. Blodsandelen stiger etter $1 - (\frac{1}{2})^n$, der n er antall generasjoner. Når kryssingen har vært gjennomført i 5-6 generasjoner er produktene så rene at de burde godkjennes som ren rase.

Metoden er en enkel og billig måte til å innføre nye raser og har ofte vært brukt til dette formål. Innførsel og spredning av stor yorkshire til Norge skjedde mange steder ved gjennomført kryssing. Spredningen av NRF-feet er delvis gjort ved samme metode.

c. Bruksdyrkryssing.

Når en krysser to eller flere raser for å få avkom som er gode bruksdyr, blir det kalt bruksdyrkryssing. Metoden forutsetter at det stadig blir holdt avlsdyr av de rene raser for å holde bestanden vedlike. Hensikten med metoden har vel fra først av vært å utnytte den øking av livskraft som under navnet heterosis ofte viser seg ved kryssing av arter og raser. Denne heterosis er på en måte en motsetning til innavlsdepressjonen. Forsøkene på en teoretisk forklaring er gjengitt under innavl i avsnittet Innavl og heterosis.

Den svake innavl som renavlen fører med seg, vil tjene til å spalte bestanden i grupper av forskjellige genotyper. En rasekryssing vil ofte føre til en reduksjon av variasjonen i F_1 . En får derfor mer ensartede dyr. Om en parer kryssingsdyra med hverandre, vil en få større spredning enn tidligere og mer ujevne dyr. ~~(Dette bør derfor ikke brukes)~~ men F_1 dyra av F_1 er ofte gode mødre og er overlegne overfor foreldreraset.

En bruker derfor ofte hundyr av kryssingene og parer dem med handyr av de rene raser.

Bruksdyrkryssing er en mer komplisert avlsmetode enn de andre og krever rikelig tilgang på handyr av de rene raser, men blir den gjennomført korrekt, byr den på mange fordeler. Da heterosisverknaden er særlig knyttet til F_1 , må avlsmetoden planlegges slik at en stadig får opprettholdt en viss grad av heterosis. En regner vanlig at heterosis gir ca. 5 % fordel over foreldreraset.

Bruksdyrkryssing har alltid vært meget brukt i husdyravlen og har i de seinere år vakt større interesse både praktisk og teoretisk enn tidligere. De gode resultater i foredlingen av fremmedbefruktede planter som mais, har vakt interesse for større bruk av denne metode også i husdyravlen.

Etter framgangsmåten kan en dele bruksdyrkryssingen i 2 grupper.

a) Ingen av kryssingsdyra brukes til avl.

b) Hundyra brukes til avl i en eller flere generasjoner.

Til dels blir det vekslert mellom begge grupper etter forholdene.

ad. Ingen kryssingsdyr brukes i avlen.

Det mest typiske av denne form er muldyravlen, der hestehoppe blir krysset med eselhingst. Kryssingsproduktene er som regel sterile, men de er meget verdifulle arbeidsdyr. Det er de fysiologiske karakterer, som er overlegne hos muldyra og det er eiendommelig at muldyra er overlegne over foreldreraset under klimatiske forhold som ikke er særlig gode for noen av foreldreraset. For hest er metoden utnyttet i halvblodsavl i stort omfang.

I Skottland blir sjeviotsøyer krysset med border leicestervarer for produksjon av F_1 -dyr som kalles halfbred. De fleste bruksdyrbesetninger av sjeviot er drevet etter denne metode. Den tilsvarende kryssingen av blackface med border leicestervarer kalles crossbred og blir drevet i stort omfang. Til dels blir F_1 -søyer paret med suffolkvarer for produksjon av slakt.

Korthornokser blir mange steder brukt til kryssing dels med andre kjøttraser som aberdeen angus og dels med primitive landraser for å produsere slakt.

I svineavl og fjørfeavl er også bruksdyrkryssing av denne type vanlig.

Ikke alle raser passer like godt. Det er nedlagt en del arbeid på å finne de raser som gir beste kryssingsresultat. I hønseavl er anbefalt hane av lett rase kryssset med høner av middelstunge raser, som f.eks. wyandotte. Denne kryssingen gir bruksdyr av meget god konstitusjon.

Som eksempel på heterosisverknad ved kryssing av to nærstående raser kan nevnes at ifølge JOHANSSON (1939) viste sammenslåingen av svensk ayrshire med ~~svensk rase og kvit boskap~~ ^{rossbrødt og kvit} boskap (RSB) en viss heterosisverknad. De prosentiske avdråttstall skal gjengis.

	Ayrshire	RSB	F ₁
Mjølkeavdrått	100	102,8	107,5
Fettprosent	100	96,6	99,3
Mjølkefett	100	100,0	105,4

For svin skal nevnes kryssing av yorkshire med landrase etter (BERGE, Svineavl, 1949).

	Yorkshire purker		Landrase purker	
	Renavl	F ₁ -avk.	Renavl	F ₁ -avk.
Lev.fødte pr. kull	10,2	11,3	9,2	10,9
Fødselsvekt kg	1,09	1,09	1,32	1,27
Antall pr. kull ved 8 uker	7,7	9,4	7,4	8,5
Alder i dager ved 90 kg lev.vekt	195	185	183	182
F.e. pr. kg tilvekst 20-90 kg	3,40	3,28	3,34	3,29

ble. Hundyr fra kryssingen brukes som avlsdyr.

Som nevnt er ofte F₁-dyr gode mødre. Dette kan utnyttes i avlen på flere måter. En måte som lenge har vært i bruk i sauavl er å krysse F₁-hunddyret med en tredje rase for å produsere slakt. Søyer som er avkom etter kryssing av sjeviotsøyer med border leicesterværer blir i Skottland beholdt som avlsdyr og blir kryssset med værer av suffolkrasen for å produsere slaktelam. Disse lam vokser godt og gir god slaktekvalitet og bra jevn ull. En liknende framgangsmåte brukes med F₁-søyer etter kryssingen av black face x border leicester.

Den framgangsmåte som har fått sin teoretiske utforming og største bruk i de seinere år, er dels den såkalte "criss cross" og dels tre-rase- og fire-rasekryssingen.

"Criss-cross" er en alternerende tilbakekryssing. Om en krysser to raser blir F_1 -hundyra kryssset tilbake til handyr av en av foreldrerase-
ne. Hundyr fra denne paring blir kryssset med handyr av den andre foreldre-
rasen og det fortsetter med samme veksling i de følgende generasjoner. Reg-
ner en i blodsandeler vil kryssingene til slutt ha blodsandeler i forholdet
2:1 med høyeste tall for rasen av sist brukte handyr, dvs. $2/3$ resp. $1/3$ av
hver rase.

For svin og sau er dette system lett å gjennomføre og det har vært
brukt her i landet i produksjon av bruksdyr. Eierne kjøpte avvekslende rå-
ner av yorkshire og landrase og brukte hundyra til avlsdyr.

"Criss-cross" er prøvd ved Svineforedlingsstasjonen ved Land-
brukshøgskolen med godt resultat (BERGE, Svineavl, 1949).

Forutsetningen for at det kan brukes er at der er stadig tilgang
på handyr av de rene raser.

For sau er ifølge NICHOLS (1947) "criss-cross" blitt brukt sys-
tematisk i merinoavlen i Australia ved kryssingen av lincolnvarer med meri-
nosøyer. Merinovarer har ullfinheten 64-70's. Lincoln har 36's.

Kryssingsgenerasjonene har avvekslende 58-60's og 46-56's kvalitet.

Tre-rase-kryssing blir gjennomført etter samme prinsipper, men en
bruker i dette tilfelle regelmessig veksling mellom handyr av tre raser.

Tre-rase-kryssingen stabiliserer seg på blodsandeler i forholdet
4:2:1 med høyeste tall for rasen av sist brukte handyr. I brøkdeler er det
 $4/7 : 2/7 : 1/7$.

Fra WINTERS og medarb. (1943) i Minnesota skal gjengis enkelte
resultater fra svinavl.

	Mer enn renavl			Mindre fór enn renavl	
	Lev.f.pr. kull, stk.	Kullvekt ved avv. kg	Daglig tilv. ved fetn. gram	Pr.kg. tilv. i fetetiden (f.e.)	I alt fra fødsel til 100 kg lev. vekt (f.e.)
Første kryssing	0,93	17,7	54	0,13	28
Tre-rase- "	1,66	23,5	50	0,16	36
Tilbake- "	+ 0,19	28,5	64	0,12	27

Fórforbruket var betydelig lågere hos kryssingsdyra og særlig er
fórforbruket fra fødsel til 100 kg lev.vekt for tre-rase-kryssingen så låg
at der er en avgjort fordel framfor renavl.

Fire-rase-kryssing kan gjennomføres på flere måter. Det kan her også bli tale om pare to F₁-dyr fra to forskjellige rasekryssinger.

Disse kryssingsmetoder har gitt godt resultat, men de krever mer omhyggelig planlegging enn vanlig renavl. Der må stilles store krav til handyra som brukes.

Disse avlsmetoder har vakt stor interesse og det vil uten tvil lønne seg å ofre betydelig mer interesse på dem i den praktiske husdyravl enn det har vært gjort tidligere.

CC. Handpene er hybrider, hundyrer ren rase. Brukt i de SA og alle hybrid hundyr (raser).
dd. Begge foreldre er hybrider. Brukt i U.S.A. i serineavl.

4. Promiscuus avel.
anagehandyr, 1. til 20 raser, 60 perker, kinnrotte, utbredt, 1. for, den tale brukt Gabi de van (Prof Winters.)
for ufruktbarhet VI. UTVALGSMETODER.
blev brukt av for nye rasene.

5. Avelsbryssing 1. Alderen ved utvalget.
Utmattet flyttes til innledning av paringspar.

Hensikten med utvalget er å ta ut avlsdyr på en slik måte at avkommet er like godt eller bedre enn de husdyr vi har å velge blant. Utvalget bygger på at det ikke er nødvendig å bruke i avlen alle som er produsert. Fruktbarheten må være større enn det som kreves for å holde bestanden oppe i det antall en ønsker. Av dette følger at står en oppe i en sterk øking av dyreantallet, må en slå av på kravene til utvalg, mens en i en bestand i tilbakegang uten vanskelighet kan stramme kravene.

Utvalgets betydning ble særlig sterkt framhevet etter at DARWIN hadde lagt fram sin lære om det naturlige utvalg. Ifølge DARWIN er det naturlige utvalget årsak til all forandring av organismene på jorda. Disse forandringer blir vanlig kalt utvikling. Utviklingen blir ofte kalt framgang, fordi den ofte synes å ha gjort vedkommende organisme mer skikket for de forhold de har levd under. Vi må være merksam på at utvikling og framgang er ikke det samme. En utvikling er noe som kan konstateres eksakt. Hva som er framgang, er et rent subjektivt begrep. Det noen vil kalle framgang, vil andre kalle det stikk motsatte. Vi kjenner fra utviklingslæren mange eksempler på utviklingslinjer som har ført på feilspor.

Ute i det fri besørger naturen utvalget ved at antall av overlevende stadig står i forhold til livsbetingelsene. I husdyravlen må vi bruke et utvalgssystem som i grunnen gjør samme nytte som det naturlige utvalg gjør blant ville dyrearter; men vi må velge etter helt andre forutsetninger enn dem som gjelder for naturlig utvalg.

I husdyravlen skiller en mellom avlsdyr og bruksdyr. Av et godt avlsdyr forlanger en at det skal gi både godt og ensartet avkom. Et dyr som sjøl gir gode ytelser kan være et meget godt bruksdyr; men derfor er det ikke sikkert det er et godt avlsdyr. Som type på bruksdyr kan nevnes arbeidshester av begge kjønn. Fetesvin er typiske bruksdyr. Purker og råner som bare blir brukt til produksjon av fetesvin, kan også betegnes som bruksdyr, sjøl om grensen her er flytende.

Et godt avlsdyr må ha normal forplantningsevne. Dårlig fruktbarhet kan sjølsagt skyldes uheldige ytre kår, men det kan være en arvelig disposisjon til stede. Viser et avlsdyr dårlig fruktbarhet, må en prøve å skaffe opplysning om årsakene. Kan en ikke finne noen årsak i de ytre kår, må en være merksam på at det kan være en arvelig disposisjon til stede og i så fall er det meget uheldig å bruke det i avlen, da det vil spre sin dårlige fruktbarhet videre med avkommet. Det er større grunn til å være streng når det gjelder fruktbarhet enn når det gjelder mindre viktige eksteriørtrekk.

Utvalg av avlsdyr foregår ved ulik alder og i ulike former. Etter alderen kan vi skille mellom flere hovedgrupper, som blir brukt etter forholdene.

Det aller første og rent foreløpige utvalg av avlsdyr blir gjort ved avvenningen, og må foretas uten annet kjennskap til dyret enn til dets eget utseende og til dets aner og slektninger. Føring og stell av dyr som skal brukes i avlen, bør være annerledes enn for fetesvin. Vi må ved denne alder sette på mange flere av begge kjønn enn de som skal bli egentlige avlsdyr, og foreta det nødvendige utvalg blant dem seinere under vekstperioden. (Om det nødvendige antall, se under Seleksjon, s. 42.) Det forekommer ofte at dyr som ser bra ut som unger, ikke utvikler seg som de skal. Det kan være på grunn av sjukdom eller andre årsaker. Med 6 kull som det midlere antall i purkas levetid og 8 avvenne griser pr. kull med en halvpart av purkegriser, skulle det teoretisk være nok å sette på en purkegris av 24 (ca. 4 %) for å holde bestanden vedlike. Men en ville ikke da ha høve til å drive det minste utvalg seinere, og besetningens kvalitet ville bli jevnt over dårlig. Vil en ha en god besetning med godt eksteriør, bør en ved avvenningen sette på 3 ganger så mange, dvs. 10-12 % av alle fødte purkegriser. Er det midlere antall av kull pr. purke mindre enn 6, bør det settes på tilsvarende flere.

Av råner bør det ifølge DICKERSON og HAZEL (1944), ved avvenningen settes på 8-10 ganger så mange som en ønsker å beholde til eget

bruk eller til salg. Av råner er det ikke bruk for så mange. En har derfor høve til å bruke sterkere utvalg, og en bør bruke det sterke utvalg, dersom en ønsker dyr av første klasse.

Det andre og e g e n t l i g e utvalg av avlsdyr blir gjort når vi lar et dyr pare i den hensikt å skaffe avkom. Dette utvalg er grunnlaget for all seinere avl og er også grunnlag for de mer kompliserte utvalgsmetoder, som vi kan bruke seinere. Det må derfor gjøres meget omhyggelig. Ofte er det den eneste form for utvalg som kan brukes og det må utføres uten annet kjennskap til dyret enn til dets aner og slektninger og til dets eget utseende.

Forutsetningen for at en har høve til utvalg, er nødvendigvis at det er satt på mange flere enn det som er nødvendig for å erstatte det utrangerte. Utvalgets effekt er avhengig av at en har noe å velge mellom.

Et t r e d j e u t v a l g kan vi gjennomføre blant dyr, som alt tidligere er tatt i bruk i avlen og som har gitt resultater av sitt avkom. Det blir et utvalg av høyere kvalitet og må gjennomføres en generasjon seinere enn de første utvalgene. Dette utvalg bygger på materialet fra det egentlige utvalg og kommer ikke utenom dette. Det kan regnes som en fortsettelse av de tidligere utvalg. Utvalg etter a v k o m s b e - d ø m m e l s e er et typisk eksempel, men kan også bli aktuelt om det først utvalgte avlsdyr ikke utvikler seg så godt eller ikke viser så gode ytelser som en hadde ventet. Dette utvalg er mer effektivt enn de første utvalgene, men det har bare en begrenset anvendelse og det forutsetter at en har rikelig tilgang på avlsmaterialet. I mange tilfelle er det vanskelig å gjennomføre og ofte kan det gjennomføres bare i begrenset omfang. Skal nemlig dette utvalg brukes i større grad, må en i første omgang ta i bruk i avlen et meget større antall dyr enn det som ellers hadde vært nødvendig. Følgelig må en enten sette på flere ungdyr, eller også må en sette ned kravene når en velger dyr til første paring. Den naturlige fruktbarhet og lengden av brukstiden til et avlsdyr setter skarpe grenser for hvor langt utvalget kan drives. Hver av foreldrene må byttes mot et nytt innsatt dyr om antallet skal holdes ved like. En annen ulempe er at dette utvalg ligger en generasjon seinere enn de første utvalgene, og en del av det en vinner i sikkerhet, taper en i tid. Regner en ut forbedringene pr. ^{år} ~~generasjon~~, blir gevinsten redusert en god del. 13

Utvalg før avkom er gitt må betegnes med det som plante-foredlerne kalles m a s s e u t v a l g. Masseutvalg har ofte vært stilt opp som helt underlegent overfor utvalg med avkomsbedømmelse. I grunnen er

ikke skilnaden så stor. Den ligger mer i graden enn i metoden. Avkomsbedømmelse bygger på at vi kan skaffe oss flere opplysninger enn dem vi har under masseutvalget. Spørsmålet om hvilken metode er best, er heller et spørsmål om hvor store omkostninger de to metoder krever. I planteavl len kan det lett vint skaffes stort antall avkom, og der er utvalg med avkomsbedømmelse helt overlegent. I husdyravlen med det begrensede antall avkom og oppdrettsmuligheter vil masseutvalg alltid måtte brukes i større eller mindre grad.

Utvalgsmetodene har størst betydning når det gjelder karakterer som viser kvantitativ nedarving og der en ikke kan bestemme genotypene etter dyrets utseende. Disse karakterer er de fleste av de økonomisk viktige karakterer hos husdyr. Som regel kan vi ikke velge bare etter en karakter. Vi må velge etter flere samtidig. Dette nedsetter effekten av utvalget noe. (Dette er omtalt nærmere under Seleksjon, s. 34.)

Dersom 25 % av en bestand har en bestemt ønskeverdig karakter og en annen ønskeverdig karakter også fins hos 25 % av samme bestand, vil bare $6\frac{1}{4}$ % av bestanden ha begge ønskeverdige karakterer. Vi kan likevel ikke velge ensidig bare etter en av de ønskede karakterer. Det hjelper lite å ha dyr med f.eks. godt eksteriør, dersom tilvekst og kvalitet av slaktet er dårlig.

Når vi skal velge etter flere karakterer samtidig, er det tre metoder som kommer på tale. (1) En bruker poengmetoden der hver karakter blir tillagt en poengverdi og der en velger ut dyr etter summen av poeng. (2) En setter en viss minimumsverdi for hver karakter, og velger fritt blant dyr som holder minimumskravene for hver karakter. Dette tilsvarer det vanlige utvalg ved stambokføring. (3) En velger for hver enkelt karakter etter tur, f.eks. først etter skinker, deretter kroppslengde osv. LUSH (1942) har undersøkt det teoretiske grunnlag for disse tre utvalgsmetoder, og har funnet at poengmetoden er overlegent best, mens den tredje metode, med utvalg etter en karakter om gangen, er den minst effektive av dem. Metode (2) ligger midt imellom.

Dette viser at det kan være berettiget å utarbeide poengsystem ved bedømmelse av dyr og å velge avlsdyr etter summen av poeng. En bør likevel ikke blande sammen altfor mange ulike karakterer i én sum. En bør angi hver for seg poeng for eksteriør, for avstamning og for avdrått. Og en bør være klar over at når det gjelder hver enkelt karakter, oppnår en det sikreste resultat ved å velge bare etter vedkommende karakter.

*Welcher Bedeutung haben die in der Tabelle
Nijlbeavdrått i form av vilde fott og fottfritt drosshoff er behandlet av Bengt
(1953) i Sidskap og avdrått nr. 2, 1953.*

Ved utvalg av dyr som skal produsere neste generasjon, er det mange omsyn å ta. En kan ikke vente at det skal finnes en plan, som kan brukes i alle høve og som tar omsyn til alle forhold. Det eneste en kan gjøre er å anvisne retningslinjer for utvalget. En må ta omsyn til markedets krav, til rasen som ønskes, til pris, til fruktbarhet og til konstitusjon. Først og fremst må en ta omsyn til om de karakterer en velger etter er genetisk bestemt. Deretter må en vege mot hverandre betydningen av karakterene og velge etter de viktigste.

Rasespørsmålet er viktig, men en må huske at ingen av våre raser er helt rene med omsyn til raseegenskapene. Utvalget er derfor viktig også innen rasene.

2. Utvalg etter fenotypen.

Vi må være klar over at det bare er de arvelige karakterer som går over til avkommet. Det er heller ikke hele det arvelige anlegg som blir overført. Det som overføres, er bare den ene av de to allelomorfer i hvert genepar. Det vil derfor bli et ganske stort usikkerhetsmoment i avlsarbeidet. Det gamle ordtaket at "like avler like" har bare en begrenset gyldighet. Hvilke resultater et dyr vil gi i avlen, er helt avhengig av hvilke gener som fins hos de gameter det kommer til å produsere. Hvilke det har, er igjen bestemt av de gener det har fått fra sine foreldre. Utvalget etter fenotypen har verknad, bare når en av fenotypen kan slutte med noenlunde sikkerhet om genotypen.

Mange av de karakterer vi arbeider med, er for øvrig bestemt både av de arvelige anlegg og av andre forhold. I det enkelte tilfelle er det ofte vanskelig å avgjøre hva som er bestemt av arv og hva som er bestemt av ytre kår. Ofte kreves det meget arbeid for å klarlegge forholdet mellom arv og ytre kår.

Verknaden av de ytre kår har ofte vist seg å være så komplisert at en ikke kan eliminere dem uten videre. Vi får følgelig stor usikkerhet i avlsarbeidet, og de metoder vi bruker, kan derfor komme til å gi galt resultat i enkelte tilfelle, men vi bør vente at de som g j e n n o m s n i t t skal gi riktige resultater.

Prinsippene for utvalget av en enkelt egenskap må rette seg etter nedarvingsmåten. Dersom de karakterer vi ønsker, er bestemt av gener som manifesterer seg fullstendig, enten som dominante, resessive eller in-

termediære, har vi få vansker i avlsarbeidet. Fenotypen gir i så fall i de fleste tilfelle et sikkert uttrykk for genotypen. Utvalget byr på de største vanskeligheter, når vi arbeider med egenskaper som vi ikke kjenner nedarvingsmåten til, og når vi heller ikke kan skille mellom homo- og heterozygoter.

Når nedarvingsmåten ligger til grunn for utvalget, får vi flere typer:

1. **D o m i n a n t e k a r a k t e r e r.** Vi må velge ut dominanttypen. Da vi i dette høve ikke kan skille mellom homo- og heterozygoter, vil det føre til at vi må foreta utvalg i mange generasjoner før bestanden er ren.
2. **R e s e s s i v e k a r a k t e r e r.** I dette tilfelle er oppgaven lett. Dyr som viser karakteren, er genotypisk rene og gir ved paring med hverandre bare rent avkom.
3. **I n t e r m e d i æ r e k a r a k t e r e r.** Ved intermediær arv adderer genene sin verknad. Dersom begge allelomorfer er til stede, viser de større verknad enn når bare én er til stede. Utvalg er særlig effektivt ved intermediær arv. Ved karakterer som er bestemt av mange faktorer med blandet arv, er det særlig den porsjon som er bestemt av intermediær arv, som kan nyttiggjøres ved utvalg.
Ved intermediær arv har vi også de tilfelle da karakteren bare viser seg hos dyr som genotypisk er heterozygoter for et eller flere faktorer. I dette høve får vi ikke mer enn høgst 50 % av den ønskede type ved renavl. Vi får 100 % av den ønskede type bare ved paring av dyr som sjøl ikke har karakteren. Typen kan ikke bli "ren". For denne type av arv har utvalg ingen effekt.
Det er mulig at noen av de økonomisk viktige egenskaper har denne nedarvingstype. De store vansker som har vist seg med å få eksteriøret konstant, kan tyde på at nedarvingen er komplisert. Det kan også være at tilfeldigheter under utviklingen bestemmer eksteriøret i meget sterkere grad enn de som bestemmer f.eks. farge.
4. **K j ø n n s b u n d e n n e d a r v i n g.** Ved denne form for arv er karakteren genotypisk ren hos det heterogametiske kjønn, men forekommer bare i enkel dosis. Hos det homogametiske kjønn må utvalget foretas som nevnt for de andre nedarvingsmåter.

5. **K j ø n n s b e g r e n s e t n e d a r v i n g.** Disse karakterer kommer bare til syne hos det ene kjønn, men genene føres av begge kjønn. Til denne gruppe hører både de primære og sekundære kjønnskarakterer. Her vil utvalget støte på store vansker, da karakteren bare kan måles hos det ene kjønn. Flere viktige karakterer som f.eks. mjølkeevne og morsegenskaper, hører hit. Den kjønnskilnad som viser seg i slaktekvalitet, hører også hit. For disse karakterer er det vanskelig å gjennomføre en eksakt arveanalyse. De er dessuten ofte sterkt påvirket av ytre forhold både slike som lar seg eliminere og slike som ikke lar seg eliminere.
Her er vi tvunget til å bruke hjelpemetoder for å gjøre utvalget mer effektivt. De fleste hjelpemidler f.eks. avkomsundersøkelser er utarbeidet for disse karakterer.
6. **K a r a k t e r e r m e d i k k e h e l t k l a r l a g t a r v e f o r h o l d.** Som nevnt under genetikk, kjenner vi i mange høve ikke nedarvingsmåten i sin helhet. Vi kjenner ikke hvor mange faktorer som spiller inn, og vi vet ikke hvilken type nedarvingen følger. Dette er en av årsakene til at det har vært vanskelig å skaffe framgang. Det har vært vanskelig nok å konstatere om det i det hele fins arvelig variasjon, og i hvilken grad ytre forhold virker inn. Dersom vedkommende karakter kommer fram ved et samspill mellom flere gener, er det som regel meget vanskelig å finne nedarvingsforholdet. I slike høve vil ofte utvalg ikke gi noe resultat.
Som nevnt foran virker utvalg sterkest på karakterer bestemt av gener, som adderer sin verknad. Særlig virker utvalget sterkt ved polymere faktorer med intermediær arv. I disse tilfelle har utvalg etter dyrets egen ytelse hatt stor betydning. Som eksempel på utvalg etter egen ytelse må nevnes den engelske fullblodsavlenn.
Når nedarvingsmåten er ukjent, må vi oftest stole på at utvalg i det lange løp vil vise framgang, dersom karakteren i det hele viser variasjon med omsyn til arvelige anlegg i vedkommende besetning. Vi må velge etter dyrets egne prestasjoner, etter aner, slektninger og avkom. Blant karakterer som hører hit, er både fruktbarhet, vekstenergi og andre viktige egenskaper.
7. **M u t a s j o n e r.** Arbeider en med karakterer som viser stor mutasjonshyppighet, må utvalget foretas på en noe annen måte enn for andre karakterer. En må legge meget større vekt på dyret sjøl og dets avkom

enn ellers. En undersøkelse av anene har mindre interesse. Mutasjoner skal være sjeldne, men en skal på ingen måte se bort fra dem i avlsarbeidet. En stor del av framgangen i avlen er sikkert skapt av små mutasjoner, som er blitt tatt vare på. Dersom utvalget bare hadde blitt foretatt etter aner og slektninger, ville disse mutasjoner ha gått tapt, mens et utvalg etter dyret sjøl og ytelsen hos avkommet, ville føre til at de aller fleste var blitt bevart. Skadelige mutasjoner vil kunne stanses før de har bredd seg. Det er antatt at mutasjoner som gjelder levedyktighet og vekstenergi, skal være hyppigere enn andre. I så fall er det for disse karakterer nødvendig å legge mer vekt på dyret sjøl enn på aner og slektninger.

- - -

Når en velger etter fenotypen, bør en kjenne hvor meget utvalgsresultatet kan forbedres ved gjentatte prøver, som f.eks. flere års mjølkemengde og flere kull hos samme purke. Dette avhenger av korrelasjonen (r) mellom to prøver hos samme dyr. Vekttallet ved stigende antall prøver er gitt av formelen:

$$P_n = \frac{n}{nr + 1 - r}$$

der n er antall prøver, og p_n er vekttallet.

For fruktbarhet hos svin er $r = 1/6$, ifølge HALLQVIST (1942). Om en bruker formelen viser det seg at når ett kull settes lik e n , har 2 kull vekttallet 1,71 og 3 kull 2,25. Ett kull er altfor lite til å trekke noen sikre slutninger av. Et gjennomsnitt av 2 kull er meget bedre, og helst burde en ha et middel av minst 3 kull før det er grunnlag for å dømme med en viss grad av sikkerhet om den virkelige fruktbarhet hos vedkommende purke.

3. Utvalg etter aner og slektninger i sideledd.

Utvalg etter aner har vært meget brukt og har uten tvil gjort stor nytte. En kan trekke mange riktige slutninger om dyrets avlsverdi når en kjenner anene. Om en parer to dyr, som begge er homozygoter for samme gener, så vet vi at avkommet er homozygoter. Kjenner vi ytelsen hos anene, kan vi med en viss grad av sikkerhet ha en mening om ytelsen hos vedkommende dyr. Men vi må ikke legge for stor vekt på anene. Dette gjelder

særlig aner som ligger langt tilbake i rekken. Går vi ut fra gener som adderer sin verknad, kan vi si at hver av foreldrene bidrar med 50 % til dyrets genetiske konstitusjon. Hver av besteforeldrene med 25 %, oldeforeldrene med 12,5 % osv. Kommer vi så langt tilbake som oldeforeldre og lenger, er det meget usikre slutninger vi kan trekke om avlsverdien av et dyr på grunnlag av en enkelt framragende ane som forekommer en eneste gang.

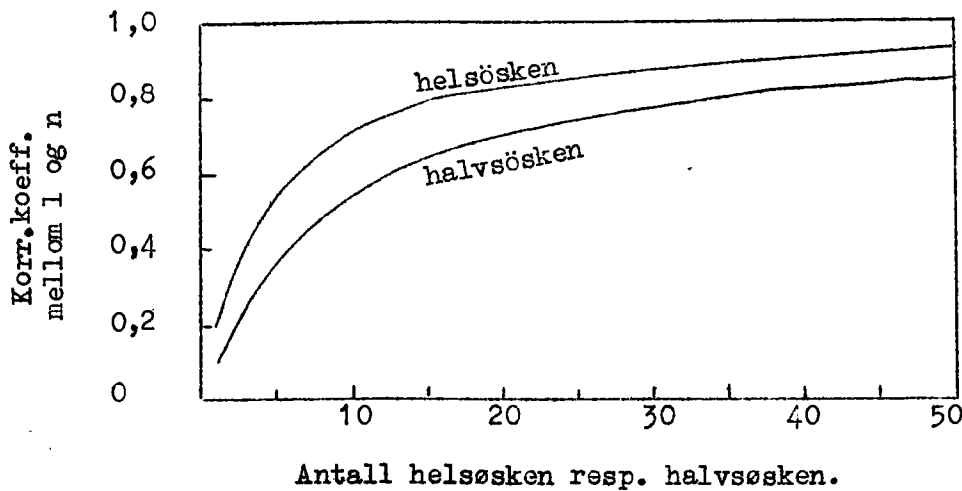
WRIGHT's slektskapskoeffisient er det beste mål for den relative betydning av en ane.

(a) Regressjonskoeffisienten R_{pa} av probanden på populasjonens gjennomsnitt kan finnes når vi kjenner arvbarheten (h^2) og slektskapskoeffisienten (R) mellom probanden og de slektninger det gjelder. Den stiger etter antallet undersøkte slektninger (N) etter følgende formel; bl.a. etter LERNER (1950).

$$R_{pa} = \frac{N R h^2}{1 + (N-1) r h^2}$$

p = probanden
 a = populasjons middel

For fullsøsken er $R = \frac{1}{2}$ og for halvsøsken $\frac{1}{4}$, om der ikke er foretatt seleksjon. I figuren er gjengitt et eksempel der $h^2 = 0,40$.



NB! Dette er et søsken korrelasjonskoeffisient med de andre søsken. Ved avlensundersøkelser vil det være en fordel å undersøke fullsøsken & halvsøsken.

Fig. VI 1. ~~Effektiviteten av~~ Helsøsken sammenliknet med halvsøsken som mål for ~~probandens~~ avlsverdi ved stigende antall. Beregnet som korrelasjon mellom ett og n individer ved $h^2 = 0,40$.

Ifølge FISHER (1918) er dominans en ren somatisk foreteelse og bør ikke regnes med til den genetiske variasjon. Den totale varians er $\sigma^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$, der σ_g^2 er den additive arv og σ_e^2 er resten, omfattende også dominans. Korrelasjon mellom en av foreldrene og avkommet er ifølge FISHER gitt av:

$$r = \frac{1}{2} \frac{\sigma_g^2}{\sigma^2}$$

der σ_g^2 er variansen som er rent genetisk betinget av additiv arv, mens

σ^2 er den samlede variasjon.

Korrelasjonen mellom fullsøsken er ifølge FISHER:

$$r = \frac{1}{2} \left[\frac{\sigma_g^2}{\sigma^2} + \frac{1}{2} \frac{\sigma_e^2}{\sigma^2} \right]$$

no 2. 10. 24
 σ_e^2 = miljø del
 σ_g^2 = additiv genet.

FISHER anser at halvdelen av σ_e^2 skyldes dominans. Dette er antakelig i mange tilfelle: for høgt når arvbarheten er liten, men det gir en forklaring på hvorfor korrelasjonen mellom fullsøsken ofte er høyere enn mellom en av foreldrene og avkommet. (Se R.A. FISHER, Transact. Royal Soc. Edinburgh, Vol. 52, 1918 og Proc. Royal Soc. Edinburgh, Vol. 42, 1921.)

Etter GOWEN skal gjengis korrelasjoner mellom mjølkemengde hos slektninger.

Korrelasjonskoeff.

To år samme ku	0,67
Fullsøstre	0,55 ± 0,027
Mor og datter	0,50 ± 0,021
Halvsøstre, samme mor	0,38 ± 0,033
Halvsøstre, samme far	0,36 ± 0,015
Bestemor og datterdatter	0,31 ± 0,047
Bestemor og sønne datter	0,26 ± 0,038

*metode
 13 av 14 utvalgte 4 nivåer i 1928
 m. seleksjon med 1/6*

Fullsøstre gir et ganske godt uttrykk for det arvelige anlegg hos et dyr. *men fallet i stov* Morens avdrått gir sikre slutninger om døtrene. Halvsøstre er som *men i 15-års halvbrødre eller faste andre for fallet i betydning mindre men for fullsøstre* ventet betydelig usikrere. Ved slike undersøkelser må en ikke foreta selek-

sjon. Alle fullsøstre må være med i det beregnede gjennomsnitt. *Jaktens under utvalgte i avkom som halvbrødre i betydning mindre men avkom som i fullbrødre*

Ved utvalg etter anene har en ingen mulighet for å kunne påvise og ta vare på eventuelle mutasjoner. Metoden må derfor brukes med en viss varsomhet. Under innavl er omtalt den såkalte *l i n j e a v l* som godt gjennomført er en brukbar form for utvalg etter aner. Men metoden virker som regel konserverende og ikke nyskapende.

Utvalg etter slektninger i sideledd blir også brukt, og under visse forhold kan det være meget effektivt. Nære slektninger som fullsøsken og halvsøsken kan gi gode opplysninger, men for slektninger som ligger lenger borte er det altfor usikkert.

Fullstendige opplysninger om fullsøsken eller halvøsken må betraktes som en avkomsprøve av begge eller den ene av foreldrene, og gir således betydelig sikrere opplysninger om foreldrene enn en ellers ville ha hatt. På samme måte må fullstendige oppgaver over onkler og tanter tas som avkomsprøve for vedkommende besteforeldre.

Oppgaver over slektninger i sideledd må betraktes som avkomsprøve av vedkommende foreldre eller besteforeldre.

Rent generelt er en av besteforeldrene like god indikator på genotypen som et halvøsken, men da vi kan ha mange flere søsken og halvøsken, vil en vurdering av genotypen på grunnlag av de siste være langt mer solid fundert. En oppgave over ytelsen til mange fullsøsken er i grunnen en avkomsprøve for begge foreldrene, og må tillegges meget stor vekt. Det materiale som kan legges fram om slektninger i sideledd, må bedømmes i forhold til hva den felles ane viste av arv og i forhold til fullstendigheten av materiale. Om vi f.eks. i mjølkefeavlen kjenner godt avkastningen hos mange av oksens halvøsstre på farssiden, kan en spare seg for noen videre undersøkelse av oksens far.

Sjøl om et handyr er fullstendig undersøkt ved avkomsundersøkelse, og det ikke er noen tvil om dens anlegg, vil det likevel være en viss tvil til stede med omsyn til det genetiske utstyr hos det avkom det i øyeblikket gjelder å velge ut. Noen 100 % sikkerhet gir derfor heller ikke denne metode, fordi et gitt avkom har bare et tilfeldig utvalg av en allelomorf fra hvert genepar hos foreldrene.

Slektninger av et gitt dyr deles i to grupper: de som er i slekt gjennom dyrets foreldre og de som er avkom. Alle slektninger i sideledd hører til dem som er i slekt gjennom foreldrene, og hører således i grunnen til anene. Alle som er avkom, må bedømmes ved avkomsbedømmelse, som blir behandlet i neste avsnitt.

Dersom vi kjente genene hos hver av foreldrene fullstendig, hva vi for øvrig ikke ofte gjør, ville likevel korrelasjonen mellom nedarvingen til en av foreldrene og nedarvingen hos et avkom være + 0,50, mens den samme korrelasjon mellom avkom og middel av begge foreldre ville være + 0,71. Dette er beregnet under forutsetning av at det fins flere heterozygote faktorpar hos foreldrene. Dersom stammene er innavlet, eller på annen måte er blitt homozygote for flere faktorpar, vil korrelasjonen bli mindre, og vil være null i en stamme, som er homozygot for alle gener. / Korrelasjonen mellom nedarvingen hos en av foreldrene og den gjennomsnittlige nedarving hos avkommet nærmer seg ifølge LUSH + 1,0 ved stigende antall avkom etter formelen der n er antall avkom:

$$\sqrt{\frac{n}{n+3}}$$

forutsatt at den andre av foreldrene er et tilfeldig utvalg fra rasen.

Korrelasjonen mellom den midlere nedarving av begge foreldre og avkommets nedarving nærmer seg på samme måte + 1,00 etter formelen:

$$\sqrt{\frac{n}{n+1}}$$

Formelen viser at for et enkelt dyr er forventningsverdien usikker, men for et større antall dyr vil gjennomsnittet nokså nøyaktig følge det som vi venter etter vårt kjennskap til foreldrene. Formlene er vesentlig av teoretisk betydning, da vi sjelden kjenner foreldrenes genetiske utstyr og som regel vil de ikke-genetiske forhold virke til å redusere korrelasjonen.

Dersom vi for øvrig kjenner den genetiske konstitusjon hos en eller begge foreldre fullstendig, har det ingen interesse å lage noen undersøkelse over de fjernere aner. Aner, som ligger bakenfor den kjente, kan ikke gi oss noen nye opplysninger om det dyr det gjelder. Dette gir oss et grunnlag for vurderingen av anetavleundersøkelser. Det er likevel i meget få tilfelle at vi kjenner nedarvingsforholdet fullstendig hos en ane og når nedarvingsforholdet ikke er kjent i sin helhet, vil en undersøkelse av alle anene gi et visst bidrag til opplysning om det dyr det gjelder.

Hvor sterk vekt vi skal tillegge hver ane, avhenger av flere forhold: (1) hvor nær anen er i slekt med det dyr vi skal undersøke, (2) hvor fullstendig anen er kjent, (3) hvor fullstendig de mellomliggende aner er kjent, (4) hvor sterkt vedkommende karakter er bestemt av arv.

For de karakterer som er bestemt både av arv og av ytre kår, vil GAITON's ~~regul~~ ^{in avledning av} ~~regul~~ ofte gi et godt uttrykk for verknaden av anene. Ifølge denne er forventningsverdien av et dyr på grunnlag av kjennskapet til en av foreldrene lik halvparten av den kjente av foreldrene plus halvparten av rasens middel. På grunnlag av en av besteforeldrene er det en fjerdedel av denne og 3/4 av rasens middel osv. *2. Avsnittet, Herkule, s. 2, Hefte 3.*

Denne ~~regul~~ ^{regel} passer i sine hovedtrekk med visse reservasjoner. Dersom karakteren det gjelder, ikke i sin helhet er bestemt av arv, blir brøkdelen mindre. Videre forutsetter loyen at det ikke har skjedd noe bestemt utvalg ved planleggingen av paringene. Denne forutsetning holder meget sjelden i praksis.

Dersom to av anene er velkjente og den ene er stamfar til den andre, må en i så fall bare regne med den nærmeste. Også dette må en bruke med et visst forbehold. Dersom karakteren det gjelder, bare i liten grad er bestemt av arv, kan en oppnå noe sikrere resultat ved å bruke også de eldre aner. Dette problem er klarlagt av CZEKANOWSKI (1933).

WHATLEY (1942) har for svin funnet følgende korrelasjoner mellom søsken for vekten ved 180 dager fra fødselen:

Kullsøsken	0,339	0,34
Fullsøsken, ikke kullsøsken	0,202	0,20
Halvsøsken, samme mor	0,132	0,13
Halvsøsken, samme far	0,051	0,05

Det er påfallende hvor svak korrelasjonene er mellom halvsøsken med samme far. Dette tyder på at ytre forhold som årstid, føring, sjukdom, osv. har sterk verknad på tilveksten hos svin, og at det er vanskelig å legge forholdene slik til rette at en kan legge noen større vekt på tallene, sjøl fra nære slektninger.

Korrelasjoner og regressjoner mellom slektninger i uselektert materiale hvor r_G er slektskapskoeffisienten.

Heritabilitet av forskjell mellom slektninger = $h_r^2 = \frac{nr_G h^2 + (1-r_G)h^2}{1+(n-1)r_G h^2}$

Dersom vedk. individ ikke er med i gjennomsn. er $h_r^2 = \frac{nr_G h^2}{1+(n-1)r_G h^2}$

Generelle formler			Regressjonskoeff.	
y	x	r	y på x	x på y
1 avkom	1 foreldre	$0,5 h^2$	$0,5 h^2$	$0,5 h^2$
1 avkom	begge foreldre	$\sqrt{0,5} h^2$	h^2	$0,5 h^2$
n avkom	1 foreldre	$\frac{0,5 h^2 n}{1+(n-1)0,5 h^2}$	$0,5 h^2$	$\frac{0,5 h^2 \cdot n^2}{(1+(n-1)0,5 h^2)^2}$
n avkom	begge foreldre	$\frac{n h^2}{1+(n-1)h^2}$	h^2	$\frac{h^2 \cdot n^2}{(1+(n-1)h^2)^2}$

Th^2

Generelle formler			Regressjonskoeff.	
y	x	r	y på x	x på y
1 helsøsken	1 helsøsken	$0,5 h^2$	$0,5 h^2$	$0,5 h^2$
n helsøsken	1 helsøsken	$\frac{n \cdot 0,5 h^2}{1+(n-1)0,5 h^2}$	$0,5 h^2$	$\frac{0,5 h^2 \cdot n^2}{(1+(n-1)0,5 h^2)^2}$
1 halvøsken	1 halvøsken	$0,25 h^2$	$0,25 h^2$	$0,25 h^2$
n halvøsken	1 halvøsken	$\frac{n \cdot 0,25 h^2}{1+(n-1)0,25 h^2}$	$0,25 h^2$	$\frac{0,25 h^2 \cdot n^2}{(1+(n-1)0,25 h^2)^2}$

Forutsatt $h^2 = 1/2$.

y	x	r	y på x	x på y
1 avkom	1 foreldre	$1/4$	$1/4$	$1/4$
1 avkom	2 foreldre	$1/2\sqrt{0,5}$	$1/2$	$(1/2)$
n avkom	1 foreldre	$\frac{n}{n+3}$	$1/4$	$\frac{4n^2}{(n+3)^2}$
n avkom	2 foreldre	$\frac{n}{n+1}$	$1/2$	$\frac{2n^2}{(n+1)^2}$
1 helsøsken	1 helsøsken	$1/4$	$1/4$	$1/4$
n helsøsken	1 helsøsken	$\frac{n}{n+3}$	$1/4$	$\frac{4n^2}{(n+3)^2}$
1 halvøsken	1 halvøsken	$1/8$	$1/8$	$1/8$
n halvøsken	1 halvøsken	$\frac{n}{n+7}$	$1/8$	$\frac{8n^2}{(n+7)^2}$

4. Avkomsbedømmelse.

a. Problemstilling.

Ved avkomsbedømmelse menes en vurdering av individets arvelige anlegg ved hjelp av en undersøkelse av dets avkom. En kan uttrykke hele utvalgsproblemet ved å si at anene antyder hvordan dyret sannsynligvis vil bli, utseende og egen ytelse angir hvordan dyret sjøl er, mens avkommet viser hva slags arvelige anlegg det har og vil overføre videre. Avkomsbedømmelse ville være unødvendig dersom avstamning og egne karakterer var pålitelig nok til å velge avlsdyr etter.

Nødvendigheten av en avkomsbedømmelse har sin grunn i måten nedarvingen foregår. Hvert avkom mottar et tilfeldig utvalg av halvparten av opphavets gener. Hvert nytt avkom mottar også et liknende tilfeldig utvalg. Når vi har fått tilstrekkelig mange avkom, kan vi skaffe oss et noenlunde sikkert mål for de arvelige anlegg hos opphavet. Det framgår også av dette at med et eller noen få avkom gir avkomsundersøkelsen svært liten sikkerhet.

Det første vi må være klar over er at vi som regel ikke vet noe sikkert om de arvelige anlegg som avkommet har. Vi observerer bare en del målbare karakterer, og vi vet at ytre forhold ofte virker sterkt til å dekke til de arvelige faktorer. Til vanlig kan vi undersøke et større eller mindre antall avkom, og i så fall vil den forstyrrende verknad av de ikke genetiske forhold bli mer utjamnet, og de arvelige anlegg kommer sterkere fram i middel. Da antall avkom som regel er forholdsvis stort, er det sannsynlig at vi får et betydelig sikrere mål for det midlere genetiske anlegg hos avkommet enn vi har av vedkommende foreldre, som nødvendigvis er ett eneste dyr og ikke-genetiske avvikelser ikke kan ha høve til å bli utjevnet.

Den andre praktiske vansken består i det forhold at avkommet har fått en halvpart av sine arvelige anlegg fra den andre av foreldrene. Da vi heller ikke kjenner det arvelige anlegg hos denne, vet vi i hvert enkelt tilfelle ikke om en eventuelt framtrædende god eller dårlig karakter hos et avkom kommer fra den ene eller den andre av foreldrene. Denne vansken prøver vi å komme over på flere måter. Den ene er å skaffe oss så vidt mulig fullstendig kjennskap til den andre av foreldrenes genetiske utstyr, og så slutte at avkommet ligger i mellom de to foreldre. Den andre metode er å pare det dyr som skal prøves med mange ulike som er utvalgt slik at

de representerer rasens middel. En avvikelse hos avkommets middel fra rasens middel kan da tilskrives den av foreldrene som er felles for alt avkom. En tredje og mer teoretisk metode er å pare det dyr som skal prøves med en spesiell laget stamme som er homozygotisk for alle resessive gener som angår de undersøkte karakterer. Denne metode kan ikke komme på tale for de karakterer det vanlig gjelder ved en avkomsundersøkelse, da vi ikke er i stand å lage den resessive stamme. Metoden kan imidlertid brukes med utmerket resultat for karakterer der vi kjenner nedarvingen. Har vi f.eks. en svart okse, som vi mistenker for å være heterozygot med omsyn til farge, kan vi pare den med røde kyr. Om vi i tilfelle av denne paring får 4 kalver som alle er svarte, er det 94,1 % sannsynlighet for at oksen er homozygot for svart.

Noen av de beste genetiske arbeider vi kjenner, skylder sin heldige gjennomføring det forhold at det er framstilt og brukt slike prøvestammer med kjent genetisk konstitusjon. I den praktiske husdyravl har vi ikke ofte høve til å bruke denne metode, fordi framstillingen av slike prøvestammer ville bli for kostbar, om den i det hele kunne lages.

Med en slik prøvestamme måtte nødvendigvis prøvene utføres med stammens hundyr og det måtte være handyr som ble prøvd. En slik prøve ville ikke kunne komme på tale for hundyras vedkommende, fordi de gir altfor lite antall avkom pr. dyr og skulle prøvene strekke seg over flere drektighetsperioder, ville prøven ta for lang tid. Det vil ikke være mulig å lage en prøvestamme som kunne brukes for alle karakterer. Det måtte i tilfelle lages stammer som kunne brukes for noen få karakterer og antall prøvestammer som måtte være ferdig til bruk, ville bli så stort at det ble altfor kostbart. Av dette framgår at vi også i framtiden kommer til å måtte foreta avkomsundersøkelse ved å undersøke avkom til dyr som er paret etter de retningslinjer som brukes i vanlig husdyravl. Det vil si at vi må foreta avkomsbedømmelsen på dyr som er paret for andre formål enn for å brukes ved en slik bedømmelse.

En annen praktisk vanske er at alt avkom ved en slik undersøkelse nødvendigvis må være født på omlag samme tid og følgelig utsatt for omlag de samme ytre forhold. Dersom disse ytre forhold fører til at resultatet hos avkommet blir for godt eller for dårlig, vil dette føre til at denne systematiske feil vil bli tilskrevet arv fra det handyr som skal prøves. Dette er den sterkeste feilkilde, og det fins ingen framgangsmåte som helt ut kan fjerne den. Det eneste en kan gjøre, er å undersøke hvor sterkt disse ytre forhold har virket, og prøve å eliminere deres verknad. Feilen blir bare ubetydelig redusert ved stigende antall avkom.

Ved den økende bruk av kunstig sedoverføring blir det større mulighet for avkomsbedømmelse enn tidligere. Det blir på denne måte mulig å skaffe tilstrekkelig stort antall avkom i ung alder. Paringene blir spredd over større distrikt og til flere dyr, så en kan gå ut fra at mødrene ligger nærmere rasens middel, og de ytre forholds verknad blir sterkere utjæmnet. Men heller ikke her blir de helt utjæmnet når det f.eks. gjelder forhold ved føringen, som rammer hele området. Slike forhold har vi hatt i de seinere år under krigen.

Feilen ved avkomsundersøkelser er av to slag. Den ene er tilfeldigheter ved den mendelske spalting av egenskapsanleggene. Denne feilkilde blir sterkt redusert ved stort antall avkom. Den andre feilkilde består av det som er nevnt om forandringer av de ytre forhold, og dessuten av feil i vurdering ^{av} og arvelige anlegg på grunn av dominans og epistasi. Denne feilkilde blir lite redusert av stigende antall avkom, og i sluttresultatet blir den ved den vanlige beregningsmetode fordoblet.

Etter LUSH kan en stille opp de vanlige likninger i tabell:

Avkom	Foreldre	Feil i spalting	Feil av ytre forhold og av dominant arv
Første	$= \frac{\text{Far} + 1.\text{mor}}{2}$	$\pm a_1$	$\pm b_1$
Andre	$= \frac{\text{Far} + 2.\text{mor}}{2}$	$\pm a_2$	$\pm b_2$
n.	$= \frac{\text{Far} + n.\text{mor}}{2}$	$\pm a_n$	$\pm b_n$
Middel avkom	$= \frac{\text{Far}}{2} + \frac{\text{Mor}}{2n}$	$\frac{\pm \sum a}{n}$	$\frac{\pm \sum b}{n}$
Far	$= 2 \times \text{avkomsmiddel} - \frac{\sum \text{mor}}{n} + \frac{2 \sum a}{n} + \frac{2 \sum b}{n}$		

Feilen under b blir bare ubetydelig redusert av stigende antall, og da den blir fordoblet ved beregningen, er det klart at denne er den alvorligste. Det er også en liknende feil til stede ved bestemmelsen av mødrenes produksjon, men denne er mindre, da mødrene nødvendigvis har gitt sine ytelser spredd over et større tidsrom. Det er også en annen systematisk feil ved mødrenes middel, og denne blir heller ikke eliminert ved stigende antall. Den skriver seg fra det forhold at mødrene er mer eller mindre sterkt selektert, mens deres avkom er uselektert. I godt ledede besetninger

er denne seleksjonsfeil ganske stor, og fører til at farens beregnede verdi blir mindre enn den er i virkeligheten. Denne feil virker på alle beregnede handyr og forandrer ikke sammenlikningen mellom flere handyr.

Dersom middel av mødrene, som er brukt for hvert handyr representerer rasens middel, gjør en ingen feil ved å se bort fra dem i sammenlikningen mellom to handyr. Dersom de ikke representerer rasens middel, gjør en en alvorlig feil ved å se bort fra dem.

Dersom en mangler opplysning om mødrene til enkelte blant avkommet, gjør en ifølge LUSH (1944) mindre feil ved å ta disse avkom med i beregningen enn ved å utelate dem.

Om de feil som forekommer, er tilfeldige og blir redusert ved stigende antall avkom, behøves ikke stort antall avkom. Ifølge LUSH (1931) er det ^{i så fall} lite å vinne ved å øke antallet over 3-4. Om det fins systematiske feil, vil det ikke oppnås noen forbedring ved øking av antallet, dersom en ikke først korrigerer for disse feil.

Det tall en finner for det handyr som prøves, er et absolutt tall. Men det er hypotetisk i den forstand at det ikke gir uttrykk for en karakter som kan måles på annen måte.

De beregningsformler som brukes er meget forskjellige og det tallmessige uttrykk en får ved beregningen er oftest også meget forskjellig, alt etter de definisjoner som brukes ved oppstillingen av formlene. En kan nemlig (1): stille som oppgave å finne en beregningsformel som gir et tilnærmet riktig uttrykk for handyrets fenotype. En kan også, som det mest vanlig er brukt, (2): sette som oppgave å finne den avlsverdi vedkommende handyr har hatt. Avlsverdien er av to slag. Den vanligste er den generelle avlsverdi, som bygger på additiv arv og delvis dominans. Den spesielle avlsverdi bygger på genesamspill og avhenger av hvilke dyr den er paret med. Heterosis er en spesiell form for denne. Den omfatter videre alle tilfelle, der en bestemt genekombinasjon gir et særlig godt eller særlig dårlig resultat etter den genekombinasjon den er blitt paret med. Slike tilfelle er ikke uvanlige. Amerikanerne kaller det "nicking". Et skille mellom additiv arv og genesamspill er for øvrig teoretisk. Det er vanskelig å skille mellom dem i praksis.

b. Resessive, monogeniske karakterer.

En avkomsundersøkelse for disse karakterer er særlig aktuell for arbeidet med å eliminere ikke ønskelig arveanlegg. Letale faktorer og svakhetsanlegg er relativt hyppige. De aller fleste av dem er resessive og bestemt av ett faktorpar. Det vil ofte forekomme handyr som på grunn av sin avstamning har en viss sannsynlighet for å være heterozygot for en letal faktor. Er allelen fullstendig dominant, kan det bare konstateres ved en avkomsundersøkelse. Vi må planlegge paringer som gir mulighet for utspaltninger av resessivtypen for det tilfelle den er heterozygot og må undersøke sannsynligheten for homozygoti, om vi ved prøven har fått et gitt antall avkom uten at der er kommet noen av resessivtypen. Om der kommer bare ett avkom av resessivtypen, har vi sikkerhet for at handyret er heterozygot.

Flere avlsmetoder kan brukes. Resultatet er avhengig av om handyret er AA eller Aa. Formelen er der gitt ut fra en paring av Aa x Aa.

1. Paring til den resessive type. Dette kan bare brukes i tilfelle arvefaktoren ikke er letal og at den heller ikke hindrer dyret fra å få avkom. Om vi får et stigende antall avkom (n) uten at resessive viser seg, vil sannsynligheten for homozygoti (P_{AA}) stige etter følgende formel:

$$P_{AA} = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{2}\right)^n}$$

Denne prøve er meget effektiv. Etter 6 avkom er sannsynligheten for homozygoti 0,985 og er tilstrekkelig for vanlig praksis.

2. Paring til kjent heterozygot. Som regel vil det foreligge noen hundyr som er sikre heterozygoter ved at de har gitt avkom av resessiv type. Om en parer med disse, vil sannsynligheten for homozygoti stige etter følgende:

$$P_{AA} = \frac{1}{1 + \left(\frac{3}{4}\right)^n}$$

Også etter denne metode stiger sannsynligheten ganske hurtig, men en må ha 15 avkom for å nå en sannsynlighet av 0,985. Det har ingen betydning om avkommet er etter samme dyr eller flere dyr.

3. Far-datter-paring. Denne prøve var tidligere anbefalt. Prøven utføres ved å la handyret pare med egne døtre. Den må derfor utføres en generasjon seinere enn de to førstnevnte. Sannsynligheten for homozygoti stiger etter følgende:

$$\frac{7}{8} = \left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4} \right)^{\frac{1}{2}}$$

$$P_{AA} = \frac{1}{1 + (7/8)^n}$$

Metoden må nødvendigvis kreve lang tid og den er ikke særlig effektiv. En må ha over 31 avkom før en oppnår en sannsynlighet på 0,985. Den har som fortrinn framfor de andre at en ved denne metode kan oppdage eventuelle andre resessive faktorer. Metoden er en prøve på hele genotypen hos handyret med omsyn til resessive arvefaktorer. Her er forutsatt ett avkom av hver datter. Om det er flere avkom av samme datter blir beregningen noe annerledes. For nærmere detaljer henvises til arbeid av BERGE ¹⁹⁵³ ~~(1954)~~ i Nordisk Jordbruksforskning ^{og 1953 Journal of Heredity}, hvor bl.a. ~~veden av forskjellig antall avkom pr. dyr er behandlet.~~

4. Paring til avkom av sikker heterozygot og paring til halv søstre ^{og halv søstre}. Denne prøve gir samme sannsynlighet som ved far-datter-paring og samme formel kan brukes. Den har som fordel at prøven kan gjennomføres i første generasjon. En sammenlikning av metodene skal gis.

5.

Sannsynlighet for homozygoti.

Antall avkom	$\frac{1}{1 + (\frac{1}{2})^n}$	$\frac{1}{1 + (\frac{3}{4})^n}$	$\frac{1}{1 + (\frac{7}{8})^n}$	$\frac{1}{1 + 2(\frac{7}{8})^n}$	$\frac{1}{1 + (\frac{7}{8})^n}$	$\frac{1}{1 + (\frac{7}{8})^n}$
4	0,941	0,760	0,630	0,460	0,630	0,509
6	0,985	0,849	0,690	0,527	0,690	0,599
10	0,999	0,947	0,792	0,658	0,792	0,756
20	1,000	0,997	0,935	0,859	0,935	0,952
50	1,000	1,000	0,999	0,999	0,999	1,000

Handwritten notes:
 Paring til en eller flere halv søstre (og halv søstre) $P_{AA} = \frac{2}{3 + (3/4)^n}$ der m = antall av samme dyr

c. Fenotype-indeks.

En kan stille som oppgave å finne handyrets fenotypeverdi på grunnlag av avkommets og avkommødrenes fenotyper. Egentlig har denne oppgave bare teoretisk betydning, da beregningen er overflødig i de tilfelle handyret sjøl har fenotype for vedkommende karakter og i tilfelle handyret sjøl har ingen fenotype - som for kjønnsbegrensede karakterer - vil den beregnede fenotypeverdi være hypotetisk.

For å undersøke om det i det hele tatt er mulig å finne et tilnærmet riktig uttrykk for handyrets fenotype, når en kjenner avkommets og

avkomsødrenes fenotype, er det utført en undersøkelse av BERGE (1944) i et arbeid over nedarvingen av hvirveltallet hos svin. Karakteren kan bestemmes eksakt hos begge kjønn og nedarvingen var additiv med tilsynelatende mange gener. Arvbarheten (h^2) var 0,773, når korrelasjonen mellom foreldrene var eliminert.

Følgende formel ga best tilpassing som forventningsverdi av fenotypen hos fedrene:

$$E_f = 2 \frac{(y - \bar{y})}{h^2} - x + \bar{x} + \bar{z}$$

y = avkommets midlere fenotype for vedkommende handyr.

x = mødrenes " " " " "

\bar{y} = midlere fenotype for alt avkom.

\bar{x} = " " " alle mødre.

\bar{z} = " " " fedre.

h^2 = arvbarheten.

Denne beregning ga med god tilnærming fenotypen av de brukte handyr og viste at en slik beregning er mulig (se tabell side 18.)

d. Genotype-indeks. (Avlsverdi).

Det tallmessige uttrykk en finner ved beregninger er ikke genotype i arvelærens forstand. Det er riktigere å kalle det avlsverdi. Denne beregning er den vanligste og tilsikter å finne et tallmessig uttrykk for genotypen eller rettere avlsverdien av vedkommende handyr. Etter de forutsetninger som brukes, blir det mange forskjellige beregningsformler. De avhenger av hvordan en definerer genotypen.

A. Avlsverdi når begge foreldre har fenotype.

En kan gå ut fra at om en parer to dyr av samme fenotype, vil den midlere fenotypeverdi av avkommet representere foreldrenes genotype for vedkommende karakter. Om fenotypen kan bestemmes noenlunde eksakt hos begge kjønn, kan en på denne måte bestemme genotypen (avlsverdien) når antall avkom er noenlunde stort. Og en behøver i dette tilfelle ingen beregningsformel. Det er nok å pare dyret med hundyr av samme fenotype og å beregne middel av avkommet. Denne beregning gir ikke individuelle verdier, men bare tilnærmet midlere verdier for vedkommende fenotype. Et riktigere individuelt uttrykk får en ved å beregne som om farens fenotype ikke var kjent.

Disse er de som er gjort opp for denne karakteren som er en indre faktor. Det er også referert til for alle de andre utarbeidet i 25a 1959. se 14 b

B. Avlsverdi ("Genotypeverdi") når farens fenotype er ukjent.

Denne type av avkomsundersøkelse er den vanligste, og de fleste formler tilsikter å finne en avlsverdi for handyret, når en kjenner fenotypen hos avkommet og avkommets mødre. De bygger på den forutsetning at middel av avkommets fenotype representerer "genotypen" hos avkommet og at middel av mødrenes fenotype til en viss grad representerer "genotypen" hos mødrene. Brukbarheten av formlene er følgelig helt avhengig av om disse forutsetninger holder stikk.

Grunnformelen for disse er det intermediære indeks, som også er kalt HANSSON-YAPP's indeks etter Nils HANSSON (1913) og W. W. YAPP (1925), som begge stilte opp formelen og brukte den. De gikk ut fra at avkommet var intermediært i forhold til foreldrene.

$$\text{Avkom} = \frac{\text{far} + \text{mor}}{2}$$

Med faren betegnet som z og de andre betegnelser som ovenfor blir formelen:

$$z = 2y - x$$

Samme formel kan også skrives:

$$z = 2(y-x) + x = (y-x) + y$$

Denne form viser klart at differensen mellom døtre og mødre bestemmer i det vesentligste den funne avlsverdi. Følgelig må den beregnede fenotype hos avkom og mødre være sammenliknbar, dvs. ervervet under samme ytre forhold. Når det gjelder mjølkeavdrått er det sjelden dette holder stikk. En må eliminere både alderens verknad og verknaden av forskjellig miljø, skal formelen gi brukbare resultater. En må korrigere for seleksjon blant mødrene og en må ha flere år pr. dyr.

For å eliminere forandringer i miljøet kan en regne avdråttens i avvikelse fra besetningsgjennomsnittet og seleksjon hos mødrene kan en eliminere ved å redusere mødrenes avvikelse fra besetningsmiddel ved hjelp av koeffisienten for arvbarhet (h^2). En brukbar formel for indeks er:

$$z = 2y - h^2 x + A$$

der y og x er beregnet som avvikelse fra besetningsmiddel og der A representerer et middel av avkommets besetningsmiddel. En kan i tilfelle utelate beregningen av A . Indeksen viser i så fall hvor høgt avlsverdien ligger i forhold til middel av alle besetninger, der oksen har hatt døtre.

Formelen gjelder når avkommet er halvsøsken og med 15-20 avkom er tallet noenlunde sikkert. En kan også bruke fullsøsken, men disse gir større feil når oppgaven er å bestemme farens avlsverdi.

Det har til dels vært brukt å beregne avvikelsen fra middel av hver enkelt besetning. Dette kan være årsak til feil ved at en derved eliminerer den arvelige forskjell mellom besetninger, og denne kan være stor, dersom besetningene er små. I utlandet med større besetninger og der okse vanligvis blir brukt i en eneste besetning, vil det nødvendigvis bli avvikelsen innen besetningen en må bruke. Her i landet er det særlig lagsokser som blir avkomsundersøkt og disse blir brukt i mange besetninger med relativt få dyr i hver. Her passer det best å regne avvikelsen fra det midlere besetningsgjennomsnitt for vedkommende år for henholdsvis døtre og mødre for alt avkom av okse.

Skal en sammenlikne resultatene fra flere okser, burde egentlig en korrigere både døtrenes og mødrenes middel med den arvelige del av besetningens forskjell fra f.eks. middel av samtlige kontrollerte kyr av rasen. For døtrene vil ikke dette medføre noen vansker, men om mødrene er selektert, som de oftest er, vil det føre til en blanding av fenotype- og genotypeverdier, som ikke kan brukes uten ytterligere korreksjon.

En må i det hele sørge for at avdråttstalla er sammenliknbare, dersom en vil sammenlikne flere forskjellige okser. Avdråtten må være gitt under noenlunde samme forhold. Skal en bruke koeffisienten for arvbarhet (h^2) under beregningen, må en sørge for at også denne er funnet for et tilsvarende materiale, som det avkomsundersøkelsen omfatter og tilsvarende det antall år pr. dyr som er brukt. Om dette se under mjølkeavdråttens genetik, der reproduserbarheten er behandlet.

Det forekommer til dels at for enkelte avkom er morens fenotype ikke kjent. I slike tilfelle er det i følge LUSH og medarb. (1941) rettest å ta disse døtre med i beregningen og å ta mødrenes besetningsmiddel som mål for morens fenotype.

Av andre indeks skal nevnes BONNIER (1946) (The sire index. Acta Agr. Suecana. 1:321-334) som har foreslått følgende:

$$z = 2y - x$$

der y og x er gitt i avvikelse fra besetningsmiddel. Denne gir samme verdi som det intermediære indeks.

Det skal nevnes at det gis ingen eksakt beregningsmåte for avlsverdi. Teoretisk kan det stilles opp brukbare definisjoner av den, men beregningen kan ikke løses i praksis uten å bruke mange tilnærmede verdier.

B.
C. Dotrenes middel (avkomsprøvestasjon)

I Danmark er det i de seinere år på initiativ av professor HANSEN-LARSEN utformet en avkomsundersøkelse som har vakt stor oppmerksomhet. Den gjelder okser brukt i kunstig sædooverføring. For de okser som skal undersøkes, samles minst 20 unge kalveferdige døtre på egne stasjoner, der de blir føret og stelt etter Forsøgslaboratoriets normer, med en kontrollassistent ansatt på hver stasjon. Det blir valgt kviger som ventes å kalve mellom 1. oktober og 15. november, og de skal være 27-33 mndr. Avdråtten i de første 304 dager blir tatt som et mål for oksens avlsverdi. Der kan være flere avkomsgrupper på samme stasjon. Første inseminasjon skjer 8 uker etter kalvingen.

Ved at alle kalvinger skjer i samme tidsrom og kyrne føres etter samme plan blir store feilkilder eliminert. Det fins ~~no~~ miljøforskjeller mellom stasjonene, ~~men disse er antakelig av liten betydning.~~ *men kan ha en viss betydning*

Dersom mödrene til hver dattergruppe enten representerer et utvalg tatt på slump eller er utvalgt for å representere bestandens middel, er denne prøvemethode brukbar. Kvigene bör også ha fått samme føringstyrke under oppveksten, dersom gruppene skal være sammenliknbare.

Metoden er forholdsvis kostbar og krever et stort antall av ungdyr å velge blant.

Ved den vanlige danske avkomsbedømmelse blir avdråtten hos døtrene sammenliknet med avdråtten hos mödrene ved samme alder, f.eks. 2. kontrollår.

Har miljøet for mödrene variert sterkt, kan en bruke døtrenes middel, sjöl om de ikke er samlet på avkomsprøvestasjoner, det er i dette tilfelle eneste brukbare metode. Skal en sammenlikne flere okser på dette grunnlag, må alle dattergrupper ha hatt omlag samme føring, og mödrene må være av omlag samme kvalitet. Feilen er i dette tilfelle langt større enn om døtrene var samlet på stasjoner.

King, 1955. The use of feeding stations for pig improvement
1950. Vol 23: 347-352. How much control can be exercised?
D. Prøve på beregning.

Av BERGE (1944) er utført undersøkelse over nedarvingen av hvirveltallet hos svin. I dette tilfelle hadde begge foreldre fenotyper, nedarvingen var intermediær og additiv med sannsynligvis mange gener. Det ble samtidig foretatt en avkomsundersøkelse for å finne om det var mulig å beregne både fenotypeverdien og "genotypeverdien" (avlsverdien) når en kjente fenotypene hos mödre og døtre. I dette tilfelle hadde miljø tilsynelatende

*4. Rica
5. Rica
6. Rica
7. Rica
8. Rica
9. Rica
10. Rica*

ingen verknad, men arvbarheten var ikke fullstendig. Koeffisienten for arvbarhet (h^2) var 0,773. Der var ganske sterk seleksjon både for handyr og hundyr.

Prøve på beregning av fenotype og "genotype" i et materiale der begge foreldrene har fenotype. Materiale fra BERGE (1944) over nedarving av hvirveltall hos svin.

	Presakrale hvirvler hos faren				Gj.sn.
	27	28	29	30	
Mødrenes midlere fenotype (x)	27,81	28,31	28,61	28,85	28,55
Avkommets " " (y)	27,69	28,17	28,67	29,15	28,59
Avkom etter like fenotyper	27,32	28,03	28,83	29,56	-
<u>Indeks:</u>					
Fenotype indeks <i>(minst fenotypen)</i>	27,15	27,94	28,99	30,04	28,76
"Genotype", $z = 2y - h^2x + A$	27,39	27,99	28,73	29,51	28,62
" intermediær	27,57	28,03	28,73	29,45	28,63

I formelen for "genotype"indeks er A middel av alt avkom. Det framgår av tabellen at for dyr, som ligger omkring rasens middel, er det ganske likegyldig hvilken av formlene vi velger. Det er de ekstreme varianter som viser sterkt utslag for beregningsformlene. Det beste av dem er "genotype"-indeks. Det gir minst feil når vi går ut fra at middel av avkom etter paring av like fenotyper (gjengitt i 3. linje) er det riktige uttrykk for "genotypen" (avlsverdien).

E. Diallel og polyallel (flersidig) kryssing.

En avkomsundersøkelse av en egen form er de allele kryssinger. Etter antall av handyr blir de kalt diallele og polyallele. Ved den vanlige prøve er forutsatt at paringene blir gjort til ulike hundyr. Ved den allele kryssingen blir alle paringer for de handyr som skal undersøkes, gjort til de samme hundyr. Prøven forutsetter at paringene strekker seg over to eller flere sesonger.

Denne avkomsprøve ble først brukt av dansken Johs. SCHMIDT (1919) med ørret. Han brukte to hamner (diallel). Navnet diallel kryssing har metoden fått seinere.

Ved denne metode blir mødrene eliminert og eventuelle forandringer i miljø blir eliminert. Den eneste feil som blir tilbake er tilfeldige avvikelser i mendelske spaltninger.

Kalles mødregruppene A og B og de to handyr S og T, får vi følgende skjema:

Plan for diallel kryssing.

	Handyr	
	S	T
Første sesong	A	B
Andre sesong	B	A
middel	m_s	m_t

En må her regne gjennomsnitt av gjennomsnitt. Avlsverdien kan bare finnes som differens mellom 2. For løsning av differensen mellom S og T gjelder følgende, da mødrene er eliminert.

$$\frac{1}{2} S - \frac{1}{2} T = m_s - m_t$$

Følgelig gjelder:

$$S - T = 2(m_s - m_t)$$

Metoden passer særlig godt for svin. Om en eldre råne er avkomsundersøkt ved avkastningskontrollen og en har en ungråne som skal brukes, kan en prøve disse to i en diallel kryssing.

Er mødrene A og B enkelte dyr, kan disse undersøkes samtidig. En beregner middel av A for de to sesonger og tilsvarende for B. Differensen mellom A og B er følgelig:

$$A - B = 2(m_A - m_B)$$

Metoden har vært brukt av flere, bl.a. TUFF og BERGE (1936).

Den kan brukes polyallelt, dvs. for flere hanner, og en må da ha to grupper av handyr for hvert handyr. Med 4 og flere handyr må sammenlikningen mellom dem bli indirekte.

For tre handyr blir det følgende skjema:

Polyallel kryssing med tre handyr og 6 grupper av handyr.

Handyr	S		T		U	
Første sesong	A + B		C + D		E + F	
Andre sesong	C + E		A + F		B + D	
Middel	s_1	s_2	t_1	t_2	u_1	u_2

En regner eget middel for A + C og for B + E osv. for hvert handyr og sammenlikner S med T gjennom s_1 og t_1 osv.

I store avlsbesetninger i utlandet er metoden brukt i de seinere år også for unipare dyr. En må sjølsagt da bruke mange hundyr i hver gruppe.

Brukt for mjølkefe er formålet med kryssingen å produsere døtre som seinere skal kontrolleres. For å få nok døtre, må paringen foretas til mange hundyr, og det vil lett bli sterkt vekslende antall døtre i hver gruppe. *En detaljert behandling av dette spørsmålet er gitt av Dickerson og Jinks. 1956, a. Generalized analysis of diallel crosses. Esmblics. Vol. 41:65-78.*

Som spesiell litteratur for avkomsundersøkelser skal nevnes:

BONNIER, Gert, 1946. The sire index. Acta Agr. Suecana. Vol. I.

BERGE, S., 1946. Avkomsbedømmelsens metodikk. Internordisk husdjurskonferens. 1946.

BERGE, S., 1950. Afkomsundersøgelser for Mølkekveg. N.O.K.-mødet 1.-3. september 1949.

Diagonal analysis of Jinks 1946, a generalized analysis of diallel crosses, Esmblics. Vol. 41:65-78.
Recurrence relation
Recurrence relation
Random sample
1956, a. 198. e
1957.
W. Nord

5. Sikkerheten av observasjonene.

Sikkerheten øker under vanlige forhold proporsjonalt med roten av antall observasjoner. På grunn av de spesielle forhold er der til dels visse avvikelser fra denne regel. En del av dem er nevnt før. Her skal nevnes noen en ofte har bruk for.

Det antall en arbeider med er som regel av 2 typer.

- Antall målinger av samme karakter (som f.eks. flere kontrollår pr. ku eller kull pr. purke).
- Variierende antall avkom og mødre.

a. Flere målinger av samme karakter.

Sikkerheten ved stigende antall kontrollår pr. ku avhenger i første grad av korrelasjonen mellom åra når alderens verknad er eliminert. Denne korrelasjon (r) kan finnes enten som intraklassekorrelasjoner eller ved en vanlig korrelasjonsberegning mellom to år. Storleiken av r varierer med materialet. Innen en ensartet besetning er den liten. Vanlig varierer den fra 0,3 til 0,6 for mjølkemengde og er litt høgre for fettprosent. Den blir kalt koeffisient for reproduserbarhet (repeatability)

og gjelder for ett år pr. dyr. r måler ulikheten mellom kyrne og $(1-r)$ er et mål på variasjonen innen kyr.

Om en i stedet for ett år pr. dyr regner med 2 eller flere år vil spredningen av middeltalla for hvert dyr synke etter en funksjon av n og av r . Om spredningen av middeltalla ved ett år settes til v_1 og ved n år til v_n får vi følgende

$$v_n = \left(r + \frac{1-r}{n}\right) v_1$$

Sikkerheten er omvendt proporsjonal med spredningen. Om en derfor skal regne ut et gjennomsnitt av flere avkom og disse har varierende antall år pr. dyr, bør de beregnes etter vektall som er omvendt proporsjonale med spredningen. Vektallet (p_n) kan finnes ved hjelp av r , der r gjelder for ett år pr. dyr etter følgende:

$$p_n = \frac{n}{nr + 1 - r}$$

Denne formel er meget brukt ved beregningen av sikkerhet og av seleksjonseffekt. Den fins tabulert i avsnittet om mjølkeproduksjonens genetik. Om utviklingen av formelen henvises til BERGE (1934): Om spredningen til et gjennomsnittstall av lexiske rekker.

Det er bare ved låge verdier av r at det lønner seg å ta flere år pr. dyr. Er r så høg som 0,7-0,8, vinner en lite ved flere år. Sjøl om r ikke er høgere enn 0,3-0,4 vil det som regel være riktigere å regne middeltall av middeltall enn å la hvert år ha vekten en.

Også reproduserbarheten (r) stiger når en regner med gjennomsnitt av flere år. Om r som vanlig gjelder for ett år, kan en finne verdien for middel av n år etter følgende:

$$r_n = \frac{nr}{nr + 1 - r} = r \cdot p_n$$

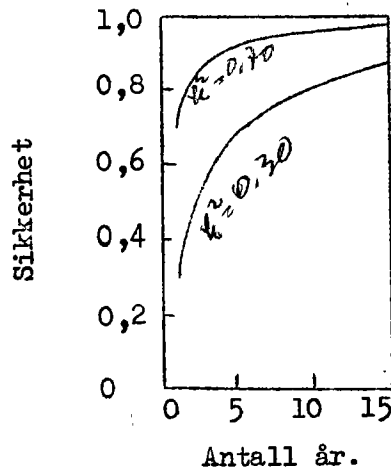


Fig. VI 2. Sikkerheten ved stigende år pr. dyr ved $h_1^2 = 0,30$ og $h_1^2 = 0,70$. Beregnet etter
$$\frac{n h_1^2}{1+(n-1)h_1^2}$$

Har ei ku gitt en viss produktmengde i ett eller noen få år, kan en finne den sannsynlige produksjonsevne (midlere avdrått) under samme miljø etter en beregning gitt av LUSH og medarb. (1941).

$$\text{Dyrets produksjonsevne} = \bar{x}$$

$$\text{Dyrets observerte midlere avdrått i n år} = \bar{x}_n$$

$$\text{Besetningens midlere avdrått} = A.$$

$$\bar{x} = r \cdot p_n (\bar{x}_n - A) + A$$

Arvbarhetskoeffisienten (h^2) er alltid noe mindre enn r , sannsynligvis omkring 0,1 mindre enn r . Arvbarheten av et middeltall av n år (h_n^2) er gitt av p_n og h^2 , der h^2 er bestemt for ett år.

$$h_n^2 = h^2 \cdot p_n$$

Når avdråtten er beregnet som middel av n år, er den avdråtten som er overførbart til avkommet ved additiv arv, bestemt både av n og h^2 . Med samme betegnelse som ovenfor er mengden bestemt av:

$$h_n^2 (\bar{x}_n - A) + A$$

En bør huske at h^2 tilsvarer regressjonskoeffisientene for avkom på foreldre med $0,5 h^2$ for hvert kjønn.

På grunn av at middeltallets spredning avtar med stigende antall år, vil sjølve seleksjonsstyrken avta. Nettoresultat av seleksjonseffekten pr. generasjon om avlssystemet er uforandret, blir derfor bare $\sqrt{p_n}$ større enn om en selekterer for bare ett års avdrått. Nettoresultatet blir derfor: Relativt seleksjons-resultat pr. generasjon = $h^2 \sqrt{p_n}$

Om en beregner seleksjonsresultatet pr. år og regner at avdråtten for 1 år foreligger først når dyret er 4 år, kan en beregne effekten også pr. år ved høy og låg arvbarhet. Dette er gjort i tabellen.

Relativ seleksjonseffekt pr. generasjon og pr. år ved høg og låg arvbarhet og ved stigende antall år pr. dyr. Forutsatt samme seleksjonsprosent og lik seleksjon for begge kjønn og at avdråtten 1. år foreligger ved 4 års alder.

$$\frac{1}{3+1} \cdot \frac{2}{2} \quad \frac{0,16 \cdot \frac{4}{3+4} = \frac{2}{5}}$$

n	r = 0,20				r = 0,70			
	r _n	h ² _n	Seleksjonseffekt		r _n	h ² _n	Seleksjonseffekt	
			pr.gene- rasjon	pr.år			pr.gene- rasjon	pr.år
1	0,20	0,10	0,10	0,10	0,70	0,60	0,60	0,60
2	0,33	0,17	0,13	0,10	0,83	0,71	0,65	0,52
3	0,43	0,21	0,15	0,10	0,88	0,75	0,67	0,45
4	0,50	0,25	0,16	0,09	0,90	0,77	0,68	0,39
5	0,56	0,28	0,17	0,08	0,92	0,79	0,69	0,34
6	0,60	0,30	0,17	0,07	0,93	0,80	0,69	0,30
10	0,71	0,36	0,19	0,06	0,96	0,82	0,70	0,21

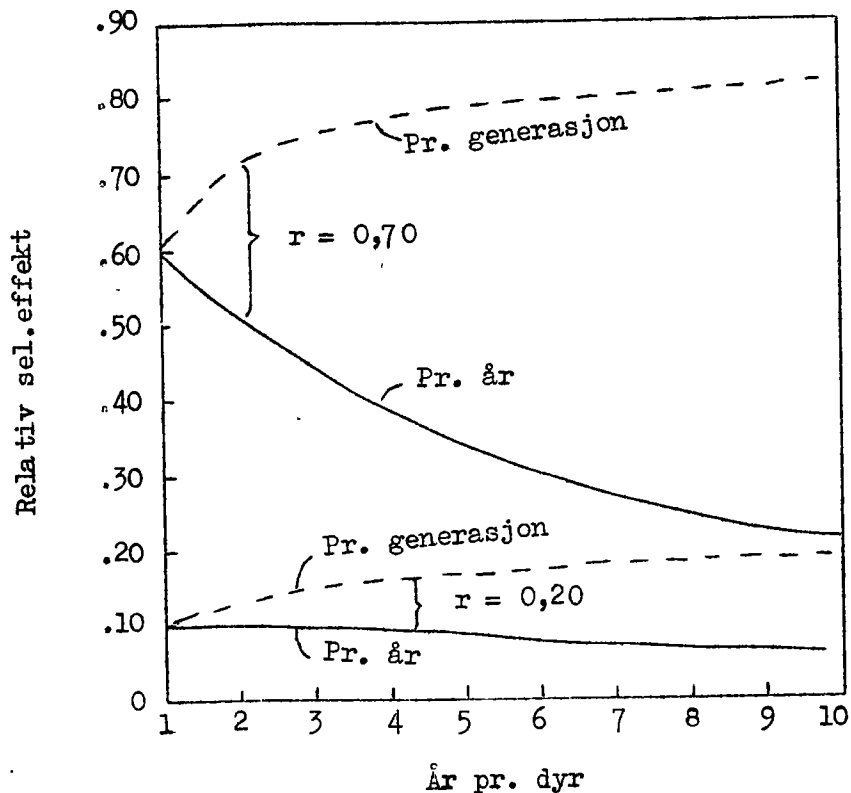


Fig. VI 3. Relativ seleksjonseffekt ved stigende antall år pr. dyr for karakterer med høg og med låg reproduserbarhet (r) (Se tabellen.)

Sjøl ved så låg reproduserbarhet som 0,20 er der ingen fordel ved å bruke opptil 3 år pr. dyr, og for større antall år enn 3 er der en tilbakegang. Ved så høg reproduserbarhet som 0,7 er der sterk nedgang i seleksjonseffekt pr. år om en forlanger flere år pr. dyr. Tabellen gjelder ikke for dyr med anerkjent høg produksjonsevne, men for disse er det unødvendig å forlange flere år pr. dyr. En tilsvarende beregning kan gjøres for avkomsundersøkelse. En systematisk avkomsundersøkelse vil ikke nødvendigvis føre framover, dersom ikke avkomsundersøkelsen kan gjennomføres på relativt kort tid, så generasjonsintervallet er kort. DICKERSON og HAZEL (1944) har klargjort dette.

b. Variierende antall avkom og mødre.

På samme måte som en beregner reproduserbarheten (r) av avdrätten for hvert dyr, kan en beregne reproduserbarheten blant avkommet til et handyr. Det kan beregnes enten som intraklassekorrelasjon eller som korrelasjon mellom første og andre avkom, mellom de to første og de to neste avkom osv.

Denne beregning er på langt nær så sikker som den tilsvarende beregning for egen avdrätt, da spaltinger hos handyret og det varierende genetiske utstyr hos mødrene vil være årsak til stor spredning og låg korrelasjon.

Om en kjenner arvbarheten hos avkommet (h^2), kan en beregne regressjonen (b) av andre avkomsgruppe på den første etter følgende, der N er antall avkom i hver gruppe:

$$b = \frac{N \cdot 0,25 h^2}{1 + (N-1)0,25h^2}$$

Formlen bygger på at mødrene til de to grupper er tilfeldig utvalgt. Denne forutsetning holder ikke. Vanligvis er der sterk korrelasjon mellom mødrene både innen og mellom grupper, og dette vil gi høgre verdi for b .

Med meget sterk korrelasjon mellom foreldrene ville arvbarheten hos et middel av flere avkom kunne beregnes etter samme framgangsmåte som for flere observasjoner hos et enkelt dyr.

Som eksempel på sikkerheten ved flere avkom skal tas et tilfelle med låg arvbarhet og ett med høg under forutsetning av 2 år pr. dyr.

Først må en beregne arvbarheten ved 2 år etter $\frac{2 h^2}{1+(2-1)h^2}$. Deretter

må en bruke det funne tall for h^2 i beregningsformelen $\frac{N \frac{1}{2} h^2}{1+(n-1)\frac{1}{2} h^2} = h_N^2$,

der n er antall avkom med samme far. Resultatet er gjengitt i figur. Sikkerheten er proporsjonal med h_N^2 .

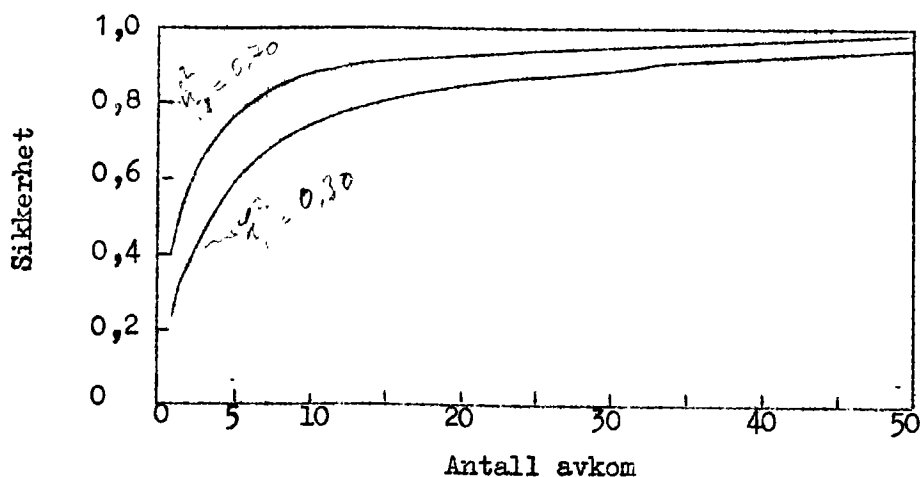


Fig. VI 4. Sikkerheten ved stigende antall avkom med to års avdrått hver ved låg h^2 ($h_1^2 = 0,30$), ($h_2^2 = 0,46$) og høg h^2 ($h_1^2 = 0,7$), ($h_2^2 = 0,825$). For stigende antall avkom. Beregnet etter
$$\frac{N^2 \cdot \frac{1}{2} h_2^2}{1+(N-1)\frac{1}{2} h_2^2}$$

For karakterer med høg arvbarhet er det ikke nødvendig med større antall avkom enn 10-15 stk. med to år hver. For karakterer med låg arvbarhet er sjøl 20 avkom med to år hver for lite, da den gir en sikkerhet av bare 0,86. Om en skal bruke 20 avkom må en bruke særlige tiltak for å redusere de andre variasjonsårsaker, slik som det f.eks. blir gjort ved de danske avkomsprøvestasjoner. Disse tiltak virker til å gi høgre h^2 .

Feilen på et middel av dyr fra flere buskaper er vanskelig å beregne. Den avhenger i sterk grad av om det er mulig å eliminere feil som skyldes at stell og fóring er forskjellig fra buskap til buskap. Denne feil blir ikke eliminert av stigende antall avkom innen hver buskap, men etter antall buskaper. Det er brukt å beregne feilen etter spredningen innen hver buskap, men ingen av de foreslåtte metoder er helt tilfredsstillende for karakterer som er sterkt avhengig av ytre forhold.

Er mødrene sterkt i slekt, f.eks. fullsøstre, er middeltallet

usikrere når det gjelder å bedømme farens avlsverdi. Antallet burde reduseres i forhold til korrelasjonen mellom dem.

Dersom antall avkom hos hvert hundyr varierer, som det særlig er tilfelle hos svin, byr beregningen på nye problem. Variasjonsanalysen kan være til hjelp. Etter BERGE (1937) kan en dele den relative spredning på følgende måte:

$$\begin{aligned} \text{Genetisk variasjon fra handyret} &= 0,5 h^2 \\ \text{" " " mødre} &= 0,5 h^2 \\ \text{Tilfeldig, ikke arvelig variasjon} &= 1 - h^2 \end{aligned}$$

Om antall mødre er n og antall avkom av hver mor er k kan spredningen av middeltallet angis som følger:

$$\text{Middeltallets spredning} = 0,5 h^2 + \frac{0,5 h^2}{n} + \frac{1 - h^2}{nk} .$$

Ved hjelp av denne likning kan en beregne både hvor sterkt middeltallets variasjon går tilbake og hvor stor del handyret representerer av den reduserte spredning, når h^2 er lik 0,20 med like stor del hos hver av foreldrene

Ved prøve av:	Spredning i % av total	Handyrets del av den funne spredning
Handyret sjøl	100	0,20
1 avkom	100	0,10
4 avkom, samme mor	40	0,25
8 avkom av 2 mødre (4 av hver)	25	0,40
12 avkom av 3 mødre (4 av hver)	20	0,50
En av handyrets foreldre	100	0,10

Sjøl ved 12 avkom etter 3 mødre er den relative andel av probanden (det dyr som skal prøves) bare 2,5 ganger så stor som ved prøve av dyret sjøl, og ikke mer enn 5 ganger så stor som ved prøve av et avkom.

COMSTOCK og WINTERS (1942) har gitt formler for beregning av feilen på middel av grupper som består av fullsøsken, halvøsken og avkom etter flere fedre. Følgende betegnelser brukes:

- k = antall fullsøsken
- n = " mødre
- f = " fedre
- K = midlere spredning av fullsøsken
- F = midlere spredning av halvøsken på farsiden
- M = midlere spredning av halvøsken på morsiden

