



Institutionen för husdjursgenetik

Genetisk studie av inavel och fertilitet hos hund

av

Henrik Johansson



Handledare:

Birgitta Danell

Sofia Malm

Erling Strandberg

Examensarbete 273

2005

Examensarbete ingår som en obligatorisk del i utbildningen och syftar till att under handledning ge de studerande träning i att självständigt och på ett vetenskapligt sätt lösa en uppgift. Föreliggande uppsats är således ett elevarbete och dess innehåll, resultat och slutsatser bör bedömas mot denna bakgrund.



Institutionen för husdjursgenetik

Genetisk studie av inavel och fertilitet hos hund

av

Henrik Johansson

Agrovoc: Fertility, inbreeding, inbreeding depression, dogs, canis familiaris

Handledare:

Birgitta Danell

Sofia Malm

Erling Strandberg

Examensarbete 273

2005

Examensarbete ingår som en obligatorisk del i utbildningen och syftar till att under handledning ge de studerande träning i att självständigt och på ett vetenskapligt sätt lösa en uppgift. Föreliggande uppsats är således ett elevarbete och dess innehåll, resultat och slutsatser bör bedömas mot denna bakgrund.

Innehållsförteckning

SUMMARY	1
SAMMANFATTNING	2
INLEDNING	3
TEORETISK BAKGRUND	3
Inavelsgrad	3
Inavelsdepression	4
Selektion kan begränsa inavelsdepressionen	5
Tidigare studier	6
MATERIAL OCH METODER	7
Material	7
Dataprogram	8
Metoder	8
Inavelsgrad	8
Pedigree Completeness Index	8
Inavelstrend över tiden	9
Nära släktskapsparningar	9
Underlag för statistisk analys	9
Fördelning av kullstorlek	9
Kullens och moderns inavelsgrader	9
Effekten av inavelsgrad på kullstorlek	11
RESULTAT	11
Pedigree Completeness Index	11
Inavelstrend över tiden	11
Nära släktskapsparningar	11
Fördelning av kullstorlek	13
Total inavel	13
Ny inavel	13
Gammal inavel	15
Effekten av inavelsgrad på kullstorlek	15
DISKUSSION	16
Materialet	16
Strukturen	16
Resultaten	17
REFERENSER	19
BILAGOR	21
A. Fördelning av Pedigree Completeness Index	21
B. Inavelstrend över tiden	23
C. Nära släktskapsparningar	25

D. Fördelning av kullstorlek	27
E. Total inavel	29
F. Ny inavel	31
G. Gammal inavel	33

Summary

Inbreeding, the mating of related individuals, has been the one dominating breeding strategy for dog breeders during the last 200 years. However, its negative effects on fertility and other fitness traits, a phenomenon called inbreeding depression, have been ignored in the quest of perfect unity in conformation or performance. The purpose of this study was to test the hypotheses that litter size is reduced as a consequence of inbreeding, affected by both the inbreeding coefficient of the dam and the litter and that a rapid increase in the inbreeding coefficient affects litter size more than a slower rate.

Data were collected from the Swedish Kennel Club registry of origin. Breeds included in the study were the Bernese Mountain Dog, the Cocker Spaniel, the Golden Retriever, the Rottweiler and the West Highland White Terrier. Based on the information obtained from these origin files inbreeding coefficients, and the fraction of known ancestors per generation were calculated for all dogs using the Fortran Pedigree Program PEDIG. SAS and Microsoft Excel were used for all other analyses.

To get an overview of the whole material, diagrams of the distribution of a Pedigree Completeness Index, inbreeding trend over time and the distribution of close matings were all drawn. The results from these initial diagrams suggested that the research data be limited to circumstances where both litter and dam have a Swedish registration number; have at least 70% known ancestry in eight generations; and that the litter should be born between 1988 and 2002. From these limited data the distribution of litter size and the effect that different types of inbreeding had on litter size were investigated. The types of inbreeding were total; new (based on a three generation pedigree); and old (based on generations four and backwards). It was not possible to do multiple regression analyses and therefore the effect that types of inbreeding had was estimated using simple regressions.

The results showed that a large part of the population within each breed had a high Pedigree Completeness Index on eight generations, although none had 100%. Generally the mean total inbreeding coefficient decreased with time. At least two thirds of all litters in the material had parents that did not share an ancestor for three generations and only in the Golden Retriever there was an obvious increase in those matings. The distributions of litter size usually displayed a bell-shaped normal distribution curve. The Cocker Spaniel had the highest observed inbreeding coefficient and the Bernese Mountain Dog had the lowest. Cross tables revealed that the most frequent combination in the material is the one where both litter and dam have a total inbreeding coefficient of 0 – 0,05. Investigation of new inbreeding showed that except for the odd case inbred dams do not give birth to litters with a high inbreeding coefficient and that litters with a high inbreeding coefficient have a non-inbred dam. As for total and old inbreeding most observations were found where the inbreeding coefficients of the litter and dam were approximately the same, between 0 and 0,10.

The results did not generally support the hypothesis that a rapid rate of inbreeding is more serious than a slower one. However, the regression analysis showed that a high inbreeding coefficient, be it new, old or total, in both dam and litter resulted in a decreased litter size. The effect was most significant for the inbreeding coefficient of the litter.

Sammanfattning

Inavel, parning mellan besläktade individer, har varit den dominerande avelsmetoden för rashundsuppfödare under de senaste 200 åren. Dess negativa effekter på fertilitet och andra fitnesssegenskaper, ett fenomen kallat inavelsdepression, har ignorerats i jakten på likformighet i utseende eller prestation. Syftet med den här studien var att testa hypoteserna att kullstorlek reduceras till följd av inavel och påverkas av såväl moderns som kullens inavelsgrad samt att en snabb ökning av inavelsgraden negativt påverkar kullstorleken mer än en inavelsgrad som byggs upp under längre tid.

Härstamningsdata inhämtades från Svenska kennelklubben. De raser som ingick i studien var berner sennenhund, cocker spaniel, golden retriever, rottweiler och west highland white terrier. Baserat på informationen i dessa härstamningsfiler beräknades inavelsgrader och andelen känd härstamning per generation för varje hund med hjälp av Fortranprogrammet PEDIG. SAS och Microsoft Excel användes för övriga analyser och beräkningar.

För att få en bild över hur hela materialet såg ut gjordes diagram över fördelning av härstamningsindex, inavelstrend över tiden och fördelning av nära släktskapsparningar. Därefter sattes begränsningar att kull och mor skulle vara svenskregistrerade, ha minst 70 % känd härstamning på åtta generationer samt att kullen skulle vara född mellan 1988 och 2002. På detta begränsade material undersöktes fördelning av kullstorlek samt effekten av olika typer av inavel: total, ny och gammal på kullstorlek, där den nya inaveln var beräknad på tre generationer och den gamla från och med fjärde generationen och all tillgänglig information bakåt. Multipla regressionsanalyser var ej möjliga att göra och därför skattades effekten av de olika inavelsgraderna på kullstorlek med enkla regressioner.

Resultaten visade att en stor andel av populationen inom varje ras har en hög andel känd härstamning på åtta generationer däremot har ingen fullständig. Generellt minskade den totala genomsnittliga inavelsgrad med tiden. Minst två tredjedelar av alla kullar i materialet hade föräldrar som inte hade någon gemensam förfader på tre generationer och endast hos golden retriever syntes en klart ökande andel av sådana parningar. Fördelningarna av kullstorlek följde oftast en klockformad normalfördelningskurva. Cocker spanieln hade högsta noterade inavelsgraden och berner sennenhund den lägsta. Korstabeller avslöjade att den mest förekommande kombinationen i materialet är den där både kullen och modern har en total inavelsgrad mellan 0 – 0,05. När det gäller den nya inaveln framkom att inavlade mödrar i materialet inte mer än i något enstaka fall föder kullar med hög inavelsgrad och att kullar med hög inavelsgrad har en icke inavlade mor. När det gäller den totala och gamla inaveln återfanns flest observationer kombinationer där moderns och kullens gamla inavelsgrader är ungefär lika, mellan 0 och 0,10

Resultaten gav inget generellt stöd för att inavel som uppstått under de senaste generationerna är mer allvarlig än den som ligger längre bak i tiden. Däremot visade regressionsanalysen att högre inavelsgrad, både ny, gammal och total, hos såväl tiken som kullen gav lägre kullstorlek. Effekten var mest tydlig för kullens inavelsgrad.

Inledning

Många av våra olika hundraser har bildats i ganska sen tid genom att systematiskt para liknande och därmed ofta nära besläktade individer med varandra. Denna metod att få fram en enhetlighet hos hundarna har starkt influerat hundaveln under de senaste ca 200 åren. Även om hunduppfödare i dagsläget inte inavlar lika hårt som förr så förekommer inavel likväl och det är inte ovanligt att nya uppfödare rekommenderas att "linjeavla för att behålla typen på hundarna". Ländernas hundorganisationer, kennelklubbarna, bidrar till denna situation då man i de allra flesta fall inte får korsa raser med varandra eller ens använda hundar av samma eller liknade ras med okänd stamtavla utan särskilda skäl. Hundraser är således stängda populationer och bara parning med godkända individer av samma ras tillåts om valparna skall få tillhöra rasen. Detta leder till att inavel till sist blir oundviklig (Oliehoek, 1999). Hunduppfödarna uppmanas att undvika nära släktskapsparningar för att hålla inavelsgraden nere hos valparna. Med tiden nås ändå höga inavelsnivåer i en liten sluten ras.

Under senare tid har problemen med den ökande inavelsgraden och de nära släktsparningarna uppmärksammats. Den vanliga framförda hypotesen är att högre inavelsgrader ger negativa effekter, inavelsdepression, på många egenskaper. Syftet med mitt examensarbete är att studera inavelsns effekt på fertiliteten hos hund och att särskilt studera inavelsökningen kontra den absoluta inavelsgraden. Hypoteserna är att kullstorlek reduceras till följd av inavel och påverkas av såväl moderns som kullens inavelsgrad samt att en snabb ökning av inavelsgraden negativt påverkar kullstorleken mer än en inavelsgrad som byggs upp under längre tid.

Teoretisk bakgrund

Inavelsgrad

Inavel innebär parning mellan individer som är besläktade med varandra. Hos tvåköna-de organismer dubbleras antalet förfäder för varje generation. Så småningom kommer det att bli så många förfäder att ingen population kan innehålla så stort antal unika individer och därmed blir släktskap oundvikligt. Betraktat på detta sätt är all rashundsavel inavel. Gränsen måste dras någonstans för att inavelsgraden och inavelsbegreppet ska vara meningsfulla. Man definierar därför en *baspopulation* där individerna antas vara obesläktade och inte inavlade. Det är från den definierade nollnivån i denna baspopulation som inavelsgraden hos senare generationers individer utgår (Falconer, 1983). Därav följer att ju längre bak i tiden baspopulationen har definierats, desto högre kan den beräknade inavelsgraden i populationen bli.

Varje individ får hälften av sina gener från fadern och hälften från modern. Vid bildandet av könsceller, den så kallade *meiosen*, är det slumpen som avgör vilka av respektive förälders gener avkomman får. Ytterligare en generation bakåt är det genetiska släktskapet, d.v.s. gemensamma gener, däremot inte nödvändigtvis detsamma. Här är det mer en fråga om sannolikhet. Det är med andra ord inte säkert att en individ fått 25 % av sina gener av t.ex. farfar resp. farmor. Eftersom slumpen avgör kan teoretiskt sett hela individens andel från dess far komma från farmor medan farfar inte har någon andel alls. Naturligtvis kan även det omvända gälla. Sannolikheten för detta är liten, men det är likväl fullt möjligt (Armstrong, 2004).

Med ovanstående resonemang kan begreppen *hetero-* och *homozygot* förklaras. Heterozygoten har två olika *alleler*, varianter av en gen, i ett *locus*, plats på kromosomen, medan homozygoten har två lika. Homozygoter med två kopior av samma gen, d.v.s. av identiskt ursprung kallas *autozygoter* eller identiska homozygoter. Om homozygoten däremot har likadana alleler men av olika ursprung kallas den *allozygot*. Det är de identiska homozygoterna som uppstår vid inavel (Falconer, 1983).

Inavelsgraden, eller *-koefficienten*, F , definieras som sannolikheten att en allel från en gemensam förfader kommer att finnas i dubbel uppsättning i ett locus hos den inavlade individen. Inavelsgraden för en individ, X , kan beräknas med formeln:

$$F_X = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^n (1 + F_A) \right]$$

där n är antalet individer som knyter samman föräldrarna via en gemensam förfader samt föräldrarna själva. F_A är den eventuella inavelsgraden som den gemensamma förfadern har (Falconer, 1983). Det kan finnas flera gemensamma anor som bidrar till individens inavelsgrad och därför innehåller formeln en summering av alla dessa bidrag.

ΔF beskriver hur inavelsgraden förändras från en generation till nästa. Inavelsgraden i en sluten slumpparad population kan aldrig minska. Den inavel som byggts upp med tiden är bestående. Däremot kan i en verklig population ökningen minska genom att man i ökad utsträckning parar individer som är relativt obesläktade med varandra. Avkomman, dvs nästa generation, kommer då att vara mindre inavlad än om man fortsatt som tidigare. I extrema fall av nära släktskapsavel, *linjeavel*, är inavelsgraden inom varje släktgren, *linje*, mycket hög samtidigt som linjerna endast har ett avlägset släktskap. Om man bryter linjeaveln genom att para djur från olika linjer får man i första generationen en avkomma som inte är inavlad. En sådan situation är dock närmast att jämföra med att ta föräldrar från två sinsemellan obesläktade populationer. I kommande generationer kommer dock inaveln snabbt att nå en nivå som svarar mot vad de två grupperna förde med sig. Det finns också en betydande variation i inavelsgrad inom en population. Vid varje medelinavelsgrad i populationen finns det enskilda djur med både lägre och högre nivå. Det gäller således att skilja på individ och population (Falconer, 1983).

Inavelsdepression

Det finns åtskilliga försök som visar att inavel bland annat leder till en försämring av egenskaper förknippade med reproduktion och överlevnad, även benämnda *fitness-egenskaper*. Moderns fertilitet påverkas (Armbruster et al., 2000; Ballou, 1997; Falconer, 1983; Wildt et al., 1982) genom försenad pubertal utveckling, misslyckad äggutveckling, minskad libido, minskat antal ägg som avlossas vid ovulationen, misslyckad delning av befruktade ägg och/eller ökad embryonal dödlighet under dräktigheten (Wildt et al., 1982). Hos ungen är det bland annat neonatal dödlighet och överlevnad som påverkas (Ballou, 1997) både p.g.a. ungens egna och dess mors inavelsgrad. Inavel kan även leda till minskad tillväxthastighet (Armbruster et al., 2000). Det är dessa negativa konsekvenser som benämns *inavelsdepression*. Egenskaper som inte är förknippade med fitness uppvisar i allmänhet liten eller ingen förändring (Falconer, 1983).

Varför uppstår då inavelsdepression? Till att börja med bör det påpekas att alla individer bär på *skadliga, icke fullt funktionella* alleler vilka i dubbel uppsättning kan orsaka störningar av olika slag. För att förklara inavelsdepressionen kan en teoretisk modell användas. Antag att en egenskaps medelvärde styrs av ett enda locus i med två alleler A_{i1} och A_{i2} . Dominansen har effekten att heterozygoten är bättre än medeltalet av homozygoterna. För att påverkas av inavelsgraden måste det förekomma någon grad av dominans. Med två alleler minskar då en egenskaps medelvärde linjärt med ökande F . Det finns två hypoteser: överdominans ($d_i > a_i$) samt dominans eller delvis dominans ($a_i \geq d_i > 0$). Om det genomsnittliga värdet på d_i över alla i är positivt uppstår inavelsdepression (Charlesworth & Charlesworth, 1987).

Inavel i hus- och sällskapsdjurspopulationer kan vara antingen avsiktlig eller oundviklig. Att av olika anledningar inavla när det finns en stor, relativt obesläktad population tillgänglig är avsiktlig inavel. En population kan dock genom olika yttre omständigheter, såsom krig eller naturkatastrofer, råka ut för en så kallad *flaskhals* och därmed minskar antal individer så drastiskt att sannolikheten för inavel ökar eller blir oundviklig. Oavsett anledning till att inavel tillämpas kan två scenarier äga rum för de sällsynta icke fullt funktionella allelerna. Dessa kan antingen med slumpens hjälp försvinna från populationen eller bli vanligare. I en liten population kommer de då att visa sig oftare som homozygoter än tidigare när populationen var större (Brewer et al., 1990).

När flaskhalsen blir långvarig, inavel ofta förekommande och populationen är långt ifrån i genetisk jämvikt, kommer varje sällsynt, icke fullt funktionell recessiv allel att uttryckas i homozygoter med en frekvens på ungefär Fq , där F är medelinavelsgraden och q är allelfrekvensen. *Selektion*, både naturlig och artificiell, kan komma att eliminera en del av dessa homozygoter och leda till en minskad frekvens av en sällsynt, icke fullt funktionell allel på ungefär Fqs , där s är selektionsintensiteten mot homozygoten. Den *genetiska belastningen* hos en flaskhalspopulation, mätt i *letal ekvivalenter*, skulle därför förväntas minskas med andelen F (Brewer et al., 1990). En letal ekvivalent är en grupp gener vilka i genomsnitt skulle orsaka ett dödsfall om de spriddes i olika individer och gjordes homozygota (Charlesworth & Charlesworth, 1987).

Intensiv selektion kommer att öka genomsnittliga inaveln i en population snabbare än vad den skattade effektiva populationsstorleken ger uttryck för. Detta eftersom selektionen tenderar att oftare välja och para samman individer med gener från samma anfäder än med olika. *Familjeselektion*, vilket ofta tillämpas för egenskaper med låg ärftlighet, kommer generellt att öka inaveln ännu snabbare och ge upphov till fler oönskade sidoeffekter än *masselektion* (Flock et al., 1991).

Selektion kan begränsa inavelsdepressionen

Man har ibland tillämpat avsiktlig inavel genom upprepade helsyskonparningar i avelsprogram med målet att eliminera den genetiska belastningen och rensa bort de icke fullt funktionella och skadliga recessiva allelerna. De individer som får en ansamlad mängd icke fullt funktionella alleler har lägre överlevnad och därmed en minskad chans att bli föräldrar (Hedrick, 1994). Denna elimineringsprocess gör att både den genetiska belastningen och inavelsdepressionen minskar och resultatet blir en högre medelfitness i populationen (Bijlsma et al., 2000). Den *genetiska variation* som finns i andra loci kan reduceras kraftigt eftersom den *effektiva populationsstorleken* dock kommer att minska. Genetisk belastning på grund av letaler kan elimineras från en population om antalet letaler inte är för stort och antalet avkommor är tillräckligt stort för att klara av den till-

fälligt låga fitnessen som råder under elimineringsprocessen. Om den genetiska belastningen beror på icke fullt funktionella alleler kan dessa *fixeras* under elimineringsprocessen och därigenom permanent sänka populationens fitness vilket leder till en ökad risk att populationen dör ut. Fördelarna med att på kort tid eliminera en stor del av den genetiska belastningen bör alltså vägas mot den högre risken för omedelbart eller långsiktig utdöende samt mot en ökad framtida risk för förlust av anpassningspotential (Hedrick, 1994).

Vid en långsam ökning av inavelsgraden hinner det gå många generationer under vilka selektionen kan verka innan en given inavelsgrad har uppnåtts (Ehiobu et al., 1989; Frankham, 2003). Alltså borde en långsammare ökning av inavelsgraden medföra mindre risk för att orsaka inavelsdepression än snabbare inavelsgradsökningar (Ehiobu et al., 1989). Om man lyckas finna en inavelsgradsökning tillräckligt snabb för att eliminera letalerna men tillräckligt långsam för att hålla fixeringen av de icke fullt funktionella allelerna på lägsta möjliga nivå skulle detta vara ett möjligt sätt att undvika fixering av skadliga alleler (Hedrick, 1994). Det skulle ge populationerna en möjlighet att bättre återhämta sig från den sänkning av fitness som orsakats av en flaskhals (Bijlsma et al., 2000). Hur effektiv selektionen är beror på *selektionskoefficienten*. Om inavelsdepression orsakas av ett stort antal loci, vart och ett med låga selektionskoefficienter, blir selektionen ineffektiv i bekämpningen av inavel. Likvärdig inavelsdepression förväntas för olika inavelshastigheter vid samma nivå av inavelsgrad (Ehiobu et al., 1989). Sammanfattningsvis är det selektionens styrka och varaktighet, inavelsnivån, belastningen i form av antal letala ekvivalenter och hastigheten med vilken inavel ansamlas i populationen som påverkar möjligheten för eliminering (Hedrick, 1994).

När populationerna expanderar igen kommer nya mutationer att återställa heterozygotin och den genetiska belastningen. Hur snabbt den genetiska variationen återställs beror på *selektion-mutationsbalansen*. I samma takt som mutationerna uppstår återfås den neutrala variationen och de alleler som är selektivt ofördelaktiga återställs långsammare. Om istället obesläktat avelsmaterial importeras till populationen kommer en snabbare förändring att ske när de nya allelerna introduceras. Därmed skulle en populations genetiska belastning återställas långsammare efter en flaskhals än vad ickeletala recessiva varianter och allozymisk variation skulle göra (Brewer et al., 1990). Bijlsma et al. (2000) upptäckte dock i sin studie på bananflugor att även 50 generationer efter att flaskhalsen upphörde genom att populationen expanderade, var effekterna av den ackumulerade inaveln på fitness fortfarande nästan lika starka som under flaskhalsen och förstärks fortfarande mycket under miljöstress. En population som överlevt en flaskhals i det förflutna och återigen uppnådde ett ansevärt antal bär fortfarande med sig effekterna av inavel och har därmed en ökad risk att dö ut (Bijlsma et al., 2000).

Tidigare studier

Många av de försök som undersökt inavelns effekter är gjorda på laboratoriedjur såsom möss (Brewer et al., 1990) och bananflugor (Bijlsma et al., 2000; Ehiobu et al., 1989) eftersom dessa arter förekommer i stora antal och har korta generationsintervall. Det har gjorts studier även på hund: isländsk fårhund (Oliehoek, 1999), napolitansk mastiff (Marelli et al., 2003) och foxhound (Wildt et al., 1982) är exempel på raser som studerats. Nielen et al. (2001) undersökte populationsparametrar i den nederländska hundpopulationen av bland annat berner sennenhund och golden retriever. Laikre & Nyman (1991) studerade inavelsdepression hos en zoopopulation vargar.

Marelli et al. (2003) som studerat den neapolitanska mastiffen upptäckte en ras i kris. Inavelstrenden var ganska hög jämfört med andra raser, $F_{\max}=0,55$ och genomsnittliga inavelsgraden låg på 0,10. En ganska hög procentandel av tikarna hade låg fertilitet: 12 % hade kullar med en valp och 14 % med två valpar. Ett stort antal av avelstikarna hade endast en kull under hela sin livstid. Hur mycket underlag i form av fullständiga stamtavlor som fanns togs inte upp. Inte heller förekom formulerade mål eller strategier för åtgärdande av problemet.

Oliehoek (1999) fann att en ökning av inavelsgraden på 10 % ledde till 0,22 färre valpar hos den isländska fårhundspopulationen. Laikre & Nyman (1991) analyserade inavelsdepression och släktskap i den skandinaviska djurparkspopulationen av varg med en baspopulation på fyra djur. Inavelsgraderna växlade mellan 0 och 0,594. Inavel påverkade negativt alla egenskaper som analyserades. Reproduktion var negativt korrelerat både med moderns inavelsgrad och även med släktskapet mellan föräldrarna. Multipel regressionsanalys indikerade att *släktskapsgraden* (det vill säga kullens inavelsgrad) mellan föräldrarna hade störst effekt (Laikre & Nyman, 1991).

Flock et al. (1991) fann att inavelsdepressionen hos avkomman från helsyskon var mycket starkare än hos avkomman från halvsyskon. Ehiobu et al., (1989) gjorde ett försök där tre olika grupper skulle uppnå samma inavelsgrad efter åtta, tre och en generation. Jämförelser mellan de inavlade linjerna och kontrollerna visade att inavelsdepression rådde för samtliga egenskaper, men att den var mindre i gruppen med den långsamma ökningen. Bijlsma et al. (2000) upptäckte i sin studie att populationer med långsamt uppbyggd inavel dog ut långsammare än de mer inavlade populationerna.

Laikre & Nyman (1991) fann även i likhet med Dalhbom et al. (1997) att faderns inavelsgrad inte hade någon effekt på det undersökta datamaterialet. Att däremot moderns inavelsgrad har en negativ påverkan har konstaterats (Wildt et al., 1982; Laikre & Nyman, 1991; Brewer et al., 1990). Wildt et al. (1982) fann att en utavlad grupp foxhoundtikan i högre utsträckning blev dräktiga samt födde större kullar och fler levande valpar än de inavlade.

Ballou (1997) fann en indikation på en minskning av inavelsdepression hos inavlade djur med inavlade förfäder hos 15 av 19 arter. Resultaten från denna studie föreslår att kontinuerlig inavel i små populationer kan bidra till en lägre nivå av inavelsdepression men inte eliminera den helt och hållet.

Material och metoder

Material

De raser som studerades var *berner sennenhund*, *cocker spaniel*, *golden retriever*, *rottweiler* och *west highland white terrier*. Dessa hundraser skiljer sig åt både vad gäller kroppsstorlek som populationsstorlek. Som studiematerial användes *registreringsdata* från Svenska kennelklubben. I datafilerna fanns registreringsnummer för individ samt dess far och mor, födelsedatum och kön. Ursprungliga totala antalet individer i respektive ras var 15038 berner sennenhundar, 42315 cocker spaniels, 88725 golden retrievers, 23823 rottweilers och 15541 west highland white terriers. Hundar som inte tillförde något, det vill säga varken hade avkommor eller föräldrar, samt hos cocker spaniel även kända dubletter togs bort. Därefter kvarstod: 15000 berner sennenhundar, 41886

cocker spaniels, 87749 golden retrievers, 23777 rottweilers och 15456 west highland white terriers. En kull definierades som antalet registrerade individer med samma far, mor, födelseår och födelsemånad. Födelsemånad togs med eftersom uppfödare ibland gör samma kombination två gånger under samma år och kullstorleken då skulle bli orimligt stor.

I analysen av inavelns effekt på kullstorlek och spridning av kullstorlek sattes begränsningar på att kullarna skulle vara födda mellan 1988 och 2002, ha ett I_8 -värde som var högre än 0,7 och ha svenskt registreringsnummer. Bortsett från födelseåren var begränsningarna desamma för mödrarna. För de övriga analyserna sattes inga begränsningar.

Dataprogram

För analys av den genetiska strukturen med beräkning av inavelsgrader, stamtavlans fullständighet med mera har ett programpaket *PEDIG* utvecklat av Boichard (2003) använts. För editering, sammanställning och statistiska analyser av materialet har *SAS* (SAS, 2000) och Microsoft Excel 2000 använts.

Metoder

Inavelsgrad

Inavelsgraden beräknades för varje individ med hjälp av Fortranprogrammet *PEDIG* (Boichard, 2003). Beräkningen gjordes dels med all tillgänglig information som underlag, dels med bara de tre senaste generationerna. Detta gjordes för att kunna skilja ifrån den inavelsökning som nära släktskap mellan anfäder i de tre senaste generationerna gett upphov till från den under tidigare generationer ansamlade inaveln. Differensen mellan den totala och ”nya” inaveln, benämndes ”*gammal*” inavel.

Pedigree Completeness Index

Ett problem när man skall analysera beräknade inavelsgrader är att de baseras på stamtavlor som är olika fullständiga vad gäller antalet generationer känd härstamning respektive andelen kända anor i varje generation. En stamtavla där en stor andel av anorna saknas kommer i många fall att leda till en underskattad inavelsökning då de okända anorna kan höra ihop med varandra på eller annat sätt. Med hjälp av ett så kallat *pedigree completeness index*, I_d , kan man få ut hur stor del av stamtavlan som är känd för ett visst antal generationer. Detta beräknades med formeln:

$$I_d = \frac{1}{d} \sum_{i=1}^d a_i$$

där d = antalet generationer i stamtavlan och a_i är andelen kända anor i generation i (MacCluer et al., 1983). Ett sådant index beräknades för varje individ i materialet utifrån en utdatafil från *PEDIG* med uppgift om a_i för varje generation i hundens stamtavla. Ett index beräknades för 8 och 3 generationers stamtavla (det vill säga $d=8$ respektive 3). Indexet antar värden mellan 0 och 1. Grupper skapades efter varje hunds I_8 -värde i steg om 0,1 enheter. De grupper som hade lågt I_8 -värde innehöll ofta relativt få observationer varför de slogs ihop till större grupper.

Inavelstrend över tiden

Utvecklingen av inaveln över tiden beräknades som medeltalet av inavelsgraden för alla hundar födda ett visst år. Beräkningen delades dessutom upp i olika grupper efter nivån på indexet I_8 för respektive hund. Ett linjediagram med inavelsgraden som en funktion av födelseår ritades. Värdena i de låga I_8 -grupperna redovisas inte i diagrammen eftersom de var medelvärden av ytterst få observationer och därför varierade kraftigt.

Nära släktskapsparningar

Nära släktskapsparningar har varit vanliga inom hundaveln. Kullens beräknade inavelsgrad återspeglar släktskapet mellan föräldrarna och kan därför användas för att illustrera hur omfattningen av sådana parningar är och hur det förändrat sig under den studerade perioden. Numera är det inte längre förenligt med Svenska kennelklubbens policy att para helsyskon och förälder med avkomma (vilka båda ger en inavelsökning på 25 %).

Samtliga registrerade kullar med ett I_3 -värde lika med 1 eller en ny inavelsgrad större än 0 fördelades på födelseår och en gruppering baserad på den beräknade inavelsgraden över tre generationer gjordes. Indelning i grupper enligt ny inavelsgrad gjordes med 0 som en grupp, nästa var $<0,05$ följt av $<0,10$, $<0,15$ o.s.v. upp till det högsta värde som fanns inom varje ras. Antalet observationer per grupp och år sammanställdes i ett stapeldiagram som visar vilken andel varje inavelsgrupp utgör av det totala antalet registrerade kullar. Eftersom antalet kullar var lågt för varje ras i början av materialet redovisas bara kullar födda efter att rasen slagit igenom i Sverige för att få en rättvisare bild.

Underlag för statistisk analys

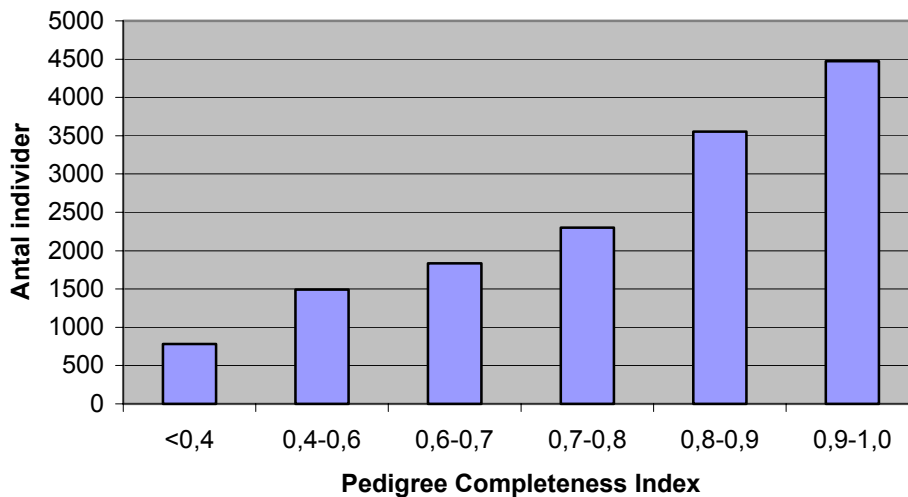
Först 1988-01-01 infördes i Svenska kennelklubbens Allmänna registreringsbestämmelser att ”samtliga i kullen födda och levande valpar skall registreras” (Karlmann, 2004). Detta faktum gör att kullstorlek inte med säkerhet kan analyseras på kullar födda innan detta datum. I SAS (SAS, 2000) togs därför de kullar som föddes innan 1988 bort. Data som analyserades med avseende på inavelns effekt på kullstorlek kom därför från tidsperioden 1988-2002. Det är också nödvändigt att avgränsa det analyserade materialet till individer som har en tillförlitlig skattning av inavelsgraden. Bedömningen gjordes att minst 70 % av härstamningen skulle vara känd i medeltal över 8 generationer. Kullar med I_8 -värde understigande 0,7 både för kull och moder togs bort. Antalet kullar för respektive ras blev då till sist: 1360 berner sennenhund, 2702 cocker spaniel, 5841 golden retriever, 1662 rottweiler samt 1642 för west highland white terrier.

Fördelning av kullstorlek

En frekvenstabell med hur många kullar som innehöll ett visst antal valpar sammanställdes och redovisas i ett stapeldiagram för att lättare kunna se fördelningen.

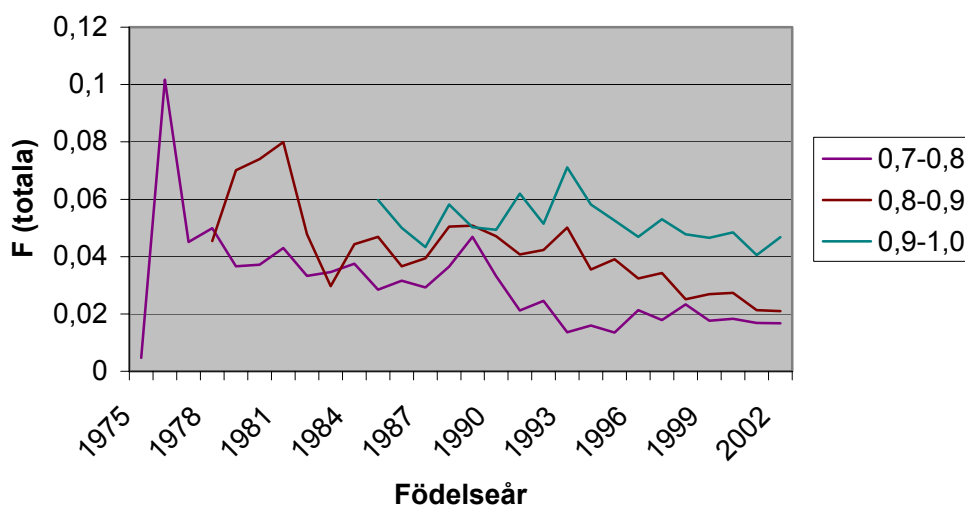
Kullens och moderns inavelsgrader

För att skatta inverkan av inavelsgraden på kullstorleken prövades olika modeller. Det hade varit önskvärt att samtidigt kunna skatta inverkan av moderns respektive kullens



Figur 1. Fördelning av pedigree completeness index hos berner sennenhund.

egen inavelsgrad på kullstorleken. Detta visade sig inte vara möjligt och orsaken är troligen fördelningen av observerade inavelsgrader. För att närmare belysa detta gjordes korstabeller över moderns respektive kullens inavelsgrad. Kullarnas och moderns inavelsgrader delades in i klasser om 0,05 enheter, d.v.s. 0, <0,05, 0,05-0,10 osv. Korstabeller gjordes med hjälp av *PROC FREQ* och *PROC MEANS* för att undersöka hur data var fördelat på de olika grupperna. Syftet var att ta reda på hur många inavlade kullar som hade en inavlade mor och hur många valpar dessa kullar i genomsnitt innehöll.



Figur 2. Baserat på stamtavlans fullständighet, d.v.s. pedigree completeness index, visas här hur den totala inavelsgraden i genomsnitt förändras för varje år för cocker spaniel. Det är endast de tre högsta I_8 -grupperna som visas.

Effekten av inavelsgrad på kullstorlek

SAS (SAS, 2000) *PROC REG* användes för att skatta regressioner som beskriver hur kullstorleken förändras med stigande inavelsgrad. Som nämnts ovan var förhoppningen att kunna använda multipla regressionsanalyser för att skilja inverkan av moderns respektive kullens inavelsgrad från varandra. Eftersom detta inte var möjligt på grund av hur fördelningen såg ut, kunde bara enkla regressioner skattas. Inverkan av moderns och kullens egen inavelsgrad på kullstorleken skattades var för sig med utgångspunkt från inavelsgraden totalt, över de senaste tre generationerna (ny inavel), respektive skillnaden dem emellan (gammal inavel). De 6 olika regressionskoefficienter som skattades sammanställdes sedan i en tabell.

Resultat

De olika resultaten presenteras nedan under respektive rubrik. I demonstrativt syfte kommer varje resultat att följas av en illustration av en av raserna. För övriga tabeller och figurer hänvisas till respektive bilaga.

Pedigree completeness index

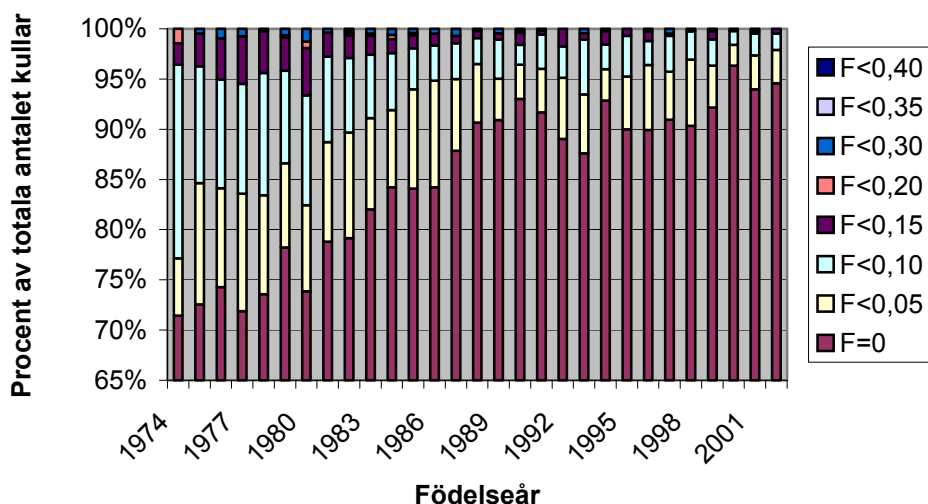
Fördelningen av hur fullständigt material som fanns att tillgå för respektive ras kan ses i figur 1 och i bilaga A. De högre klasserna innehåller flest observationer, men det är endast hos berner sennenhund som det förekommer flest individer i gruppen med 90-100 % känd härstamning. Noterbart är att ingen av raserna har någon individ med 100 % känd härstamning på åtta generationer. När man väljer föräldrar inom en stor inhemsk population kommer detta att synas genom att många hundar har hög andel känd härstamning. Om man däremot använder sig mycket av importerat avelsmaterial eller har en öppen stambok blir andelen lägre, enbart på grund av att de införda avelsdjurens härstamning är ofullständigt känd. De som har ett värde på exakt noll motsvarar hundar med ingen förälder känd och ingår inte i redovisningen.

Inavelstrend över tiden

I figur 2 och i bilaga B visas hur den totala inavelsgraden i genomsnitt förändras varje år för respektive pedigree completenessgrupp hos cocker spaniel. De grupper som visas är de med ett I_8 -värde högre än 0,7. Trenden är i de flesta fall neråtgående. Grupper med lägre I_8 -värden än 0,7 redovisas inte. Golden retriever och west highland white terrier har de högsta genomsnittliga inavelsgraderna med värden runt 0,08 och rottweiler och cocker spaniel har de lägsta runt 0,04-0,05.

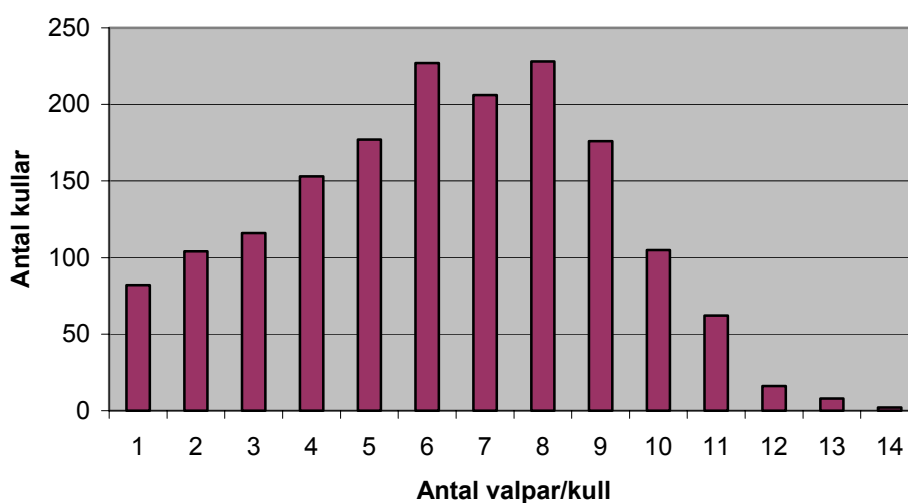
Nära släktskapsparningar

Med nära släktskapsparningar avses här de parningar som givit upphov till en inavelsökning på grund av en gemensam ana från någon av de tre senaste generationerna. Här illustreras hur de svenska populationerna ser ut (både svenska och importerade individer ingår) och åt vilket håll utvecklingen gått de senaste ca 30 åren för varje ras.



Figur 3. Nära släktskapsparningar definierat som inavelsökning på tre generationer, hos golden retriever under perioden 1974 - 2002. Observera att y-axeln börjar på 65 %.

I bilaga C finns diagram över hur det ser ut hos de olika raserna. Endast hos golden retriever (figur 2) märks en tydligt uppåtgående trend andel parningar som inte ger någon inavelsökning, det vill säga ingen inavel på tre generationer ($F=0$). I denna ras syns även materialets högsta inavelsgrad på tre generationer, mellan 0,35-0,40, vilket motsvarar två generationer helsyskonparningar. I gruppen $F<0,30$ återfinns hundar med inavelsgrad motsvarande en generation helsyskonparningar och i $F<0,15$ motsvarande halvsyskonparningar. Även hos cocker spaniel och west highland white terrier ses höga inavelsgrader, över 30 %. Hos berner sennenhund förekommer ytterst sällan parningar som ger upphov till en inavelsgrad högre än 10 %.



Figur 4. Fördelning av antalet valpar per kull hos rottweiler.

Tabell 1. Topppnoteringen av inavelsgrad (F_{max}) inom respektive ras, hur stor andel känd härstamning den är beräknad på (I_8), hur stor den aktuella kullen var, samt när denna kull föddes.

Ras	F_{max}	I_8	Kullstorlek	Födelseår
Berner sennenhund	0,285	0,947	5	2002
Cocker spaniel	0,430	0,521	1	1971
Golden retriever	0,399	0,917	1	1990
Rottweiler	0,341	0,830	1	1990
West highland white terrier	0,387	0,750	1	1990

Fördelning av kullstorlek

I figur 3 och bilaga D visas spridningen av kullstorlek för de olika raserna. Kullstorlekarna för berner sennenhund, rottweiler och golden retriever ser ungefär likadana ut. Medeltalet registrerade valpar per kull för dessa större raser ligger runt 6 och 8 med maxvärden på runt 15. Hos cocker spaniel, golden och rottweiler ses en tydlig normalfördelning av antalet valpar per kull. För den storleksmässigt lite mindre west highland white terriern ses en tydlig topp vid tre valpar per kull och på grund av detta en förskjutning av kurvan åt vänster. Även maxantalet valpar är lägre, nio stycken.

Total inavel

Tabell 1 visar varje ras maxvärde för den totala inavelsgraden beräknad på all känd information. Hos fyra av raserna är de aktuella individerna födda 1990 och 2002 samt har en hög andel känd härstamning (I_8). Cocker spanieln skiljer sig avsevärt från de andra, genom att ha högst inavelsgrad, lägst andel känd härstamning och lägst födelseår. Hos berner sennenhund var det fem valpar i kullen, hos de övriga raserna endast en.

I bilaga E visas samtliga rasers korstabeller med moderns och kullens totala inavelsgrad och genomsnittliga kullstorlek. Av dessa framgår att en totalt utavlad kull med en totalt utavlad mor inte förekommer hos någon av raserna. Den mest förekommande kombinationen i materialet är den där både kullen och modern har en total inavelsgrad mellan 0 – 0,05 (se tabell 2 nedan). Detta gäller för samtliga raser utom golden retriever där en förskjutning av 0,05 steg uppåt skett, det vill säga $0,05 < F_{total} < 0,10$ för både kullen och modern.

Ny inavel

I bilaga F och tabell 3 åskådliggörs hur många kullar som fötts av inavlade mödrar och vilken den genomsnittliga kullstorleken blivit. Inavelsökningen på tre generationer har delats in i grupper om 0,05 steg för både kull och mor. De allra flesta kullar inom samtliga raser i studien är inte resultat av nära släktskapsparningar, vilket även gäller för deras mödrar (det vill säga grupp 0;0). Antalet kullar sjunker sedan både horisontellt och vertikalt sett utifrån denna grupp. Detta betyder att inavlade mödrar i materialet

inte mer än i något enstaka fall föder kullar med hög inavelsgrad och att kullar med hög inavelsgrad har en icke inavlad mor.

Tabell 2. Total inavelsgrad och genomsnittlig kullstorlek per grupp hos west highland white terrier. Moderns inavelsgrad läses horisontellt och kullens inavelsgrad vertikalt.

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	<0,25	<0,30
<0,05	5	1013	222	29	21	4	5
	3,80	3,16	3,21	2,66	3,81	3,50	3,60
<0,10		187	57	6	2	1	
		3,28	3,11	3,83	3,00	1,00	
<0,15		35	14	1	4	1	
		3,06	3,14	2,00	2,75	3,00	
<0,20		6	7	7	1		
		3,17	4,14	2,29	1,00		
<0,25		1	5	1			
		1,00	4,00	2,00			
<0,30		7					
		3,29					

Hos cocker spaniel nedan i tabell 3 kan man notera att en grupp om 21 högt inavlade tikar fött stora kullar. Vad som ligger bakom avvikelserna eller om den trots allt faller inom ramen för den normala variationen i utfall är okänt.

Hos berner sennhund kan en tendens till minskande kullstorlek med ökande inavelsgrad skönjas både horisontellt och vertikalt. Det visade sig däremot, när de gjordes till regressioner av kullstorlek mot kullens respektive moderns inavelsgrad, att sambanden mellan dessa var långt ifrån signifikanta ($P = 0,3225$ för kullen och $P = 0,5055$ för modern).

Tabell 3. Inavelsgrad på tre generationer och genomsnittlig kullstorlek per grupp hos cocker spaniel. Moderns inavelsgrad läses horisontellt och kullens inavelsgrad vertikalt.

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	0,25-0,30
0	1742	140	210	75	8	21
	4,78	4,84	4,82	4,52	4,25	5,48
<0,05	122	15	11	6		
	4,78	4,33	5,18	4,00		
<0,10	185	4	28	9	3	4
	4,76	3,25	4,68	4,89	2,00	6,00
<0,15	70	2	9	6	1	
	4,27	3,50	4,00	3,50	4,00	
<0,20	8		2	1		
	3,50		3,50	4,00		
0,25-0,30	19		1			
	4,00		1,00			

Tabell 4. Gammal inavel och kullstorlek för rottweiler. Moderns inavelsgrad avläses horisontellt och kullens inavelsgrad vertikalt.

	0	<0,05	<0,10	<0,15
0		62	12	
		5,65	7,25	
<0,05	65	1211	124	6
	6,72	6,31	6,23	5,33
<0,10	4	139	38	
	8,25	5,68	6,79	
<0,15			1	
			7,00	

Gammal inavel

Med gammal avses här inavel från generation fyra och bakåt så långt härstamningen är känd. I tabell 4 nedan samt bilaga G ser man en tydlig koncentration vid kombinationer där moderns och kullens gamla inavelsgrader är ungefär lika, $0 < F < 0,10$. Hos golden retriever är det däremot mer utbrett, $0 < F < 0,15$.

Effekten av inavelsgrad på kullstorlek

Regressioner skattades för att testa om det fanns ett samband mellan inavelsgrad och kullstorlek. Koefficienterna för dessa, samt deras signifikansnivåer redovisas i tabell 5. Generellt sett ses negativa regressionskoefficienter och de mest signifikanta är de som har med kullens inavelsgrad att göra. Den nya inaveln uppvisar hos tre av de fem raserna kraftiga signifikanser vad gäller inavelns negativa effekt på kullstorleken. Gammal inavel är också signifikant hos tre av raserna. När det gäller moderns påverkan finns i samtliga fall negativa koefficienter däremot är få av dem signifikanta. För att ta ett konkret exempel på vad dessa koefficienter säger skulle det hos rottweiler betyda att en snabb stegring av inavelsgraden motsvarande halvsyskonparning ($F=12,5\%$), medför en reducerad kullstorlek på 0,96 valpar och en helsyskonparning ($F=25\%$), hela 1,92 färre valpar. Hos west highland white terrier däremot skulle motsvarande kullstorlekar vara 0,22 respektive 0,44 fler valpar per kull.

Tabell 5. Regressionskoefficienter för de olika inavelsgraderna.

Ras	Kull F_{total}	Kull F_{ny}	Kull F_{gammal}	Mor F_{total}	Mor F_{ny}	Mor F_{gammal}
Berner sennenhund	-3,8135**	-3,4254***	-3,9414	-2,5556	-2,2200	-2,3629
Golden retriever	-2,7392**	-2,2047	-2,8246**	-2,6924**	-4,1853*	-2,1636*
Rottweiler	-5,9834**	-7,6789***	-2,9986	-3,4921	-4,6798	-0,9630
Cocker spaniel	-3,5092***	-3,7712***	-4,2902**	-0,9602	-0,1188	-3,8241*
West highland white terrier	-0,2839	1,7444	-3,9525*	-1,0178	-0,0527	-2,5753

* ($P < 0,05$), ** ($P < 0,01$), *** ($P < 0,001$)

Diskussion

Materialet

Materialet i denna studie baserades som tidigare nämnts på registreringsdata som finns hos Svenska Kennelklubben. Samtliga fem hundraser som studerades är utländska raser. Detta är en förklaring till att det är svårt att få en fullständigt komplett stamtavla på åtta generationer. Importer används och i många fall importeras hundar som redan har släktingar i Sverige. Det är därmed möjligt att få en koppling och en mer komplett stamtavla, däremot inte fullständig. West highland white terriern skiljde sig från de övriga och hade en ytterst liten andel hundar med 90-100 % känd härstamning. Detta kan antagligen förklaras med att importer är mycket vanligt förekommande i aveln med denna ras.

Vid registreringen omfattar varje hunds stamtavla endast tre generationer vilket i de fall det handlar om importer antagligen kommer att leda till en underskattad inavelsgrad. Denna underskattning gäller då den totala och gamla inaveln eftersom den nya inaveln beräknats på tre generationer. Hunden kan även ha anfäder till tidigare importer som är släkt men där detta släktskap inte framgår om den gemensamma förfadern ligger längre bak än tre generationer.

Ytterligare en felaktighet vid beräkning av inavelsgraden är att en och samma hund kan förekomma med olika registreringsnummer. Varje gång hunden flyttar till ett annat land omregistreras den, undantagsfall är svenska hundar som säljs till Norge. Eftersom registreringsnumret inte är detsamma, men hunden i själva verket är en och samma, sker ingen koppling mellan en far och en mor som egentligen har en gemensam förfader och den skattade inavelsgraden blir för låg. Det kan även se ut som individen är ett syskon till sig själv på grund av olika registreringsnummer men att den övriga informationen såsom föräldrar, födelseår, kön och födelsemånad är densamma. Konsekvensen av detta blir att bidraget till den skattade inavelsgraden endast blir hälften av vad den egentligen är då det framstår som att individens föräldrar är de gemensamma förfäderna och inte individen själv.

Om en svensk tik exporteras till Norge sker ingen omregistrering och hon behåller sitt svenska registreringsnummer. I de fall hon får valpar och någon av dessa importeras till Sverige kommer det se ut som att valpen är född i Sverige.

Strukturen

Fördelningen av kullstorlek har en tydlig förskjutning mot en överrepresentation av små kullar för alla raser. Det är anmärkningsvärt att antalet kullar med en valp är ungefär lika stort som för två valpar. Om man antar att kullstorlek kan beskrivas med en klockformad normalfördelning borde antalet kullar med en valp vara avsevärt lägre än de med två. Förskjutningen skulle kunna förklaras av att i kullar med färre antal kan det ha varit något fel redan från början, t ex under dräktigheten vilket lett till att endast några få valpar föddes. Större kullar kan även de ha en högre förlust av valpar vilket förskjuter kurvan åt vänster. Att west highland white terrier hade en genomsnittlig lägre kullstorlek skulle kunna förklaras av att den är mindre till storleken och det finns inte plats

för mer än ett visst antal foster i livmodern. Rasen skulle även kunna ha en historia med tät inavel vilket gett upphov till en inavelsdepression och minskat antal valpar som följd.

Syftet med denna studie var delvis att testa hypotesen att en snabbare inavelsökning ger upphov till en lägre kullstorlek än vad en långsammare inavelsökning gör. Detta kunde inte testas med en statistisk modell, där effekterna av de olika inavelsgraderna kunde testas samtidigt, eftersom antalet observationer där man hade hög inavelsgrad på både mor och kull var för lågt för att få ett bra underlag. Det faktum att man i avelsarbetet inom de olika raserna motverkat en kontinuerlig inavel har säkert bidragit den observerade strukturen. I och med detta sett att avla bryter man den inavel som ansamlats i modern genom att para henne med en obesläktad hanhund och får då en låg inavelsgrad hos deras avkomma.

Det förekom inga helt utavlade kullar med helt utavlade mödrar. Detta kan förklaras av att populationen inte kan innehålla ett oändligt antal individer av samma ras utan att släktskap så småningom blir oundvikligt. Vad som däremot är intressant är att ytterst få kullar med hög total inavelsgrad har en mor med hög inavelsgrad. En förutsättning för att uppnå en hög inavelsgrad är kontinuerlig inavel. Kan hända har rasernas numerär gett ett större urval av avelsdjur som är relativt obesläktade. Det bör påpekas att en del kennlar använder sig av kontinuerlig inavel men som visats här är dessa kombinationer inte ofta förekommande. Huvuddelen av kullarna som ingick i studien befann sig någonstans däremellan.

Resultaten

När inavelsgraden plottas över tiden var förväntan antagandet att de med störst andel känd härstamning, det vill säga högt index för pedigree completeness index (I_d), skulle ha en högre inavelsgrad än de som låg i grupperna under med lägre I_d , vilket också syns hos samtliga raser. Förväntningarna var också att linjerna skulle ligga parallellt med varandra och stiga något med tiden, det vill säga de senast födda hundarna med en generation längre stamtavla skulle ha en högre inavelsgrad. De korsade ibland varandra och gick istället neråt. Detta skulle kunna vara en indikation på att avelsmetoderna ändrats och parningar mellan relativt obesläktade individer tillämpas i högre utsträckning. På så sätt kan den genomsnittliga inavelsgraden hos individerna i populationerna temporärt sjunka för att sedan stiga igen när obesläktat avelsmaterial ej längre finns att tillgå. Den förklaringen stöds av hur andelen nära släktskapsparningar förändrats under perioden.

Som lägst är ungefär två av tre kullar som registreras är resultatet av parningar mellan individer som inte är besläktade på tre generationer. Ofta är denna andel högre. Det förefaller som om man inom vissa raser, som berner sennenhund och golden retriever ändrat sina avelsmetoder, här syns allt fler med $F=0$ eller låga inavelsgrader. Möjligheten finns att man inom de andra raserna kommer få en liknande utveckling i och med att medvetenheten höjs hos uppfödarna samt att kennelklubben numera har som policy att det inte längre är försvarbart att para ytterst nära släktingar med varandra. Det finns också ett behov av att avliva myten att man måste ”linjeavla” för att nå framgång.

Effekterna av kullens inavelsgrad är signifikanta, men storleksordningen är för tre av raserna mycket lika för total, ny och gammal inavel. För rottweiler har ny inavel den klart största effekten medan skattningarna för den femte rasen, west highland white terrier, inte är signifikanta och mycket varierande. För övriga raser är skillnaderna mellan effekten av ny och övrig inavel små och går åt olika håll. Resultaten ger därför inte stöd för att en inavelsökning från gemensamma släktingar under de tre senaste generationerna ger en större inavelsdepression än den inavel som ackumulerats under en längre tid.

Hypotesen att kullens inavelsgrad, eller släktskapet mellan föräldrarna, påverkar kullstorleken bekräftades. Med undantag av en av de 30 regressionskoefficienterna pekar resultaten på att högre inavel ger mindre kullar. Detta överensstämmer med tidigare resultat från Laikre & Nyman (1991), Oliehoek (1999), Marelli et al. (2003) och Wildt et al. (1982).

Regressionerna är även för modern genomgående negativa men lägre och oftast ej signifikanta. Få av regressionerna är signifikanta men den samlade bilden av att alla är negativa tyder ändå på att moderns inavelsgrad har betydelse. För golden retriever, den enda ras med signifikanta skattningar, hade ny inavelsgrad en nära dubbelt högre effekt än total respektive gammal.

Att de olika raserna skiljer sig åt är helt naturligt. De har olika bakgrund med olika populationsstorlekar vilket gör att det inom raserna kan ha tillämpats inavel större eller mindre omfattning. Fanns där få hundar från början är det mer troligt att inavel tillämpats mer än där det fanns en större baspopulation. De uppvisar således tendenser till olika grad av inavelsdepression.

Min studie omfattade fem raser. En analys av ett större antal raser skulle kanske kunna avslöja samband mellan rasernas bakgrund (som till exempel tidigare praktiserade avelsmetoder) och deras nuvarande känslighet för inavel. En annan intressant och i min studie obesvarad fråga är i vilken utsträckning det sker en kontinuerlig selektion mot de mest inavlade hundarna. Skälet skulle kunna vara både inavelsgraden i sig och den inavelsdepression i olika egenskaper som hunden kan ha drabbats av.

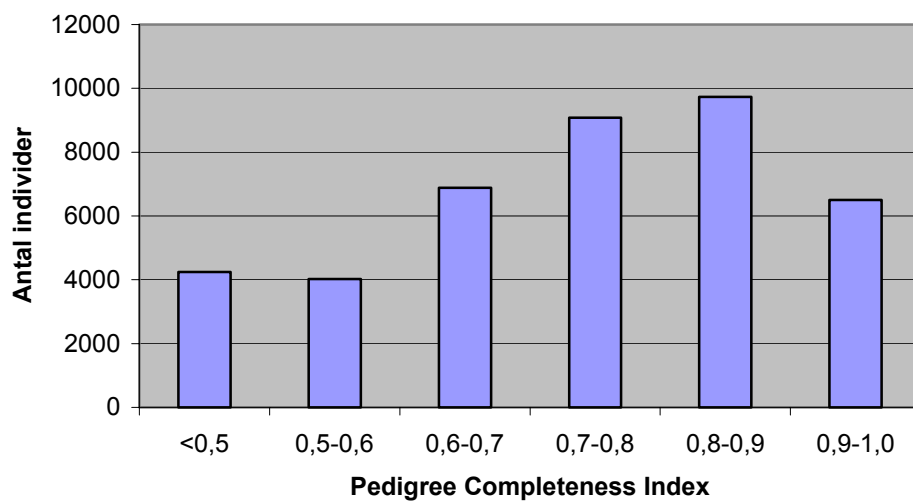
Referenser

- Armstrong J, Significant Relationships: Canine Diversity Project, <http://www.canine-genetics.com/relation.html> 2004-10-15
- Armbruster P, Hutchinson R A & Linvell T (2000) *Equivalent inbreeding depression under laboratory and field conditions in a tree-hole-breeding mosquito*, Proc R Soc Lond B **267**:1939-1945
- Ballou J D (1997) *Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations*, Journal of Heredity **88**:169-178
- Bijlsma R, Bundgaard J & Boerema A C (2000) *Does inbreeding affect the extinction risk of small populations?: predictions from Drosophila*, J Evol Biol **13**:502-514
- Boichard D (2003) *Pedig: a fortran package for pedigree analysis suited for large populations*
- Brewer, B A, Lacy R C, Foster M L & Alaks G (1990) *Inbreeding depression in insular and central populations of Peromyscus Mice*, Journal of Heredity **81**:4 257-266
- Charlesworth D & Charlesworth B (1987), *Inbreeding depression and its evolutionary consequences*, Annual Review of Ecology and Systematics **18**:237-68
- Dahlbom M, Andersson M, Juga J & Alanko M (1997) *Fertility parameters in male Irish wolfhounds: a two year follow-up study*, Journal of Small Animal Practice **38**:547-550
- Ehiobu N G, Goddard M E & Taylor J F (1989) Effect of rate of inbreeding on inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*, Theor Appl Genet **77**:123-127
- Falconer D S (1983) *Introduction to quantitative genetics* 2nd edition, Longman, London
- Flock D K, Ameli H & Glodek P (1991) *Inbreeding and heterosis effects on quantitative traits in a white leghorn population under long-term reciprocal recurrent selection*, British Poultry Science **32**:451-462
- Frankham R, *Genetics and conservation biology* (2003) C. R. Biologies 326 (2003) S22-S29
- Hedrick P W (1994) *Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating*, Heredity **73**:363-372
- Laikre L & Ryman N (1991) *Inbreeding depression in a captive wolf (Canis lupus) population*, Conservation Biology **5**:33-40
- MacCluer J W, Boyce A J, Dyke B, Weitkamp L R, Pfennig D W & Parsons C J (1983) *Inbreeding and pedigree structure in Standardbred horses*, The Journal of Heredity **74**:394-399
- Marelli S P, Rizzi R, Sommella A & Guidobono Cavalchini L (2003) *The Neapolitan Mastiff: fertility and inbreeding analysis*, 54th Annual EAAP Meeting Rome 31 August – 3 September 2003
- Nielen A L J, van der Beek S, Ubbink G J & Knol B W (2001) *Population parameters to compare dog breeds: differences between five Dutch purebred populations*, The Veterinary Quarterly **23**:43-49
- Oliehoek P A (1999) *Inbreeding, effective population size, mean kinship and cluster analysis in the Icelandic Sheepdog as a small Population*, Student thesis Wageningen, Mimeo 56
- SAS (2000) *Version 8.1*, SAS Institute Inc. Cary, NC, USA

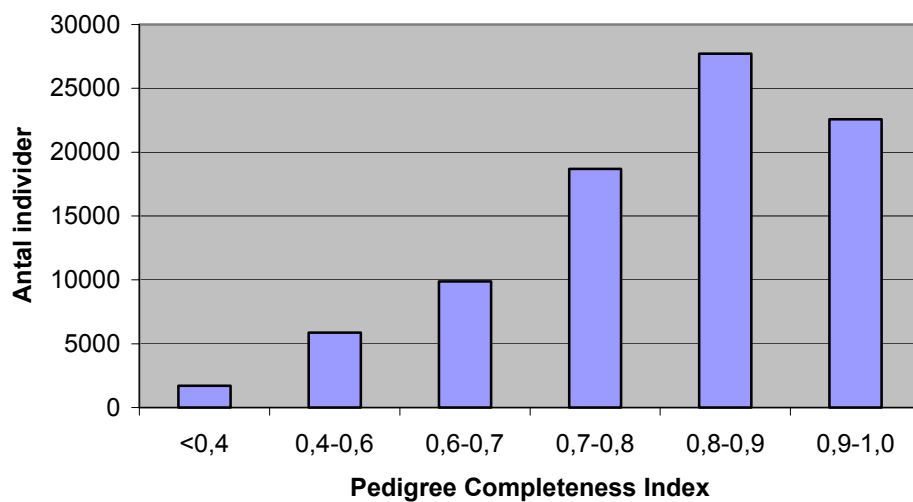
Wildt D E, Baas E J, Chakraborty P K, Wolfle T L & Stewart A P (1982) *Influence of inbreeding on reproductive performance, ejaculate quality and testicular volume in the dog*, Theriogenology **17**:445-452

Karlmann, U-B (2004) Chef för registreringsavdelningen, Svenska kennelklubben. *Personligt meddelande*

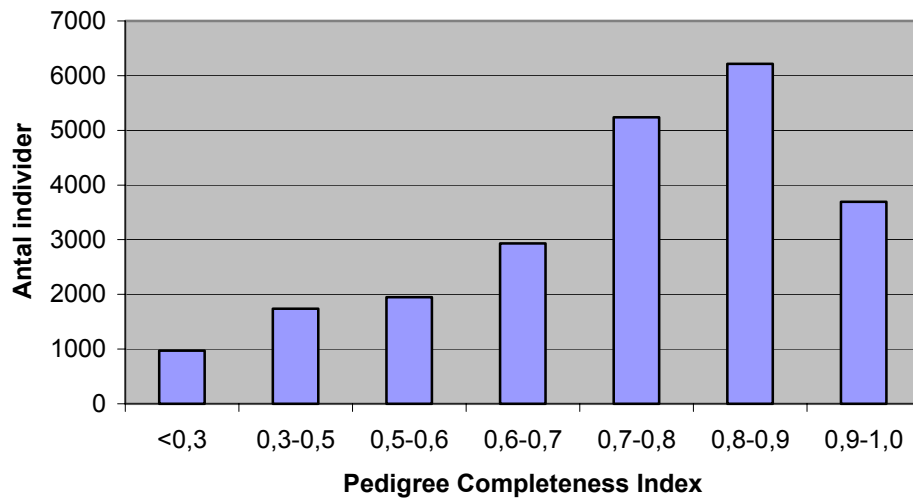
BILAGA A: Fördelning av Pedigree Completeness Index



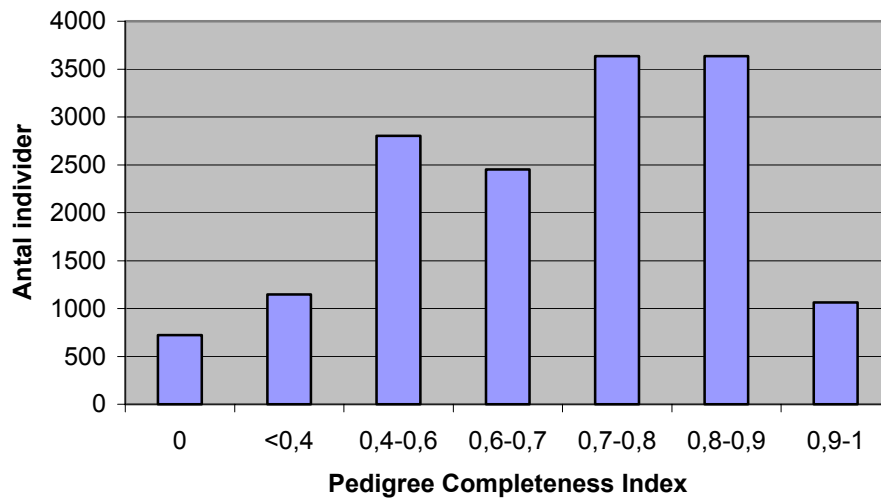
Figur A.1. Fördelning av Pedigree Completeness Index hos cocker spaniel.



Figur A.2. Fördelning av Pedigree Completeness Index hos golden retriever.

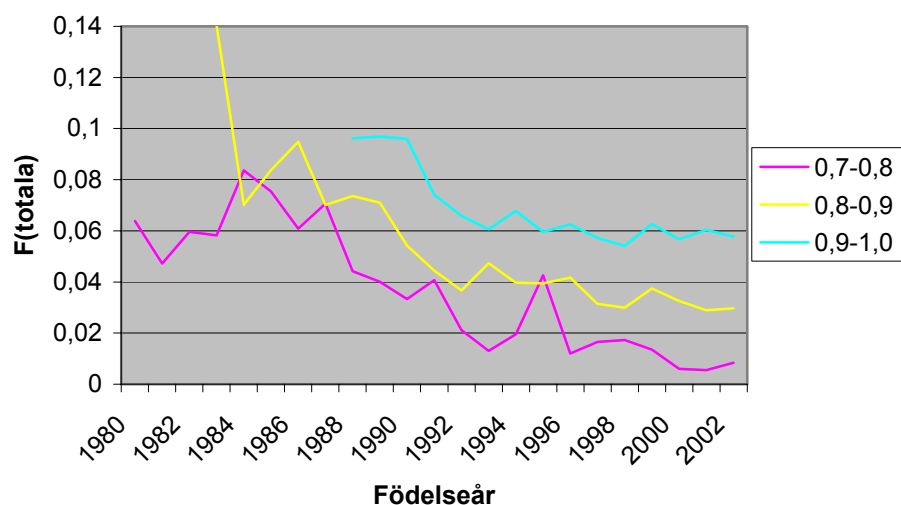


Figur A.3. Fördelning av Pedigree Completeness Index hos Rottweiler.

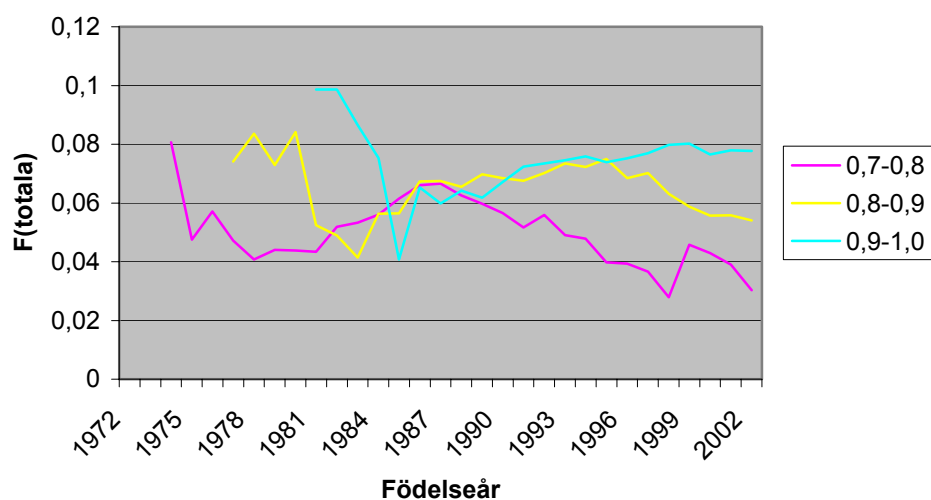


Figur A.4. Fördelning av Pedigree Completeness Index hos west highland white terrier.

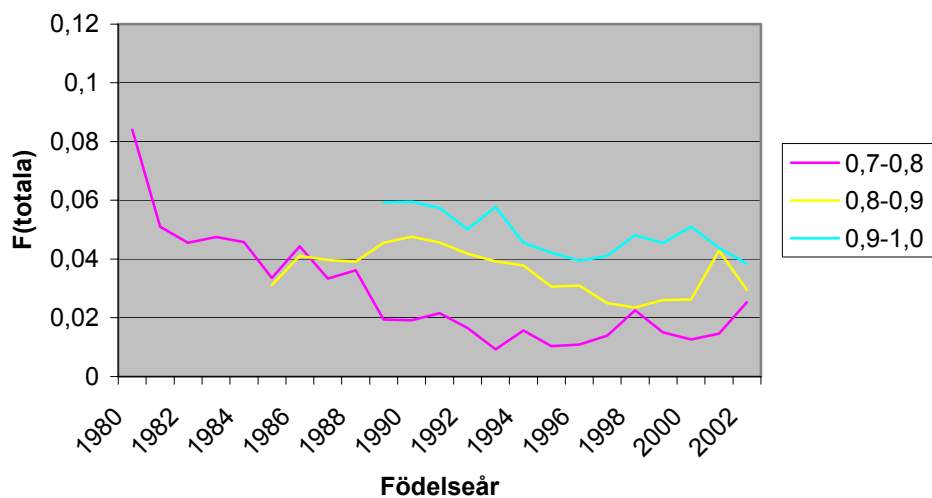
BILAGA B: Inavelstrend över tiden



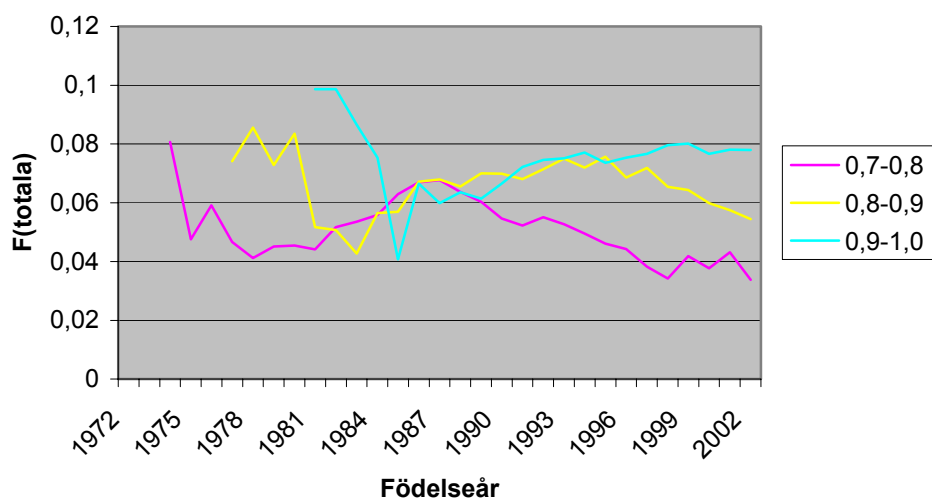
Figur B.1. Genomsnittlig inavelsgrad fördelad på andelen känd härstamning och födelseår för berner sennenhund. De hundar med ett pedigree completeness index understigande 0,7 finns ej med.



Figur B.2. Genomsnittlig inavelsgrad fördelad på andelen känd härstamning och födelseår för golden retriever. De hundar med ett pedigree completeness index understigande 0,7 finns ej med.

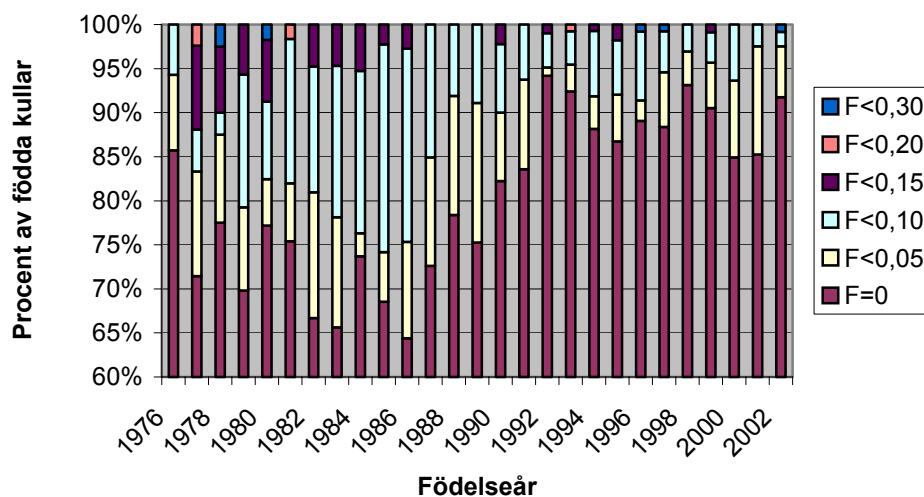


Figur B.3. . Genomsnittlig inavelsgrad fördelad på andelen känd härstamning och födelseår för rottweiler. De hundar med ett pedigree completeness index understigande 0,7 finns ej med.

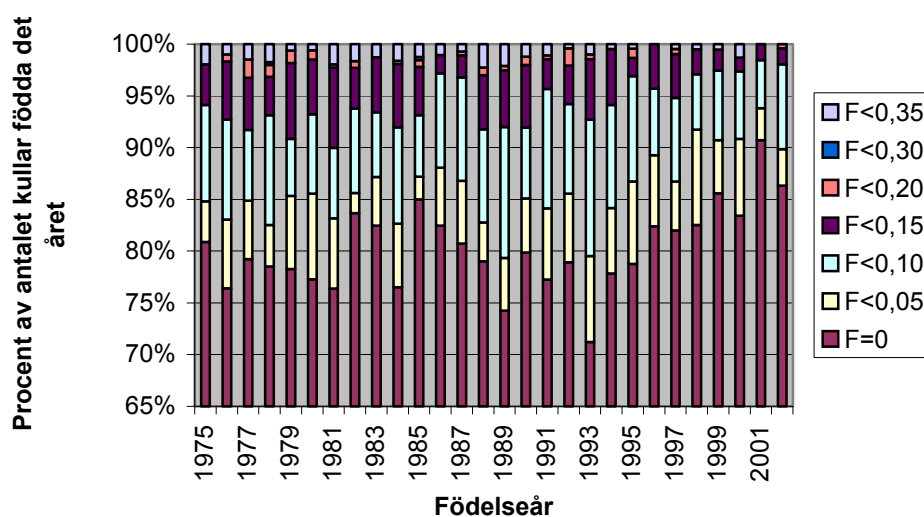


Figur B.4. . Genomsnittlig inavelsgrad fördelad på andelen känd härstamning och födelseår för west highland white terrier. De hundar med ett pedigree completeness index understigande 0,7 finns ej med.

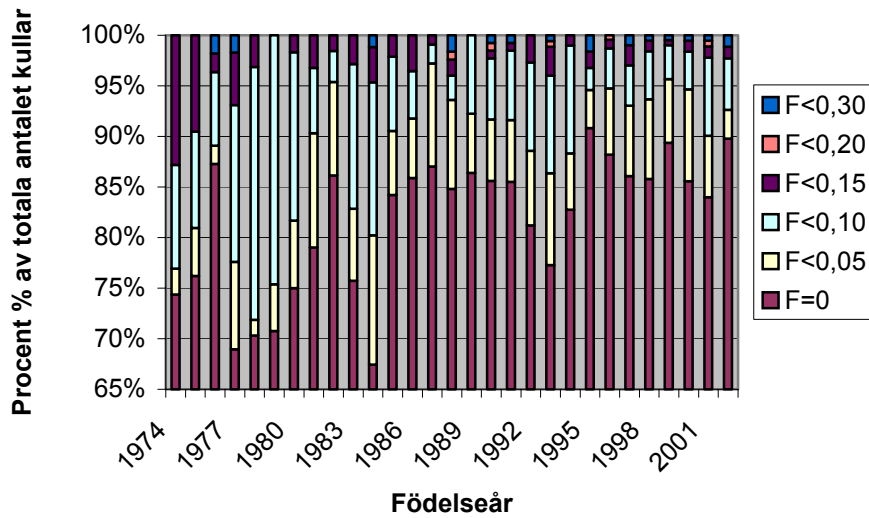
BILAGA C: Nära släktskapsparningar



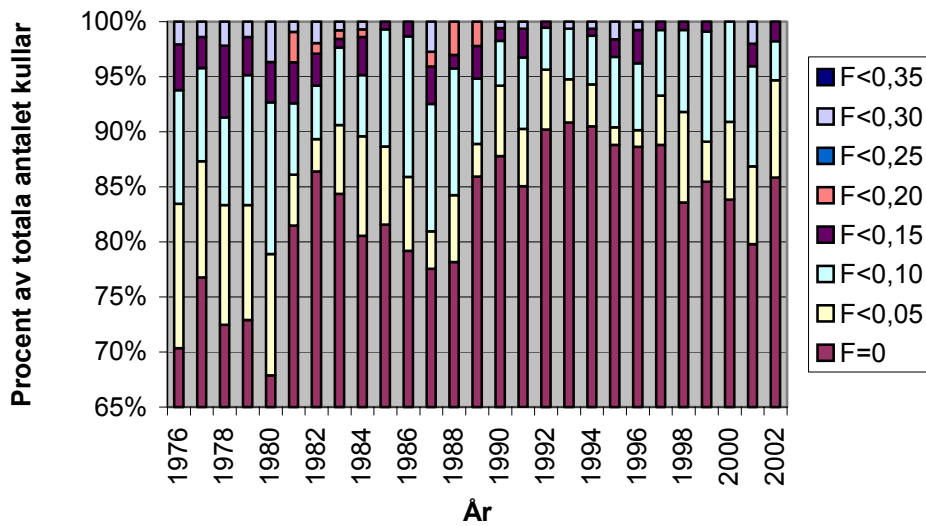
Figur C.1. Nära släktskapsparningar inom berner sennenhund. Observera att skalan på y-axeln börjar vid 60 %.



Figur C.2. Nära släktskapsparningar inom cocker spaniel. Observera att skalan på y-axeln börjar vid 65 %.

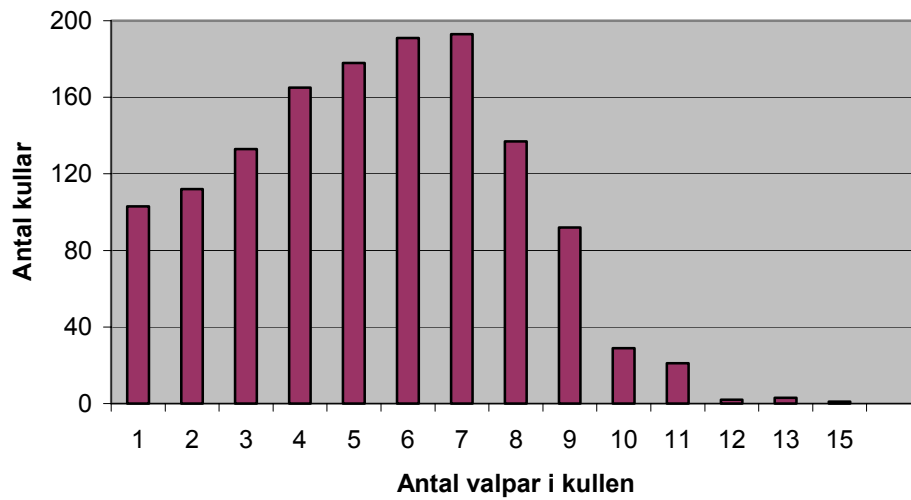


Figur C.3. Nära släktskapsparningar inom rottweiler. Observera att skalan på y-axeln börjar vid 65 %.

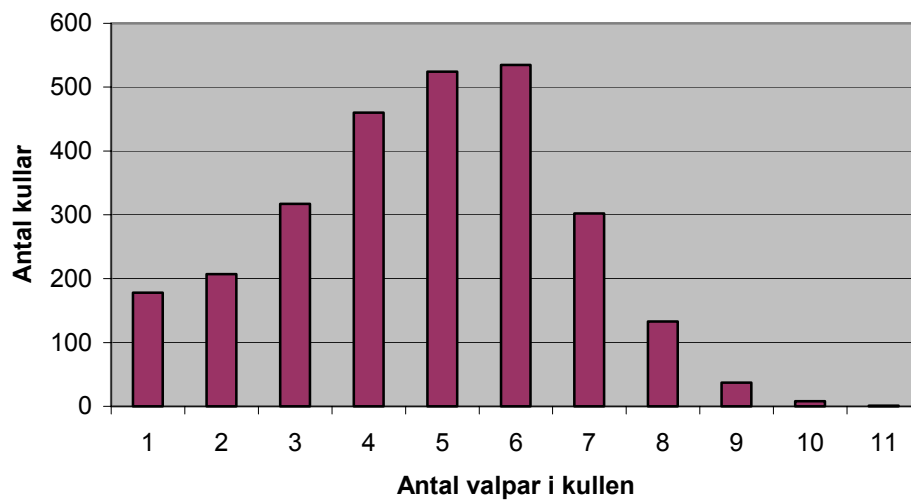


Figur C.4. Nära släktskapsparningar inom west highland white terrier. Observera att skalan på y-axeln börjar vid 65 %.

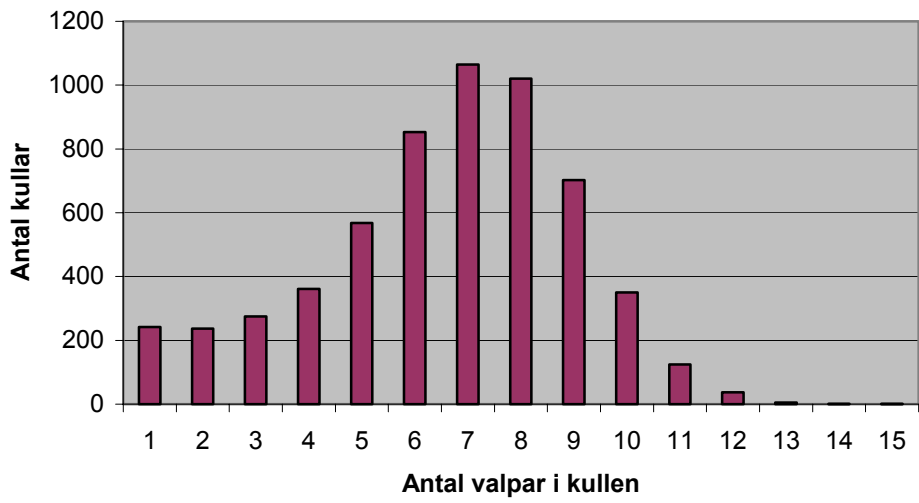
BILAGA D: Fördelning av kullstorlek



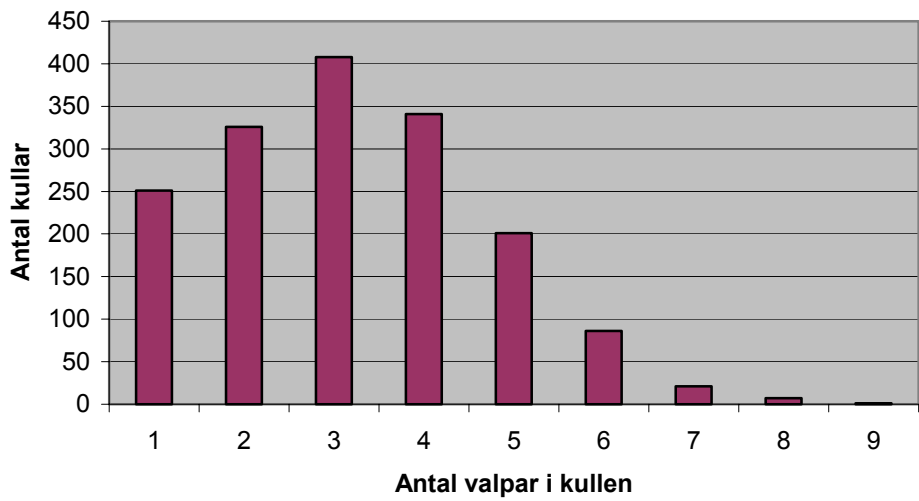
Figur D.1. Fördelning av antalet valpar hos berner sennenhund.



Figur D.2. Fördelning av antalet valpar hos cocker spaniel.



Figur D.3. Fördelning av antalet valpar hos golden retriever.



Figur D.4. Fördelning av antalet valpar hos west highland white terrier.

BILAGA E: Total inavel

Tabell E.1. Total inavel för berner sennenhund. Kullens totala inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns totala inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20
0		6	6	1	
<0,05	3 7,33	4,67 401	4,50 214	8,00 55	4 4,25
<0,10		278	228	54	2
<0,15		5,35 31	5,33 45	5,52 19	5,00 1
<0,20		3,55 4	5,20 5	5,53 1	7,00
<0,30		5,00 2	5,20	5,00	
		5,50			

Tabell E.2. Total inavel för cocker spaniel. Kullens totala inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns totala inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	<0,25	<0,30
0		41	15	2	3		
<0,05	43 5,02	4,61 1326	4,87 317	6,00 107	4,67 34	11 4,36	18 5,33
<0,10	12 5,75	333 4,74	96 4,52	40 4,13	14 4,14	1 1,00	4 5,00
<0,15	8 5,13	90 4,53	46 4,39	24 4,33	6 5,00	2 3,50	5 6,20
<0,20	1 1,00	34 3,91	17 4,53	9 4,67	2 4,50	3 2,67	
<0,25	4 3,75	5 3,20	5 4,60	1 4,00	2 2,50		
<0,30	8 3,75	11 4,18	1 2,00				
<0,35			1 1,00				

Tabell E.3. Total inavel för golden retriever. Kullens totala inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns totala inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	<0,25	<0,30
0		5 6,20	3 7				
<0,05	9 7,56	1174 6,67	561 6,67	128 6,70	10 5,40	3 6,33	2 6,00
<0,10		724 6,51	1473 6,62	518 6,25	40 6,78	2 4,50	4 6,50
<0,15		66 6,61	481 6,48	491 6,46	38 5,89	4 5,00	
<0,20		14 6,79	28 6,54	29 6,38	7 5,14	4 6,50	
<0,25			2 2,00	9 7,33	2 6,50		
<0,30			5 6,80	1 4,00			
<0,35				1 5,00			
<0,40							3 3,33

Tabell E.4. Total inavel för rottweiler. Kullens totala inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns totala inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	<0,25	<0,30
0		52 5,96	20 5,85	1 9,00			1 1,00
<0,05	59 6,69	895 6,41	218 6,16	34 6,29	11 5,64	5 6,80	2 6,00
<0,10	5 7,20	221 6,00	71 6,37		1 5,00		
<0,15	1 11,00	20 5,99	15 3,87	3 5,33			
<0,20		7 4,57	8 7,50				
<0,25		1 9,00					
<0,30		7 5,00	2 3,00				
<0,35			1 2,00		1 1,00		

BILAGA F: Ny inavel

Tabell F.1. Inavelsgrad på tre generationer för berner sennenhund. Kullens nya inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursiv).

	0	<0,05	<0,10	<0,15
0	1002	105	75	6
	<i>5,43</i>	<i>5,34</i>	<i>5,07</i>	<i>5,17</i>
<0,05	78	6	8	
	<i>5,33</i>	<i>4,17</i>	<i>5,88</i>	
<0,10	63	6	4	1
	<i>4,71</i>	<i>5,17</i>	<i>7,25</i>	<i>4,00</i>
<0,15	3			
	<i>5,67</i>			
<0,20			1	
			<i>7,00</i>	
<0,30	2			
	<i>5,50</i>			

Tabell F.2. Inavelsgrad på tre generationer för golden retriever. Kullens nya inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursiv).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	0,25-0,30
0	4737	478	166	23	6
	<i>6,56</i>	<i>6,58</i>	<i>6,37</i>	<i>5,70</i>	<i>6,33</i>
<0,05	211	19	8		
	<i>6,73</i>	<i>5,79</i>	<i>7,00</i>		
<0,10	127	13	6		
	<i>6,41</i>	<i>6,46</i>	<i>6,67</i>		
<0,15	28	4	2	3	
	<i>6,50</i>	<i>6,25</i>	<i>7,50</i>	<i>6,00</i>	
0,25-0,30	7				2
	<i>6,14</i>				<i>4,50</i>
<0,40					1
					<i>1,00</i>

Tabell F.3. Inavelsgrad på tre generationer för rottweiler. Kullens nya inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	<0,30
0	1198	120	76	25	5	3
	<i>6,41</i>	<i>5,63</i>	<i>6,26</i>	<i>6,08</i>	<i>6,80</i>	<i>4,33</i>
<0,05	100	3	5			
	<i>6,19</i>	<i>7,00</i>	<i>6,20</i>			
<0,10	82	4	6	2		
	<i>5,82</i>	<i>2,00</i>	<i>6,67</i>	<i>5,50</i>		
<0,15	14	6	1			
	<i>4,43</i>	<i>8,67</i>	<i>4,00</i>			
<0,20	1					
	<i>9,00</i>					
<0,30	8	1	1	1		
	<i>4,63</i>	<i>4,00</i>	<i>2,00</i>	<i>1,00</i>		

Tabell F.4. Inavelsgrad på tre generationer för west highland white terrier. Kullens nya inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	0,25-0,30
0	1228	95	81	19	6	5
	<i>3,17</i>	<i>3,06</i>	<i>3,01</i>	<i>3,74</i>	<i>2,67</i>	<i>3,6</i>
<0,05	68	6	5	3		
	<i>3,46</i>	<i>3,50</i>	<i>2,20</i>	<i>3,00</i>		
<0,10	66	11	12	2	2	
	<i>3,39</i>	<i>3,27</i>	<i>3,25</i>	<i>3,50</i>	<i>2,50</i>	
<0,15	15		3	1		
	<i>3,53</i>		<i>3,00</i>	<i>2,00</i>		
<0,20	1		6			
	<i>1,00</i>		<i>4,17</i>			
0,25-0,30	7					
	<i>3,29</i>					

BILAGA G: Gammal inavel

Tabell G.1. Gammal inavel för berner sennenhund. Kullens gamla inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15
0		8	5	
		5,13	4,4	
<0,05	3	541	214	19
	7,33	5,52	5,20	5,74
<0,10		281	234	24
		5,12	5,36	6,30
<0,15		4	23	3
		3,75	5,57	4,67
<0,20			1	
			3,00	

Tabell G.2. Gammal inavel för cocker spaniel. Kullens gamla inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20
0		48	12	1	
		4,79	4,42	5,00	
<0,05	68	1883	242	19	
	4,90	4,80	4,72	4,68	
<0,10	7	285	81	9	2
	5,14	4,59	4,30	3,44	6,50
<0,15	1	29	11	1	
	3,00	4,00	4,36	3,00	
<0,20		3			
		4,00			

Tabell G.3. Gammal inavel för golden retriever. Kullens gamla inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20
0		6 <i>6,00</i>	2 <i>8,00</i>		
<0,05	9 <i>7,56</i>	1404 <i>6,62</i>	543 <i>6,67</i>	72 <i>7,03</i>	
<0,10		751 <i>6,53</i>	1609 <i>6,60</i>	473 <i>6,28</i>	16 <i>7,19</i>
<0,15		25 <i>6,24</i>	457 <i>6,46</i>	437 <i>6,41</i>	16 <i>5,81</i>
<0,20			3 <i>7,33</i>	17 <i>5,65</i>	1 <i>8,00</i>

Tabell G.4. Gammal inavel för west highland white terrier. Kullens gamla inavelsgrad avläses lodrät längst ut till vänster. Moderns nya inavelsgrad avläses längst upp horisontellt. För varje grupp anges antal kullar och genomsnittlig kullstorlek (kursivt).

	0	<0,05	<0,10	<0,15	<0,20	<0,25
<0,05	6 <i>4,00</i>	1263 <i>3,19</i>	164 <i>3,34</i>	8 <i>2,25</i>	2 <i>3,00</i>	1 <i>5,00</i>
<0,10		144 <i>3,11</i>	37 <i>2,89</i>	5 <i>3,2</i>		
<0,15		6 <i>1,83</i>	2 <i>2,50</i>	1 <i>1,00</i>		
<0,20		1 <i>3,00</i>			1 <i>1,00</i>	
<0,25			1 <i>6,00</i>			