650 Beretning fra
Statens Husdyrbrugsforsøg

L. Gjøl Christensen og Jørn Pedersen
Afdelingen for forsøg med kvæg og får

Krydsning af malkekvægracer

Crossbreeding of Dairy Cattle

With English summary and subtitles

I kommission hos Landhusholdningsselskabets forlag,
Rolighedsvej 26, 1958 Frederiksberg C.

Trykt i Frederiksberg Bogtrykkeri a·s 1988

FORORD

Avlsarbejdet inden for malkekvæget har hidtil været baseret på renavlens principper; at der er sket og stadig sker en indføring af arveanlæg fra nærtstående fremmede racer har ikke ændret herved. Det teoretiske grundlag og den organisatoriske struktur for dette avlsarbejde er stadigt forbedret, ligesom de reproduktionstekniske muligheder udnyttes bedre og bedre. Den avlsmæssige fremgangstakt for en række vigtige produktionsegenskaber i vore malkekvægracer er derfor større end nogensinde.

Renavlens muligheder for at forbedre vore kvægracer er imidlertid afhængig af egenskabernes arvbarhed og arvelige variation. For egenskaber med lav arvbarhed og ringe variation er det vanskeligt og i hvert fald meget tidkrævende at opnå en genetisk forbedring. Til sådanne hører en række brugsmæssigt vigtige egenskaber, specielt frugtbarheds- og konstitutionsegenskaberne, men det er ikke mindst disse, som fremtidens kvægbrugere - af mange grunde - vil efterspørge.

Både avlsteoretiske overvejelser og talrige forsøg med andre dyrearter viser, at disse egenskaber udviser en betydelig krydsningsfrodighed. En mulig fremtidig avlsmetode inden for malkekvægholdet kunne derfor blive at kombinere renavl og krydsning i et kontrolleret avlsprogram. Med dette som baggrund blev der i 1972 iværksat et race- og krydsningsforsøg på Næsgaard Agerbrugsskole, i hvilket der er anvendt renavl og forskellige krydsningssystemer baseret på sæd af tyre af racerne Rød Dansk Malkerace, Holstein Friesian og Finsk Ayrshire.

Det Classenske Fideicommis takkes for at have accepteret forsøgets placering på Næsgaard. Fhv. forstander P. Hartvig Larsen bringes en varm tak for hans initiativ til samarbejde om forsøget og for hans engagement og store interesse under de første år af forsøgets gennemførelse. Forpagter K. Klitgaard bringes ligeledes en tak for sin velvillige indstilling og samarbejde under forsøgets senere faser på Næsgaard.

Forsøgsassistenterne T. Skov Jensen, Chr. Sonne Jensen, P. Vollesen, L. Heiredal og V. Johansen takkes for omhyggelige registreringer og indberetning af forsøgsdata til afdelingen.

En særlig tak rettes til assistent U. T. Christensen, der gennem hele forsøgsperioden med stor omhu og ansvarlighed har forestået den EDB-mæssige behandling af de indberettede data og haft løbende kontakt med forsøgsassistent og staldpersonalet på Næsgaard.

Lic.agro. T. Liboriussen og stud.lic.agro. M. Vestergaard Jensen takkes for kritisk gennemgang af manuskriptet og for mange værdifulde diskussioner.

Jonna Pedersen takkes for omhyggelig renskrivning af manuskriptet.

København, september 1988. A. Neimann-Sørensen.

INDHOLDSFORTEGNELSE

Side

SAMMENDRAG 11
SUMMARY 15
1 INDLEDNING 19
2 KRYDSNINGSTEORI 23
2.1 Heterosis 25
2.2 Årsager til heterosis 26
2.2.1 Dominans 26
2.2.2 Epistasi 32
2.3 Beregningseksempel 36
2.4 Modeller til beregning af krydsningseffekter 41
2.4.1 Additive genvirkninger og dominans 41
2.4.2 Additiv x Additiv genvirkning 42
2.4.3 Additiv x Dominans genvirkning 52
2.4.4 Dominans x Dominans genvirkning 52
2.5 Parental heterosis 55
2.6 Generel og speciel kombinationsevne 57
2.7 Skalaeffekter 59
2.8 Komplementaritet 60
2.9 Vekselvirkning mellem heterosis og miljø 61
2.10 Sammendrag 62
3 TIDLIGERE KRYDSNINGSFORSØG 65
3.1 Stationsforsøg 65
3.2 Feltforsøg 68
3.3 Sammendrag 70
4 NÆSGAARD-FORSØGET 71
4.1 Forsøgets baggrund og formål 71
4.2 Forsøgsplanen 73
4.2.1 Valg af racer 76
4.2.2 Udgangsmaterialet 79
4.2.3 Valg og anvendelse af tyre 80
4.2.4 Fodring og management 81
4.2.5 Registrering, dataindsamling og styring 83
4.3 Datamaterialet 84
4.4 Analysemetoder 89

Side

4.5 Resultater 96
4.5.1 Ydelsesegenskaberne 96
4.5.1.1 Materiale og metode 96
4.5.1.2 Additive geneffekter og dominanseffekter . 102
4.5.1.3 Rekombinationseffekter 109
4.5.1.4 Effekt af racekombination 112
4.5.1.5 Modellernes prediktionsegnethed 115
4.5.2 Kødernes holdbarhed 118
4.5.2.1 Materiale og metode 118
4.5.2.2 Afgangsårsager 119
4.5.2.3 Afgangsprocent og tidspunkt for afgang ... 121
4.5.2.4 Race- og krydsningseffekter 122
4.5.2.5 Effekt af racekombination 125
4.5.2.6 Modellernes prediktionsegnethed 127
4.5.3 Frugtbarhedsegenskaberne 127
4.5.3.1 Materiale og metode 127
4.5.3.2 Race- og krydsningseffekter 132
4.5.3.3 Effekt af racekombination 135
4.5.3.4 Modellernes prediktionsegnethed 137
4.5.4 Sygdomme hos køer 137
4.5.4.1 Materiale og metode 137
4.5.4.2 Race- og krydsningseffekter 140
4.5.4.3 Effekt af racekombination 144
4.5.4.4 Modellernes prediktionsegnethed 146
4.5.5 Kødernes alder, vægt og tilvækst 147
4.5.5.1 Materiale og metode 147
4.5.5.2 Race- og krydsningseffekter 150
4.5.5.3 Effekt af racekombination 154
4.5.5.4 Modellernes prediktionsegnethed 156
4.5.6 Kælvnings- og fødselsegenskaber 156
4.5.6.1 Materiale og metode 156
4.5.6.2 Race- og krydsningseffekter 158
4.5.6.3 Effekt af racekombination 164
4.5.7 Sygdom og afgang i opdrætningsperioden 167
4.5.7.1 Materiale og metode 167
4.5.7.2 Race- og krydsningseffekter 169

Side

4.5.7.3 Effekt af racekombination 173
4.5.7.4 Modellernes prediktionsegnethed 174
4.5.8 Samlet vurdering 174
4.5.8.1 Materiale og metode 175
4.5.8.2 Race- og krydsningseffekter for ungdyr ... 181
4.5.8.3 Race- og krydsningseffekter for køer 186
4.5.8.4 Effekt af racekombination 191
4.5.8.5 Modellernes prediktionsegnethed 192
5 DISKUSSION OG KONKLUSION 195
LITTERATURLISTE 209
APPENDIKS 217

LIST OF CONTENTS

Page

DANISH SUMMARY 11
ENGLISH SUMMARY 15
1 INTRODUCTION 19
2 THEORY OF CROSSBREEDING 23
2.1 Heterosis 25
2.2 Reasons for heterosis 26
2.2.1 Dominance 26
2.2.2 Epistasis 32
2.3 Arithmetical example 36
2.4 Models for estimation of crossbreeding effects 41
2.4.1 Additive gene effects and dominance 41
2.4.2 Additive x Additive gene effects 42
2.4.3 Additive x Dominance gene effects 52
2.4.4 Dominance x Dominance gene effects 52
2.5 Parental heterosis 55
2.6 General and specific combining ability 57
2.7 Scale effects 59
2.8 Complementarity 60
2.9 Interaction between heterosis and environment 61
2.10 Summary 62
3 PREVIOUS CROSSBREEDING EXPERIMENTS 65
3.1 Station experiments 65
3.2 Field experiments 68
3.3 Summary 70
4 THE NÆSGAARD EXPERIMENT 71
4.1 The background and purpose of the experiment 71
4.2 Experimental design 73
4.2.1 Selection of breeds 76
4.2.2 The basic material 79
4.2.3 Selection and use of sires 80
4.2.4 Feeding and management 81
4.2.5 Registration, data collection and steering 83
4.3 The data material 84
4.4 Method of analysis 89

Page

4.5 Results 96
4.5.1 The milk production traits 96
4.5.1.1 Material and methods 96
4.5.1.2 Additive gene effects and dominance 102
4.5.1.3 Recombination effects 109
4.5.1.4 Effect of breed combination 112
4.5.1.5 Goodness of fit 115
4.5.2 Stayability of cows 118
4.5.2.1 Material and methods 118
4.5.2.2 Reasons for death and culling 119
4.5.2.3 Culling percentage and culling time 121
4.5.2.4 Breed and crossbreeding effects 122
4.5.2.5 Effect of breed combination 125
4.5.2.6 Goodness of fit 127
4.5.3 The fertility traits 127
4.5.3.1 Material and methods 127
4.5.3.2 Breed and crossbreeding effects 132
4.5.3.3 Effect of breed combination 135
4.5.3.4 Goodness of fit 137
4.5.4 Diseases of cows 137
4.5.4.1 Material and methods 137
4.5.4.2 Breed and crossbreeding effects 140
4.5.4.3 Effect of breed combination 144
4.5.4.4 Goodness of fit 146
4.5.5 Age, weight and weight gain of the cows 147
4.5.5.1 Material and methods 147
4.5.5.2 Breed and crossbreeding effects 150
4.5.5.3 Effect of breed combination 154
4.5.5.4 Goodness of fit 156
4.5.6 Calving difficulties, still birth and associated traits 156
4.5.6.1 Material and methods 156
4.5.6.2 Breed and crossbreeding effects 158
4.5.6.3 Effect of breed combination 164
4.5.7 Diseases and culling in the rearing period 167
4.5.7.1 Material and methods 167

Side

4.5.7.2 Breed and crossbreeding effects 169
4.5.7.3 Effect of breed combination 173
4.5.7.4 Goodness of fit 174
4.5.8 Total merit 174
4.5.8.1 Material and methods 175
4.5.8.2 Breed and crossbreeding effects for young stock 181
4.5.8.3 Breed and crossbreeding effects for cows . 186
4.5.8.4 Effect of breed combination 191
4.5.8.5 Goodness of fit 192
5 DISCUSSION AND CONCLUSION 195
REFERENCES 209
APPENDIX 217

SAMMENDRAG

I perioden 1972 - 1985 blev der på Næsgaard Agerbrugsskole gennemført et krydsningsforsøg med racerne Finsk Ayrshire, Holstein Friesian og Rød Dansk Malkerace. Hele besætningen - ca. 340 køer + opdræt pr. år - indgik i forsøget. Foruden renracede kontrolgrupper blev der etableret forskellige 2- og 3-race krydsninger mellem de tre racer. Der blev udelukkende anvendt afkomsundersøgte tyre (i alt 49) i alle grupper. Forsøgets formål var at fastlægge krydsningseffekternes størrelse for en række egenskaber hos køer og opdræt.

Før analyseringen af datamaterialet blev der gennemført et omfattende litteraturstudium af krydsningsteorier og tidligere krydsningsforsøg. På baggrund heraf konkluderes, at der foruden dominanseffekter ofte kan optræde epistatiske effekter ved krydsning. Dette gælder specielt for egenskaber, der har været genstand for selektion i flere generationer. Af denne grund er det ikke muligt at forudsige graden af heterosis ved videre krydsning alene på grundlag af F_1-heterosis. Af epistatiske effekter må AxA-vekselvirkning anses for at være den vigtigste.

Ved krydsning vil der som følge af generne rekombination ske en nedbrydning af forældreracernes genkomplekser. Effekten heraf betegnes rekombinationseffekt (rekombinationstab). Det konkluderes, at flere af de i litteraturen foreslåede modeller til beregning af AxA-vekselvirkning er funktioner af hinanden og derfor kan beskrive de genetiske effekter med samme sikkerhed.

Analyseringen af datamaterialet blev foretaget ved hjælp af tre forskellige versioner af "Animal Model": dominansmodellen, rekombinationsmodellen (dominans + AxA-vekselvirkning) og en model, hvor de forskellige krydsningskombinationer indgik som faste effekter. Rekombinationsmodellen var gennemgående bedre end dominansmodellen til at prediktere de opnåede krydsningseffekter.

Ved analyseringen af kælvnings- og fødselsegenskaberne indgik såvel individuelle som maternelle genetiske effekter i modellen.

For den overvejende del af egenskaberne fandtes gunstig F_1-heterosis uanset hvilken model, der blev anvendt. For 305 dages laktationsydelserne fandtes relativt store og negative rekombinationseffekter, således at den opnåede heterosis ved fortsat rotationskrydsning var ubetydelig.

Kalvenes overlevelsesevne i det første halve leveår samt køernes holdbarhed udviste betydelig grad af krydsningsfrodighed. Rekombinationseffekterne og dermed effekten af fortsat krydsning var gunstige for disse egenskaber.

Både hvad angår sygdomsresistens og reproduktionsegenskaberne fandtes forholdsvis små, men overvejende gunstige krydsningseffekter.

Vægt og tilvækst egenskaberne udviste generelt positiv heterosis både i F_1-generationen og ved fortsat krydsning.

For dødfødsler og kælvningsbesvær hos 1. kalvs køer var der stærk ugunstig individuel heterosis, men gunstig maternel heterosis, således at fortsat rotationskrydsning kan forventes at have ringe effekt på disse egenskaber.

F_1-heterosis for det samlede udbytte målt pr. kviekalv fra fødsel til 1. kælvning eller afgang blev 9.9% (dominansmodellen). Det tilsvarende estimat for den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning (rekombinationsmodellen) blev 19.4%.

For køerne blev F_1-heterosis for det samlede udbytte pr. kælvekvie i de første 3 produktionsår 21.2% (dominansmodellen), og den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning 30.4% (rekombinationsmodellen). Disse heterosisestimater var ikke i særlig grad påvirket af ændringer i de anvendte prisforhold. En væsentlig del af krydsningsfrodigheden for det samlede udbytte hos både køer og opdræt kunne tilskrives betydelig bedre holdbarhed og overlevelsesevne hos krydsningerne end hos de renracede dyr. Den forøgede overlevelsesevne kunne ikke forklares alene ud fra gunstig heterosis for ydelse, reproduktion og sygdomsfrekvens, men må tilskrives krydsningernes generelle overlegenhed i konstitution.

Det konkluderes, at der ved krydsning af malkeracer kan forventes betydelig totaløkonomisk heterosis, og at krydsning især vil være fordelagtig i besætninger med suboptimale miljøforhold.

De vigtigste resultater fra analyseringen af de enkelte egenskaber er anført i følgende oversigt, der viser den beregnede F_1-heterosis fra dominansmodellen og den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning beregnet ved hjælp af rekombinationsmodellen.

Hovedresultater

Den gennemsnitlige F_1-heterosis ved krydsning af Finsk Ayrshire, RDM og Holstein Friesian, samt den opnåede heterosis ved 3-race rotationskrydsning af disse racer.

Ugunstige estimater for heterosis er mærket med u.

Periode/ Egenskab	Antal observationer	Gennemsnit	F_1-heterosis, dominansmodel	Opnået heterosis, rekombinationsmodel
Fødsel til 1/2 år				
Diarré, %	2038	12.3	-8.1	-9.2
Lungebetændelse, %	2038	32.1	-5.2	-6.5
Andre sygdomme, %	2038	8.3	-2.7	-1.9
Alle sygdomme, %	2038	45.5	-11.9	-14.5
Dødelighed, %	2038	15.5	-8.3	-15.1
1/2 år til kælvning				
Alle sygdomme, %	1340	6.8	-0.3	-1.7
Dødelighed, %	1340	2.7	1.2u	-0.1
1. kælvning og fremefter				
Alder v. 1. kælvn., dage	1344	768	-9.7	-8.7
Alder v. 2. kælvn., dage	917	1155	-13.0	-48.1
Vægt v. 1. kælvning	1214	457	8.7	18.3
Vægt v. 2. kælvning	853	552	22.3	21.6
Vægt v. senere kælvninger	823	602	30.3	35.1
Tilvækst 0-80 dage af:				
1. laktation, kg	1107	0.8	3.6	-7.1
2. laktation, kg	757	-25.0	-2.9	-1.9
Senere laktation, kg	715	-37.0	-19.5	-23.0
Tilvækst 80-300 dage af:				
1. laktation, kg	1024	86.0	15.6	20.6
2. laktation, kg	608	77.1	10.9	5.6
Senere laktation, kg	561	66.8	-4.7	-22.8
305 dages laktationsydelse:				
Mælk, kg	2012	5810	390	-244u
Smørfedt, kg	2012	233.2	15.3	-3.7u
Protein, kg	2012	199.6	14.7	-7.6u
3 års totalydelse:				
Mælk /365 foderdage, kg	870	5871	524	65
Smf. /365 foderdage, kg	870	241.5	19.3	-2.4u
Prot./365 foderdage, kg	870	203.0	20.0	2.0
Mælk pr. år, kg	870	4234	770	1211
Smf. pr. år, kg	870	173.2	29.4	46.4
Prot. pr. år, kg	870	146.6	27.3	39.4

fortsættes

fortsat

Periode/ Egenskab	Antal observationer	Gennemsnit	F_1-heterosis, dominansmodel	Opnået heterosis, rekombinationsmodel
Frugtbarhed, kvier				
Drægtige v. 1. ins., %	1447	50.4	4.1	-1.6^u
Antal ins./drægtighed	1441	2.05	-0.03	0.19^u
Afstand 1. ins. - drægtighed, dage	1446	36.2	-5.8	-1.2
Frugtbarhed, køer				
Drægtige v. 1. ins., %	2503	45.7	-0.4^u	-1.5^u
Antal ins./drægtighed	2391	2.07	0.02^u	0
Afstand 1. ins. - drægtighed, dage	2547	48.2	-11.1	-9.2
Afstand kælvn. - 1. ins., dage	2815	72.5	-1.4	-2.1
Tomperiode, dage	2622	126	-15.0	-13.1
Kælvningsinterval, dage	2383	406	-15.0	-8.7
Sygdom, køer				
Stofskifte pr. 100 lakt.	2756	20.5	3.5^u	-3.8
Lemmer/klove - -	2756	26.2	-6.2	-6.1
Reproduktion - -	2756	38.4	-2.2	-0.1
Mastitis - -	2756	54.6	0.1^u	20.6^u
Andre sygd. - -	2756	18.8	-1.0	0.7^u
Alle sygd. - -	2756	158.9	-5.8	11.3^u
Holdbarhed, køer				
Overlevende efter 1 år, %	1185	82.7	4.2	12.7
Overlevende efter 2 år, %	1035	51.9	18.0	21.8
Overlevende efter 3 år, %	870	30.7	9.5	17.0
Foderdage efter 1 år	1185	337	7	16
Foderdage efter 2 år	1035	587	53	130
Foderdage efter 3 år	870	766	122	224
			Heterosis	
Fødselsegenskaber, kvier			Individuel	Maternel
Kælvningsbesvær, %	1301	10.8	16.4^u	-15.1
Dødfødsler, %	1301	8.0	5.4^u	-4.2
Tilbageholdt efterbyrd, %	1301	10.5	-0.6	1.5^u
Drægtighedsperiode, dage	1301	278.1	-1.5	1.3
Kalvens fødselsvægt, kg	1301	38.0	1.0	0
Fødselsegenskaber, køer				
Kælvningsbesvær, %	1631	2.9	2.9^u	-2.4
Dødfødsler, %	1631	4.4	-2.4	2.4^u
Tilbageholdt efterbyrd, %	1631	20.5	-12.9	12.6^u
Drægtighedsperiode, dage	1631	278.5	0.6	-0.9
Kalvens fødselsvægt, kg	1631	40.7	0.6	-0.1

SUMMARY

In the period 1972 to 1985 a large crossbreeding experiment was carried out at "Næsgaard" to examine the benefits by systematic crossing of the following dairy breeds: Finnish Ayrshire, Red Danish and Holstein Friesian. The experiment comprised the whole herd consisting of approximately 340 cows per year and a corresponding number of female young stock. Besides purebred lines different 2- and 3-breed crossbred groups were established by using selected sires of the three breeds. Totally 49 sires (16 + 17 + 16) were used.

Based on a review of literature it was concluded that in addition to dominance effects attention should be paid to epistatic effects when analysing data from crossbreeding experiments. Epistasis seems particularly to be of importance for traits which have been subject for selection in the parental breeds for several generations. By crossing such breeds favourable epistatic combinations established in the parental breeds may be lost. Consequently the magnitude of heterosis in advanced crossbred populations should not be predicted from F_1-heterosis and the retained degree of heterozygosity. It is indicated that AxA-interaction is the most important kind of epistatic effects when dealing with traits under selection e.g. milk yield in dairy cows. For some traits epistatic effects may result in favourable effects of recombination in the crossbreds.

Different models for estimating effects of recombination caused by two-locus AxA-interaction (Dickerson, 1973; Kinghorn, 1980; Hill, 1982) were compared. It was concluded that the three models result in identical determination, and that the genetic effects estimated by the models are functions of each other's.

The data from Næsgaard were analysed by three different models (Animal Model): a dominance model, a recombination model (including both dominance and AxA-interaction), and a model in which the different purebred and crossbred groups were included as fixed effects. "Goodness of fit"-analysis indicated that for most traits the recombination model was superior to the dominance model in predicting the obtained estimates of the crossbred groups. For stillbirth, calving difficulties and associated traits maternal genetic effects were included in the model.

For most of the traits analysed the estimates of F_1-heterosis from the three versions of the model indicated a potential economic advantage for crossbreeding. Large negative recombination effects were found for 305 days lactation yield of milk, fat and protein, indicating that roughly all F_1-heterosis was lost in advanced 2- and 3-breed rotational crossing. For survival rate in the rearing period and for stayability of cows the estimates of F_1-heterosis and recombination effects were positive.

The estimates of individual heterosis for stillbirth and calving difficulties at heifer calvings were large and positive (unfavourable). The corresponding estimates of maternal heterosis were of similar size but with opposite sign (favourable).

F_1-heterosis for total economic merit (expressed per liveborn female calf from birth to 1st calving or culling) was 9.9% when estimated by the dominance model. The obtained heterosis by 3-breed rotational crossing estimated by the recombination model was 19.4%.

The total merit for cows was expressed per heifer in a 3 years period from 1st calving. F_1-heterosis was 21.2% (dominance model), and the obtained heterosis by 3-breed rotational crossing was 30.4% (recombination model). The estimates of heterosis for total merit were only slightly dependent on the prices used.

A major part of the heterosis for total merit was due to good stayability and high survival rate of crossbreds. The high survival rate among crossbred cows could not be explained by favourable heterosis for yield, reproduction and resistance to diseases but was rather due to general superiority in constitution (robustness).

It was concluded that crossbreeding of dairy cattle breeds can be expected to produce a considerable amount of economic heterosis and that crossbreeding is particularly beneficial in herds with sub-optimum environmental conditions.

The main results for each of the traits are given in the following table which shows the estimated F_1-heterosis from the dominance model and the obtained heterosis at advanced 3-breed rotational crossing estimated by the recombination model.

Main results

The average F_1-heterosis by crossing Finnish Ayrshire, Red Danish and Holstein Friesian cattle, and the obtained heterosis by 3-breed rotational crossing of these breeds.

Unfavourable estimates of heterosis are indicated by the letter u.

Period/ Trait	No. of obser- vations	Average	F_1-hete- rosis, dominance model	Obtained heterosis, recombina- tion model
Birth to 1/2 year				
Enteritis, %	2038	12.3	-8.1	-9.2
Pneumonia, %	2038	32.1	-5.2	-6.5
Other diseases, %	2038	8.3	-2.7	-1.9
All diseases, %	2038	45.5	-11.9	-14.5
Mortality, %	2038	15.5	-8.3	-15.1
1/2 year to calving				
All diseases, %	1340	6.8	-0.3	-1.7
Mortality, %	1340	2.7	1.2u	-0.1
1st calving and forward				
Age at 1st calving, days	1344	768	-9.7	-8.7
Age at 2nd calving, days	917	1155	-13.0	-48.1
Weight at 1st calving	1214	457	8.7	18.3
Weight at 2nd calving	853	552	22.3	21.6
Weight at 3rd + calving	823	602	30.3	35.1
Gain 0-80 days of:				
1st lactation, kg	1107	0.8	3.6	-7.1
2nd lactation, kg	757	-25.0	-2.9	-1.9
3rd + lactation, kg	715	-37.0	-19.5	-23.0
Gain 80-300 days of:				
1st lactation, kg	1024	86.0	15.6	20.6
2nd lactation, kg	608	77.1	10.9	5.6
3rd + lactation, kg	561	66.8	-4.7	-22.8
305 days lactation yield:				
Milk, kg	2012	5810	390	-244u
Fat, kg	2012	233.2	15.3	-3.7u
Protein, kg	2012	199.6	14.7	-7.6u
3 years total yield:				
Milk/365 days in the herd, kg	870	5871	524	65
Fat/365 days in the herd, kg	870	241.5	19.3	-2.4u
Protein/365 days in the herd, kg	870	203.0	20.0	2.0
Milk per year, kg	870	4234	770	1211
Fat per year, kg	870	173.2	29.4	46.4
Protein per year, kg	870	146.6	27.3	39.4

to be continued

continued

Period/ Trait	No. of obser- vations	Average	F_1-hete- rosis, dominance model	Obtained heterosis, recombina- tion model
Fertility, heifers				
Pregnant at 1st ins., %	1447	50.4	4.1	-1.6[u]
No. of ins./pregnancy	1441	2.05	-0.03	0.19[u]
Interval 1st ins. - preg- nancy, days	1446	36.2	-5.8	-1.2
Fertility, cows				
Pregnant at 1st ins., %	2503	45.7	-0.4[u]	-1.5[u]
No. of ins./pregnancy	2391	2.07	0.02[u]	0
Interval 1st ins. - preg- nancy, days	2547	48.2	-11.1	-9.2
Interval calvn. - 1st ins., days	2815	72.5	-1.4	-2.1
Interval calvn. - preg- nancy, days	2622	126	-15.0	-13.1
Calving interval, days	2383	406	-15.0	-8.7
Diseases, cows				
Metabolic per 100 lact.	2756	20.5	3.5[u]	-3.8
Legs & cloves - -	2756	26.2	-6.2	-6.1
Reproduction - -	2756	38.4	-2.2	-0.1
Mastitis - -	2756	54.6	0.1[u]	20.6[u]
Other diseases - -	2756	18.8	-1.0	0.7[u]
All diseases - -	2756	158.9	-5.8	11.3[u]
Stayability, cows				
Survived after 1 year, %	1185	82.7	4.2	12.7
Survived after 2 years, %	1035	51.9	18.0	21.8
Survived after 3 years, %	870	30.7	9.5	17.0
Days survived, 1 year	1185	337	7	16
Days survived, 2 years	1035	587	53	130
Days survived, 3 years	870	766	122	224
			Heterosis	
Calving traits, heifers			Individual	Maternal
Calving difficulties, %	1301	10.8	16.4[u]	-15.1
Stillbirth, %	1301	8.0	5.4[u]	-4.2
Retained placenta, %	1301	10.5	-0.6	1.5[u]
Gestation length, days	1301	278.1	-1.5	1.3
Birth weight, kg	1301	38.0	1.0	0
Calving traits, heifers				
Calving difficulties, %	1631	2.9	2.9[u]	-2.4
Stillbirth, %	1631	4.4	-2.4	2.4[u]
Retained placenta, %	1631	20.5	-12.9	12.6[u]
Gestation length, days	1631	278.5	0.6	-0.9
Birth weight, kg	1631	40.7	0.6	-0.1

KRYDSNING AF MALKEKVÆGRACER
CROSSBREEDING OF DAIRY CATTLE

L. Gjøl Christensen & Jørn Pedersen

1 INDLEDNING

I de fleste lande med højtudviklet kvægbrug har avlsarbejdet med kvæg hovedsageligt været baseret på renavl, idet såvel avlsdyr som produktionsdyr har tilhørt en given race. Dette har også været tilfældet i Danmark, hvor der i mange årtier har været tradition for renavl indenfor hver af de 4 danske malkeracer, som hver har sine karakteristiske ydre kendetegn, og som er mere eller mindre forskellige med hensyn til produktions- og brugsmæssige egenskaber. Forudsat, at de enkelte racers aktive avlsmasse er stor nok til at opfylde betingelserne for at gennemføre et effektivt avlsarbejde, kan det være en fordel at have flere højtforædlede racer til rådighed. Avl med flere konkurrerende racer kan således virke fremmende på samarbejdet indenfor den enkelte races brugere, hvilket gør det lettere at opstille og fastholde klare avlsmål og udnytte samme avlsmetoder. Desuden kan konkurrencen mellem racerne virke interessestimulerende og befordrende på anvendelsen af nye teknologiske hjælpemidler og avlsmetoder. Med flere racer til rådighed sikres tillige stor avlsmæssig variation i den samlede kvægbestand, hvorved produktionen af mælk og kød lettere kan tilpasses nutidens og fremtidens behov. Dette kan ske direkte ved raceskift, men ofte vil anvendelse af krydsning være en både billigere og mere effektiv løsning.

Hos de fleste husdyrarter er hovedbegrundelsen for at anvende krydsningssystemer at få en optimal udnyttelse af krydsningsfrodigheden. I kvægavlen derimod har den primære årsag til krydsning været at udnytte de additive genetiske forskelle mellem racerne. Hvis disse forskelle er tilstrækkeligt store, er det formålstjenligt at foretage et raceskift ved hjælp af en systematisk fortrængningskrydsning. Dette var eksempelvis tilfældet, da mange RDM-brugere gennem 60'erne og begyndelsen af 70'erne gik over til SDM, og det er også tilfældet, når mange europæiske lande gennem de seneste 25 år har

anvendt store mængder Holstein Friesian sæd til de lokale sortbrogede populationer. Er der tale om mindre raceforskelle kan der med fordel anvendes immigration, der betegner en mere begrænset overførsel af arveanlæg fra en eller flere racer til en anden. Ved immigration kan en races indavlsgrad reduceres, og der fås større genetisk variation og dermed større effekt af det hjemlige avlsarbejde. Desuden kan der for visse egenskaber opnås en betydelig genetisk forbedring, idet der kan anvendes stærkt selekterede tyre fra de valgte donorracer. Immigration betegnes derfor undertiden som forædlingskrydsning. Som eksempler kan anføres RDM's anvendelse af sæd fra toptyre af Amerikansk Brunkvæg og andre racer og Dansk Jersey's import af sæd fra andre landes jerseypopulationer.

Både fortrængnings- og forædlingskrydsning tager primært sigte på at frembringe en additiv genetisk ændring (forbedring) af udgangsracen. Krydsningsfrodigheden vil især optræde i første krydsningsgeneration, men reduceres betydeligt i de efterfølgende generationer. Imidlertid kan der udarbejdes alternative former for racekrydsning, som muliggør fortsat udnyttelse af krydsningsfrodigheden, for eksempel rotationskrydsning med 2 eller flere racer.

Størrelsen af krydsningsfrodigheden stiger generelt med stigende indavlsgrad hos de racer, der krydses, og jo mindre beslægtede de anvendte racer er, desto større krydsningsfrodighed kan der ventes. Desuden er krydsningsfrodigheden som hovedregel størst for egenskaber med lav arvbarhed, og for visse egenskaber - for eksempel overlevelsesevne og sygdomsresistens - vil krydsningsfrodigheden især komme til udtryk under belastende miljøforhold.

Med stigende besætningsstørrelse og arbejdsomkostninger samt mere intensive driftsformer og produktionssystemer er en række egenskaber med lav arvbarhed, herunder reproduktionsevne, holdbarhed og sygdomsresistens, blevet mere vigtige for kvægbrugets rentabilitet. Resultaterne fra krydsningsforsøg med forskellige husdyrarter har vist, at der kan ventes betydelig krydsningsfrodighed for disse egenskaber. Men også produktionsegenskaberne udviser ofte krydsningsfrodighed, og både fjerkræ-, svine- og kødkvægavlen har i mange år med held anvendt systematiske krydsningsprogrammer til at øge det økonomiske udbytte af produktionen.

I malkekvægholdet har en systematisk udnyttelse af krydsningsfrodigheden derimod ikke vundet indpas. En væsentlig årsag er køernes

ringe reproduktionsevne (en kalv pr. ko pr. år), som blandt andet bevirker, at kun en mindre del af produktionen kan baseres på F_1-krydsninger eller andre krydsninger, der udviser 100% krydsningsfrodighed. Desuden har det forsøgsmæssige grundlag for at iværksætte systematiske krydsningsprogrammer ikke været overbevisende nok.

En litteraturgennemgang af tidligere krydsningsforsøg med malkeracer (Pearson & McDowell, 1968; Turton, 1981) viser imidlertid, at der kun undtagelsesvis har været anvendt jævnbyrdige racer. Dette skyldes især, at Holstein Friesian - der som regel har været anvendt som den ene race - har været betydelig overlegen med hensyn til mælkeproduktion (kg mælk), og mælkeproduktionen har i de pågældende forsøg været langt den vigtigste egenskab i økonomisk henseende. Men i de fleste vestlige lande afregnes mælken i dag efter indholdet af mælkeprotein og smørfedt. Hvis kødproduktionsegenskaberne desuden har relativ stor økonomisk betydning, kan andre racer, herunder de bedste af de skandinaviske, vise sig at være værdige konkurrenter til Holstein Friesian ved en totaløkonomisk vurdering. Som anført af Cunningham (1973) og Touchberry (1978) er det i en sådan situation sandsynligt, at systematiske krydsningsprogrammer vil resultere i økonomiske fordele.

I modsætning til de avlsmæssige forbedringer, der fremkommer ved renavl, overføres krydsningseffekter ikke ubeskåret til de efterfølgende generationer. Skal krydsningsprogrammer derfor i længden være overlegne overfor renavl og forædlingskrydsning, må følgende betingelser opfyldes:

- Den del af den maksimale krydsningsfrodighed, der kan forventes bibeholdt i de efterfølgende generationer må være af en sådan størrelse, at krydsningspopulationen i produktions- og brugsmæssig henseende mindst er på højde med den bedste af forældreracerne.
- Effekten af det egentlige forædlingsarbejde i de rene racer må ikke reduceres væsentligt, som følge af krydsningen.

Den første af disse betingelser indebærer, at mulighederne for at udnytte krydsningsfrodigheden i praksis i høj grad afhænger af om de racer, der er til rådighed, er ligeværdige set fra et total økonomisk synspunkt. Desuden må det med rimelig sikkerhed kunne sandsyn-

liggøres, at størstedelen af den krydsningsfrodighed, der fremkommer i første krydsningsgeneration også vil være til stede i de efterfølgende generationer.

For at forudsige effekten af flere generationers systematiske racekrydsning er det derfor nødvendigt at analysere krydsningsdata omfattende mindst to krydsningsgenerationer.

Denne beretning omfatter følgende hovedafsnit:

1. En gennemgang af krydsningsteorien, herunder den genetiske og fysiologiske baggrund for krydsningsfrodighed.

2. En kort litteraturgennemgang omfattende de væsentligste krydsningforsøg med malkeracer.

3. En beskrivelse af krydsningsforsøget på Næsgaard Agerbrugsskole samt en præsentation af resultaterne fra dette forsøg, herunder en samlet økonomisk vurdering af krydsningseffekterne.

4. En sammenfattende diskussion af resultaterne fra tidligere krydsningsforsøg og Næsgaard-forsøget.

2 KRYDSNINGSTEORI

I mere end 250 år har det været kendt, at krydsning af forskellige populationer og linier indenfor planter og dyr som regel resulterer i afkom, der på flere områder klarer sig bedre end forældrene. Den første plantehybrid blev ifølge Zirkle (1952) beskrevet i 1716, og i 1912 indførte Shull (Shull, 1948) begrebet "heterosis" til at beskrive første gangs krydsningernes (F_1) overlegenhed overfor gennemsnittet af forældrelinierne. Heterosis er siden generelt blevet anvendt som udtryk for krydsningernes ekstra duelighed eller frodighed i forhold til gennemsnittet af forældrepopulationerne. De to begreber krydsningsfrodighed og heterosis er synonyme og anvendes også i denne beretning i flæng.

De uheldige effekter af indavl (indavlsdepression) har ligeledes været kendt langt tilbage i historien og kan i meget vid udstrækning betragtes som det modsatte af krydsningsfrodighed. Allerede i 1868 indførte Charles Darwin således, at den naturlige selektion resulterer i, at der hos dyrearterne udvikles en række instinkter, der modvirker indavl i naturen. Darwin påpegede endvidere, at denne instinktive udvælgelse af parringspartnere var effektiv, fordi afkom af ubeslægtede forældre klarede sig bedre end indavlet afkom.

Ved indgangen til år 1900 var følgende vigtige og stadigt gældende forhold allerede kendte (Zirkle, 1952):

Indavl resulterer generelt i øget frekvens af defekte og sterile individer.

Krydsning af indavlede populationer genetablerer den tabte frodighed (eller fitness = duelighed), og vil undertiden resultere i afkom, der har endnu større frodighed end forældrepopulationerne oprindeligt havde (inden indavlen fandt sted).

Ikke alle indavlede populationer giver samme grad af krydsningsfrodighed.

For at få fuldt udbytte af krydsning skal krydsningen om muligt gentages hver generation, idet videre avl med krydsninger som

forældre (tilbagekrydsninger, F_2-krydsninger o.s.v.) ikke udviser samme grad af krydsningsfrodighed som F_1-krydsningerne.

- Hovedårsagen til indavlsdepression er, at begge forældre er bærere af de samme defekter eller andre negative effekter, som intensiveres i afkommet.

- Hovedårsagen til heterosis er omvendt, at forældrene ofte er bærere af forskellige defekter, som kompenserer for hinanden i krydsningsafkommet.

Denne viden om vigtige forhold vedrørende indavl og krydsningsfrodighed var altså til stede, selv om man stort set ingen kendskab havde til den genetiske baggrund for heterosis. Mendels (1866) klassiske undersøgelser var ganske vist baseret på krydsninger (hybrider) og de egenskaber, der blev studeret, udviste dominans. Men disse senere så epokegørende resultater var stadig ukendte. Med genopdagelsen af Mendels love i år 1900 opstod en stærkt stigende interesse for hele arvelighedsområdet, og krydsningsfrodigheden blev en vigtig del af genetikken.

Bruce (1910) anvendte som den første dominansfænomenet til at forklare krydsningsfrodighed. Senere udformede Fisher (1918) en basal statistisk model, som indeholdt både additive geneffekter og dominanseffekter. Fisher definerede den gennemsnitlige effekt af et givet gen på et givet locus som differencen mellem gennemsnittet af alle de dyr, der har det pågældende gen, og populationens gennemsnit. Da effekten måles som afvigelse fra populationens gennemsnit, er den gennemsnitlige effekt af et gen lig med gennemsnittet af de dyr, der har genet. Den gennemsnitlige effekt af et gen kaldes også den additive geneffekt, idet summen af et givet dyrs geners gennemsnitlige effekt er lig med dets avlsværdi i den pågældende population.

Såfremt der ikke er vekselvirkning mellem gener - indenfor eller mellem loci - er dyrenes genotypeværdier lig med deres avlsværdier. Som det fremgår af det følgende er de fleste egenskaber hos dyr og planter imidlertid påvirket både af direkte geneffekter og af effekter, der skyldes forskellige former for samspil (vekselvirkning) mellem gener. Ved krydsning skabes nye kombinationer af gener og

dermed nye muligheder for samspil, som er den egentlige årsag til heterosis.

2.1 Heterosis

Såfremt der alene er tale om additive geneffekter, vil afkommets gennemsnitlige genetiske værdi altid være lig med gennemsnittet af forældrenes genetiske værdier, uanset om forældrene tilhører samme eller forskellige populationer. Ved krydsning vil afkommet imidlertid ofte afvige fra forældregennemsnittet, og der tales da om heterosis. Ifølge den oprindelige definition af heterosis, som blev udformet af Shull i 1912 (Shull, 1948), er heterosis et direkte udtryk for afkommets afvigelse fra gennemsnittet af forældrelinierne. Det er vigtigt at bemærke, at denne definition ikke lægger sig fast på nogen specielle årsager til krydsningsdyrenes afvigelser. Som der senere vendes tilbage til, er der en række forskellige genetiske effekter - såvel positive som negative - der enten enkeltvis eller i fællesskab forårsager heterosis.

Definitionen forudsætter, at de oprindelige populationers gennemsnit kendes, og at der foretages tilfældige parringer indenfor og mellem populationerne. Ved anvendelse af krydsning i husdyravlen er disse forudsætninger ikke til stede, først og fremmest fordi der foretages selektion og dermed fremkommer avlsmæssige ændringer fra generation til generation. Forskellen mellem en krydsningspopulation og udgangspopulationerne vil derfor indeholde hele den avlsmæssige fremgang. Sammenlignes krydsningerne med gennemsnittet af deres egne renracede forældres genotypiske værdier, påvirkes heterosisestimatet ikke af avlsmæssige ændringer, men hvis forældrene selv er krydsninger undervurderes heterosis hos afkommet. Eksempelvis er gennemsnittet af F_2-individer som regel dårligere end F_1-forældrenes gennemsnit med mindre dette "renses" for heterosis.

Af denne grund er der i denne beretning anvendt følgende definition af heterosis (H):

$$H = G_x - (G_f - H_f) = G_x - A \qquad (2.1)$$

hvor G_x = gennemsnittet af krydsningernes genotypiske værdier (avlsværdi + heterosis)

G_f = gennemsnittet af krydsningernes forældres genotypiske værdier

H_f = gennemsnitlig heterosis hos krydsningernes forældre
A = forældrenes gennemsnitlige avlsværdi (= krydsningernes avlsværdi)

Ved at anvende denne definition fås et udtryk for heterosis, som er uafhængig af:

- Udgangspopulationernes gennemsnit
- Selektion
- Heterosis hos forældrene

2.2 Årsager til heterosis

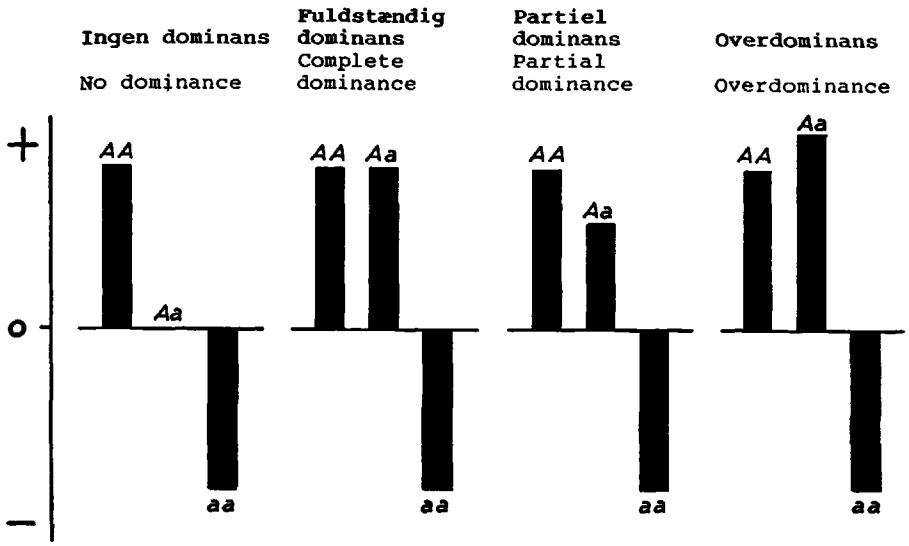
I det følgende er givet en omtale af de genetiske mekanismer, der ligger til grund for forekomsten af heterosis.

2.2.1 Dominans

Den vigtigste årsag til heterosis er vekselvirkning mellem gener på samme locus. Dette samspil bevirker, at den genotypiske værdi af heterozygoterne ikke er lig med gennemsnittet af homozygoterne. Sådanne afvigelser betegnes som dominanseffekter, idet de som regel er betinget af mere eller mindre dominante gener. Dette blev allerede påpeget af Jones i 1917 (Jones, 1917), der fremsatte den såkaldte "dominansteori". Da både indavlsdepression og heterosis i de fleste forsøg har kunnet forklares ved hjælp af dominansteorien, er der i litteraturen ofte sat lighedstegn mellem dominanseffekter og heterosis. Dominansteorien anses fortsat af mange forskere (e.g. Cunningham, 1987) som tilstrækkelig til at forklare eksistensen af heterosis og skal derfor omtales nærmere.

I figur 2.1 er skitseret forskellige former for dominans.

Fuldstændig dominans betegner det forhold, at heterozygoten har samme genotypiske værdi som den ene af homozygoterne. Dette skyldes, at det ene gen (det dominante) i heterozygoten dominerer fuldstændigt over det andet (det recessive). I litteraturen er der utallige eksempler på dette fænomen både hos planter og dyr. Mendels klassiske forsøg med ærteplanter byggede hovedsageligt på kvalitative egenskaber, hvis nedarvning er bestemt af fuldstændig dominante og recessive gener. Af andre eksempler skal kun anføres, at mange arvelige defekter skyldes, at der er to recessive gener på samme locus, mens heterozygoterne og de dominante homozygoter er normale.



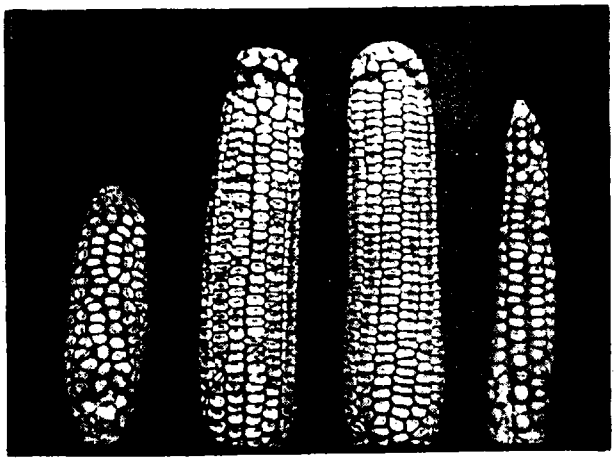
Figur 2.1 Illustration af forskellige former for dominans.
Illustration of different kinds of dominance.

En almindelig anerkendt forklaring på dominans er givet af Dobzhansky (1941; 1952), der fremfører, at der i alle arter gennem udviklingsforløbet er sket en akkumulering af skadelige recessive gener, som i dobbelt dosis reducerer individernes livsytringer, men som er uden virkning i heterozygoterne. De skadelige recessive gener kan akkumuleres i heterozygoterne, hvor de er beskyttet af de dominante gener, og selektion mod dem begynder først, når der kommer recessive homozygoter.

Den positive virkning af mange dominante gener skyldes ikke nødvendigvis, at der hyppigere opstår positive dominante gener end andre gener ved mutation. Men medens de negative recessive gener kan mangfoldiggøres i det skjulte, vil der straks ske en selektion mod de skadelige dominante gener, der derfor elimineres efter få generationer. Falconer (1981) anser krydsningsfrodighed og indavlsdepression for to sider af samme sag, og forklarer begge fænomener ud fra dominansteorien. Indavl øger homozygotien. De recessive homozygoter kan fraselekteres, hvorved frekvensen af de recessive gener reduceres. Men totalt set vil de indavlede linier være underlegne (ind-

avlsdepression) i forhold til deres ikke indavlede ophav. Ved krydsning observeres heterosis, som er gevinsten ved at genetablere artens normale genstruktur. Som allerede observeret af Dobzhansky (1950, 1952) vil der imidlertid ofte ved krydsning af ikke-indavlede populationer fremkomme dyr, der har bedre produktionsegenskaber end forældrepopulationerne. Dette henføres til, at der hos afkommet er fremkommet et gunstigt samspil (komplementære effekter) af generne fra de to forældreracer. Det anføres, at denne form for heterosis ikke kan forventes at være til nytte under forældreracernes oprindelige naturlige miljøforhold; hvor eksempelvis større dyr, mere mælk etc. sandsynligvis vil være en ulempe. I modsat fald ville udgangspopulationerne selv have udviklet de pågældende genkombinationer. Dobzhansky (1952) kalder derfor denne form for heterosis falsk heterosis (pseudoheterosis = luxuriance).

Partiel dominans og overdominans. Det klassiske dominansbegreb (fuldstændig dominans) er måske af langt mindre vigtighed for heterosis end tidligere antaget. Der er således intet i vejen for, at to forskellige gener på samme locus - udover deres egen effekt - tilsammen giver et bedre resultat end to identiske gener. Et sådant positivt samspil blev allerede påpeget af East (1936). (Som et ikke-genetisk eksempel til illustration af dette kan anføres, at hvis et hold arbejdere (landbrugsmedhjælpere eller håndværkere) består af venste- og højrehåndede, vil det i nogle arbejdssituationer være en fordel at lade de forskellighåndede danne par). Såfremt effekten af de to allelle gener er ens (alle arbejdere er lige dygtige) vil den positive vekselvirkning komme til udtryk som overdominans. Er effekten forskellig, kan der blive tale om alle grader af partiel dominans og overdominans (se figur 2.1). Begrebet overdominans blev første gang anvendt af Hull (1945), der fandt, at mange majskrydsninger ydede mere end de to forældrelinier tilsammen (se figur 2.2). Dette er kun muligt, hvis det enten antages, at planter uden dominante gener har negativ ydelse, eller at der er tale om overdominans. Crow (1952) anfører, at overdominans især kan forekomme, når begge gener er aktive, og det ene har en virkning, som det andet ikke har. Som eksempel henviser han blandt andet til Flor (1947), som fandt, at to linier af hør var resistente over for hver sin type af rust, mens krydsningerne var resistente over for begge typer. De to typer af resistens kunne henføres til hver sit gen på samme locus.



Figur 2.2 Eksempel på heterosis ved krydsning af to majslinier (yderst). De to reciprokke F_1-krydsninger i midten er hver placeret tættest ved mor-linien. (Efter Shull, 1952).
Example on heterosis by crossing two lines of maize. Between them their two reciprocal F_1-hybrids, each standing nearest to its mother line. (After Shull, 1952).

En anden årsag til overdominans kan være pleiotropi, der betegner det forhold, at visse gener har effekt på mere end en egenskab. Et klassisk eksempel på dette er "segl-celle anæmi", som er udbredt hos visse befolkningsgrupper i troperne. Sygdommen skyldes en hæmoglobintype (S) og har fået navn efter den form, som de røde blodlegemer antager, når de kommer uden for kroppen. Det normale gen benævnes A, således at vi har typerne AA, AS og SS. Genet S har vist sig at have pleiotropisk effekt, idet det både fremkalder seglformede blodlegemer og giver øget resistens over for malaria.

Typen SS har seglformede blodlegemer, udvikler anæmi og dør tidligt.

Typen AS har også seglformede blodlegemer, men udvikler ikke anæmi og er meget resistente over for malaria.

Typen AA har normale blodlegemer, men mangler heterozygotens malariaresistens.

Resultatet er, at typen AS i malariatruede egne er overlegen over for de to homozygoter, og at genet S derfor i visse områder har høj frekvens, selvom det er letalt i dobbelt dosis.

Som et andet eksempel kan anføres, at Greaves et al. (1977) fandt, at et enkelt gen a hos rotter giver modstandskraft overfor en meget anvendt rottegift, som bevirker, at blodet ikke koagulerer. Til gengæld har rotter med dette gen i dobbelt dosis et ekstraordinært stort behov for K-vitaminer, som normalt ikke kan dækkes. Ved anvendelsen af denne gift bliver resultatet derfor at:

Typen aa	svækkes og dør af K-vitaminmangel.
Typen Aa	overlever og formerer sig normalt.
Typen AA	dør af giften.

Dominans og heterosis. I genetikken anvendes ofte størrelsen d for heterozygotens afvigelse fra gennemsnittet af de to homozygoter:

$$d = Aa - (AA + aa)/2$$

Forudsættes at heterosis udelukkende skyldes dominanseffekter, kan det vises (se f.eks. Falconer, 1981), at bidraget til F_1-heterosis fra et givet locus kan beregnes som:

$$H_{F_1} = y^2 d$$

hvor y = forskellen mellem forældrepopulationernes genfrekvens på det pågældende locus.

Af formlen fremgår, at hvis der ses bort fra samspil mellem gener på forskellige loci (epistasi), er heterosis i F_1 udelukkende bestemt af graden af dominans (d) og forskellen i forældrepopulationernes genfrekvenser (y). Er d eller y lig 0 er der ingen heterosis. For en given størrelse af d stiger heterosis stærkt med stigende y og er maksimal når y = 1 (begge forældreracer homozygotiske, den ene recessiv og den anden dominant). Såfremt den pågældende egenskab er påvirket af n uafhængigt spaltede loci, kan heterosis beregnes ved at summere over alle loci:

$$H_{F_1} = \sum_{i=1}^{n} y_i^2 \, d_i$$

hvor y_i og d_i refererer til henholdsvis forskellen i genfrekvensen mellem de to populationer og dominansafvigelsen på det i'te locus.

Det er vigtigt at bemærke, at denne formel for heterosis er uafhængig af, om dominanseffekterne skyldes partiel dominans, fuldstændig dominans eller overdominans, idet dette kun påvirker størrelsen af d. Jo mere dominans desto større heterosis fås der.

Forudsættes at forældreracerne er homozygotiske på alle loci, vil y enten være 1 eller 0 for hvert locus afhængig af, om forældrene har forskellige eller ens gener på samme locus. F_1-heterosis vil da være lig med summen af d for alle de loci, der har forskellige gener hos de to forældreracer, idet F_1-generationen vil være heterozygoter på alle disse loci. Kaldes summen af d for disse loci D fås:

$$H_{F_1} = D$$

Ved videre krydsning vil heterosis (H) alene være bestemt af D og graden af heterozygoti (h) i de pågældende krydsningspopulationer, således at:

$$H = h\,D = h\,H_{F_1} \qquad (2.2)$$

Graden af heterozygoti (h) kan beregnes som:

$$h = pf_1 \times pm_2 + pf_2 \times pm_1$$

hvor pf_1 og pf_2 = proportion af gener fra henholdsvis population 1 og 2 hos fædrene

hvor pm_1 og pm_2 = proportion af gener fra henholdsvis population 1 og 2 hos mødrene

Eksempelvis fås:

F_1: $h = 1.0 \times 1.0 + 0.0 \times 0.0 = 1.0$
F_2: $h = 0.5 \times 0.5 + 0.5 \times 0.5 = 0.5$
R_1: $h = 1.0 \times 0.5 + 0.0 \times 0.5 = 0.5$

hvor R_1 refererer til første tilbagekrydsning.

Heraf fremgår at heterosis hos F_2 og tilbagekrydsninger kun udgør halvdelen af heterosis i F_1-generationen.

Såfremt der er n forskellige populationer repræsenteret i krydsningspopulationen, kan den samlede grad af heterozygoti beregnes som:

$$h = 1 - \sum_{i=1}^{n} pf_i \times pm_i \qquad (2.3)$$

hvor pf_i og pm_i er henholdsvis faderens og moderens proportion af gener fra den i'ende population

Det kan vises (se f.eks. Dickerson, 1973; Mather & Jinks, 1982), at hvis der ses bort fra epistatiske effekter, er heterosis i senere generationer generelt en funktion af koefficienten for heterozygoti (h) og F_1-heterosis, jævnfør formel (2.2).

2.2.2 Epistasi

Som anført i forrige afsnit refererer dominanseffekter udelukkende til den vekselvirkning, der findes mellem gener på samme locus. Der er dog stor sandsynlighed for, at der tillige ofte eksisterer forskellige samspilseffekter mellem gener på forskellige loci, således at effekten af et givet gen eller genpar er afhængig af, hvilke andre gener individet er bærer af. I den kvantitative genetik betegnes alle former for vekselvirkning mellem gener på forskellige loci under et som epistasi.

Når der er tale om epistatiske effekter kan et dyrs genotypiske værdi (G) skrives som:

$$G = A + D + I$$

hvor A = summen af de additive effekter af generne på de enkelte loci

D = summen af dominanseffekterne

I = summen af samspilseffekterne mellem generne på forskellige loci (epistasieffekter)

I lighed med de additive effekter og dominanseffekterne er epistasieffekterne som regel defineret således, at de for en given population har gennemsnit 0.

Tilstedeværelse af epistatiske effekter komplicerer i høj grad krydsningsproblematikken, idet det bliver vanskeligere at forudsige, hvor stor del af den observerede krydsningsfrodighed, der bibeholdes i forskellige krydsningskombinationer ved videre krydsning. Når krydsningsfrodigheden alene skyldes dominans, er graden af heterosis direkte proportional med graden af heterozygoti i den pågældende krydsningspopulation. Dette er ikke tilfældet, hvis epistatiske effekter gør sig gældende.

Som anført af Hull (1952) er vekselvirkningen mellem gener - både epistasi og dominans - ligeså naturlige fænomener som vekselvirkning mellem effekten af kvælstof og fosfor ved plantevækst. Tilførsel af en given dosis af et af disse stoffer vil have en vis effekt. Tilførsel af endnu en dosis vil ofte have mindre eller ingen effekt. Tilføres de to stoffer sammen vil effekten være større end summen af effekterne ved tilførsel af stofferne enkeltvis.

Ifølge Wright (1977) og Falconer (1981) kan dominansteorien i almindelighed anvendes til forudsigelse af heterosis, men begge påpeger, at der er mange undtagelser. Flere undersøgelser har således vist, at selv om tilbagekrydsninger og F_2-populationer har samme grad af heterozygoti, udviser tilbagekrydsningerne hyppigst større grad af heterosis end F_2, der ofte har været betydeligt dårligere end forventet ud fra F_1-krydsningerne (Crow, 1952; Dickerson, 1969; Hill, 1982; Syrstad, 1985). Der tales i den sammenhæng om "F_2-breakdown". Sheridan (1981) konkluderede således ud fra et litteraturstudium af krydsningsforsøg med husdyr, at heterosis for forskellige krydsningskombinationer ikke bør forudsiges alene på grundlag af den opnåede heterosis i F_1-generationen.

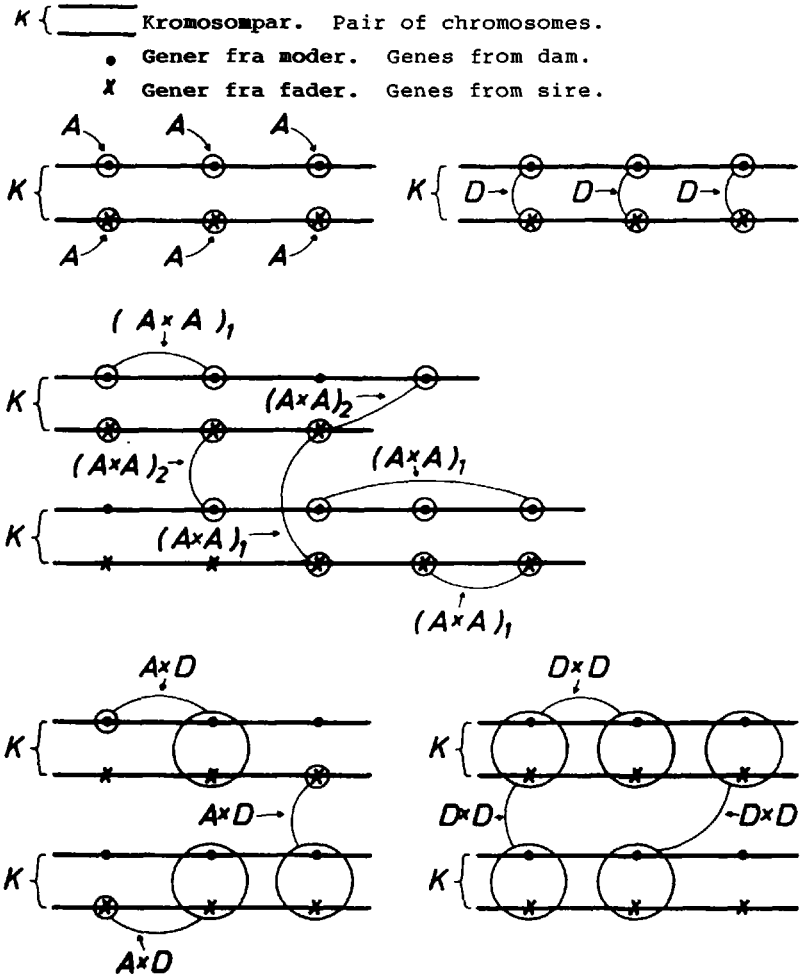
Falconer (1981) anfører, at hvis to populationer, der hver især er veltilpasset til forskellige miljøer, krydses, vil det undertiden vise sig, at krydsningspopulationen ikke i samme grad kan tilpasse sig nogen af miljøerne. Dette skyldes, at nogle gener og/eller genpar i et givet miljø kan være selekterede og dermed opnå høj frekvens, fordi de tilsammen giver positive effekter, skønt de ikke hver især har særlig stor effekt. I et andet miljø eller under en anden selektionsstrategi kan andre gener favoriseres af lignende grunde. Der vil dermed opstå positive vekselvirkningseffekter (epistasi) hos de to forældrepopulationer. Dette betyder, at selektionspresset på et givet gen kan være afhængig både af generne på andre loci og af miljøet. Som der senere vendes tilbage til, kan dette give anledning til vekselvirkning mellem arv og miljø.

Ved krydsning vil der som følge af mendelsk spaltning ske en større eller mindre nedbrydning af sådanne favorable genkomplekser, der er opbygget i de rene populationer gennem selektion (Nitter, 1978). Der sker med andre ord tab af epistasi som følge af en rekombination af generne. Dette tab betegnes som regel rekombinationstab. Imidlertid kan der også opstå positiv epistasi ved krydsning, hvorfor udtrykket rekombinationseffekter må foretrækkes frem for rekombinationstab. Dobzhansky (1952) anfører således, at medens der for visse egenskaber kan være tale om betydelige negative rekombinationseffekter, kan der i samme population være tale om positive rekombinationseffekter for andre egenskaber.

De epistatiske effekter kan opdeles i flere typer, hvoraf de vigtigste er:

Additiv x Additiv (AxA). AxA-vekselvirkning skyldes samspil mellem enkelt-gener på forskellige loci.
Additiv x Dominans (AxD). AxD-vekselvirkning skyldes samspil mellem enkelt-gener på et locus og genpar på andre loci.
Dominans x Dominans (DxD). DxD-vekselvirkning er udtryk for det samspil, der eksisterer mellem et genpar på et locus og genpar på andre loci.

Disse tre typer af epistasi er sammen med de additive og de dominante geneffekter illustreret i figur 2.3.



Figur 2.3 **Illustration af forskellige former for geneffekter: A = enkelt-gener; D = allelle genpar; $(AxA)_1$ og $(AxA)_2$ = ikke-allelle genpar fra henholdsvis samme og forskellige kønscelle(r); AxD = enkelt-gener og allelle genpar; DxD = par af allelle genpar.**
Illustration of different gene effects: A = single genes; D = allelic genes; $(AxA)_1$ and $(AxA)_2$ = non-allelic gene pairs from the same and from different gamet(s), respectively; AxD = single genes and allelic gene pairs; DxD = pairs of allelic gene pairs.

2.3 Beregningseksempel

For at illustrere, hvorledes de forskellige geneffekter påvirker en given egenskab, er det i det følgende antaget, at egenskaben er bestemt af to genpar, og at der er to homozygotiske forældreracer P_1 og P_2 til rådighed. Forældrenes genbestand på de to loci er henholdsvis UUvv for P_1 og uuVV for P_2. Ved krydsning af P_1 og P_2 dannes en F_1-population, hvis dyr parres tilfældigt for at danne en F_2-population. De forskellige geneffekter (additive, dominante og epistatiske) er udtrykt som kontraster (jfr. Hill, 1982) med F_2-populationen som referencegrundlag. Denne population er forudsat at være i genetisk ligevægt (Hardy-Weinbergs lov), og der er set bort fra kobling. Da P_1 og P_2 er homozygotiske for forskellige gener på de to loci, vil frekvensen af hver af de fire gener være 0.5 i F_2.

I figur 2.4, side 46, er vist genotyperne for individerne i de fire populationer. De gener, et givet individ har modtaget fra faderen, er anført øverst for hver genotype, mens de gener, individet har modtaget fra moderen, er anført nederst. De forskellige typer af geneffekter er i følgende skema givet vilkårlige værdier. Det er vigtigt at bemærke, at ikke alene de additive effekter og dominanseffekterne, men også de enkelte epistatiske effekter er defineret således, at de hver især summerer til 0 i referencepopulationen (F_2).

Additiv		Dominans		Additiv x additiv	
gener	effekt	gener	effekt	gener	effekt
U	5	UU	-5	U_V	-2
u	-5	Uu	5	U_v	2
V	10	uu	-5	u_V	2
v	-10	VV	-10	u_v	-2
		Vv	10		
		vv	-10		

fortsættes

fortsat

Additiv x dominans		Dominans x dominans	
gener	effekt	gener	effekt
U_VV	-2	UU_VV	1
U_Vv	2	UU_Vv	-1
U_vv	-2	UU_vv	1
u_VV	2		
u_Vv	-2	Uu_VV	-1
u_vv	2	Uu_Vv	1
V_UU	-2	Uu_vv	-1
V_Uu	2		
V_uu	-2	uu_VV	1
v_UU	2	uu_Vv	-1
v_Uu	-2	uu_vv	1
v-uu	2		

I tabel 2.1 er anført de enkelte geneffekter og den genotypiske værdi for de to forældreracer P_1 og P_2, for F_1-populationen og for hver af de 16 mulige genotyper i F_2. De i tabellen anførte geneffekter og genotypiske værdier er beregnet som vist i følgende skema, hvor genotypen UUvV (genotype nr. 2 i F_2-populationen) er anvendt som eksempel:

Additiv (A)	U; U; v; V:	5 + 5 - 10 + 10	= 10
Dominans (D)	U_U; v_V:	-5 + 10	= 5
Epistasi:			
A x A	U_v; U_V; U_v; U_V:	2 - 2 + 2 - 2	= 0
A x D	U_vV; U_vV; v_UU; V_UU:	2 + 2 + 2 - 2	= 4
D x D	UU_vV:	-1	= -1
	Genotypisk værdi:		18
			======

Tabel 2.1 Genotyper, geneffekter og genotypiske værdier for de i eksemplet anvendte populationer.
Genotypes, geneffects and genotypic values for the populations used in the example.

Population Population	Genotype Genotype	Additiv effekt (A) Additiv effect (A)	Dominans effekt (D) Dominance effect (D)	Epistasi AxA Epistasis AxA	Epistasi AxD Epistasis AxD	Epistasi DxD Epistasis DxD	Genotypisk værdi Genotypic value
P_1	UUvv	-10	-15	8	0	1	-16
P_2	uuVV	10	-15	8	0	1	4
F_1	UvUv	0	15	0	0	1	16
F_2	1 UUvv	-10	-15	8	0	1	-16
	2 UUvV	10	5	0	4	-1	18
	3 UuvV	0	15	0	0	1	16
	4 Uuvv	-20	-5	0	-4	-1	-30
	5 UUVv	10	5	0	4	-1	18
	6 UUVV	30	-15	-8	-8	1	0
	7 UuVV	20	-5	0	4	-1	18
	8 UuVv	0	15	0	0	1	16
	9 uUVv	0	15	0	0	1	16
	10 uUVV	20	-5	0	4	-1	18
	11 uuVV	10	-15	8	0	1	4
	12 uuVv	-10	5	0	-4	-1	-10
	13 uUvv	-20	-5	0	-4	-1	-30
	14 uUvV	0	15	0	0	1	16
	15 uuvV	-10	5	0	-4	-1	-10
	16 uuvv	-30	-15	-8	8	1	-44
Gennemsnit F_2	Average F_2	0	0	0	0	0	0

I eksemplet er geneffekterne defineret således, at de i F_2-populationen summerer til 0 (jfr. tabel 2.1). Derved bliver den genotypiske værdi af F_2-populationen også lig med 0, medens gennemsnittet af de to forældreracer bliver (-16 + 4)/2 = -6, og gennemsnittet af F_1 = 16. Bemærk, at genotype nr. 1 og 11 i F_2 er identiske med henholdsvis P_1 og P_2. Såfremt de genotypiske værdier ønskes udtrykt i absolutte tal i stedet for afvigelser, skal der adderes en konstant M, hvis størrelse afhænger af populationens gennemsnit for den pågældende egenskab. I det følgende er M valgt således, at den gennemsnitlige genotypiske værdi af de to forældreracer bliver lig med 100, herved bliver M = 106.

Med disse forudsætninger er der i tabel 2.2 vist de enkelte populationers absolutte genotypiske værdier (G) og krydsningspopulationernes heterosis (H) beregnet som henholdsvis:

$$G = A + D + AxA + AxD + DxD = A + D + I = A + H$$

og $$H = D + AxA + AxD + DxD = D + I = G - A$$

Desuden er vist, hvor meget de enkelte geneffekter bidrager til den opnåede heterosis. Foruden F_1- og F_2-populationerne er også anført resultaterne for de to tilbagekrydsningspopulationer (R_1) P_1xF_1 og P_2xF_1. Tilbagekrydsningspopulationen P_1xF_1 er identisk med gennemsnittet af genotyperne 1 til 4 i F_2-populationen, og P_2xF_1 er identisk med gennemsnittet af genotyperne 9 til 12 (se tabel 2.1).

Tabel 2.2 De enkelte geneffekters bidrag til heterosis. Jævnfør tekst.
The contribution of the different gene effects to heterosis.

Population Population	Genotypisk værdi Genotypic value	Avls-værdi Breeding value	Heterosis Heterosis	Bidrag til heterosis Dominans Contribution to heterosis Dominance	Epistasi Epistasis		
	G	A	H	D	AxA	AxD	DxD
P_1	90	90	-	-	-	-	-
P_2	110	110	-	-	-	-	-
F_1	122	100	22	30	-8	0	0
F_2	106	100	6	15	-8	0	-1
P_1 x F_1	103	95	8	15	-6	0	-1
P_2 x F_1	113	105	8	15	-6	0	-1

Heterosis er beregnet som den pågældende populations genotypiske værdi minus dens avlsværdi (jfr. formel (2.1)). Når der som her ikke er tale om selektion, kan heterosis også beregnes som:

$$H = G_k - (p_1 G_1 + p_2 G_2) \qquad (2.4)$$

hvor G_k = den genotypiske værdi af krydsningspopulationen
G_1 og G_2 = den genotypiske værdi af de to udgangspopulationer
p_1 og p_2 = krydsningspopulationens proportion af gener fra de to udgangspopulationer

De enkelte geneffekters bidrag til heterosis beregnes på tilsvarende måde, idet de genotypiske værdier i formel (2.4) erstattes med de tilsvarende geneffekter. Eksempelvis er bidraget fra AxA-epistasi i tilbagekrydsningspopulationen P_1xF_1 (genotyperne 1 til 4 i F_2-populationen tabel 2.1) beregnet som:

$$(AxA)_k - (p_1(AxA)_1 + p_2(AxA)_2)$$
$$= 2 \quad - 3/4 \times 8 \quad - 1/4 \times 8 \quad = \underline{-6}$$

idet 3/4 af krydsningernes gener kommer fra P_1.

Af tabel 2.2 fremgår, at hvis der som i eksemplet er tale om positive epistasieffekter i forældreracerne, vil dominanseffekterne være større end heterosisestimaterne. Betragtes F_1-heterosis derfor som dominanseffekt alene, undervurderes dominanseffekten (H = 22; D = 30). Denne undervurdering gælder også de øvrige krydsningspopulationer. Ikke desto mindre vil den forventede heterosis hos F_2 og tilbagekrydsningerne blive overvurderet. Dette skyldes, at de epistatiske effekter ikke - som dominanseffekterne - har lineær sammenhæng med graden af heterozygoti, men optræder med uforandret effekt i F_2. Ved tilbagekrydsning reduceres AxA-effekterne kun med 25%. Såfremt AxA-effekterne i eksemplet fordobles, ville der stadig være betydelig F_1-heterosis (+14), medens F_2-heterosis ville blive svagt negativ (-2) og heterosis hos tilbagekrydsningerne svagt positiv (+2). Det før omtalte "F_2-breakdown" kan således teoretisk forklares ud fra positiv AxA-vekselvirkning hos udgangspopulationerne.

Såfremt der ved analysering af krydsningsdata forudsættes, at heterosis udelukkende skyldes dominanseffekter, vil tilstedeværelse af epistatiske effekter medføre fejl på heterosisestimatet. Fejlvurderingen vil afhænge af størrelsen af de epistatiske effekter, og i nogle analysemodeller også af sammensætningen af datamaterialet med hensyn til forholdet mellem antal F_1-krydsninger og andre krydsningskombinationer.

2.4 Modeller til beregning af krydsningseffekter

2.4.1 Additive genvirkninger og dominans

Såfremt der udelukkende er tale om additive genvirkninger og dominanseffekter kan gennemsnittet (Y) for en vilkårlig population dannet ud fra 2 udgangspopulationer P_1 og P_2 skrives:

$$Y = M + p_1 A_1 + p_2 A_2 + h D$$

hvor M = en konstant
p_1 og p_2 = proportionen af gener fra henholdsvis P_1 og P_2
A_1 og A_2 = summen af de additive geneffekter (avlsværdien) for henholdsvis P_1 og P_2
h = koefficienten for krydsningspopulationens heterozygoti
D = summen af dominanseffekterne

En vilkårlig krydsningspopulations avlsværdi (A) kan da skrives:

$$A = p_1 A_1 + p_2 A_2$$

og populationens heterosis (H):

$$H = h D$$

En krydsningspopulation dannet ud fra n populationer får generelt:

$$Y = M + \sum_{i=1}^{n} p_i A_i + \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^{n} h_{ij} D_{ij} \qquad (2.5)$$

$$= M + A + H$$

hvor p_i = proportion af gener fra P_i
A_i = avlsværdi af P_i (summen af de additive geneffekter)
h_{ij} = bidrag til koefficienter for heterozygoti fra P_i og P_j
D_{ij} = summen af dominanseffekter ved krydsning af P_i og P_j

De enkelte populationers parvise bidrag til koefficienten for heterozygoti kan generelt beregnes som:

$$h_{ij} = pf_i \times pm_j + pf_j \times pm_i \qquad (2.6)$$

hvor pf_i og pf_j = proportion af gener fra henholdsvis P_i og P_j hos fædrene

pm_i og pm_j = proportion af gener fra henholdsvis P_i og P_j hos mødrene

Den samlede koefficient for heterozygoti (h) fås ved at summere bidragene fra alle mulige (n(n-1)/2) par:

$$h = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^{n} h_{ij} \qquad (2.7)$$

2.4.2 Additiv x Additiv genvirkning

Ved vurdering af forskellige krydsningsformers effektivitet er det, som vist i afsnit 2.3, vigtigt at danne sig et indtryk af, om epistasi spiller en væsentlig rolle eller ej. Det gælder ikke mindst ved krydsning af malkekvægracer, hvor produktionsdyrene kun ved indledningen af et givet krydsningsprogram består af F_1-krydsninger, som derefter afløses af andre krydsningskombinationer. Af de epistatiske effekter er den Additive x Additive utvivlsomt den vigtigste. Både fra et genetisk og fra et fysiologisk synspunkt er der gode grunde til at antage, at den Additive x Additive genvirkning spiller en væsentlig rolle for flere egenskaber (Rendel, 1953; Andreasen & Christensen, 1981; Kinghorn, 1987). Dette gælder ikke mindst egenskaber, som i flere generationer har ændret sig genetisk som følge af selektion. Af denne grund er der de senere år opstillet flere hypoteser om den Additive x Additive genvirknings natur, og der er udviklet forskellige statistiske og genetiske analysemodeller med henblik på at fastlægge epistasiens størrelse ved analysering af krydsningsdata.

I flere af de vigtigste arbejder på dette område (f.eks. Dickerson, 1969 og 1973; Mather & Jinks, 1982; Kinghorn, 1980 og 1983; Hill, 1982) er problematikken imidlertid blevet anskuet fra forskellige udgangspunkter, hvilket har resulteret i, at de foreslåede analysemetoder (modeller) er forskellige og tilsyneladende giver forskellige resultater. Det er imidlertid først og fremmest et spørgsmål om at fortolke de opnåede resultater rigtigt, idet mange af de opstillede modeller direkte eller indirekte tager hensyn til de sam-

me effekter, men blot udtrykker dem forskelligt.

I det følgende gives en kort omtale af tre af de modeller, der har påkaldt sig størst opmærksomhed ved beregning af de rekombinationseffekter, der skyldes Additiv x Additiv genvirkning. For at simplificere er det forudsat, at to udgangsracer (P_1 og P_2) har samme additive genetiske værdi (A), og at de genotypiske værdier derudover alene er bestemt af dominanseffekter (D) og Additiv x Additiv genvirkning (AxA). Det forudsættes endvidere, at der kun betragtes ikke-koblede loci, og at hver af de to populationer er homozygotiske på begge loci, men har forskellige allelle gener f.eks. P_1 = UUvv og P_2 = uuVV. Gennemsnittet (Y) for en vilkårlig population, dannet ud fra P_1 og P_2 kan da skrives:

$$Y = M + A + k_1 D + k_2 AxA \qquad (2.8)$$

Både koefficienterne k_1 og k_2 samt M, D og AxA er afhængige af hvilken population, der anvendes som referencegrundlag. En væsentlig årsag til diskussionen på området ligger i, at de forskellige forskere har valgt forskellig referencepopulation.

Hills "kontrastmodel". Hill (1982) definerer de to koefficienter og effekterne D og AxA i forhold til en F_2-population, som forudsættes at være i genetisk ligevægt (Hardy-Weinbergs lov). Herved fås:

$$Y = M + A + d D + a AxA \qquad (2.9)$$

I F_2-populationen er d = a = 0. D og AxA måles som forskellen mellem F_2 og forældregennemsnittet.

Koefficienten d er sat lig med -1 for de to forældrepopulationer og +1 for F_1-populationen. Derved bliver d en funktion af graden af heterozygoti (h), idet

$$d = 2h - 1 \qquad (2.10)$$

Koefficienten a kan i Hills model defineres som sandsynligheden for, at to tilfældigt valgte gener fra hver sit locus stammer fra samme forældrerace minus sandsynligheden for, at de stammer fra forskellige racer. Med andre ord er a proportionen af parentale AxA-vekselvirkninger (de vekselvirkninger der var tilstede hos forældre-

racerne) minus proportionen af ikke-parentale AxA-vekselvirkninger. I figur 2.4 er den første type vist med fuld optrukket linie, mens den sidste er vist med en punkteret linie.

Generelt kan koefficienten a beregnes som:

$$a = 1 - \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} 2pR_i \times pR_j \qquad (2.11)$$

hvor n = antal racer

pR_i og pR_j = proportionen af gener fra henholdsvis race i og j

Idet d = -1 (h = 0) hos begge forældreracer og a = 1, kan forældrenes gennemsnitlige værdi (P) ifølge formel (2.9) skrives som:

$$P = M + A - D + AxA$$

Da heterosis (H) pr. definition er lig med Y - P fås:

$$\begin{aligned} H &= M + A + d\,D + a\,AxA - M - A + D - AxA \\ &= d\,D + D + a\,AxA - AxA \\ &= (d + 1)\,D - (1 - a)\,AxA \\ &= h\,2D - (1 - a)\,AxA \qquad (2.12) \end{aligned}$$

Ifølge Hills definitioner er det maksimale dominansbidrag til heterosis 2D. Graden af heterozygoti (h) er derfor et udtryk for, hvor stor en del af dette bidrag, der kommer til udtryk i en given population. Udtrykket (1 - a) viser, hvor stor en del af den maksimale AxA-genvirkning, der er gået tabt i heterosisestimatet. Hos forældrene er h = 0 og a = 1, heterosis bliver derfor 0. Hos F_1 er h = 1 og a = 0, og heterosis bliver 2D - AxA.

I tabel 2.3, side 47, er vist værdien af d, h, a og (a - 1) for en række forskellige krydsningskombinationer.

Dickersons model for rekombinationstab. Dickerson (1969; 1973) foreslog at anvende udtrykket rekombinationstab både ved analysering af krydsningsdata og til at forudsige tabet af heterosis i senere krydsningskombinationer, når der eksisterer AxA-vekselvirkninger. Proportionen af rekombinationstab i en given krydsningspopulation blev udtrykt ved koefficienten r, der defineres som sandsynligheden

for, at to tilfældigt valgte gener, bragt til dyret med samme kønscelle, stammer fra forskellige racer. Ifølge denne definition vil alle renracede dyr have r = 0, fordi alle gener i en given kønscelle stammer fra samme race. Også for F_1-populationen vil r være lig med 0, idet forældrene er renracede og de kønsceller, der giver ophav til F_1-dyrene derfor hver især udelukkende bærer gener fra renracede dyr. I F_2-populationen bliver r = 0.5, idet halvdelen af de gener, der er bragt til dyrene med samme kønsceller, kommer fra forskellige racer. Dette fremgår af figur 2.4, hvor de gener, der er bragt til dyrene med samme kønscelle, men som stammer fra forskellige forældre, er forbundet med en vandret punkteret linie. Dette gælder i alt 16 ud af de 32 kønsceller (r = 16/32 = 0.5), som F_2-genotyperne er dannet ud fra.

Ved tilbagekrydsning til en af forældreracerne bliver r = 0.25, idet den halvdel af generne, der kommer fra den renracede forældre, ikke giver anledning til rekombinationstab, medens halvdelen af de gener, der kommer fra F_1-populationen, stammer fra hver sin race. Dette kan også ses af figur 2.4, hvor de første fire genotyper (1-4) i F_2-populationen svarer til afkommet fra en tilbagekrydsning af F_1 til P_1, medens genotyperne 9-12 svarer til en tilbagekrydsning til P_2. I begge tilfælde er 1/4, nemlig 2 ud af de 8 kønsceller såkaldte "rekombinante" (punkteret vandret linie).

Dickerson's rekombinationskoefficient (r) kan generelt beregnes ved hjælp af formlen:

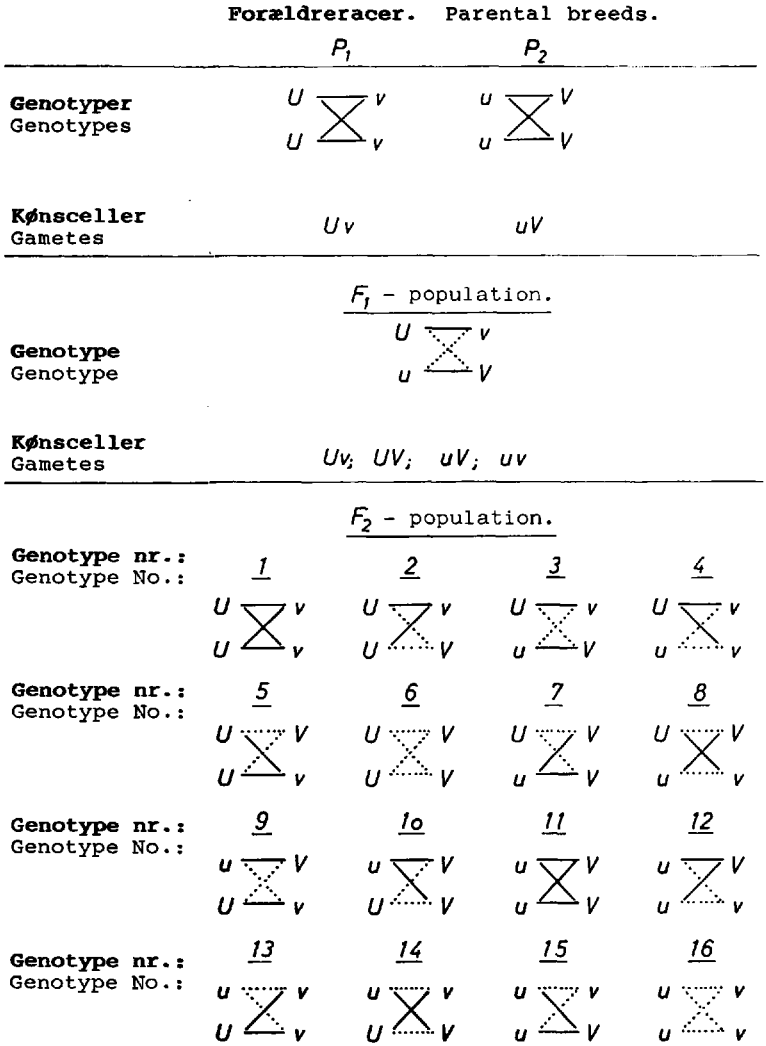
$$r = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^{n} pf_i \times pf_j + pm_i \times pm_j \qquad (2.13)$$

hvor n = antal racer

pf_i og pf_j = fædrenes proportion af gener fra henholdsvis race i og j

pm_i og pm_j = mødrenes proportion af gener fra henholdsvis race i og j

I tabel 2.3 er vist rekombinationskoefficienten for en række forskellige krydsningskombinationer.



Figur 2.4 Genotyper for to forældreracer samt F_1- og F_2-individer. De gener et dyr har modtaget fra samme kønscelle er anført på samme horisontale linie. Ikke-allelle gener fra samme race er forbundet med en fuld optrukket streg, og ikke-allelle gener fra forskellig race er forbundet med en punkteret streg.

Genotypes for two parental breeds and for F_1- and F_2-individuals. Genes from the same gamet are given at the same horizontal line. Non-allelic genes from the same breed are connected by a full-drawn line, and non-allelic genes from different breeds are connected by a dotted line.

Tabel 2.3 Koefficienter til beregning af ikke-additive genvirkninger i forskellige krydsningskombinationer, ifølge 3 forskellige modeller.
Coefficients for estimation of non-additive gene effects in different combinations of crosses, according to 3 different models.

	Hill			Kinghorn			Dickerson
Population	**Dominans**	**Add. x Add. Effekt**	**Add. x Add. Tab**	**Dominans**	**Add. x Add. Effekt**	**Add. x Add. Tab**	**Rekombinationseffekt**
Population	Dominance d	Add. x Add. Effect a	Add. x Add. Loss (1-a)	Dominance h	Add. x Add. Effect b	Add. x Add. Loss (1-b)	Recombination effect r
Forældre racer Parental breeds	-1	1	0	0	1	0	0
F_1-krydsninger F_1-crosses	1	0	1	1	1/2	1/2	0
F_2-krydsninger F_2-crosses	0	0	1	1/2	1/2	1/2	1/2
Tilbagekrydsninger Back crosses	0	1/4	3/4	1/2	5/8	3/8	1/4
2-race rotation 2-breed rotational	1/3	1/9	8/9	2/3	5/9	4/9	2/9
2-race syntetisk 2-breed syntetic	0	0	1	1/2	1/2	1/2	1/2
3-race krydsning 3-breed crosses	1	-1/4	5/4	1	3/8	5/8	1/4
3-race rotation 3-breed rotational	5/7	-1/7	8/7	6/7	3/7	4/7	2/7
3-race syntetisk 3-breed syntetic	1/3	-1/3	4/3	2/3	1/3	2/3	2/3

Dickersons koefficient r for rekombinationstab kan udledes direkte ud fra Hills model, idet rekombinationstabet i Dickerson version er et udtryk for, hvor meget den sande (den opnåede) heterosis i en given krydsningspopulation er mindre end den heterosis, der ifølge dominansteorien måtte forventes ud fra F_1-heterosis. Med andre ord er rekombinationstab det samme som negativ AxA-vekselvirkning. Da denne vekselvirkning også kan være positiv, er der i det følgende anvendt udtrykket rekombinationseffekt i stedet for rekombinationstab.

Ifølge Hill kan heterosis for en vilkårlig population beregnes ved hjælp af formel (2.12). Heterosis i F_1 bliver derfor:

$$H_{F_1} = 2D - AxA \qquad (2.14)$$

Såfremt dominansteorien (fejlagtigt) anses for alene at være gældende, bliver den forventede heterosis (EH) i en vilkårlig krydsningspopulation:

$$EH = h\ H_{F_1} = h\ 2D - h\ AxA \qquad (2.15)$$

Forskellen mellem den forventede heterosis (formel (2.15)) og den opnåede (formel (2.12)) bliver da:

$$\begin{aligned} EH - H &= h\ 2D - h\ AxA - (h\ 2D - (1 - a))\ AxA \\ &= ((1 - a) - h)\ AxA \end{aligned}$$

Idet ((1 - a) - h) i virkeligheden er lig med Dickersons koefficient for rekombinationseffekt (r) kan dette også skrives som:

$$EH - H = r\ AxA \qquad (2.16)$$

Medens (1 - a) AxA i Hills model direkte udtrykker, hvor meget heterosis der tabes/vindes som følge af AxA-genvirkning, udtrykker Dickersons r AxA, hvor meget heterosis der tabes/vindes i sammenligning med den heterosis, der måtte forventes, hvis F_1-heterosis udelukkende tilskrives dominans.

Kinghorns "X-hypotese". Kinghorn (1980; 1983) anvender i modsætning til Hill forældreracerne som sammenligningsgrundlag. Herved bliver størrelsen af både M og effekterne D og AxA forskellig fra de tilsvarende effekter i Hills og Dickersons modeller og er derfor i det følgende forsynet med et "mærke"

Gennemsnittet af en vilkårlig population (formel (2.8)) kan da ifølge Kinghorns X-hypotese skrives:

$$Y = M' + A + h\ D' + b\ AxA' \qquad (2.17)$$

hvor h = graden af heterozygoti (formel (2.5))
b = proportionen af Additive x Additive genvirkninger fra forældrene

Kinghorn definerer b som sandsynligheden for, at to tilfældigt valgte gener fra hver sit locus stammer fra samme race. I figur 2.4,

side 46, er disse gener forbundet med en fuldt optrukket linie. For de 16 genotyper i F_2 kan der eksempelvis dannes 64 "genpar" fra forskellige loci. 32 af disse par har gener fra samme race, og b er følgelig lig med 1/2.

Er der n racer involveret, kan b beregnes ved hjælp af formlen:

$$b = 1 - \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1,\ i=j}^{n} pR_i \times pR_j \qquad (2.18)$$

hvor pR_i og pR_j er proportionen af gener fra henholdsvis race i og j.

Idet h for forældrene er lig med 0 og b = 1, kan gennemsnittet af forældreracerne skrives som:

$$P = M' + A + 0 + AxA'$$

og heterosis som:

$$H = Y - P = M' + A + h\,D' + b\,AxA' - M - A - AxA'$$
$$= h\,D' - (1 - b)\,AxA' \qquad (2.19)$$

Det sidste led viser, hvor meget heterosis er ændret på grund af AxA-genvirkninger. I tabel 2.3, side 47, er vist størrelsen af b og 1 - b for en række forskellige krydsningskombinationer.

Anvendes Kinghorns model til beregning af rekombinationseffekt fås:

Heterosis i F_1 ifølge formel (2.19):

$$H_{F_1} = D' - 1/2\ AxA' \qquad (2.20)$$

Forventet heterosis ifølge dominansteorien og formel (2.20):

$$EH = h(D' - 1/2\ AxA') = h\,D' - 1/2\ h\ AxA'$$

Rekombinationseffekt:

$$EH - H = h\,D' - 1/2\ h\ AxA' - h\,D' + (1 - b)\,AxA'$$
$$= ((1 - b) - 1/2\ h)\ AxA' \qquad (2.21)$$

Idet det kan vises, at Dickersons koefficient for rekombinationseffekt r kan beregnes som:

$$r = 2\ (1 - b) - h$$

kan rekombinationseffekten også skrives som:

$$EH - H = 1/2\ r\ AxA' \qquad (2.22)$$

Sammenligning af Dickersons, Hills og Kinghorns modeller. Som vist i det foregående, er disse tre forskeres modelvalg forskellige og giver tilsyneladende også forskellige resultater. Som det fremgår af den internationale litteratur, har dette givet anledning til megen diskussion om, hvilken model der er mest anvendelig, set fra både et statistisk og et biologisk synspunkt. Hill (1982) anfører eksempelvis, at Dickersons koefficient r er "dunkel" (ambiguous) og negligerer AxA-vekselvirkningen mellem gener, som ikke er bragt til dyrene med samme kønsceller. Med andre ord antyder Hill, at de AxA-vekselvirkninger, som de diagonale streger i figur 2.4, side 46, illustrerer, ikke medtages i Dickersons model for rekombinationseffekt. Dette er imidlertid kun tilsyneladende, idet denne vekselvirkning bliver inkluderet indirekte, idet Dickerson i sin model anvender rekombinationseffekt og heterosis, hvor heterosis er sammensat af både dominans og AxA-epistasi, mens Hill og Kinghorn anvender de "rene" effekter dominans og epistasi.

I virkeligheden inkluderer alle tre modeller derfor de samme geneffekter og beskriver dem med nøjagtig samme sikkerhed. Men resultaterne bliver udtrykt på hver sin måde, fordi der anvendes forskelligt mål for geneffekterne og forskellig statistisk model. Forskellen mellem Hills og Kinghorns resultater skyldes således, at de måler geneffekterne ud fra hver sin basispopulation. Dickerson anvender heterosis og rekombinationseffekt i modellen i stedet for - som Hill og Kinghorn - dominans og epistasi.

Alle geneffekter og koefficienter i de tre modeller kan udtrykkes som funktionerne af hinanden. Dickerson og Hill anvender som anført F_2-populationen som sammenligningsgrundlag for alle geneffekter, medens Kinghorn måler effekterne ud fra forældreracerne. De additive geneffekter er ikke påvirket af dette valg. Da kun halvdelen af do-

minanseffekterne og de parentale Additive x Additive epistasieffekter er tilstede i F_2-populationen er:

$$D = 1/2\ D'$$
$$AxA = 1/2\ AxA'$$

Endvidere gælder, at de i tabel 2.3 anførte koefficienter kan udtrykkes som funktioner af hinanden. Således er:

$$d = 2\ h - 1$$
$$a = 2\ b - 1 \quad = 1 - r - h$$
$$1-a = 2\ (1 - b) \quad = r + h$$
$$b = (a + 1)/2 \quad = 1 - (r + h)/2$$
$$1-b = (1 - a)/2 \quad = (r + h)/2$$
$$r = 1 - a - h$$
$$r = 2\ (1 - b) - h$$

Dette betyder, at resultaterne fra en data-analyse med en vilkårlig af de tre modeller let kan konverteres, så de bliver identiske med resultaterne fra hver af de to andre.

(I princippet svarer problematikken vedrørende fortolkningen af rekombinationseffekter til den meget diskuterede situation ved avlsværdivurdering, hvor et givet avlsværdital kan udtrykkes som et absolut tal, som afvigelse (fra en fast eller rullende base), som "halv" afvigelse (predicted difference) etc. Fagligt set er disse udtryk alle korrekte, men ved fortolkningen er det vigtigt at kende definitionerne, og med den rigtige "nøgle" kan et givet udtryk omskrives til et vilkårligt af de andre).

Sammenhæng mellem dominans og AxA-epistasi. Såfremt der kun er tale om 2-race krydsning, og den ene af forældrene til en given krydsning altid er renracet (f.eks. tilbagekrydsning og rotationskrydsning), vil der være sammenhæng mellem koefficienterne for heterozygoti og de Additive x Additive genvirkninger, idet disse koefficienter kan skrives som funktioner af hinanden:

$$a = 1 + h\ (h - 2)$$
$$1-a = h\ (2 - h)$$
$$b = 1 - h\ (1 - h/2)$$
$$1-b = h\ (1 - h/2)$$
$$r = h\ (1 - h)$$

Dette indebærer, at der ved analysering af data, hvor en stor del af krydsningsdyrene er 2-race krydsninger med renracet mor eller far, vil der være stærk sammenhæng mellem de beregnede dominanseffekter og de Additive x Additive effekter. Som anført af Kinghorn (1983) vil en analyse af sådanne data med en model, der kun tager hensyn til dominans medføre, at størstedelen af AxA-effekterne bliver udtrykt som dominans. Omfatter modeller derimod kun AxA-epistasi, vil størstedelen af dominanseffekterne blive udtrykt som AxA-effekt.

2.4.3 Additiv x Dominans genvirkning

Kinghorn (1980) opstiller en såkaldt Y-hypotese, som omfatter en speciel form for Additiv x Dominans epistasi. Ifølge Y-hypotesen skal begge gener på et givet locus komme fra en anden race end et tilfældigt valgt gen fra et andet locus for at give rekombinationstab.

Er forældrene eksempelvis af typen UUvv og uuVV vil kun vekselvirkninger af typen UU_V, U_VV, vv_u og v_uu give anledning til tab.

I F_1 (UuVv) er der således ingen tab. I F_2 bliver tabet 1/4, ved tilbagekrydsning 1/8 og ved 2- og 3-race rotationskrydsning henholdsvis 1/9 og 1/20. Selvom denne type af rekombinationseffekter skulle eksistere, hvilket der endnu ikke er overbevisende indicier for (Kinghorn, 1983), vil tabet ved videre krydsning - især rotationskrydsning - være yderst ringe.

2.4.4 Dominans x Dominans genvirkning

Sheridan (1980; 1981) fandt store tab af heterosis i F_2 i forhold til F_1-heterosis ved krydsning af fjerkræpopulationer. Til forklaring af resultaterne udviklede han den såkaldte "parental epistasi model", som bygger på positiv vekselvirkning mellem dominante genpar i hver af forældreracerne. I sin simpleste form forudsættes, at en

race (P_1) er homozygotisk dominant på to loci med positivt samspil, medens en anden race (P_2) er homozygotisk dominant på to andre loci ligeledes med positivt samspil. De to forældreracers genotyper kan da skrives:

P_1 = UUVVxxyy; P_2 = uuvvXXYY

Sættes de positive vekselvirkningseffekter UU_VV = 1 og XX_YY = 1, medens xx_yy = uu_vv = 0, bliver værdierne af begge forældreracer = 1. I F_1 fås genotypen:

UuVvXxYy

Sheridan forudsætter, at også vekselvirkningerne mellem parentale dominante genpar (både homo- og heterozygotiske) har værdien 1. Eksempelvis er Uu_Vv = Uu_VV = UU_Vv = UU_VV = 1. F_1-populationen får derved værdien:

Uu_Vv + Xx_Yy = 1 + 1 = 2

Således at heterosis bliver:

$H = F_1 - (P_1 + P_2)/2 = 2 - 1 = 1$

F_2-populationen dannes ud fra 4 x 4 = 16 forskellige kønsceller, således at der i alt dannes 16 x 16 = 256 genotyper med følgende fordeling med hensyn til dominante gener på vekselvirkende (parentale) genpar:

Antal	U og V	X og Y	Værdi	I alt
81	+	+	2	162
63	+	-	1	63
63	-	+	1	63
49	-	-	0	0
256				288

Værdien af F_2 bliver derfor 288/256 = 1.125, og heterosis bliver:

$$H_{F_2} = 1.125 - 1 = 0.125$$

hvilket kun er 1/8 af F_1-heterosis og kun 25% af det, der måtte forventes ud fra dominansteorien. Ved tilbagekrydsning fås $H_R = 0.25$ svarende til 1/4 af F_1-heterosis, hvor der ud fra dominansteorien måtte forventes det dobbelte.

I tabel 2.4 er vist hvor stor en del af F_1-heterosis, der forventes bibeholdt i forskellige krydsningskombinationer efter Sheridans to- og tre-locus model. Som det fremgår, vil der i nogle populationer være negativ heterosis. Cunningham (1982) sætter spørgsmålstegn ved forudsætningerne for denne model, som han mener undervurderer forventningerne til heterosis i F_2- og andre krydsningskombinationer.

Tabel 2.4 Procent tilbageværende heterosis i forskellige krydsningskombinationer ifølge dominansteorien og Sheridans (1981) model for parental epistasi.
Percent residual heterosis in different combinations of crosses according to the dominance theory and Sheridans (1981) model for parental epistasis.

Population	**Dominans**	**Parental epistasi**	
		2 loci	**3 loci**
Population	Dominance	Parental epistasis 2 loci	Parental epistasis 3 loci
Forældreracer Parental breeds	0	0	0
F_1-krydsninger F_1-crosses	100	100	100
F_2-krydsninger F_2-crosses	50	13	-16
Tilbagekrydsninger Back crosses	50	25	13
2-race rotation 2-breed rotational	67	44	30
2-race syntetisk 2-breed syntetic	50	13	-16
3-race krydsning 3-breed crosses	100	50	25
3-breed rotation 3-breed rotational	86	41	21
3-race syntetisk 3-breed syntetic	87	-7	-49

2.5 Parental heterosis

Heterosis er defineret som krydsningernes gennemsnitlige afvigelse fra gennemsnittet af deres additive genetiske værdi. Når heterosis alene refererer til vekselvirkning (dominans og epistasi) mellem dyrets egne gener, anvendes udtrykket individuel heterosis. Hos F_1-krydsninger er der ingen forskel mellem heterosis og individuel heterosis.

Den parentale heterosis er et udtryk for den del af krydsningsindividernes heterosis, der skyldes, at den ene eller begge forældre er krydsningsdyr.

Medens individuel heterosis skyldes samspil mellem individernes egne gener, skyldes parental heterosis samspil mellem generne hos hver af forældrene. Parental heterosis kan derfor opdeles i paternel heterosis (fædrene er krydsninger) og maternel heterosis (mødrene er krydsninger). Selv om der anvendes krydsningstyre til avl, er det vanskeligt at forestille sig, hvilken betydning tyrenes egen krydsningsfrodighed skulle få på afkommet i form af paternel heterosis. Hvis mødrene er krydsninger og udviser heterosis, kan dette påvirke afkommet i hele fosterperioden og i nogen grad også efter fødslen. Hos kvæg er det derfor især den maternelle heterosis, der har interesse. Maternel heterosis forventes især at have betydning for egenskaber, der kommer til udtryk tidligt i dyrenes liv, og som derfor kan være stærkt påvirket af mødrenes evne til at give godt fostermiljø, lette fødsler og god yngelpleje. Hos malkeracer, hvor kalvene som regel skilles fra mødrene umiddelbart eller kort tid efter fødslen, vil maternal heterosis især komme til udtryk i egenskaber som fødselsvægt, fødselsforløb, dødfødsler, modstandskraft mod sygdomme, samt dødelighed og tilvækst i de første leveuger. I litteraturen findes en række eksempler på, at maternel heterosis kan være af stor betydning for flere egenskaber.

I forbindelse med en litteraturgennemgang har Nitter (1978) anført forskellige metoder og formler til beregning af maternel heterosis i forskellige krydsningssystemer. Et direkte udtryk for den maternelle heterosis kan eksempelvis fås, såfremt der ud fra tre racer A, B og C dannes tre F_1-populationer (AxB, AxC og BxC), og en af disse krydses med den tredie race. Hvis AxB-populationen

eksempelvis krydses med race C kan den maternelle heterosis (H_M) beregnes som:

$$H_M = C \times (AxB) - (CxA + CxB)/2 \qquad (2.23)$$

Lad os eksempelvis antage, at der i et 3-race krydsningsforsøg er fundet de i følgende skema anførte gennemsnitstal for kalvenes 14-dages vægt. Heterosis kan da beregnes ved hjælp af formel (2.1) og den maternelle heterosis ved hjælp af formel (2.23). Den individuelle heterosis er differencen mellem heterosis og maternel heterosis.

Faderens race	Moderens race	Kalvenes vægt	Heterosis	Maternel heterosis	Individuel heterosis
A	A	40	0	0	0
B	B	44	0	0	0
C	C	48	0	0	0
A	B	46	4	0	4
C	B	47	1	0	1
C	A	47	3	0	3
C	AxB	51	6	4	2

I eksemplet er der ikke taget hensyn til, at der kan optræde direkte maternelle effekter. Dette er tilfældet, såfremt F_1-kalvenes vægt afhænger af, hvilken af de to forældreracer, der anvendes som mor-race. Såfremt der er direkte maternelle effekter tilstede, må disse beregnes og/eller elimineres. Dette kan eksempelvis ske ved at danne reciprokke krydsninger, således at F_1-populationerne har begge forældreracer ligeligt fordelt som fædre og mødre.

I forhold til den individuelle heterosis optræder den maternelle heterosis altid med én generations forsinkelse. Hos F_1 er der 100% individuel heterosis, men ingen maternel heterosis. Hos F_2 og tilbagekrydsninger er den del af den individuelle heterosis, der skyldes dominans, halveret, medens der er fuld maternel heterosis, idet mødrene er F_1-krydsninger. Hos den første 3-race krydsningspopulation er der både 100% individuel og 100% maternel heterosis. I følgende skema er graden af individuel og maternel heterosis vist for forskellige krydsningskombinationer. Det er forudsat, at begge typer heterosis alene skyldes dominanseffekter.

Population	Individuel heterosis	Maternel heterosis
F_1	100	0
F_2	50	100
Tilbagekrydsning	50	100
2-race rotation	67	67
3-race krydsning	100	100
3-race rotation	86	86

Hos de fleste typer af krydsningskombinationer er de direkte maternelle effekter, individuel og maternel heterosis stærkt forbundne og kan ikke eller kun delvist adskilles ved statistiske analyser, medmindre krydsningsforsøget er udformet specielt med henblik på dette.

2.6 Generel og speciel kombinationsevne

Krydsningsfrodigheden for en given egenskab afhænger af hvilke racer eller linier, der krydses. Såfremt der er n racer til rådighed, kan der dannes i alt n(n-1)/2 forskellige F_1-populationer, og hver race vil indgå som den ene af forældrene i (n-1) af disse. Kaldes den gennemsnitlige heterosis for alle F_1-populationer for H og den gennemsnitlige heterosis for de (n-1) populationer, som en given race X indgår i, for H_X, vil forskellen mellem H_X og H være et udtryk for den generelle kombinationsevne (GK) for racen X (Falconer, 1981):

$$GK_X = H_X - H$$

På tilsvarende måde kan den generelle kombinationsevne beregnes for alle de øvrige racer. Er en races generelle kombinationsevne eksempelvis positiv, betyder dette, at denne race generelt udviser større F_1-heterosis for den pågældende egenskab end F_1-krydsninger i almindelighed.

Den forventede heterosis (EH) for en given F_1-population kan beregnes som summen af de to parentale racers generelle kombinationsevne, og den gennemsnitlige heterosis (H) for alle F_1-populationer. Krydses racerne X og Y bliver den forventede heterosis (EH_{XY}) eksempelvis:

$$EH_{XY} = GK_X + GK_Y + H$$

Imidlertid vil nogle racer som regel "kombinere" bedre end andre. Afkommet fra en krydsning af to specifikke racer vil således undertiden afvige fra det, der forventes ud fra de to racers generelle kombinationsevne. Denne afvigelse kaldes de to racers specielle kombinationsevne (SK). Medens den generelle kombinationsevne altid refererer til en enkelt race, refererer den specielle kombinationsevne således til to racer. Den specielle kombinationsevne for racerne X og Y kan beregnes som:

$$SK_{XY} = H_{XY} - EH_{XY}$$
$$= H_{XY} - GK_X - GK_Y - H$$

hvor H_{XY} = den aktuelle heterosis ved krydsning af racerne X og Y
EH_{XY} = den forventede heterosis beregnet ud fra de to racers generelle kombinationsevne

Jo mere indavlet en race er, desto større er sandsynligheden for, at den udviser positiv generel kombinationsevne. Speciel kombinationsevne kan især forventes, når de to racer er ubeslægtede, medens den ofte vil være negativ ved krydsning af to beslægtede racer.

Eksempel: Lad den gennemsnitlige heterosis (H) for alle mulige F_1-krydsninger mellem et antal racer være 8%. Lad endvidere H_X være 10% og H_Y = 7%, hvor H_X og H_Y er den gennemsnitlige heterosis for alle F_1-krydsninger med henholdsvis X og Y som den ene race.

Den generelle kombinationsevne for X og Y bliver da:

$$GK_X = H_X - H = 10 - 8 = 2\% \quad \text{og}$$
$$GK_Y = H_Y - H = 7 - 8 = -1\%$$

Den forventede heterosis ved krydsning af X og Y er:

$$EH_{XY} = GK_X + GK_Y + H = 2 + (-1) + 8 = 9\%$$

Såfremt krydsningen af X og Y giver 12% heterosis, bliver denne

racekombinations specielle kombinationsevne:

$SK_{XY} = H_{XY} - EH_{XY} = 12 - 9 = 3\%$ eller

$SK_{XY} = H_{XY} - GK_X - GK_Y - H = 12 - 2 - (-1) = 3\%$

2.7 Skalaeffekter

Både dominans og epistatiske effekter kan være påvirket af den skala, der anvendes ved målingen af den pågældende egenskab. For at illustrere dette anvender Mather & Jinks (1982) følgende eksempel: Værdien af tre genotyper er følgende: aa=1, Aa=4 og AA=9. Dominanseffekten er her negativ (4 - (1 + 9)/2 = -1). Anvendes i stedet en logaritmisk skala som måleenhed fås: aa=0, Aa=0.60 og AA=0.95, og dominanseffekten bliver positiv (0.60 - (0 +0.95)/2 = 0.125). Anvendes en kvadratrodsskala fås: aa=1, Aa=2 og AA=3, og dominanseffekten forsvinder. Mather & Jinks (1982) udvider dette eksempel til at omfatte to loci, se tabel 2.5, og illustrerer derved, at skalavalget også kan frembringe eller fjerne epistatiske effekter. Af tabellen fremgår eksempelvis, at ved anvendelse af den direkte skala er forskellen mellem AA og aa betydeligt større, når det andet locus er BB (25 - 9 = 16), end når det er bb (9 - 1 = 8). Anvendes den logaritmiske skala er situationen omvendt, idet forskellen mellem AA og aa nu er størst, når det andet locus er bb. I begge tilfælde er der så-

Tabel 2.5 Effekten af ændringer i valg af måleskala på geneffekterne. For hver genotype er øverste tal det direkte mål, det midterste et logaritmisk mål og det nedeste et kvadratrodsmål (fra Mather & Jinks, 1982).
The effect on non-allelic interaction of change in scale. In each cell the top figure is the manifestation on the direct scale, the middle figure is the manifestation on the log scale and the bottom figure is the manifestation on the square root scale (from Mather & Jinks, 1982).

	aa	Aa	AA
bb	1 0.000 1	4 0.602 2	9 0.954 3
Bb	4 0.602 2	9 0.954 3	16 1.204 4
BB	9 0.954 3	16 1.204 4	25 1.398 5

ledes ikke kun tale om dominans, men også om epistasi, idet effekten af et givet gen eller genpar afhænger af hvilke gener, der er til stede på det andet locus. Anvendes kvadratrodsskalaen forsvinder både dominans- og epistasieffekterne.

Både Falconer (1981) og Kinghorn (1982) anfører, at effekten af et givet gen kan være meget afhængig af individets øvrige gener, men at dette fænomen ofte kan skyldes skalaeffekter. Som et konkret eksempel herpå refererer Falconer (1981) til Kings (1955) forsøg med genet for dværgvækst hos mus. I en linie selekteret for lille kropsvægt havde dette gen en effekt på -7 g, medens det i en linie selekteret for stor vægt havde en effekt på -14 g. Genet giver altså vekselvirkning med de andre gener, som påvirker kropsvægt. Måles genets effekt imidlertid i procent af populationsgennemsnittet forsvinder epistasien, idet de dyr, der bærer genet er halvt så store som gennemsnittet af de kuldsøskende, der ikke bærer genet, uafhængigt af hvilken population effekten måles i.

Ifølge Falconer (1981) vil skalaeffekter almindeligvis være små, og transformationer bør kun foretages, hvis der er vægtige grunde til det. I statistiske analyser kan transformation af data dog undertiden være nyttige for at simplificere og for at kunne drage de rigtige konklusioner. Det gælder specielt for egenskaber, hvor en datatransformation medfører en mere normal fordeling eller medfører, at variationen bliver uafhængig af gennemsnittet. Dette er ofte en vigtig betingelse for at anvende de statistiske analyser korrekt og teste resultaternes signifikansniveau. Endelig anfører Falconer (1981), at transformationer undertiden kan anvendes til at reducere omfanget af ikke-additive vekselvirkninger, herunder epistasi.

2.8 Komplementaritet

For at få maksimal udnyttelse af additive genetiske forskelle mellem racer og linier, samt af heterosis og maternelle effekter kan det ofte være en fordel at anvende specielle racer eller linier som mødre eller fædre i krydsningssystemer. Sådanne linier kan være selekteret for forskellige egenskaber, der ved krydsning giver en gunstig kombination. Cartwright (1970) anvender begrebet komplementaritet for dette fænomen. Smith (1964) viste eksempelvis, at krydsningsafkom efter en farlinie selekteret for tilvækst og muskelfylde og en morlinie selekteret for frugtbarhed altid ville være overlegen

i forhold til en linie, der var selekteret for alle tre egenskaber. Denne konklusion var også gyldig, selv om ingen af de tre egenskaber hver for sig udviste heterosis. Dette er i overensstemmelse med Robertson (1949 og 1971), som konkluderer, at krydsning ofte kan være økonomisk fordelagtig, selv om ingen af de vigtigste egenskaber udviser heterosis hver for sig. Anvendelse af specialiserede far- og morlinier er beskrevet indgående af Moav (1966a, 1966b og 1966c) og Moav & Hill (1966).

Som vist af Williams (1959) vil sammensatte egenskaber ofte udvise heterosis, også selv om de egenskaber, der indgår, ikke udviser heterosis hver for sig. Hvis den samlede produktion eller dens værdi kan udtrykkes som et produkt af to enkeltegenskaber, hvoraf den ene er specielt udviklet i en race og den anden i en anden race, vil krydsning mellem disse to racer altid resultere i krydsningsfrodighed for produktet, selv om ingen af enkeltegenskaberne udviser heterosis. Forudsættes eksempelvis, at mælkemængde og fedtprocent ikke udviser heterosis ved krydsning af Holstein Friesian og Dansk Jersey, vil der alligevel være krydsningsfrodighed for smørfedtydelsen. Har den første race eksempelvis 6000 kg mælk med 4% fedt og den anden 4000 kg mælk med 6% fedt, vil begge racer yde 240 kg smørfedt. Er der ingen heterosis for mælk og fedtprocent, vil F_1-krydsningerne give 5000 kg mælk med 5% fedt, men smørfedtydelsen bliver 250 kg svarende til 10 kg (4.2%) heterosis. Såfremt enkeltegenskaberne også udviser heterosis, vil heterosis for produktet blive endnu større. Er der 5% heterosis for både mælkemængde og fedtprocent, bliver heterosis for smørfedtydelse 14.8% i dette hypotetiske eksempel.

Generelt gælder, at jo flere enkeltegenskaber, der indgår i et samlet ydelsesmål, og jo mere forskellige de enkelte racer er for hver af enkeltegenskaberne, desto større er sandsynligheden for, at det samlede ydelsesmål udviser stor krydsningsfrodighed.

2.9 Vekselvirkning mellem heterosis og miljø

En medvirkende årsag til heterosis er, at heterozygoter som regel har større tilpasningsevne til varierende miljøforhold end homozygoter. Dette medfører, at størrelsen af heterosis kan påvirkes betydeligt af de miljømæssige forhold, hvorunder den registreres (Barlow, 1981; Sheridan, 1981; Cunningham, 1981). Som eksempel herpå kan an-

føres, at en række forfattere (e.g. Cunningham, 1982; Syrstad, 1985; McDowell, 1985) har vist, at krydsning af europæiske eller amerikanske malkeracer og lokale indiske og afrikanske racer under tropiske forhold generelt resulterer i meget stor F_1-heterosis for en række egenskaber.

På grundlag af en omfattende litteraturgennemgang konkluderer Barlow (1981), at vekselvirkning mellem heterosis og miljø snarere er en regel end en undtagelse, og at de fleste egenskaber generelt udviser større heterosis under dårlige end under gode miljøforhold. I visse tilfælde kan vekselvirkningen mellem heterosis og miljø skyldes de tidligere omtalte skalaeffekter. Såfremt heterosis for kalvedødelighed eksempelvis er én procentenhed under meget gode miljøforhold og fire procentenheder under dårlige miljøforhold, er der tilsyneladende tale om heterosis x miljø vekselvirkning. Hvis kalvedødeligheden hos de to forældreracer imidlertid er henholdsvis 2% og 8% i de to miljøer, er der blot tale om skalaeffekter, idet kalvedødeligheden i begge miljøer halveres ved krydsning. Vekselvirkning mellem heterosis og miljø kan dog som regel ikke henføres til skalaeffekter alene.

2.10 Sammendrag

- Allerede ved århundredeskiftet var det kendt, at indavl resulterer i indavlsdepression, at krydsning af indavlede linier kunne genetablere den tabte frodighed, og at F_1-krydsningerne endog ofte blev endnu bedre end gennemsnittet af de oprindelige forældrepopulationer. Ydermere var det kendt, at anvendelse af F_1-krydsninger til videre avl resulterede i en reduktion af frodigheden i forhold til F_1-krydsningerne.

- Heterosis blev oprindeligt defineret som krydsningernes afvigelse fra gennemsnittet af de oprindelige (uselekterede) forældrelinier. Når forældrene udgør en selekteret gruppe og/eller selv er krydsninger, kan heterosis med fordel defineres som krydsningernes gennemsnitlige afvigelse fra deres gennemsnitlige avlsværdi, som er lig med gennemsnittet af deres egne forældres avlsværdier.

Ved krydsning skabes øget heterozygoti, nye genkombinationer og dermed nye muligheder for gensamspil, som er den egentlige årsag til heterosis.

Den vigtigste årsag til heterosis er samspil mellem allelle gener (dominanseffekter). Manifestationen af disse effekter er direkte proportional med krydsningernes grad af heterozygoti.

Samspil mellem ikke-allelle gener betegnes epistasi. Af epistatiske effekter har især den Additive x Additive (AxA) genvirkning påkaldt sig opmærksomhed i de senere år. Forekomsten af denne form for epistati synes at være både fysiologisk og genetisk velbegrundet.

Epistatiske effekter har ikke som dominanseffekterne lineært sammenhæng med graden af heterozygoti. Tilstedeværelse af epistatiske effekter medfører derfor, at heterosis hos forskellige krydsningskombinationer ikke kan forudsiges alene ud fra heterosis i F_1-populationerne.

Selektion kan resultere i opbygning af gunstige genkombinationer, hvis positive effekt især skyldes positive AxA-gensamspil. Ved krydsning sker en større eller mindre nedbrydning af de favorable genkomplekser. Tab af AxA-genvirkning som følge af denne rekombination af generne betegnes rekombinationstab.

For nogle egenskaber kan generne rekombination virke positivt, hvorfor udtrykket rekombinationseffekt må foretrækkes frem for rekombinationstab.

I de senere år er der i litteraturen foreslået forskellige statistiske modeller til beregning af AxA-genvirkning og rekombinationstab. Selv om disse modeller giver forskellige resultater, beskriver de alle effekterne med samme sikkerhed, og resultaterne fra en vilkårlig af disse modeller kan konverteres således, at de bliver identiske med resultaterne fra de øvrige.

- Den del af krydsningsfrodigheden, der skyldes samspil mellem krydsningsindividernes egne gener, benævnes individuel heterosis, medens den del, der skyldes samspil mellem forældrenes gener, kaldes parental heterosis. Den parentale heterosis opdeles i paternel og maternel heterosis. Hos kvæget har den maternelle heterosis især interesse for fødselsvægt og dødfødsler samt egenskaber, der kommer til udtryk i de første leveuger (sygdomsresistens, dødelighed, tilvækst etc.).

- Generel og speciel kombinationsevne er defineret og illustreret med eksempler. Fastlæggelse af disse størrelser har især betydning, når der er mange racer eller linier til rådighed for selektion med henblik på krydsning.

- Dominanseffekter og epistatiske effekter kan påvirkes af den skala, der anvendes til måling af den pågældende egenskab. For at kunne drage de rette konklusioner og/eller teste de opnåede resultaters signifikansniveau er det undertiden nødvendigt at foretage en datatransformation.

- Sammensatte egenskaber udviser ofte heterosis, selv om de delegenskaber, der indgår, ikke udviser heterosis hver for sig. Dette gælder specielt, hvis den sammensatte egenskab kan udtrykkes som et produkt af to eller flere delegenskaber. Såfremt de racer, der krydses, er meget forskellige med hensyn til delegenskaber, kan heterosis for den sammensatte egenskab blive meget stor. Dette fænomen betegnes komplementaritet og kan udnyttes ved etablering af specielle linier som mødre og fædre i krydsningssystemer.

- Generelt udviser de fleste egenskaber større heterosis under dårlige end under gode miljøforhold. Ofte kan denne vekselvirkning mellem heterosis og miljø henføres til skalaeffekter.

3 TIDLIGERE KRYDSNINGSFORSØG

I dette kapitel er givet en kort omtale af de vigtigste af de krydsningsforsøg med malkekvæg, der er gennemført forud for eller samtidig med forsøget på Næsgaard. Da resultaterne fra de fleste af disse forsøg har været publiceret i forskellige internationale tidsskrifter, er der i dette kapitel kun anført hovedkilden som reference. De vigtigste resultater er anført og diskuteret i kapitel 5 i forbindelse med omtalen af resultaterne fra Næsgaard-forsøget.

Forsøgene er her opdelt i to typer. Den første omfatter forsøg, der har været gennemført på forsøgsstationer efter en nærmere fastlagt forsøgsplan. Fælles for disse forsøg er, at de racer, der har været anvendt til krydsning, også har været til stede på forsøgsstationerne som renracede kontrolgrupper.

Den anden type forsøg er feltforsøg, som er gennemført ved at frembringe krydsningsdyr i ydelseskontrollerede besætninger. Hvad angår antal krydsningsdyr har disse forsøg været betydeligt større end stationsforsøgene. Til gengæld har både registreringernes omfang og sikkerhed været ringere, og som regel har det været vanskeligt eller umuligt at adskille raceeffekterne og krydsningseffekterne, fordi de krydsede racer ikke alle har været til stede som renracede kontrolgrupper.

3.1 Stationsforsøg

Tranekær-forsøget. Allerede i 1906 blev der på Tranekær Gods på Langeland startet et krydsningsforsøg med RDM og Jersey. Ifølge Robertson (1949) var dette forsøg ikke alene det første af sin art, men også det største og bedst tilrettelagte krydsningsforsøg med malkekvæg helt frem til 50'erne. Desværre blev resultaterne fra forsøget ikke offentliggjort i en færdig publikation. Der findes dog "foreløbige" resultater for 70 dages ydelsen hos ca. 400 køer, hvoraf ca. 100 var F_1-krydsninger.

I 50'erne og 60'erne blev der ved flere universiteter i Nordamerika og i Europa igangsat krydsningsforsøg, hvis hovedformål var at klarlægge krydsningsfrodighedens størrelse for en række egenskaber. I tabel 3.1 er givet en oversigt over de vigtigste af disse forsøg, som kort er omtalt i det følgende.

Tabel 3.1 Oversigt over vigtige krydsningsforsøg gennemført på forsøgsstationer.
Survey of important crossbreeding experiments.

Lokalitet Locality	**Racer**[1] Breeds	**Antal**[2] **Krydsninger** No. of crossbreds	**Kilder** Sources
Beltsville, USA	AY, ABK, HF	125	McDowell & McDaniel(1968a)
Clemson, USA	GU, ABK, HF	176	Brandt et al. (1966)
Clemson, USA	HF, GU	86	Rincon (1975)
Illinois, USA	HF, GU	233	Touchberry (1978)
Purdue, USA	RDM, MS, RP	116	Pan (1967)
Jeanerette, USA	HF, J, RS, ABK	178	McDowell (1982)
Reidsville, USA	HF, J, ABK	330	McDowell (1982)
Cold Norton, UK	BF, J, AY	400	Donald et al. (1977)
Max Planck, D	TF, J	140	Witt et al. (1973)
Danmark	HF, SDM	136	Nielsen et al. (1988)

[1] **ABK** = Amerikansk brunkvæg, Brown Swiss; **AY** = Ayrshire; **BF** = Britisk Friesian, British Friesian; **GU** = Guernsey; **HF** = Holstein Friesian; **J** = Jersey; **MS** = Milking Shorthorn; **RDM** = Red Danish; **RP** = Red poll; **RS** = Red Sindhi; **SDM** = Danish Friesian; **TF** = Tysk Friesian, German Friesian.
[2] **Antal første laktationer.** Number of 1st lactations.

Beltsville, Maryland. Dette forsøg blev igangsat af USA's landbrugsdepartement i 1957, og er som følge af omhyggelig planlægning og gennemførelse et af de mest omtalte krydsningsforsøg i litteraturen. I forsøget indgik racerne Holstein Friesian (HF), Amerikansk Brunkvæg (ABK) og Ayrshire (AY). Frem til 1969 blev der fremavlet alle mulige krydsningskombinationer mellem disse tre racer, som samtidig var til stede som renracede kontrolgrupper. Der blev anvendt i alt 53 tilfældigt udvalgte tyre ligeligt fordel på de tre racer. Udgangsmaterialet bestod af tilfældigt udvalgte kviekalve fra fem forskellige stater i det nordøstlige USA.

Clemson, South Carolina. Forsøget omfattede racerne HF, ABK og Guernsey (GU) og blev gennemført på universitetsgården i Clemson.

Racerne indgik i både 2- og 3-race rotationskrydsning. Der blev hovedsageligt anvendt renracede ungtyre. Forsøget startede allerede i 1947 og blev analyseret i 1965 (Brandt et al., 1966). I 1958 blev der på samme forsøgsstation startet et nyt forsøg, hvori kun indgik HF og ABK. Forsøget var planlagt således, at der i 2. generation fremkom F_1-krydsninger, der kunne sammenlignes direkte med jævnaldrende tilbagekrydsninger.

Illinois. Ved universitetet i Illinois blev der i 1949 startet et 2-race krydsningsforsøg med racerne HF og GU i rotationskrydsning. Forsøget, der både omfattede reciprokke krydsninger og renracede kontrolgrupper, fortsatte helt frem til 1968.

Purdue, Indiana. Allerede i 30'erne blev der eksporteret RDM-avlsdyr til USA. Racen indgik tidligt i et mindre krydsningsforsøg på Beltsville og senere i et større og ofte citeret 12-års forsøg på forsøgsstationen ved universitetet i Purdue. Foruden RDM omfattede det sidst anførte forsøg racerne Red Poll og Milking Shorthorn i 2- og 3-race rotationskrydsning.

Jeanerette. På forsøgsstationen Jeanerette i staten Lousiana blev der i 1957 startet et forsøg, hvor udgangsmaterialet dels var renracede køer af HF og Jersey og dels krydsningskøer af typen Red Sindhi x HF og Red Sindhi x Jersey. Gennem anvendelse af renracede HF og ABK tyre blev der dannet 2-, 3- og 4-race krydsninger samt tilbagekrydsninger.

Reidsville. Reidsville er navnet på en forsøgsstation ved et statsfængsel i Georgia, hvor der i begyndelsen af 50'erne blev startet et stort krydsningsforsøg med racerne HF, Jersey og ABK. De tre racer indgik i både 2- og 3-race rotationskrydsning, og der blev også i dette forsøg dannet tilbagekrydsninger.

Cold Norton. I 1948 blev der i England påbegyndt et krydsningsforsøg med racerne Britisk Friesian, Ayrshire og Jersey. Forsøget, der fortsatte frem til slutningen af 60'erne, blev gennemført på en enkelt forsøgsstation, Cold Norton i Staffordshire. Der var tale om et veltilrettelagt forsøg, som omfattede alle mulige 2- og 3-race krydsninger inklusive reciprokker krydsninger. Fædrene bestod af et tilfældigt udpluk af ikke-afprøvede tyre, i alt 251, hvoraf 135 kun var repræsenteret med en enkelt datter hver.

Max-Planck. I forsøgsbesætningen tilhørende Max-Planck instituttet i Tyskland blev der i årene 1948-1968 gennemført et krydsningsforsøg

med racerne Tysk Friesian og Jersey. Forsøget omfattede både reciprokke F_1-krydsninger og tilbagekrydsninger. I modsætning til de foran refererede krydsningsforsøg blev der tillige dannet en gruppe bestående af 24 F_2-krydsninger.

Danmark. Ved Statens Husdyrbrugsforsøg blev der i 1973 planlagt et krydsningsforsøg med de to sortbrogede linier SDM og HF. Forsøget blev gennemført i perioden 1974-1985 på de tidligere afkomsprøvestationer Skølvad, Moesgaard og Brøstrupgaard. De to racer indgik dels i renbestand og dels i 2-race rotationskrydsning ved anvendelse af afkomsundersøgte HF- og SDM-tyre, der var stærkt selekteret for ydelse. Foruden disse tre grupper indgik en ren SDM-gruppe, til hvilken der udelukkende blev anvendt afprøvede tyre af SDM, som var stærkt selekteret for eksteriøregenskaber.

Som det fremgår af tabel 3.1 har den sortbrogede race været med i ni af de ti omtalte forsøg. Både brunkvægracen (ABK) og jerseyracen har været med i fire af forsøgene. Alle forsøgene har i sagens natur været langvarige, men antallet af forsøgsdyr pr. år har været forholdsvis lille, hvilket har gjort det vanskeligt at adskille de miljømæssige og genetiske effekter med tilstrækkelig sikkerhed. Til sammenligning kan anføres, at forsøget på Næsgaard med mere end 800 første laktationer af krydsningskøer er betydeligt større end det største af forsøgene i denne kategori. Fordelen ved stationsforsøgene er først og fremmest, at de har været gennemført under kontrollerede forhold med renracede kontrolgrupper i samme besætninger som forsøgsdyrene, og at det har været muligt at gennemføre en mere omfattende og sikker registrering end i forsøg gennemført i almindelige besætninger.

3.2 Feltforsøg

Ud over de i forrige afsnit anførte stationsforsøg er der i de sidste 20 år igangsat en række feltmæssige forsøg, hvoraf en del endnu ikke er afsluttet. Disse forsøg gennemføres ved at frembringe krydsningsdyr i ydelseskontrollerede besætninger efter en nærmere fastlagt plan.

Da det vil føre for vidt at beskrive alle disse forsøg, er der i det følgende kun givet en kort omtale af tre forsøg, som på grund af omfang og gennemførelse har speciel interesse. Resultaterne fra en del af de øvrige forsøg vil blive omtalt i kapitel 5.

Import af arveanlæg til RDM. Under denne projekttitel blev der i 1972 indledt et forsøg med import af sæd fra stærkt selekterede dyr af racerne Svensk Rødt og Hvidt Boskapp (SRB), Finsk Ayrshire (FA) og Hollandsk Rødbroget Kvæg (MRI_j). Efter en nærmere fastlagt plan blev sæden anvendt i 28 større RDM besætninger omfattende i alt ca. 2000 køer. En nærmere beskrivelse af forsøgsplanen er givet af Hansen et al. (1976). Forsøgets gennemførelse og resultater er publiceret i en række meddelelser fra Statens Husdyrbrugsforsøg, samt i artikler i nationale og internationale tidsskrifter. En oversigt over disse er givet af Pedersen et al. (1987).

Import af Friesian til NRF. I Norge blev det i 1970 besluttet at foretage en omfattende sammenligning mellem NRF-populationen og tre linier af Friesianracen efter en plan beskrevet af Skjervold (1970). Til forsøget blev der importeret 1800 sædportioner efter 17 stærkt selekterede tyre, hvoraf 6 var Britisk Friesian, 6 var Holstein Friesian fra USA og 5 var Holstein Friesian fra Canada. Sæden blev udelukkende anvendt til udvalgte tyremødre med henblik på at fremavle F_1-tyre, som senere blev afprøvet på lige fod med NRF-tyre. En nærmere beskrivelse af forsøget og dets vigtigste resultater er givet af Skjervold og Ødegaard (1979) og Ødegaard (1980).

Det canadiske krydsningsforsøg. I 1971 blev der i Canada startet et stort krydsningsforsøg, der siden er blevet meget diskuteret på grund af dets meget specielle udformning. Forsøget, hvis officielle navn er, "The National Cooperative Dairy Cattle Breeding Project", gennemføres på forskellige forsøgsstationer i Canada og omfatter henved 900 køer pr. år. I forsøget er dannet en sortbroget linie (H) og en "rød" linie (A). Linie H består af amerikanske og canadiske Holstein Friesian dyr, medens linie A er dannet ved anvendelse af sæd fra toptyre af Ayrshire fra USA, Canada og Finland samt ABK og NRF. Udgangsmaterialet for linie H var canadiske HF-køer og for linie A canadiske Ayrshire-køer. Efter 3 års insemineringer med toptyre blev de to linier lukket.

I perioden 1974-1978 blev en trediedel af køerne i linie A insemineret med sæd fra linie H og en trediedel af køerne i linie H insemineret ved A. Formålet hermed var at producere en krydsningspopulation (C). Projektplanen er herefter følgende:

Hvert år udvælges de bedste 10% af køerne fra linie A og H. En del af disse insemineres med sæd af den bedste afprøvede tyr af samme linie og en del med den bedste tyr af den anden linie. Herved fremkommer 10-12 "renracede" tyre af hver linie og 10-12 F_1-tyre. Alle tyre individprøves og halvdelen slagtes. F_1-kvierne overføres til linie C. De "renracede" ungtyre-linier A og H anvendes til inseminering af køer af samme linie med henblik på afkomsundersøgelse. F_1-tyrene afkomsundersøges ikke, men anvendes som ungtyre til linie C, der derved kommer til at bestå af F_2-krydsninger plus de overførte F_1-krydsninger. Den avlsmæssige fremgang i de rene linier vil overføres til krydsningspopulationen gennem brugen af F_1-tyrene.

En nærmere beskrivelse af projektet er givet af McAllister et al. (1978).

3.3 Sammendrag

I dette kapitel er givet en kort omtale af 10 krydsningsforsøg, som alle har været gennemført under kontrollerede forhold på forsøgsstationer. Fælles for disse forsøg er endvidere, at forsøgsplanerne har været udformet med henblik på at kunne beregne krydsningsfrodighed. Antallet af krydsningskøer i forsøgene varierede fra 86-400. Desuden var de krydsede racer tilstede på stationerne i renbestand. I 9 af de 10 forsøg indgik den sortbrogede race, mens Jerseyracen og den amerikanske brunkvægsrace hver var med i 4 af forsøgene.

Kapitlet indeholder også en beskrivelse af 3 store krydsningsforsøg, som har været gennemført ved systematisk krydsning i almindelige brugsbesætninger.

4 NÆSGAARD-FORSØGET

I 1970/71 besluttede "Det Classenske Fideicommis", at der på Den Classenske Agerbrugsskole på Næsgaard skulle opføres en ny kostald med plads til 400-450 malkekøer i løsdrift. Det eksisterende staldkompleks skulle så indrettes til kalve og opdræt.

Både fodringen og malkningen i den nye stald skulle mekaniseres i videst muligt omfang og den individuelle behandling af dyrene begrænses til et minimum. Fra Næsgaards side stod det klart, at dette ville stille store krav til køernes konstitution og brugsmæssige egenskaber, og da der tillige ønskedes højtydende køer, blev det besluttet at tage utraditionelle avlsmetoder i anvendelse. Der blev derfor rettet henvendelse til Statens Husdyrbrugsforsøgs afdeling for forsøg med kvæg. Dette blev starten på et nært samarbejde, som fortsatte frem til 1985.

Efter indgående drøftelser af forskellige forslag blev det besluttet at gennemføre et krydsningsforsøg med racerne RDM, Finsk Ayrshire (FA) og Holstein Friesian (HF).

Fra afdelingens side blev der udarbejdet en detaljeret forsøgsplan, ifølge hvilken hele kvægbesætningen på Næsgaard skulle inddrages i forsøget i mindst 10 år. Bortset fra få justeringer, forårsaget af veterinære og økonomiske årsager, blev forsøgsplanen accepteret af Næsgaards ledelse, og ved den nye stalds indvielse i sommeren 1972 blev forsøget igangsat.

4.1 Forsøgets baggrund og formål

Med etableringen af dette forsøg blev et længe næret ønske fra afdelingens side opfyldt. De mange modelstudier, der lå til grund for udarbejdelsen af de nye avlsplaner, viste klart, at der ved hjælp af sådanne planer kunne opnås en betydelig avlsmæssig forbedring af de vigtigste produktionsegenskaber. Men det stod også klart, at det indenfor renavlens regi er meget tidkrævende at forbedre egenskaber med lille avlsmæssig variation og arvbarhed. Til denne kategori af egenskaber hører specielt sygdomsresistens samt reproduktions- og holdbarhedsegenskaber, som især under ekstensive driftsformer er meget vigtige for kvægholdets rentabilitet. De allerede omtalte krydsningsforsøg med malkekvæg og krydsningsforsøg med andre dyrearter verden over havde vist, at netop disse egenskaber som hovedregel ud-

viser en betydelig grad af krydsningsfrodighed. En fremtidig avlsmetode indenfor malkekvæget kunne derfor være at kombinere renavl og krydsning i et kontrolleret avlsprogram for to eller flere jævnbyrdige og højproduktive malkeracer.

De fleste krydsningsforsøg med malkekvæg havde indikeret krydsningsfrodighed for mange vigtige egenskaber, men disse effekter var relativt usikkert bestemt. Dertil kom, at næsten alle forsøg var gennemført med racer, der ikke - total økønomisk set - var jævnbyrdige. I alle de større amerikanske forsøg indgik Holstein Friesian. Denne race udmærkede sig især ved at være de øvrige racer betydeligt overlegen med hensyn til mælkeydelse men med lavere fedt- og proteinprocent. Da amerikanerne udelukkende afregnede mælken efter kg og ikke efter mælkens indhold af fedt og protein, var det vanskeligt for krydsningerne at overgå de rene Holstein Friesian grupper.

I Skandinavien var situationen en anden. Mælkeafregningen blev hovedsageligt foretaget efter mængden af smørfedt. Desuden var der flere racer til rådighed, som både fra et produktionsmæssigt synspunkt og total økonomisk set var langt mere jævnbyrdige. Såfremt de rapporterede krydsningseffekter kunne bekræftes ved krydsning af sådanne racer, var der baggrund for at anvende kombinerede renavls- og krydsningsprogrammer i fremtidens kvægavlsarbejde. Dertil kom, at import af tyresæd fra fremmede racer var blevet let og relativt billig at gennemføre. De bedste udenlandske racer kunne derfor om ønskeligt indgå i sådanne krydsningsprogrammer.

Med dette som baggrund var der ved afdelingen stor interesse for at gennemføre et krydsningsforsøg med jævnbyrdige højproduktive racer. Forsøgets primære formål var, at fastlægge størrelsen af krydsningsfrodigheden for en lang række vigtige egenskaber, målt under et ekstensivt kvægbrugssystem, som efter alt at dømme ville blive mere almindeligt fremover. For at resultaterne skulle få størst mulig praktisk relevans skulle krydsningseffekterne fastlægges ved hjælp af dyr med høj avlsmæssig værdi. Et andet formål var at få et udtryk for forskellige krydsningskombinationers totale økonomiske værdi. Af denne grund var det nødvendigt at følge krydsningsdyrene fra både 1. og 2. generation i flere år, og forsøget skulle derfor være meget langvarigt.

4.2 Forsøgsplanen

Ved forsøgets start i 1972 blev den samlede kvægbesætning på Næsgaard opdelt i 9 forsøgsgrupper indenfor hvilke de forskellige avlssystemer skulle gennemføres. Med henvisning til figur 4.1 er der i det følgende givet en beskrivelse af avlsstrategien for hver af disse grupper.

Gruppe I: var en renracet kontrolgruppe af Finsk Ayrshire (FA). Udgangsmaterialet var drægtige kvier, importeret fra Finland. Gennem hele forsøgsperioden blev der udelukkende anvendt importeret sæd af FA-tyre i denne gruppe.

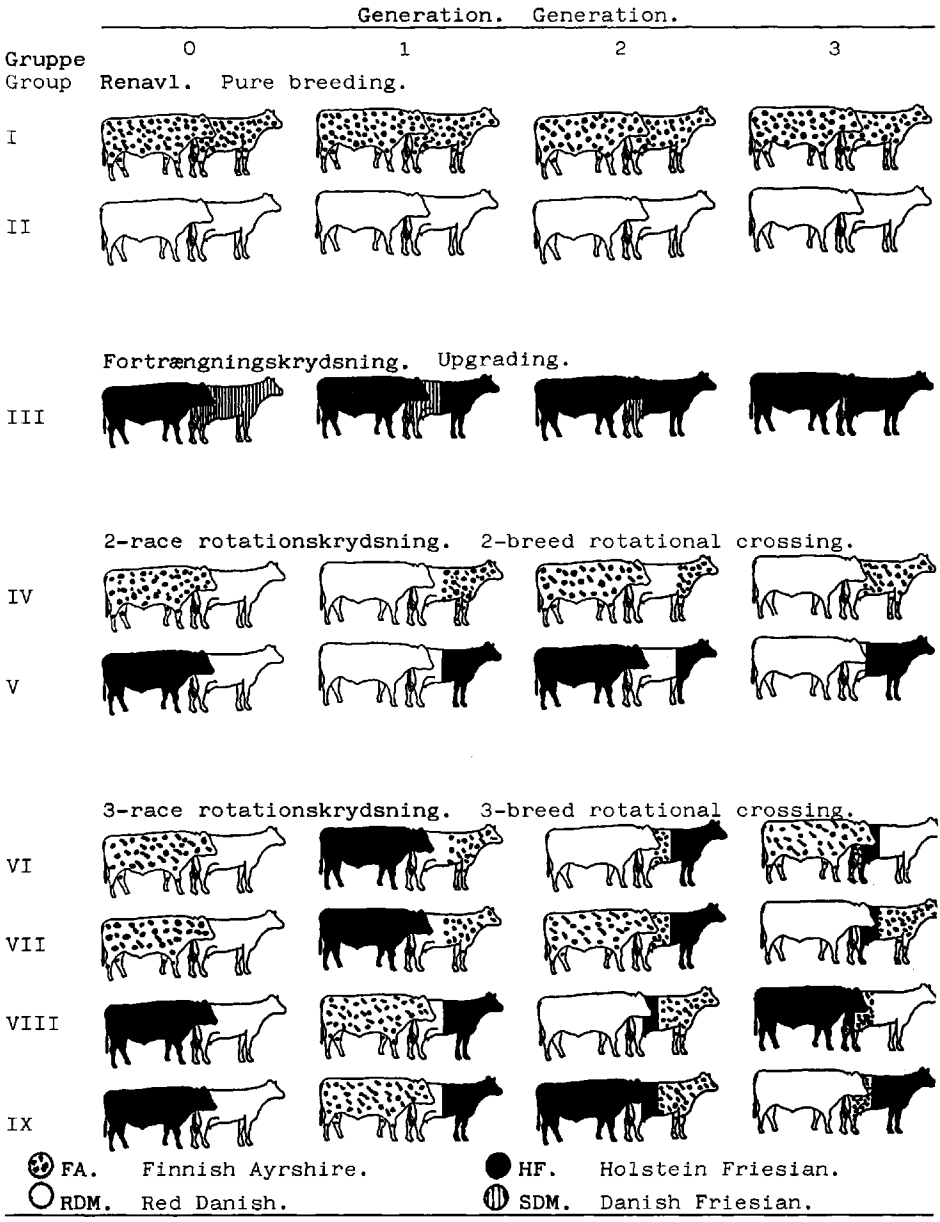
Gruppe II: var en renracet kontrolgruppe af RDM. Udgangsmaterialet var også her drægtige kvier, og der blev i forsøgsperioden kun anvendt RDM-tyre i denne gruppe.

Gruppe III: var en kontrolgruppe af sortbrogede dyr. Udgangsmaterialet var drægtige SDM-kvier. Efter forsøgets start blev der kun anvendt tyre af Holstein Friesian (HF) i gruppen. Der var således tale om fortrængningskrydsning fra en sortbroget linie (SDM) til en anden (HF).

Ved forsøgets begyndelse var de tre første grupper af samme størrelse, idet udgangsmaterialet bestod af 28 drægtige kvier i hver gruppe. Udgangsmaterialet for de resterende 6 grupper var en blanding af køer, kvier og opdræt alle af RDM. Disse dyr blev ved hjælp af en begrænset tilfældig fordeling inddelt i seks lige store grupper, der med hensyn til alder og forventet produktionskapacitet var så ensartede som muligt.

Gruppe IV: I denne gruppe blev gennemført en 2-race rotationskrydsning (zig-zag krydsning) mellem racerne FA og RDM. RDM udgangsmaterialet blev insemineret ved FA-tyre. Til afkommet blev anvendt RDM-tyre, derefter igen FA-tyre og så fremdeles.

Gruppe V: Som i gruppe IV blev der i denne gruppe gennemført 2-race rotationskrydsning, men i stedet for FA blev der anvendt HF-tyre.



Figur 4.1 Skitse af forsøgsplanen.
Outline of the experimental design.

Gruppe VI, VII, VIII og IX: Disse fire grupper indgik alle i 3-race rotationskrydsning omfattende FA, RDM og HF. Af forsøgsmæssige grunde blev tyrene fra disse tre racer anvendt i forskellig rækkefølge. Dette kunne ske uden at bryde med rotationskrydsningens princip om altid at anvende tyre af den race, der er mindst repræsenteret i dyret der insemineres. I 2. generation var grupperne med hensyn til racesammensætning ens to og to, og alle dyr havde 50% arveanlæg fra en race og 25% fra hver af de to andre racer. Der var således to alternative muligheder for valg af insemineringstyrens race. Til gruppe VI og VII kunne således anvendes både RDM og FA, hvorfor RDM blev valgt til VI og FA til VII. Til gruppe VIII og IX kunne anvendes RDM og HF og begge muligheder blev udnyttet. Den planlagte rækkefølge for tyrebenyttelsen i de fire grupper blev således:

VI: FA-HF-RDM-FA-HF-RDM-FA
VII: FA-HF-FA-RDM-HF-FA-RDM
VIII: HF-FA-RDM-HF-FA-RDM-HF
IX: HF-FA-HF-RDM-FA-HF-RDM

Sammensætningen af den enkelte gruppes arveanlæg i de første generationer er vist i tabel 4.1. Som det fremgår af tabellen har grupperne IV, VI og VII samme gensammensætning i 1. generation. Det samme gælder grupperne V, VIII og IX. I 3. generation har samtlige ni grupper forskellige genandele fra de involverede racer.

I 1980 blev det besluttet at justere forsøgsplanen, således at der kunne indkøres en ny og forenklet insemineringsplan, alt imens det egentlige forsøg fortsatte med fuld registrering af alle dyr. Den nye plan gik i korthed ud på at styrke de tre kontrolgrupper gennem fortrængningskrydsning og at samle de fire rotationskrydsningsgrupper til en enkelt.

I forsøgets afsluttende fase blev der derfor født kalve efter den nye insemineringsplan. Ændringen nåede ikke at få større forsøgsmæssig indflydelse, blandt andet fordi næsten alle køer, der var til stede i besætningen ved forsøgets afslutning, stammede fra den oprindelige forsøgsplan. Dertil kom, at den nye plan ikke afveg væsentligt fra den oprindelige, idet der stadig blev anvendt gode afprøvede tyre af RDM, FA og HF både til krydsning og renavl. De dyr, der blev født efter den nye plan, blev derfor på alle måder behand-

Tabel 4.1 Procent arveanlæg fra de forskellige racer i hver gruppe i generation 0 til 4.
Percentage of genes from the different breeds in each group in generation 0 to 4.

Gruppe Group	Race Breed	Generation nr. Generation No. 0	1	2	3	4
I	FA	100	100	100	100	100
II	RDM	100	100	100	100	100
III	SDM	100	50	25	12	6
	HF	0	50	75	88	94
IV	RDM	100	50	75	38	69
	FA	0	50	25	62	31
V	RDM	100	50	75	38	69
	HF	0	50	25	62	31
VI	RDM	100	50	25	62	31
	FA	0	50	25	13	56
	HF	0	0	50	25	13
VII	RDM	100	50	25	13	56
	FA	0	50	25	62	31
	HF	0	0	50	25	13
VIII	RDM	100	50	25	62	31
	FA	0	0	50	25	13
	HF	0	50	25	13	56
IX	RDM	100	50	25	13	56
	FA	0	0	50	25	13
	HF	0	50	25	62	31

let som egentlige forsøgsdyr, og alle registreringer fortsatte uændret.

Oprindeligt var det hensigten, at forsøget skulle vare mindst 10 år, men der var både fra Næsgaards og fra afdelingens side interesse for at fortsætte forsøget ud over denne periode. I 1983 kom der imidlertid alvorlige udbrud af paratuberkulose. Dette fortsatte i 1984, og i 1985 blev det derfor besluttet at afslutte forsøget og sanere besætningen.

4.2.1 Valg af racer

I forsøgets planlægningsfase var det først og fremmest de hjemlige racer RDM, SDM og Jersey samt de udenlandske HF, FA, SRB og NRF, der var i "søgelyset". Valget af RDM var ikke vanskeligt. I henved 100

år havde RDM udgjort en lukket race. Dygtigt avlsarbejde havde på et tidligt tidspunkt bragt racen i front produktionsmæssigt, og den var i en lang årrække den dominerende race i Danmark. I lange perioder var der imidlertid blevet satset for stærkt på visse tyrelinier. Racen havde derfor høj grad af indavl og måtte derfor formodes at være velegnet til krydsning.

Når Jerseyracen ikke kom med i forsøget, skyldes det først og fremmest, at der fra Næsgaards side blev lagt nogen vægt på kødproduktionsegenskaberne, idet det var hensigten at anvende tyrekalvene til ungtyreproduktion. Desuden ønskede man af praktiske årsager, at besætningen ikke skulle blive alt for uensartet, hvad køernes størrelse angik.

Valget af HF var forholdsvis let, idet denne race i en lang række amerikanske forsøg havde vist sig at være de øvrige amerikanske racer overlegen. Desuden var HF efterhånden blevet helt dominerende som malkerace i USA. Dertil kom, at der allerede på daværende tidspunkt var påbegyndt en import af avlsmateriale fra HF til flere sortbrogede racer (linier) i mange europæiske lande, herunder Danmark. Da HF desuden genetisk set er en veldefineret race med mange generationers renavl og selektion bag sig, blev det skønnet, at racen i krydsning med ubeslægtede racer sandsynligvis ville resultere i krydsningsfrodighed hos afkommet.

De tre nordiske racer FA, SRB og NRF blev anset for at være jævnbyrdige. Når valget faldt på FA, var det først og fremmest, fordi denne race i lighed med RDM og HF havde mange årtiers renavl bag sig og derfor - genetisk set - måtte forventes at være mere homogen end SRB og NRF. NRF blev således betragtet som en syntetisk race, idet den var dannet ved en sammenkrydsning af flere lokale norske racer samt FA og SRB. Også SRB kunne i nogen grad betragtes som en syntetisk race, idet den var grundlagt af Svensk Ayrshire og det svenske rødbrogede kvæg. Dertil kom at SRB længe havde benyttet sig af immigration fra NRF og især fra FA.

En nærmere begrundelse for valget af RDM, FA og HF var:

RDM: I 1945 påviste Robertson og Mason (1945), at RDM's indavlsgrad var steget med 1.6% pr. generation i de forudgående generationer. En senere undersøgelse af Rottensten og Andersen (1959) viste, at det gennemsnitlige slægtskab mellem de to kendte tyre Højager og

Eske Brangstrup på den ene side og de kvægavlsforeningsejede tyre på den anden havde stabiliseret sig på et niveau svarende til, at de to tyre slægtskabsmæssigt var bedstefædre til alle avlstyrene. Ifølge Rottensten (1961) havde den gennemsnitlige slægtskabskoefficient for RDM været stærkt stigende gennem hele perioden 1927-1957 og var i 1957 helt oppe på 22.8% uden tegn på særlig stagnation. Med andre ord kunne alle RDM dyr ved 60'ernes begyndelse slægtskabsmæssigt betragtes som værende halvsøskende.

Selv om disse undersøgelser ikke senere var blevet fulgt op, var der ingen tvivl om, at RDM havde en høj indavlsgrad. Med indavl følger som regel indavlsdepression, der især viser sig under ekstensive (belastende) miljøforhold. Det var da også kendetegnende, at RDM hvad angår en række egenskaber med lav heritabilitet, herunder kalvedødelighed, sygdomsfrekvens og frugtbarhed, klarede sig dårligere end de øvrige danske racer. Med hensyn til mælkeproduktionsegenskaberne var RDM imidlertid stadig fuld konkurrencedygtig. Da indavlsdepression og krydsningsfrodighed i nogen grad er to sider af samme sag, var der stor forventning til, at RDM i krydsning med ubeslægtede racer ville kunne bidrage til stor krydsningsfrodighed for en række egenskaber.

FA: Denne race var, sammen med SDM, nordens største i antal. FA blev grundlagt ved import af Ayrshire kvæg i slutningen af forrige århundrede, og siden 1901 har der været drevet renavl med racen i Finland. FA var kendt for høj ydelse, god holdbarhed, stærke lemmer og klove, god yverform, lette kælvninger og god frugtbarhed. Racen var af disse grunde blevet den helt dominerende race i Finland. Dertil kom, at der allerede dengang blev kørt et effektivt avlsprogram, der blandt andet omfattede individafprøvning af 250-300 tyre årligt med efterfølgende afkomsundersøgelser af de udvalgte tyre. Ventetyreprincippet med dybfrysning af store sædmængder pr. tyr havde været praktiseret i en årrække. Der var således et stort tyrematerialeat vælge blandt, og der var ingen veterinære forhold, som stillede sig i vejen for en import af sæd og levende avlsdyr. Kendetegnende for finsk kvægbrug var imidlertid, at der var tale om mange, men meget små besætninger, hvorfor der var gode muligheder for at give de enkelte dyr individuel behandling. Da der ikke fandtes FA-besætninger i Danmark, var der stor interesse for at undersøge, hvorledes racen

ville klare sig under mere belastende miljøforhold i konkurrence med andre racer.

HF: Som tidligere anført havde denne race i mange amerikanske race- og krydsningsforsøg vist sig at være en ekstraordinær god malkerace. Dette afspejlede sig også tydeligt i statistikkerne fra ydelseskontrollen i USA. Racen var blevet etableret i Amerika i perioden 1861-1885 på grundlag af ca. 10000 importerede dyr af hollandsk oprindelse. Siden århundredeskiftet har der næsten udelukkende været selekteret for den udprægede malketype med gode malkeorganer og høj mælkeydelse. I året 1965/66 blev der importeret 2500 sædportioner efter seks HF-tyre til Danmark. Disse tyre blev senere afprøvet på de danske afkomsprøvestationer med meget overbevisende resultater på ydelsessiden. Også afkomsundersøgelser på grundlag af skummetmælkskalve og ungtyre havde vist, at HF med hensyn til tilvækstevne tilsyneladende var fuldt på højde med SDM. Allerede på daværende tidspunkt var der påbegyndt en massiv import af HF-sæd til krydsning med sortbroget kvæg i flere europæiske lande. Resultaterne var lovende, og meget tydede på, at HF ville komme til at spille en væsentlig rolle i europæiske kvægbrug fremover, især ved anvendelse i andre sortbrogede linier, men muligvis også gennem krydsning med andre racer. Hvad angår import af HF-sæd var der ikke uoverkommelige problemer. Derimod viste det sig, at der ikke kunne opnås tilladelse til at importere dyr fra Amerika.

4.2.2 Udgangsmaterialet

Til etablering af FA-kontrollinien (Gruppe I) blev der i forsommeren 1972 importeret 28 drægtige kvier fra Finland. Kvierne stammede fra 20 forskellige besætninger og var afkom af køer med gennemsnitsproduktion indenfor hver besætning. Kvierne selv havde mange forskellige tyre som fædre, og der var ligeledes mange tyre - både ungtyre og afprøvede tyre - repræsenteret som fædre til de kalve, kvierne var drægtige med. Ved at udvælge kvierne på denne måde var der stor sandsynlighed for, at det importerede materiale udgjorde et repræsentativt udpluk af racen. Næsten alle de importerede kvier kælvede i efteråret 1972.

RDM-kontrolgruppen (gruppe II) og de seks krydsningsgrupper (gruppe IV-IX) blev etableret på grundlag af 480 RDM-hundyr. De fleste af disse (365) var allerede til stede på Næsgaard, da forsøget blev

igangsat. Besætningen på Næsgaard havde i mange år forud været tilsluttet ydelseskontrollen og kunne betragtes som en gennemsnitsbesætning. Til supplering af besætningen blev der indkøbt 85 drægtige køer og kvier af RDM fra forskellige besætninger. Forhåndskendskabet til disse køer var forholdsvis ringe, og de blev derfor ligeligt fordelt på de seks krydsningsgrupper. Af de øvrige hundyr blev der udvalgt 28 drægtige kvier som udgangsmateriale for gruppe II. Udvælgelsen blev foretaget således, at kviernes forventede kælvning lå i samme tidsperiode som for de FA-kvier, der indgik i gruppe I. I forsommeren 1973 blev der yderligere indkøbt 30 drægtige RDM-kvier fra en besætning. Disse kvier blev ligeligt fordelt på de 6 krydsningsgrupper.

Ved udarbejdelsen af forsøgsplanen var det oprindeligt hensigten, at den tredie kontrolgruppe (gruppe III) skulle være en renracet HF-gruppe. Da det imidlertid ikke var muligt at importere levende kvæg fra USA og Canada, blev det i stedet besluttet at etablere gruppen på grundlag af drægtige SDM-kvier og derefter gennemføre en fortrængningskrydsning med HF. Kvierne blev indkøbt fra en stor besætning, som var under afvikling. Udvælgelsen skete således, at kviernes forventede kælvning lå i samme tidsperiode som de to øvrige kontrolgruppers.

4.2.3 Valg og anvendelse af tyre

Udvælgelse af FA-tyre blev foretaget i samråd med Finlands Husdyravlsforening, medens RDM- og HF-tyrene blev udpeget i samarbejde med landskonsulenterne for henholdsvis RDM og SDM. For at forsøgsresultaterne skulle få størst mulig praktisk relevans, var det fra starten hensigten, at den fremtidige besætning skulle ligge på et højt avlsmæssigt niveau. Der blev derfor kun anvendt stærkt udvalgte afkomsundersøgte tyre i forsøget. Stort set alle de anvendte tyre var således i større eller mindre grad blevet anvendt som tyrefædre i de respektive racer. Af økonomiske grunde blev sat en øvre grænse på 150 kr. pr. sædportion. Ved udvælgelsen blev der først og fremmest lagt vægt på mælkeproduktionsegenskaberne, men der blev også taget hensyn til de funktionelle egenskaber, herunder især yver- og patteegenskaber samt lemmer og klove.

Oprindeligt var det hensigten at undersøge, om afkomsundersøgelse af tyrene ville give samme rangering uafhængig af, om tyrene blev afprøvet på grundlag af krydsningsdøtre eller på grundlag af renra-

cede døtre. Af denne grund blev der frem til 1980 kun anvendt 1-2 tyre af gangen fra hver af de tre racer. Hver tyr blev anvendt i 10-14 måneder, men der var overlapning i brugen, således at det blandt andet blev sikret, at der - bortset fra tvillinger - ikke optrådte helsøskende i besætningen. Da der blev anvendt samme tyre i kontrolgrupperne som i krydsningsgrupperne, blev de enkelte tyre fædre til såvel renracet som krydsningsafkom. Beregninger viste imidlertid, at antallet af afkom efter de enkelte tyre ville blive for lille til at foretage de ønskede sammenligninger med tilstrækkelig sikkerhed. I den sidste del af forsøget blev antallet af tyre derfor øget til 3-4 pr. år. En nærmere omtale af de enkelte tyre og deres afkom er givet i afsnit 4.3 og 4.5.

4.2.4 Fodring og management

I et forsøg af så lang varighed som Næsgaard-forsøget vil der naturligvis forekomme visse ændringer i fodring, pasning, staldforhold m.m. undervejs. I det følgende er givet en kort generel beskrivelse af dyrenes fodring og pasning. En mere detaljeret beskrivelse er givet af Christensen et al. (1984).

Kalvene blev hos moderen i 3-4 dage efter fødslen. Herefter blev de overført til en separat kalvestald, hvor de gik i enkeltbokse til de var 3-6 uger gamle. Derefter blev de samlet i fællesbokse med 3-5 kalve, hvor de blev, til de var ca. 4 måneder gamle. I denne periode havde de adgang til en mælkeerstatning, som gradvis blev reduceret i koncentration. Desuden havde de i de første 2 måneder fri adgang til en kalvekraftfoderblanding, som derefter blev givet restriktivt. I hele perioden fik kalvene hø og halm efter ædelyst.

Ungdyrene. Ved 4 måneders alderen blev kalve flyttet til en ungdyrstald, hvor de gik i store fællesbokse med 20-40 kalve pr. boks. Her blev de, til de var ca. 8 måneder gamle. Fodringen var generelt 1 kg kraftfoder og fri adgang til et grovfoder, der som regel bestod af sukkerroeaffald, sukkerroetopensilage og stråfoder.

Fra 8 måneders alderen og op til 4-5 uger før kælvning stod kvierne bundne i ungdyrstalden og blev fodret efter norm med et fuldfoder indeholdende samme foderkomponenter, som det der blev tildelt køerne (se senere). Gennem hele græsningssæsonen var alle drægtige kvier på græs i en fælles storfold.

Køerne. 4-5 uger før kælvning blev kvierne overført til sengestalden, hvor de blev resten af livet igennem. Undtagelsen var køer, der

var golde i sommerperioden, idet disse kom på græs i en kort periode. Stalden var opdelt i flere afsnit. Efter hver ydelseskontrollering blev en del af køerne flyttet fra et afsnit til et andet. Ved goldning blev køerne flyttet til et separat afsnit for goldkøer. Også køer med alvorlige sygdomme blev anbragt i et specielt afsnit. Når resultatet fra ydelseskontrollen forelå, blev der dannet følgende tre grupper af lakterende køer:

1. Alle 1. kalvs køer, som var mindre end 24 uger fra kælvning, plus de 1. kalvs køer, der efter 24 uger stadig havde en høj ydelse.

2. Alle 2. kalvs køer og ældre køer, som var mindre end 24 uger fra kælvning, plus køer, der efter 24 uger stadig havde høj ydelse.

3. Alle øvrige lakterende 1. kalvs og ældre køer.

Alle køerne havde fri adgang til et fuldfoder, der både med hensyn til energi, protein og mineraler var afbalanceret efter det samlede behov i det pågældende staldafsnit. Både gruppeinddelingen og behovet til den enkelte gruppe blev beregnet under hensyntagen til de enkelte køers mælkemængde (4% målemælk), udviklingstrin, kropsvægt og drægtighedsstatus.

I hele forsøgsperioden var hovedkomponenterne i fuldfoderet sukkerroeaffald, sukkerroetopensilage, mask, halm og kraftfoder. Afbalanceringen af fuldfoderrationen til de enkelte staldafsnit skete hovedsageligt ved at ændre mængden og sammensætningen af det iblandede kraftfoder.

Generelt blev køerne goldet ca. 6 uger før forventet kælvning, eller tidligere hvis dagsydelsen forinden faldt til under 4 kg 4% målemælk. Få dage før kælvning blev køerne anbragt i en fælles kælveboks, og forblev her indtil 3-4 dage efter kælvning. Alle kælvninger blev så vidt muligt overvåget.

Kvierne blev insemineret første gang, når de var 13-15 måneder gamle, hvis de var tilstrækkeligt udviklet på dette tidspunkt. Dette blev bedømt subjektivt på tværs af racer. Brunstkontrollen blev gennemført ved daglige inspektioner, og gennem hele forsøgsperioden blev insemineringerne udført af samme inseminør.

Udsætningsprocedurer. Gennem hele forsøgsperioden blev alle levendefødte kviekalve indsat i forsøget og behandlet på samme måde uafhængigt af, hvilken gruppe eller krydsningsgeneration de tilhørte. Der blev ikke solgt levende hundyr fra besætningen udover til slagtning. Udvælgelsen af slagtekøer skete på tværs af grupper og blev gennemført efter driftsøkonomiske principper uden hensyntagen til race og krydsningskombination. Eftersom dødeligheden i besætningen var relativt høj, og besætningsstørrelsen ønskedes forøget gennem det meste af forsøgsperioden, var det især dyr med alvorlige reproduktions-, produktions- eller brugsmæssige problemer, der blev udsat. Der blev gennemført en detaljeret registrering af afgangsårsagerne.

4.2.5 Registrering, dataindsamling og styring

Under hele forsøget var der ansat en forsøgsassistent på Næsgaard til at foretage dataindsamling og kontrol af forsøget. Straks ved forsøgets start blev der igangsat et omfattende registreringsarbejde. Udenlandske undersøgelser havde vist, at et stort koantal pr. mand hyppigt bevirker, at brunst- og drægtighedskontrollen svækkes, samtidig med at kendskabet til de enkelte køers forventede kælvningstidspunkter, ydelse, sygdomfrekvens m.v. forringes. For at imødegå disse problemer blev det allerede i planlægningsfasen besluttet at anvende EDB og udarbejde en programpakke, ved hvis hjælp der kunne foretages en EDB-mæssig styring af forsøget. Programmeringen og indkøringen af dette system blev gennemført i 1972/73 og fungerede i hele forsøgsperioden. En nærmere beskrivelse af dette system er givet af Christensen (1973). To gange om måneden blev der udarbejdet en række styringslister, statistikker og prognoser til vejledende brug for personalet på Næsgaard.

En overordnet forudsætning for at kunne gennemføre forsøget planmæssigt var, at hver eneste dyr kunne indentificeres let og entydigt, og at inseminerings planen blev fulgt nøje. Hele forsøgsplanen blev derfor indprogrammeret på EDB og de enkelte dyrs identifikationsnumre tildelt maskinelt. Der blev anvendt et identifikationssystem, der i lighed med det nuværende CKR-nummersystem sikrede en entydig identifikation af samtlige dyr. Mindst tre uger før forventet kælvning blev der udskrevet hvilket nummer den pågældende kalv skulle tildeles, og hvilken farve det tildelte øremærke skulle have. Herved kunne forsøgsassistenten i god tid klargøre øremærkerne og

straks efter fødslen mærke kalvene. Hver kalv blev forsynet med to øremærker, dels et metaløremærke og dels et farvet plastikøremærke. Ved kønsmodenhed blev dyrene forsynet med endnu et plastikøremærke. Der blev anvendt røde, gule og sorte plastikøremærker. Mærkets farve angav racen på de tyre, det pågældende dyr skulle insemineres ved. Et gult mærke betød således, at dyret hele livet igennem skulle insemineres ved FA-tyre. Røde øremærker betød, at dyrene skulle insemineres ved RDM og sorte mærker, at der skulle anvendes HF-tyre. Blandt andet på grund af dette enkle system blev der næsten ingen fejlinsemineringer i forsøgsperioden.

4.3 Datamaterialet

Den 28/7-1972 kælvede den første kvie i kontrolgrupperne. På dette tidspunkt var den nye stald taget i anvendelse og hele registreringsarbejdet igangsat. Denne dato blev derfor betragtet som forsøgets startdato.

Ved staldens ibrugtagning blev der gennemført en række ændringer i fodring og management. De dyr, der var født inden startdatoen, havde derfor haft andre miljøbetingelser, end de dyr, der blev født i forsøgsperioden. Selv om der fra startdatoen blev foretaget fuld registrering af alle dyr, er der i denne beretning kun analyseret data fra de dyr, der blev født i perioden 28/7-1972 til 1/1-1985. Beretningen indeholder derfor ikke resultater hverken fra indkøbte (importerede) dyr eller fra den oprindelige besætning på Næsgaard. Dette materiale er tidligere analyseret og publiceret af Christensen et al. (1984). Ved at udelukke informationerne om udgangsmaterialet opnås endvidere, at alle forsøgskøer indgik i den nye stald som drægtige kvier i perioden 1975 og fremefter. Ingen af forsøgskøerne blev derfor påvirket af det første års indkøringsproblemer.

I det følgende er givet en oversigt over forsøgsmaterialets omfang. Da antallet af dyr og observationer i høj grad er afhængig af, hvilke egenskaber der er tale om, er der givet en nærmere beskrivelse af datamaterialet i forbindelse med analyseringen af de enkelte egenskaber.

I tabel 4.2 er givet en oversigt over det totale antal kælvninger i forsøgsperioden. Som det fremgår, var der i alt tale om 4471 kælvninger. Disse resulterede i 4660 forsøgskalve (incl. tvillinger og dødfødte), hvoraf ca. halvdelen var født af krydsningskøer. Henved 75% af alle kalvene var krydsninger. Tabellen viser endvidere, at de

Tabel 4.2 Antal kælvninger fordelt på kælvningsår og mødrenes racekombination.
Number of calvings distributed on year of calving and breed combination of dams.

År Year	**FA** FA	**RDM** RD	**FR**[1] FR[1]	Krydsninger **F_1** F_1	Krydsninger **Andre Crossbreds** Others	**I alt** Total
1972	27	143	14	0	0	184
1973	19	293	22	0	0	334
1974	25	307	26	0	0	358
1975	23	269	25	29	0	346
1976	23	196	26	74	0	319
1977	25	136	31	170	5	367
1978	25	59	30	212	36	362
1979	22	29	26	192	91	360
1980	23	18	27	139	156	363
1981	18	10	32	98	206	364
1982	26	9	41	51	255	382
1983	21	7	43	31	263	365
1984	22	9	43	13	280	367
Alle All	299	1485	386	1009	1292	4471

1) **Sortbrogede, SDM + HFxSDM + HFx(HFxSDM) etc.**
Friesians, DF + HFxDF + HFx(HFx DF) etc.

første F_1-kvier kælvede i 1975, mens de første 3-race krydsninger og tilbagekrydsninger kælvede i 1977/78. Antallet af kælvninger pr. år var forholdsvis konstant gennem forsøgsperioden. Da RDM dannede udgangsmateriale for alle krydsninger, var RDM-køer mødre til hovedparten af de kalve, der blev født frem til 1976.

I tabel 4.3 er de i alt 4660 kalve fordelt på fødselsår og generation. Bemærk, at der i 1974 næsten udelukkende blev født 1. generationskalve. I årene derefter blev der stadig større overlapning mellem generationerne og både 1., 2. og 3. generation var repræsenteret med mere end 1000 kalve.

I tabel 4.4 er vist, hvorledes kælvningerne fordelte sig på kælvningsmåned indenfor hvert laktationsnummer. Som det ses var kælvningerne ret jævnt fordelt over årets måneder, dog med færrest i perioden april til juli og flest i årets sidste kvartal. Antallet af første gangs kælvere var størst i september, hvor der til gengæld var færrest kælvninger i gruppen af ældre køer.

Tabel 4.3 Antal kalve fordelt på fødselsår og generation.
Number of calves distributed on year of birth and generation.

Fødselsår Year of birth	Generation 0	1	2	3	4	5	6	I alt Total
1972	188							188
1973	225	116						341
1974	18	368						386
1975		333	34					367
1976	2	238	101					341
1977		156	219	7				382
1978		65	268	46				379
1979		28	233	109				370
1980		8	175	173	16			372
1981		4	124	205	42			375
1982		4	77	212	93	5		391
1983		1	57	170	142	17		387
1984			34	119	176	50	2	381
Alle All	433	1321	1322	1041	469	72	2	4660

Der blev i forsøgsperioden anvendt i alt 49 forsøgstyre, som fordelte sig med 16 FA-tyre, 17 RDM-tyre og 16 HF-tyre. I tabel 4.5 er anført et forkortet navn for hver af disse tyre samt det antal kælvninger, hvor tyrene dels optrådte som fædre til de fødte kalve og dels som morfædre. Som det ses opnåede 33 af tyrene at blive morfædre til mindst 15 kalve. Gruppen "Andre tyre" omfatter fædre til de kalve, der blev født kort efter forsøgets start, og som derfor ikke havde forsøgstyre som fædre. Da hovedparten af både de indkøbte kvier og køer, og kvierne og køerne fra Næsgaards oprindelige besætning, var drægtige på indkøbsdagen/startdagen, drejer det sig om i alt 423 kælvninger, hvoraf 362 havde RDM-tyre som fædre til kalvene.

I appendiks tabel A.1 er vist, hvorledes anvendelsen af de enkelte tyre var fordelt på år. Som det fremgår, var der overlapning af tyreanvendelsen indenfor år, således at der blev født afkom af mindst to forsøgstyre pr. år for hver af de tre racer.

Tabel 4.4 Kælvningernes fordeling på kælvningsmåned indenfor kælvningsnummer.
Distribution of calvings on month of calving within parity.

Måned Month	1. kalvs 1st calv.	2. kalvs 2nd calv.	3. kalvs 3rd calv.	Ældre Older	I alt Antal Total Number	I alt % Total %
Januar	139	121	69	75	404	9
Februar	156	110	49	41	356	8
Marts	153	93	46	54	346	8
April	105	79	56	47	287	6
Maj	76	109	61	60	306	7
Juni	85	94	59	74	312	7
Juli	123	78	63	66	330	7
August	156	117	75	66	414	9
September	182	116	68	38	404	9
Oktober	165	125	68	64	422	10
November	163	121	78	80	442	10
December	177	118	83	70	448	10
Alle All	1680	1281	775	735	4471	100

Tabel 4.5 Antal kalve fordelt på far og morfar.
Number of calves distributed on sire and maternal grandsire.

FA-tyre Navn Name	Far Sire	Morfar Grandsire	RDM-tyre Navn Name	Far Sire	Morfar Grandsire	HF-tyre Name	Far Sire	Morfar Grandsire
	FA-bulls			RD-bulls			HF-bulls	
Inssi	144	109	Holm	23	20	Stern	107	100
Olpi	115	148	Jeff	21	13	Horst	165	159
Pilatus	170	132	Klos	73	56	Design	71	95
Okka	8	8	Vano	21	16	Senator	67	85
Silta	121	126	Banko	79	71	Hov-hov	154	248
Noster	149	167	Tito	101	67	Ivan Al	142	156
Sora	130	112	Bank	85	47	Oskar	109	101
Veto	128	112	Elm	29	27	Galaxy	130	96
Uisti	143	96	Jacob	86	53	Skyboy	111	97
Nieman	114	48	Bram	146	58	Abel	162	112
Yllætys	112	24	Give	94	25	Neptun	49	15
Era	40	0	Løba	56	8	Bart	70	8
Tarilam.	42	0	Gert	41	0	Arnold	53	5
Yra	47	0	Renbæk	65	0	Sun	59	0
Ære	24	0	Dug	41	0	Terry	50	0
Ape	32	0	Tango	15	0	Jess	43	0
			Kjeld	11	0			
Andre Other	28	125	**Andre** Other	362	1397	**Andre** Other	33	129
I alt Total	1547	1207	**I alt** Total	1349	1858	**I alt** Total	1575	1406

I tabel 4.6 er vist antal kælvninger og dermed antal påbegyndte laktationer for de køer, der var født i forsøgsperioden. Som det ses var der tale om i alt 3123 kælvninger, hvoraf 1009 stammede fra F_1-krydsninger, 1292 var 3-race krydsninger eller tilbagekrydsninger, mens de resterende 822 fandt sted i kontrolgrupperne. I appendiks tabel A.2 er vist, hvorledes disse kælvninger fordelte sig på forsøgstyr og år indenfor hver tyr. De 2301 kælvninger af krydsningskøer var fordelt på 5 generationer, med 1009 i første, 847 i anden, 385 i tredie, 59 i fjerde og 1 i femte generation. I appendiks tabel A.3 er vist, hvorledes kælvningerne fordelte sig på de forskellige krydsningskombinationer. Som det fremgår var enkelte af krydsningskombinationerne ikke i overensstemmelse med den oprindelige forsøgsplan, hvilket skyldes den tidligere omtalte justering af forsøgsplanen i sidste del af forsøgsperioden samt enkelte fejlinsemineringer. Som det fremgår af det følgende afsnit stiller de anvendte analysemetoder imidlertid ikke krav om, at krydsningen følger et forudbestemt mønster. Derimod er det afgørende at have kendskab til hvert dyrs afstamningsforhold og dermed racemæssige sammensætning. De sidstnævnte racekombinationer indgik derfor i analyserne på lige fod med de øvrige kombinationer.

Tabel 4.6 Antal påbegyndte laktationer fordelt på kælvningsår og racekombination.
Number of initiated lactations distributed on year of calving and breed combination.

År Year	FA FA	RDM RD	FR[1)] FR[1)]	Krydsninger F_1 Crossbreds F_1	Krydsninger Andre Crossbreds Other	I alt Total
1974	7	23	3	0	0	33
1975	8	71	15	29	0	123
1976	17	69	17	74	0	177
1977	21	56	27	170	5	279
1978	22	29	30	212	36	329
1979	21	18	25	192	91	347
1980	23	13	27	139	156	358
1981	18	9	32	98	206	363
1982	26	9	41	51	255	382
1983	21	7	43	31	263	365
1984	22	9	43	13	280	367
Alle All	206	313	303	1009	1292	3123

1) **Sortbrogede, SDM + HFxSDM + HFx(HFxSDM) etc.**
Friesians, DF + HFxDF + HFx(HFxDF) etc.

4.4 Analysemetoder

Som følge af de enkelte egenskabers karakter, registreringstidspunkt og påvirkning af forskellige miljøfaktorer blev de statistiske analysemetoder for hvert datasæt tilpasset den kategori af egenskaber der blev analyseret. Ved opbygningen af de enkelte modeller blev der dog generelt taget udgangspunkt i en model, omfattende følgende tre grupper af effekter:

- Effekt af systematiske miljøfaktorer, såsom år, sæson, alder og laktationsnummer.
- Additiv genetisk effekt af race, samt dominans- og epistasieffekter. For egenskaber, hvor tilsvarende maternelle effekter må formodes at have betydning, blev der taget hensyn til disse.
- Additiv genetisk effekt for det enkelte individ, under hensyntagen til individets slægtskab med andre individer i analysen.

Statistisk kan modellerne generelt udtrykkes som:

$$y = X_1 e_s + X_2 c + Z_1 a + Z_2 p + e_r$$

hvor y = en vektor med observationer for den pågældende egenskab

e_s = en vektor af systematiske miljøeffekter (fixed), og X_1 er den tilhørende designmatrix

c = en vektor af individuelle og eventuelt maternelle raceeffekter, dominanseffekter og epistasieffekter (fixed), og X_2 er den tilhørende designmatrix

a = en vektor af tilfældige additiv genetiske effekter for det enkelte individ, og Z_1 er den tilhørende designmatrix

p = en vektor af tilfældige permanente miljøeffekter for det enkelte individ, og Z_2 er den tilhørende designmatrix

e_r = en vektor af tilfældige effekter (den del af variationen som ikke er beskrevet i modellen iøvrigt).

Forventningsværdien er:

$$E(y) = X_1 e_s + X_2 c$$

Variansen (V(y)) på en oberservation og dermed de beregnede effekter afhænger af, hvorledes Z_1a og Z_2p er defineret. Generelt er der anvendt følgende to analysemodeller:

- "Least Squares" analyse, hvor Z_1a og Z_2p er udeladt af modellen, således at $V(y) = V(e_r) = I\ \sigma^2_E$, hvor I = en enhedsmatrix og σ_E = spredningen på den tilfældige rest.

- "Animal Model", hvor a beskriver den additive genetiske effekt af de enkelte individer. Denne model tager hensyn til slægtskabet mellem forsøgsdyrene, og variansen på y bliver:

$$V(y) = Z'_1\ V(a)\ Z_1 + Z'_2\ V(p)\ Z_2 + V(e_r).$$

Idet $V(a) = A\ \sigma^2_A$, $V(p) = I\ \sigma^2 P$ og $V(e_r)$ forudsættes at være lig med $I\ \sigma^2_E$, fås:

$$V(y) = Z'_1\ A\ Z_1\ \sigma^2_A + Z'_2\ Z_2\ \sigma^2 P + I\ \sigma^2_E$$

hvor A = slægtskabsmatrix
σ_A = den additive genetiske spredning
σ_P = spredningen på de permanente miljøeffekter
I = en enhedsmatrix
σ_E = spredningen på den tilfældige rest

Ved analyse af egenskaber, hvor der ikke findes gentagne observationer, udgår Z_2 p af modellen. F.eks. findes der ikke gentagne observationer ved analysen af det samlede økonomiske resultat, mens flere 305 dages laktationer hos en ko er et typisk eksempel på gentagne observationer.

Alle egenskaber blev i første omgang analyseret ved hjælp af en "Least Squares" analyse. Ved anvendelse af denne metode kan de beregnede race- og krydsningseffekters signifikansniveau let afprøves ved veldefinerede statistiske metoder. Såfremt individernes additive genetiske effekter ikke er jævnt fordelt på miljøklasser og genetiske grupper (krydsningsgrupperne), kan denne metode imidlertid medføre, at de beregnede race- og krydsningseffekter er behæftet med systematiske fejl.

I "Animal Model" bliver en større del af effekterne beskrevet specifikt af modellen, og race- og krydsningseffekterne kan derfor fastlægges med større sikkerhed. Da krydsningsgrupperne ikke var fordelt jævnt over årene, kan specielle årseffekter være sammenfaldende med fremkomsten af bestemte krydsningsgrupper. "Least Squares" analysen kan i så fald fejlvurdere race- og krydsningseffekterne. Ved anvendelse af "Animal Model", hvor slægtskabet mellem individerne skaber forbindelser på tværs af år, kan dette problem imødegås, men denne model giver ikke mulighed for en direkte test af effekternes signifikansniveau. De enkelte race- og krydsningseffekters signifikansniveau blev derfor beregnet indirekte ud fra estimaterne fra "Animal Model" og et skøn over de tilhørende middelfejl (standard errors) beregnet ved hjælp af den tilsvarende "Least Squares" analyse.

Race- og krydsningseffekterne blev bestemt ved hjælp af en metode beskrevet af Robison et al. (1980), Robison et al. (1981) og Fimland (1981). Metoden går ud på, at der i designmatricen (her X_2) for hver af geneffekterne defineres en koefficient, der beskriver, hvorledes den pågældende effekt forventes at komme til udtryk i det pågældende individ.

Raceeffekterne for et enkelt individ er afhængig af, hvorledes individet genetisk set er sammensat. I Næsgaard-forsøget er 4 racer repræsenteret. Til beskrivelse af raceeffekterne er der for hvert individ dannet følgende fire koefficienter til designmatricen:

p(FA)	proportion	af	FA	gener	i	individet
p(RD)	"	"	RDM	"	"	"
p(HF)	"	"	HF	"	"	"
p(DF)	"	"	SDM	"	"	"

Eksempel: For en renracet RDM ko vil p(RD) have værdien 1.00, mens p(FA), p(HF) og p(DF) alle har værdien 0. For en F_1-krydsning mellem FA og RDM vil p(FA) og p(RD) begge være 0.50, mens p(HF) og p(DF) er 0. Parres denne F_1-krydsning med HF vil afkommet få p(FA) = p(RD) = 0.25, p(HF) = 0.50 og p(DF) = 0, o.s.v.

Dominanseffekter. I Næsgaard-forsøget kan der skelnes mellem 4 forskellige dominanseffekter:

FAxRD dominanseffekt (D_{12}) forårsaget af samspil mellem allelle gener fra henholdsvis FA og RDM.
HFxRD dominanseffekt (D_{23}) forårsaget af samspil mellem allelle gener fra henholdsvis HF og RDM.
FAxHF dominanseffekt (D_{13}) forårsaget af samspil mellem allelle gener fra henholdsvis HF og FA.
HFxDF dominanseffekt (D_{34}) forårsaget af samspil mellem allelle gener fra henholdsvis HF og SDM.

Dominanseffekterne beregnes på samme måde som de additive raceeffekter. For hvert individ beregnes 4 koefficienter, der beskriver i hvilken grad de 4 dominanseffekter forventes at komme til udtryk i netop dette individ. De 4 koefficienter, der tilsammen beskriver dyrets forventede heterozygoti, kan beregnes ved hjælp af formel (2.6). Kaldes proportion af race-X gener i faderen $p_f(X)$ og proportion af race-X gener i moderen $p_m(X)$ fås:

$$h_{12} = p_f(FA) * p_m(RD) + p_f(RD) * p_m(FA)$$
$$h_{13} = p_f(FA) * p_m(HF) + p_f(HF) * p_m(FA)$$
$$h_{23} = p_f(RD) * p_m(HF) + p_f(HF) * p_m(RD)$$
$$h34 = p_f(HF) * p_m(DF) + p_f(DF) * p_m(HF)$$
$$h = h_{12} + h_{13} + h_{23} + h_{34}$$

For en 3-race krydsning af typen HFx(FAxRD) fås eksempelvis:

$$h_{12} = 0 \times 0.50 + 0 \times 0.50 = 0$$
$$h_{13} = 0 \times 1.00 + 1.00 \times 0.50 = 0.50$$
$$h_{23} = 0 \times 1.00 + 1.00 \times 0.50 = 0.50$$
$$h_{34} = 1.00 \times 0 + 0 \times 0 = 0$$
$$h = \text{sum} = 1.00$$

Epistasi: Af de epistatiske effekter er der først og fremmest taget hensyn til Additiv x Additiv (AxA) vekselvirkning, idet effekten af at tabe parentale AxA-vekselvirkninger ved krydsning er beregnet i analyserne.

Der er skelnet mellem følgende fire typer tab af AxA-vekselvirkning:

FAxRD AA-epistasi (AA_{12}) forårsaget af at gener fra både FA og RD er repræsenteret på 2 loci.
FAxHF AA-epistasi (AA_{13}) forårsaget af at gener fra både FA og HF er repræsenteret på 2 loci.
RDxHF AA-epistasi (AA_{23}) forårsaget af at gener fra både RD og HF er repræsenteret på 2 loci.
HFxDF AA-epistasi (AA_{34}) forårsaget af at gener fra både HF og DF er repræsenteret på 2 loci.

AA-epistasieffekterne beregnes på samme måde som de additive raceeffekter. For hvert eneste individ beregnes 4 koefficienter, der beskriver i hvilken grad tabet af de 4 epistasieffekter må forventes at komme til udtryk i netop dette individ. De 4 koefficienter kan beregnes ved hjælp af følgende formel og beskriver tilsammen Kinghorns (1980) koefficient (1-b) for tab af AxA-epistasi (jfr. tabel 2.4). Symbolik: p(X) = proportion af race-X gener i individet:

$$aa_{12} = 2 \times p(FA) \times p(RD)$$
$$aa_{13} = 2 \times p(FA) \times p(HF)$$
$$aa_{23} = 2 \times p(RD) \times p(HF)$$
$$aa_{34} = 2 \times p(HF) \times p(DF)$$
$$(1-b) = aa_{12} + aa_{13} + aa_{23} + aa_{34}$$

For en 3-race krydsning af typen HFx(FAxRD) fås eksempelvis:

$$aa_{12} = 2 \times 0.25 \times 0.25 = 0.125$$
$$aa_{13} = 2 \times 0.25 \times 0.50 = 0.250$$
$$aa_{23} = 2 \times 0.25 \times 0.50 = 0.250$$
$$aa_{34} = 0 \times 0 \times 0 = 0$$
$$(1-b) = \text{sum} = 0.625 = 5/8$$

Da tab af AxA-effekter især har betydning for størrelsen af den forventede heterosis i forskellige krydsningskombinationer er det ofte en fordel at udtrykke det som rekombinationstab. Som vist i afsnit 2.4.2 er rekombinationstabet et direkte udtryk for, hvor meget

heterosis bliver mindre end den heterosis, der må forventes, hvis F_1-heterosis udelukkende tilskrives dominanseffekter.

Rekombinationstabet (R_t) kan ifølge formel (2.22) beregnes som:

$$R_t = 1/2\ r\ AxA'$$

hvor r = koefficienten for rekombinationstab
AxA' = AxA-epistasi beregnet efter Kinghorns model

Relationerne mellem de ovenfor anførte koefficienter for dominans og AxA-epistasi og koefficienterne for rekombinationstab kan skrives som:

$$r_{12} = 2\ aa_{12} - h_{12}$$
$$r_{13} = 2\ aa_{13} - h_{13}$$
$$r_{23} = 2\ aa_{23} - h_{23}$$
$$r_{34} = 2\ aa_{34} - h_{34}$$
$$r = r_{12} + r_{13} + r_{23} + r_{34}$$
$$= 2\ (1 - b) - h$$

Rekombinationskoefficienterne kan også beregnes direkte som:

$$r_{12} = pf(FA) \times pf(RD) + pm(FA) \times pm(RD)$$
$$r_{13} = pf(FA) \times pf(HF) + pm(FA) \times pm(HF)$$
$$r_{23} = pf(RD) \times pf(HF) + pm(RD) \times pm(HF)$$
$$r_{24} = pf(HF) \times pf(DF) + pm(HF) \times pm(DF)$$

Disse analysemetoder indebærer, at et givet dyr ikke blot betragtes som en enhed hørende til en bestemt race eller krydsningsgruppe, men opdeles i proportioner af arveanlæg fra hver race. I analysen bestemmes effekten af disse grupper af arveanlæg og deres samspil. (Med andre ord betragtes en vilkårlig egenskab f.eks. kg mælk hos et givet dyr som produktionen af en "fabrik" bestående af forskellige produktionsenheder (grupper af arveanlæg) af forskellige fabrikater (racer). Disse enheders bidrag til det samlede resultat er både afhængig af deres egen kvalitet (additiv genvirkning) og deres samspil med enhederne af andre fabrikater (dominans og epistasi). Analyserne

tager sigte på at adskille disse bidrag (effekter)).

Et dyr med 50% arveanlæg fra HF, 25% fra RDM og 25% fra FA bliver eksempelvis analysemæssigt ikke kun betragtet som en 3-race krydsning, men som:

Den additive genetiske effekt af 1/2 renracet HF-dyr.
" " " " " 1/4 " RDM-dyr.
" " " " " 1/4 " FA-dyr.
Dominanseffekten af 1/2 F_1-dyr af typen HFxRDM.
" " 1/2 " " " HFxFA .
AxA-effekten af 1/2 HF - 1/4 RDM.
" " 1/2 HF - 1/4 FA.
" " 1/4 RDM - 1/4 FA.

Dette bevirker, at resultaterne bliver langt mindre afhængige af dyrenes fordeling på renracede kontrolgrupper og specifikke krydsningskombinationer end ved anvendelse af traditionelle analysemetoder. Jo flere forskellige typer af krydsningskombinationer materialet omfatter, desto mere sikre og mere generelle resultater fås der. Resultaterne vil derfor kunne anvendes til at forudsige den sandsynlige værdi af den enkelte race og alle mulige racekombinationer. Eksempelvis kan der ud fra Næsgaard-forsøget fås et udtryk for, hvad rene HF-dyr og F_1-krydsninger mellem HF og FA forventes at præstere, selv om der hverken fandtes rene HF-dyr eller F_1-krydsninger af typen HFxFA i forsøget.

Da dominans generelt anses for at være hovedårsagen til heterosis, blev alle egenskaber primært analyseret med dominans som eneste krydsningseffekt i modellen. Disse beregninger blev suppleret med analyser, som både tog hensyn til dominans og epistasi (AxA-genvirkning). Såfremt resultaterne indikerede, at epistasi var af væsentlig betydning for den pågældende egenskab, blev analyserne suppleret med en såkaldt "Goodness of Fit" analyse. En sådan analyse viser, hvor godt en given model beskriver de opnåede resultater for de enkelte racer og krydsningskombinationer i hver generation. De opnåede resultater blev fastlagt ved hjælp af en analyse, i hvilken race- og krydsningseffekterne (X_2c) i modellen blev erstattet af faste effekter for race- og krydsningskombination pr. generation.

4.5 Resultater

4.5.1 Ydelsesegenskaberne

I den første halvdel af forsøgsperioden steg ydelsesniveauet på Næsgaard med ca. 25%. Årsydelsen i de første to kontrolår var ca. 210 kg smørfedt, mens den højeste årsydelse, 276.4 kg smørfedt, blev opnået i regnskabsåret 1981/82. Den store ydelsesfremgang skyldtes dels miljømæssige forhold, dels tyreudvælgelsen (den additive effekt af generne fra forsøgstyrene) og dels heterosis (dominanseffekter og epistatiske effekter). De anvendte statistiske analysemodeller tog sigte på at adskille disse effekter fra hinanden.

4.5.1.1 Materiale og metode

Køerne blev kontrolleret efter de gældende regler for ydelseskontrol. Frem til august 1979 blev mælkens proteinindhold kun bestemt tre gange pr. laktation (ca. 50, 150 og 250 dage efter kælvning). I resten af forsøgsperioden blev der foretaget proteinregistrering ved hver kontrollering.

Analyserne omfattede egenskaberne mælke-, smørfedt- og proteinydelse. Disse egenskaber kan udtrykkes på mange forskellige måder afhængig af f.eks. periodelængde og eventuel hensyntagen til ydelsen hos afgåede køer. Der blev derfor valgt at koncentrere undersøgelserne om følgende fire ydelsesmål:

A: Fuldstændige 305 dages laktationsydelser. Alle laktationer omfattende 305 foderdage er medtaget uanset antallet af malkedage.

B: Fuldstændige + forlængede 305 dages laktationsydelser. Alle laktationer af mindst 45 dages varighed blev forlænget efter samme principper som i ydelseskontrollen (jfr. Pedersen, 1980).

C: Totalydelse pr. foderdag x 365. Den samlede ydelse fra første kælvning og 3 år frem målt pr. foderdag x 365. Dette mål kan sammenlignes med årsydelsen i ydelseskontrollen. Kun køer, der havde kælvet 1. gang mindst 3 år før forsøgets afslutning, var med i denne analyse.

D: Årlig totalydelse i tre år efter første kælvning (=treårs totalydelse/3). Alle afgåede køer blev inddraget uanset afgangstidspunkt. Køerne skulle dog have kælvet 1. gang mindst 3 år før forsøgets slutdato.

I tabel 4.7 er vist antallet af fuldstændige 305 dages laktationer (datasæt A) fordelt på racer og krydsningskombinationer. I de analyser som tillige omfattede ydelsen hos afgåede køer (datasæt B) blev de 2012 fuldstændige laktationer suppleret med 602 forlængede laktationer. I alt 870 køer, som kælvede første gang inden udgangen af 1981, indgik i analyser vedrørende køernes samlede ydelse i tre år målt fra første kælvning (datasæt C og D). I tabel 4.8 er anført den gennemsnitlige mælke-, smørfedt- og proteinydelse for hver af de fire datasæt.

Tabel 4.7 Antal fuldstændige 305 dages laktationer fordelt på racer og krydsningskombinationer (datasæt A).
Number of complete 305 days lactations distributed on breeds and combinations of crosses (dataset A).

Race Breed	**Laktationsnummer** Lactation number 1	2	3+senere	**I alt** Total
FA	63	34	34	131
RD	101	65	48	214
FR[1)]	104	48	41	193
FAxRD	144	91	85	320
HFxRD	183	125	120	428
Øvrige krydsninger Other crosses	423	181	122	726
I alt, total	1018	544	450	2012

1) **Sortbrogede, SDM + HFxSDM + HFx(HFxSDM) etc.**
Friesians, DF + HFxDF + HFx(HFxDF) etc.

Tabel 4.8 Ukorrigerede gennemsnit for de fire ydelsesegenskaber. A = fuldstændige 305 dages laktationer; B = A + forlængede laktationer for afgåede køer; C og D = totalydelse fra 1. kælvning og tre år frem udtrykt henholdsvis pr. foderdag x 365 (C) og pr. år (D).
Uncorrected mean of the four yield traits. A = complete 305 days lactations; B = A + extended lactations for culled cows; C and D = the total yield in a three years period from first calving expressed per 365 days in the herd (C) and per year (D), respectively.

Datasæt Dataset	**Antal** Number	**Mælk, kg** Milk, kg	**Smørfedt, kg** Fat, kg	**Protein, kg** Protein, kg
A	2012	5810	233.2	199.6
B	2614	5574	224.5	190.7
C	870	5871	241.5	203.0
D	870	4234	173.2	146.6

I analyserne blev der skelnet mellem effekten af følgende to hovedgrupper af gener:

- Effekten af generne fra udgangsmaterialet (kun dyr, der var født i forsøgsperioden).
- Effekten af de gener der blev introduceret gennem de udvalgte forsøgstyre.

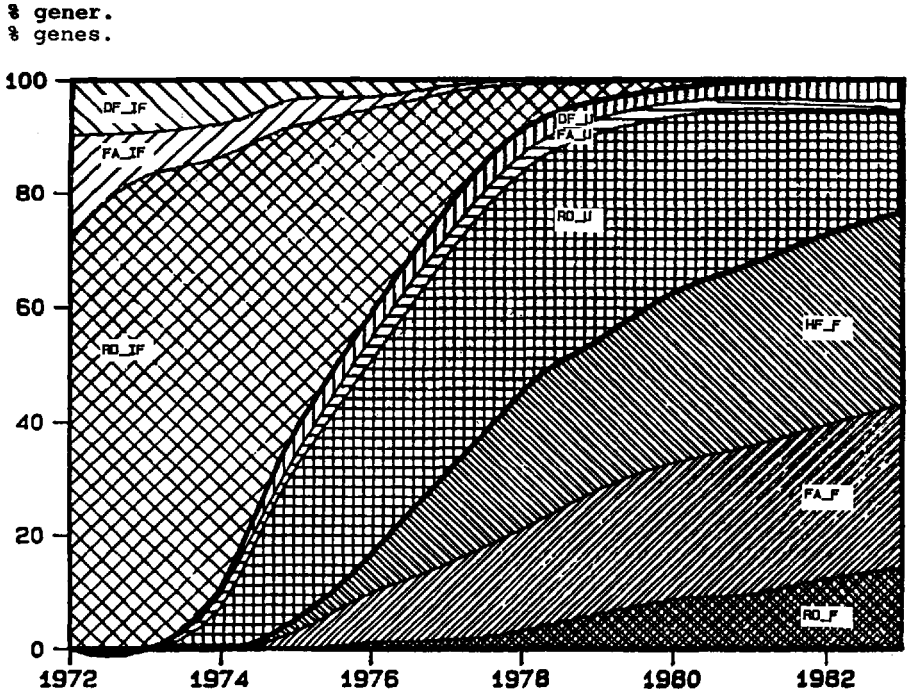
Hver af disse hovedgrupper er igen opdelt i tre undergrupper afhængig af hvilken race de pågældende gener stammer fra. For disse i alt seks grupper er anvendt følgende betegnelse:

FAu = gener fra Finsk Ayrshire-udgangsmaterialet
RDu = gener fra RDM-udgangsmaterialet
SDu = gener fra SDM-udgangsmaterialet

FA = gener fra forsøgstyre af Finsk Ayrshire
RD = gener fra forsøgstyre af RDM
HF = gener fra forsøgstyre af Holstein Friesian

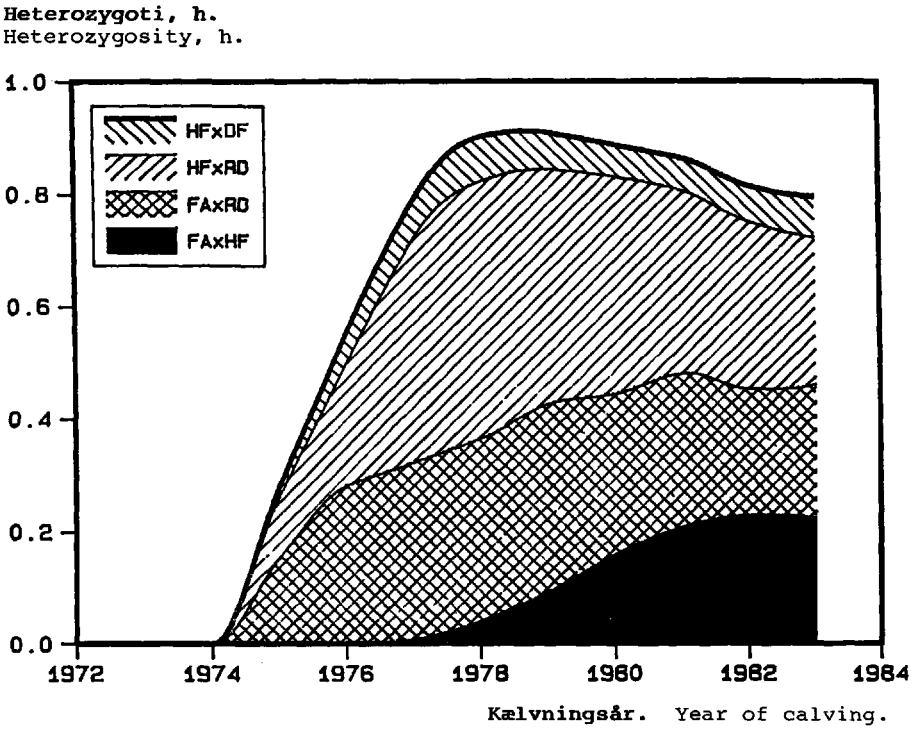
I figur 4.2 er vist gensammensætningen hos køerne i hvert forsøgsår. I de første 4 år bestod besætningen hovedsageligt af køer, som ikke var født i forsøgsperioden. I 1976 var 60% af køerne egentlige forsøgskøer, og dette tal steg til næsten 100% i 1981. På dette

tidspunkt kunne 2/3 af generne hos besætningens køer tilbageføres til forsøgstyrene. Det bemærkes, at genandelene fra udgangsmaterialet af Finsk Ayrshire og SDM var små.



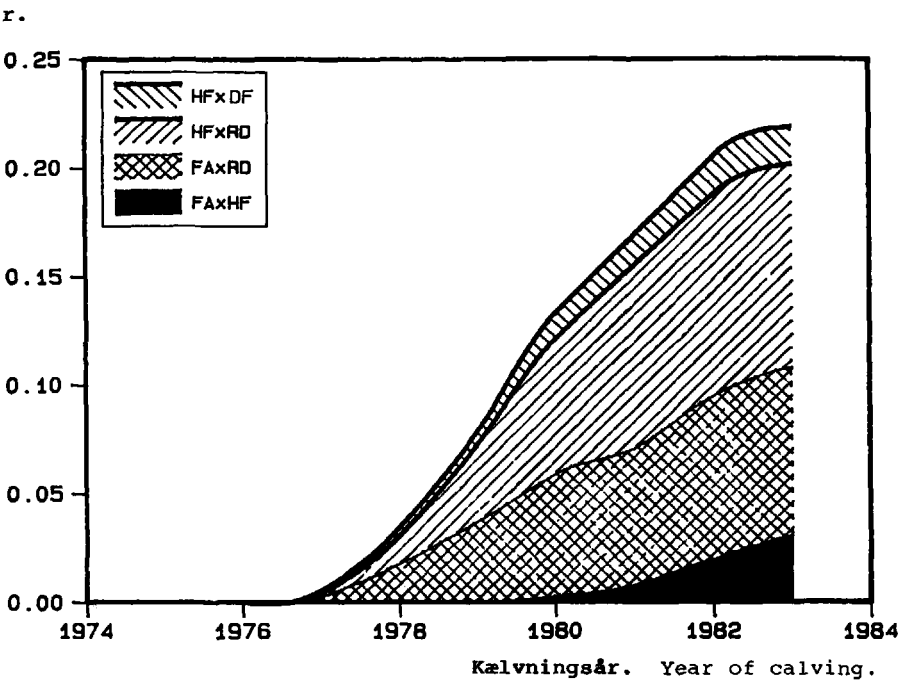
Figur 4.2 Besætningens sammensætning af gener i de enkelte forsøgsår. De første bogstaver angiver race efterfulgt af:
_IF = gener fra køer der ikke er født i forsøgsperioden og derfor ikke inkluderet i analyserne.
_U = gener fra udgangsmaterialet.
_F = gener fra forsøgstyrene.
The composition of genes in the herd by year. The first letters determine the breed followed by:
_IF = genes from cows, not born in the experimental period and hence not included in the analysis.
_U = genes from the basic material.
_F = genes from the experimental bulls.

Figur 4.3 viser graden af heterozygoti hos besætningens køer i hvert forsøgsår. I 1978/79 var hovedparten af køerne F_1-krydsninger eller 3-race krydsninger med F_1-mødre, og heterozygotien nåede op over 90% for derefter at falde svagt, efterhånden som de senere krydsningskombinationer begyndte at gøre sig gældende. Af den samlede heterozygoti udgjorde HFxSDM mindre end 10%.



Figur 4.3 Heterozygotien (h) i besætningen pr. år fordelt på de fire forskellige 2-race kombinationer.
The heterozygosity (h) in the herd by year distributed on the four different 2-breed combinations.

I figur 4.4 er vist i hvilken grad AxA-vekselvirkning kunne forventes hos besætningens køer. Som udtryk for dette er anvendt Dickersons koefficient (r) for rekombinationstab. Som det fremgår af figuren, var der især tale om rekombinationseffekter af typen HFxRD og FAxRD, og disse kom især til udtryk i den sidste del af forsøgsperioden.



Figur 4.4 Koefficienten (r) for rekombinationseffekt pr. forsøgsår fordelt på de fire forskellige 2-race kombinationer.
The coefficient (r) of recombination effect by year distributed on the four different 2-breed combinations.

Analyserne blev gennemført ved hjælp af den i afsnit 4.4 omtalte "Animal Model", mens de enkelte effekters signifikansniveau blev beregnet ved hjælp af en "Least Squares". Ved anvendelse af "Animal Model" blev der anvendt en heritabilitet på 0.25 og en gentagelseskoefficient på 0.40 for alle tre ydelsesegenskaber. Af genetiske effekter blev der primært analyseret for additiv genvirkning og dominans. Disse analyser blev suppleret med analyser som tillige tog hensyn til AxA-epistasi (rekombinationseffekt). Desuden blev der anvendt en model, hvor de enkelte racekombinationer indgik som faste effekter i stedet for geneffekterne. I modellerne blev der desuden taget hensyn til følgende miljøeffekter:

- År x kvartal for den pågældende laktations begyndelse.

- Kurvelineær effekt af alder ved 1. kælvning (kun 1. kalvs køer).
- Laktationsnummer (kun datasæt A og B).

4.5.1.2 Additive geneffekter og dominanseffekter

Ydelsesegenskaberne blev først analyseret ved hjælp af en model, som foruden de omtalte miljøeffekter omfattede de additive geneffekter og dominanseffekter, mens eventuelle epistatiske effekter i de senere krydsningskombinationer blev negligeret.

Fuldstændige laktationer (datasæt A). I tabel 4.9 er anført de additive geneffekter og de gennemsnitlige avlsværdier for de enkelte racer i de to genetiske hovedgrupper. Ved beregningen af de additive geneffekter og avlsværdierne er gennemsnittet af de tre forsøgsgrupper (FA, RD og HF) sat lig med henholdsvis 0 og det totale gennemsnit for den pågældende egenskab i hele forsøgsperioden (jfr. tabel 4.8). Herved bliver avlsværdien for hver af de seks grupper lig med dette gennemsnit plus den additive geneffekt for den pågældende gruppe.

Tabel 4.9 Additive geneffekter og avlsværdier for racegruppernes 305 dages laktationsydelser. Kun fuldstændige 305 dages laktationer er inkluderet (datasæt A).
Additive gene effects and breeding values for the 305 days lactation yield of the breedgroups. Only complete 305 days lactations are included (dataset A).

Racegrupper	**Additive geneffekter**			**Avlsværdier**		
	mælk	**smørfedt**	**protein**	**mælk**	**smørfedt**	**protein**
Breed groups	Additive gene effects			Breeding values		
	milk kg	fat kg	protein kg	milk kg	fat kg	protein kg
FAu	-529	-17	-18	5281	216	181
RDu	-626	-19	-20	5184	214	179
SDu	-85	4	-4	5725	237	195
Gns., Av.	-413	-11	-14	5397	222	185
FA	189	7	2	5999	240	201
RD	-436	-10	-5	5374	223	194
HF	248	4	3	6058	237	203
Gns., Av.	0	0	0	5810	233	200

Som det fremgår af tabellen, var udgangsmaterialet for RDM og Finsk Ayrshire meget jævnbyrdige, medens SDM havde højere genetisk niveau. Disse forskelle må dog tolkes med forsigtighed, idet de ad-

ditive effekter for både Finsk Ayrshire og SDM udgangsmaterialet er usikkert bestemt (jfr. figur 4.2). Af samme grund må forskellen mellem racernes udgangsgener og forsøgsgener vurderes forsigtigt. Generelt indikerer resultaterne dog, at der var betydelig positiv effekt af at anvende de udvalgte forsøgstyre.

I tabel 4.10 er vist den relative avlsværdi af de anvendte forsøgstyre. De enkelte tyres avlsværdi er målt i forhold til RDM-udgangsmaterialet. Herved bliver tyrene sammenlignelige på tværs af racer. De anførte avlsværdital kan ikke sammenlignes med de officielle avlsværdital, dels fordi de er beregnet på tværs af racer og laktationer, og dels på grund af den store aldersforskel mellem tyrene. Det fremgår, at FA- og HF-tyrene i gennemsnit var meget jævnbyrdige og på et højere niveau end RDM tyrene.

I tabel 4.11 er anført heterosis samt avlsværdier og genotypiske værdier for de tre forskellige F_1-krydsninger, der kan dannes ved krydsning mellem de tre racer. Ved beregningen er det forudsat, at alle gener stammer fra de udvalgte forsøgstyre. Som det fremgår, er der betydelig heterosis (7.5-9.4%) for alle egenskaber, når RDM indgår som den ene af racerne. Den tilsvarende "Least Squares" analyse indikerede, at disse estimater er stærkt signifikant forskellige fra 0. Heterosis for FAxHF krydsningerne er mindre (3-4%). Da der ikke fandtes F_1-krydsninger af denne type i forsøgsmaterialet, er disse estimater fastlagt alene ved hjælp af 3-race krydsninger og er derfor bestemt med mindre sikkerhed. Heterosis ved krydsning af HF og SDM udgjorde 1-2%, men disse estimater er bestemt med så stor usikkerhed, at de ikke er medtaget i tabellen.

Det bemærkes, at alle F_1-krydsninger for alle egenskaber genotypisk set er bedre end de bedste af forældreracerne.

I tabel 4.12 er vist de tilsvarende forventede resultater ved fortsat 2- og 3-race rotationskrydsning. Som det fremgår, kan der ved 3-race krydsning forventes ca. 6% krydsningsfrodighed for alle tre egenskaber, og for hver af disse er krydsningerne bedre end den bedste af forældreracerne. Ved 2-race rotation varierede krydsningsfrodigheden fra 2-6%. Dette gælder kun under forudsætning af, at dominans er eneste årsag til heterosis.

Tabel 4.10 De enkelte tyres relative avlsværdi beregnet på tværs af racer og laktationsnummer. Avlsværdien af RDM-udgangsmaterialet er sat lig med 100.
Estimated breeding values of the bulls calculated across breeds and lactation number. The breeding value of the basic material of the Red Danish breed is = 100.

	Tyrens navn Name of sire	**Mælk** Milk	**Smørfedt** Fat	**Protein** Protein
FA	Inssi	115	120	112
	Olpi	126	127	124
	Pilatus	123	118	121
	Okka	116	110	111
	Silta	111	105	104
	Naster	115	109	113
	Sara	108	99	103
	Veto	115	107	108
	Visti	100	106	101
	Nieman	123	115	115
	Gns. Average	115.2	111.7	111.2
RD	Holm	113	111	116
	Jeff	103	104	107
	Klos	111	108	114
	Vano	104	108	110
	Banko	105	104	110
	Tito	104	105	106
	Bank	91	100	97
	Elm	107	101	109
	Jacob	102	98	105
	Bram	94	100	101
	Gns. Average	103.4	103.9	107.5
HF	Stern	104	105	99
	Horst	114	107	112
	Design	119	108	113
	Senator	111	99	112
	Hov-Hov	114	109	111
	Ivan Al	138	125	128
	Oskar	133	122	124
	Galaxy	107	108	105
	Skyboy	105	105	103
	Abel	118	118	117
	Gns. Average	116.3	110.6	112.4

Tabel 4.11 Beregnet heterosis, avlsværdier og genotypiske værdier for F_1-krydsninger, hvis gener stammer fra forsøgstyrene. Alle fuldstændige 305 dages laktationer er inkluderet (datasæt A).
Estimated heterosis, breeding values and genotypic values for F_1-crosses consisting of genes from the selected sires. All complete 305 days lactations are included (dataset A).

	Heterosis Heterosis kg	%	**Avls-værdi** Breeding value, kg	**Genotypisk værdi** Genotypic value, kg	**Bedste forældrerace** Best parental breed
Mælk, Milk					
FAxRD	428***	7.5	5687	6115	5999
HFxRD	537***	9.4	5716	6253	6058
FAxHF	206	3.4	6029	6235	6058
Smørfedt, Fat					
FAxRD	20***	8.6	232	252	240
HFxRD	20***	8.7	230	250	237
FAxHF	6	2.5	239	245	240
Protein, Protein					
FAxRD	18***	9.2	198	216	201
HFxRD	18***	9.0	199	217	203
FAxHF	8	4.0	202	210	203

Tabel 4.12 Gennemsnitlig heterosis, avlsværdier og genotypisk værdier ved 2- og 3-race rotationskrydsning. Kun fuldstændig 305 dages laktationer er inkluderet (datasæt A).
Average heterosis, breeding values and genotypic values by two and three breed rotational crossbreeding. Only complete 305 days lactations are included (dataset A).

	Heterosis Heterosis kg	%	**Avls-værdi** Breeding value, kg	**Genotypisk værdi** Genotypic value, kg	**Bedste forældrerace** Best parental breed
Mælk, Milk					
FA & RD	285***	5.0	5687	5972	5999
HF & RD	358***	6.3	5716	6074	6058
FA & HF	137	2.3	6029	6166	6058
FA, RD & HF	336***	5.8	5810	6146	6058
Smørfedt, Fat					
FA & RD	13***	5.6	232	245	240
HF & RD	13***	5.7	230	243	237
FA & HF	4	1.7	239	243	240
FA, RD & HF	13***	5.6	233	246	240
Protein, Protein					
FA & RD	12***	6.1	198	210	201
HF & RD	12***	6.0	199	211	203
FA & HF	5	2.5	202	207	203
FA, RD & HF	13***	6.5	200	213	203

Forlængede laktationer (datasæt B). Som følge af den anvendte udskiftningsstrategi (se afsnit 4.2.4) kunne udsætningen af køer variere fra gruppe til gruppe. Med henblik på at få et indtryk af udskiftningens betydning for ydelsen hos de enkelte racer og krydsningskombinationerne blev der derfor beregnet en forlænget 305 dages laktation for alle køer med mindst 45 foderdage. De forlængede laktationer blev i analyserne betragtet som fuldstændige laktationer og analyseret sammen med disse.

I tabel 4.13 er anført racernes avlsværdier og F_1-heterosis, beregnet på det derved fremkomne materiale. Som det fremgår, skete der ikke væsentlige ændringer af heterosis ved at inddrage de 602 forlængede laktationer. Derimod faldt ydelsesniveauet betydeligt især for RDM og HF.

Tabel 4.13 Beregnet avlsværdi, heterosis og genotypisk værdi for fuldstændige og forlængede 305 dages ydelser (datasæt B). Estimated breeding value, heterosis and genotypic value for complete and extended 305 days lactations (dataset B).

Egenskab Trait	**Racegruppe** Breed group	**Avlsværdi, kg** Breeding value, kg	**Heterosis kg** Heterosis kg	**Heterosis %** Heterosis %	**Genotypisk værdi, kg** Genotypic value, kg
Mælk Milk	FA	5901	-	-	5901
	RD	5032	-	-	5032
	HF	5789	-	-	5789
	FAxRD	5467	373**	6.8	5840
	HFxRD	5411	538***	9.9	5949
	FAxHF	5845	308	5.3	6153
Smørfedt Fat	FA	236.2	-	-	236.2
	RD	210.5	-	-	210.5
	HF	226.8	-	-	226.8
	FAxRD	223.4	17.9***	8.0	241.3
	HFxRD	218.7	21.1***	9.6	239.8
	FAxHF	231.4	9.5	4.1	240.9
Protein Protein	FA	198.4	-	-	198.4
	RD	180.2	-	-	180.2
	HF	193.5	-	-	193.5
	FAxRD	189.3	15.5***	8.2	204.8
	HFxRD	186.9	18.4***	9.8	205.3
	FAxHF	196.0	10.8	5.5	206.8

Totalydelse (datasæt C og D). En besætnings totalydelse i en given periode afhænger ikke alene af ydelseshøjden i 305 dages laktationen, men påvirkes også af antal golddage, kælvningsinterval, tomperiode, udskiftningsprocent, laktationskurvernes form m.v. I bestræbelserne på at få et udtryk for geneffekternes betydning for den totale ydelse blev ydelselmålene C og D analyseret.

Kun køer, der havde kælvet første gang mindst tre år før forsøgets afslutning, blev medtaget i analyserne. For hver af disse køer blev den samlede 3-års ydelse beregnet, uanset om de var afgået, inden de tre år var gået eller ej.

Det første mål (C) blev dannet ved at dividere totalydelsen med antallet af foderdage og multiplicere med 365. Dette mål, der svarer til den gennemsnitlige årsydelse i ydelseskontrollen, vil i nogen grad favorisere køer, der udsættes midt i eller senere i laktationsperioden, idet en ko's ydelse pr. foderdag er højere, hvis den udsættes, mens laktationskurven er for nedadgående, end hvis koen bliver i besætningen laktationen ud. Dette modvejes dog i nogen grad af, at for køer, der udsættes i 2. eller 3. laktation, vil 1. laktation udgøre en relativ stor del af 3-års perioden og dermed reducere ydelsen pr. foderdag.

Det andet mål (D) blev dannet ved at dividere den samlede 3-års ydelse med 3, således at denne blev udtrykt som gennemsnitsydelsen pr. år. Dette mål vil i høj grad favorisere køer med god holdbarhed og dermed maksimal antal foderdage. Desuden vil både høj ydelse og god frugtbarhed påvirke målet i gunstig retning.

Den væsentligste forskel mellem de to mål er derfor, at mens den årlige totalydelse (D) er meget stærkt negativt påvirket af høj afgangsprocent, har høj udskiftning snarere positiv end negativ virkning på totalydelsen pr. 365 foderdage, der alene afspejler ydelsen i den periode, koen har beslaglagt en båseplads.

Af tabel 4.14 fremgår, at heterosis for krydsningerne FAxRD og HFxRD var af samme størrelsesorden (6-10%) for den gennemsnitlige ydelse pr. 365 foderdage som for 305 dages ydelsen. Derimod fandtes større heterosis (7-11%) for krydsningerne FAxHF end i datasæt A og B. Det bemærkes også, at ydelsesniveauet for de tre racer indbyrdes og for de tre typer F_1-krydsninger indbyrdes var meget ens, hvilket bevirkede, at krydsningerne for alle egenskaber var betydeligt bedre end den bedste af forældreracerne.

Tabel 4.14 Beregnet avlsværdi, heterosis og genotypisk værdi for ydelsen pr. 365 foderdage i en 3-års periode fra første kælvning (datasæt C).
Estimated breeding value, heterosis and genotypic value for the yield per 365 days in the herd in a three years period from first calving (dataset C).

Egen-skab Trait	**Race-gruppe** Breed group	**Avls-værdi, kg** Breeding value, kg	**Heterosis** kg	%	**Genotypisk værdi, kg** Genotypic value, kg
Mælk Milk	FA	5892	-	-	5892
	RD	5662	-	-	5662
	HF	6060	-	-	6060
	FAxRD	5777	331	5.7	6108
	HFxRD	5861	559*	9.5	6420
	FAxHF	5976	683*	11.4	6659
Smørfedt Fat	FA	244	-	-	244
	RD	244	-	-	244
	HF	237	-	-	237
	FAxRD	244	16	6.6	260
	HFxRD	240	25*	10.4	265
	FAxHF	240	17	7.1	257
Protein Protein	FA	196	-	-	196
	RD	208	-	-	208
	HF	205	-	-	205
	FAxRD	202	18*	8.9	220
	HFxRD	207	20*	9.7	227
	FAxHF	201	22	10.9	223

I tabel 4.15 er vist de tilsvarende resultater for den årlige totalydelse. Som det fremgår, var FA betydeligt bedre end RDM og HF for alle egenskaber, når dette mål blev anvendt. Årsagen hertil var hovedsagelig forskel i holdbarhed. En analyse med antal foderdage i 3-årsperioden som afhængig variabel viste således en forskel mellem FA og HF på 229 dage i FA's favour. Den tilsvarende forskel mellem FA og RDM var 205 dage.

Af tabellen fremgår endvidere, at der for alle tre egenskaber var tale om betydelig krydsningsfrodighed. Dette gælder især for krydsningskombinationer med HF som den ene race, hvor heterosisestimaterne var signifikante og varierede mellem 22 og 27%. De tilsvarende heterosisestimater for antal foderdage var henholdsvis 27% for HFxRD og 21% for FAxHF. Derimod fandtes svagt negativ heterosis (-2%) for FAxRD.

Resultaterne indikerer, at den årlige totalydelse i 3 år i langt højere grad er et udtryk for køernes holdbarhed end for deres anlæg for ydelse, og at der med hensyn til holdbarheden både er tale om store raceforskelle og stor heterosis.

Tabel 4.15 Beregnet avlsværdi, heterosis og genotypisk værdi for den årlige totalydelse pr. ko i en 3-års periode fra første kælvning (datasæt D).
Estimated breeding value, heterosis and genotypic value for the yearly total yield per cow in a three years period from first calving (dataset D).

Egenskab Trait	**Racegruppe** Breed group	**Avlsværdi, kg** Breeding value, kg	**Heterosis** kg	**Heterosis** %	**Genotypisk værdi, kg** Genotypic value, kg
Mælk Milk	FA	4928	-	-	4928
	RD	3604	-	-	3604
	HF	4170	-	-	4170
	FAxRD	4266	168	3.9	4434
	HFxRD	3887	974*	25.1	4861
	FAxHF	4548	1167*	25.7	5278
Smørfedt Fat	FA	200.2	-	-	200.2
	RD	154.2	-	-	154.2
	HF	165.0	-	-	165.0
	FAxRD	177.2	9.5	5.4	186.7
	HFxRD	159.6	38.7*	24.2	198.3
	FAxHF	182.6	40.0*	21.9	222.6
Protein Protein	FA	163.1	-	-	163.1
	RD	133.7	-	-	133.7
	HF	143.1	-	-	143.1
	FAxRD	148.4	10.0	6.7	158.4
	HFxRD	138.4	31.3*	22.6	169.7
	FAxHF	153.1	40.7*	26.6	193.8

4.5.1.3 Rekombinationseffekter

For at få et fingerpeg om, hvorvidt heterosis ved forskellige former for krydsning er påvirket af rekombinationseffekter, blev alle analyser gentaget ved hjælp af en model, der foruden de før omtalte effekter tillige omfattede AxA-vekselvirkning. De vigtigste resultater fra disse analyser er sammenfattet i tabel 4.16, der viser F_1-heterosis og rekombinationseffekt ved 2-race rotationskrydsning. Ved hjælp af denne tabel kan den opnåede heterosis ved fortsat 2-race

Tabel 4.16 Beregnet F_1-heterosis og rekombinationseffekt ved fortsat 2-race rotationskrydsning.
Estimated F_1-heterosis and recombination effect by 2-breed rotational crossing.

	F_1-heterosis, %			**Rekombinationseffekt, %**		
	F_1-heterosis, %			Recombination effect, %		
	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
Datasæt A						
Mælk, Milk	8.7***	3.5	13.9*	-6.0*	-8.9***	-12.1***
Smørfedt, fat	9.8***	4.2	10.1	-3.2	-7.3**	-9.1**
Protein, Protein	10.1***	3.5	15.2*	-6.2**	-9.0***	-12.7***
Datasæt B						
Mælk, Milk	7.6***	5.7	11.7	-4.1	-5.9**	-7.4*
Smørfedt, fat	9.0***	6.6	9.0	-1.9	-4.9*	-5.1
Protein, Protein	9.0***	6.3*	13.3**	-4.3*	-6.2**	-7.2*
Datasæt C						
Mælk, Milk	6.9	3.7	12.9	-2.3	-5.0	-5.8
Smørfedt, Fat	7.4*	5.8	7.5	-0.9	-3.8	-11.2
Protein, Protein	10.3**	6.8	18.2	-3.5	-6.4	-11.2
Datasæt D						
Mælk, Milk	6.6	28.8	25.5	7.7	-3.4	20.3
Smørfedt, fat	7.4	31.4	22.8	8.4	-2.6	15.3
Protein, Protein	8.8	26.8	26.7	7.3	-2.8	16.8

rotationskrydsning beregnes som 2/3 af den anførte F_1-heterosis plus hele den anførte rekombinationseffekt. I tabel 4.17 er vist den gennemsnitlige F_1-heterosis samt den opnåede heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning. I appendiks tabel A.4 til A.7 er givet mere detaljerede resultater for forskellige 2- og 3-race krydsninger.

Af tabel 4.17 og de supplerende tabeller i appendiks fremgår, at der er meget fin overensstemmelse mellem den gennemsnitlige F_1-heterosis beregnet dels med og dels uden rekombinationseffekter i modellen. Der er dog tendens til, at F_1-heterosis er størst, når der tages hensyn til rekombinationseffekter i analysen. I de tre datasæt A, B og C fandtes for alle egenskaber og for alle krydsningskombinationer stærkt negative rekombinationseffekter og dermed betydelige rekombinationstab ved fortsat krydsning. Af tabel 4.17 fremgår, at disse rekombinationstab ved fortsat 3-race rotationskrydsning er af samme størrelsesorden - og for fuldstændige 305 dages laktationer (datasæt A) endog lidt større end de forventede heterosisestimater. Betragtes disse resultater som generelt gældende, vil den i F_1 opnåede heterosis forsvinde helt ved fortsat 3-race rotationskrydsning.

Tabel 4.17 Gennemsnitlig F_1-heterosis samt opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF.
Mean F_1-heterosis and obtained heterosis and recombination effect by 3 breed rotational crossing with FA, RD and HF.

	Gennemsnitlig F_1-heterosis[1)]	3-race rotationskrydsning: Forventet heterosis	Opnået heterosis	Rekombinationseffekt
		3-breed rotationel crossing		
	Mean F_1-heterosis[1)] %	Expected heterosis %	Obtained heterosis %	Recombination effect %
Datasæt A				
Mælk, Milk	8.7** (6.7)	7.5	-4.2	-11.7***
Smørfedt, fat	8.0** (6.6)	6.9	-1.6	-8.5**
Protein, Protein	9.6***(7.4)	8.2	-3.8	-12.0***
Datasæt B				
Mælk, Milk	8.4** (7.3)	7.2	-0.3	-7.5**
Smørfedt, fat	8.2** (7.2)	7.1	1.9	-5.2*
Protein, Protein	9.6***(7.8)	8.2	0.7	-7.6**
Datasæt C				
Mælk, Milk	8.0 (9.0)	6.8	1.1	-5.7
Smørfedt, Fat	6.8 (8.0)	5.9	-1.0	-6.8
Protein, Protein	11.7 (9.9)	10.0	1.0	-9.0
Datasæt D				
Mælk, Milk	20.0 (18.2)	17.2	28.6	11.3
Smørfedt, fat	20.0 (16.9)	17.2	26.8	9.6
Protein, Protein	20.5 (18.6)	17.6	26.9	9.3

1) Estimaterne fra modellen uden rekombinationseffekt er anført i parentes.
The estimates from the model without recombination effect are given in brackets.

Dette gælder dog kun for de tre datasæt A, B og C, der omfatter de ydelsesmål, der først og fremmest afspejler køernes ydelsesanlæg uden særlig hensyntagen til reproduktion eller manglende holdbarhed og dermed tidlig død eller udsætning. For datasæt D, hvor holdbarheden spiller en afgørende rolle, er resultaterne og dermed konklusionen omvendt, idet der var tale om positive rekombinationseffekter for de tre egenskaber. Dette betyder, at den opnåede heterosis ved fortsat rotationskrydsning må forventes at blive højere end forventet ud fra dominansteorien og endda højere end F_1-heterosis.

4.5.1.4 Effekt af racekombination

I tabellerne 4.18 - 4.21 er anført hovedresultaterne fra analyserne med racekombination som fast effekt i modellen. For hver af kontrolgrupperne er generation 1 til 4 slået sammen under hensyntagen til antallet. For 2-race krydsningerne er generation 2 til 4, der omfatter tilbagekrydsninger og forsat rotationskrydsning, ligeledes slået sammen. Det samme gælder for 3. og 4. generation i grupperne med 3-race rotationskrydsning.

Tabel 4.18 Den beregnede gruppeeffekt af de enkelte racekombinationer. Fuldstændige 305 dages laktationer (datasæt A).
The estimated group effect of the different combinations of breeds. Complete 305 days lactations (dataset A).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Antal** Number	**Gener fra forsøgstyre, %** Genes from exp. bulls, %	**Mælk kg** Milk kg	**Smørfedt kg** Fat kg	**Protein kg** Protein kg
FA_u	0	25	0	5096	210.3	175.9
$FAxFA_u$ 1)	1-4	106	61.1	5687	227.0	192.9
RD_u	0	163	0	4971	205.4	173.6
$RDxRD_u$ 1)	1-4	51	55.4	5585	223.9	198.4
DF_u	0	35	0	5597	230.5	192.7
$HFxDF_u$ 1)	1-4	158	63.1	5832	232.7	197.7
$FAxRD_u$	1	320	50.0	6034	246.6	209.1
FA & RD 2)	2-4	92	78.3	5587	231.2	197.1
$HFxRD_u$	1	428	50.0	5981	236.8	204.1
HF & RD 2)	2-4	117	78.6	5645	226.8	196.6
$HFx(FAxRD_u)$	2	183	75.0	6232	245.9	211.1
$FAx(HFxRD_u)$	2	203	75.0	5874	232.2	201.0
RD, FA & HF 2)	3-4	131	88.0	5708	228.8	195.5

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

Af tabel 4.18 og 4.19 fremgår, at der var stærkt positiv effekt af at anvende forsøgstyre, idet 305 dages ydelsen i kontrolgrupperne var betydeligt højere i de senere generationer end i udgangsmaterialet. Ydelsen hos de to F_1-krydsningsgrupper var højere end hos de rene racer og ligeledes højere end hos de tilsvarende racer i fortsat rotationskrydsning, til trods for at rotationskrydsningsgrupperne havde mindst 78% forsøgsgener. Også de to grupper af første gangs 3-race krydsninger klarede sig bedre end de tilsvarende racer i

Tabel 4.19 Den beregnede gruppeeffekt af de enkelte racekombinationer. Både fuldstændige og forlængede laktationer (datasæt B).
The estimated group effect of the different combinations of breeds. Both complete and extended lactations (dataset B).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Antal** Number	**Gener fra forsøgstyre, %** Genes from exp. bulls, %	**Mælk kg** Milk kg	**Smørfedt kg** Fat kg	**Protein kg** Protein kg
FA_u	0	31	0	4966	206.9	171.0
$FAxFA_u$ 1)	1-4	145	61.6	5465	219.0	184.4
RD_u	0	212	0	4780	197.3	165.5
$RDxRD_u$ 1)	1-4	75	56.5	5142	208.9	180.8
DF_u	0	45	0	5428	225.5	189.2
$HFxDF_u$ 1)	1-4	198	63.8	5718	228.4	193.0
$FAxRD_u$	1	409	50.0	5723	234.6	197.5
FA & RD 2)	2-4	122	78.0	5321	220.9	186.4
$HFxRD_u$	1	542	50.0	5747	228.7	195.4
HF & RD 2)	2-4	178	78.8	5342	216.1	184.2
$HFx(FAxRD_u)$	2	239	75.0	5932	234.5	200.3
$FAx(HFxRD_u)$	2	258	75.0	5745	227.4	195.8
RD, FA & HF 2)	3-4	160	88.0	5575	223.8	190.9

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

fortsat rotationskrydsning. Generelt var de rene racer med forsøgsgener (generation 1 - 4) og grupperne med fortsat 2- eller 3-race rotationskrydsning meget jævnbyrdige. Det sidste var også tilfældet, når ydelsen blev målt pr. 365 foderdage i tre år fra første kælvning tabel 4.20. For dette ydelsesmål fandtes ikke positiv effekt af at

Tabel 4.20 Den beregnede gruppeeffekt af de enkelte racekombinationer. Ydelse pr. 365 foderdage i en 3-års periode fra første kælvning (datasæt C).
The estimated group effect of the different combinations of breeds. The yield per 365 days in the herd in a three years period from first calving (datasæt C).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Antal** Number	**Gener fra forsøgstyre, %** Genes from exp. bulls, %	**Mælk kg** Milk kg	**Smørfedt kg** Fat kg	**Protein kg** Protein kg
FA_u	0	9	0	5739	236.2	194.7
$FAxFA_u$ 1)	1-3	45	59.4	5571	232.4	190.9
RD_u	0	83	0	5480	224.6	180.6
$RDxRD_u$ 1)	1-3	29	55.2	5541	232.2	200.8
DF_u	0	12	0	6622	263.5	220.8
$HFxDF_u$ 1)	1-3	62	63.7	5967	241.7	201.1
$FAxRD_u$	1	160	50.0	5888	247.8	207.1
FA & RD 2)	2-3	40	75.9	5573	239.8	201.9
$HFxRD_u$	1	190	50.0	6123	248.4	210.1
HF & RD 2)	2-3	56	77.2	5565	237.2	199.8
$HFx(FAxRD_u)$	2	72	75.0	6227	250.9	215.4
$FAx(HFxRD_u)$	2	87	75.0	5834	236.1	201.8
RD, FA & HF 2)	3	22	87.5	5765	226.8	195.8

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

Tabel 4.21 Den beregnede gruppeeffekt af de enkelte racekombinationer. Årlig totalydelse pr. ko i tre år fra første kælvning (datasæt D).
The estimated group effect of the different combinations of breeds. Yearly total yield per cow in three years from first calving (datasæt D).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Antal** Number	**Gener fra forsøgstyre, %** Genes from exp. bulls, %	**Mælk kg** Milk kg	**Smørfedt kg** Fat kg	**Protein kg** Protein kg
FA_u	0	9	0	4237	170.9	150.7
$FAxFA_u$ 1)	1-3	45	59.4	4051	167.5	137.5
RD_u	0	84	0	3790	153.4	133.4
$RDxRD_u$ 1)	1-3	29	55.2	3258	136.8	118.8
DF_u	0	13	0	5261	210.7	180.8
$HFxDF_u$ 1)	1-3	62	63.7	4456	179.1	150.7
$FAxRD_u$	1	161	50.0	4093	171.3	143.2
FA & RD 2)	2-3	40	75.9	3916	167.7	139.9
$HFxRD_u$	1	190	50.0	4573	184.1	156.3
HF & RD 2)	2-3	56	77.2	3290	140.3	118.3
$HFx(FAxRD_u)$	2	72	75.0	4843	195.8	165.2
$FAx(HFxRD_u)$	2	87	75.0	4401	178.5	152.3
RD, FA & HF 2)	3	22	87.5	4788	189.4	160.9

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

ınvende forsøgstyre, men de to grupper af F_1-krydsninger havde også :or dette mål en betydelig overlegenhed. For køernes totale ydelse le første tre år fra første kælvning (tabel 4.21) var effekten af at ınvende forsøgstyre negativ. Til gengæld var der meget positive :rydsningseffekter.

.5.1.5 Modellernes prediktionsegnethed

For at undersøge i hvilken grad dominansmodellen og rekombinaionsmodellen (modellen med både dominans og epistasi) kunne beskri-

ve de i tabellerne 4.18 - 4.21 anførte gruppeeffekter, blev disse beregnet (predikteret) ud fra hver af modellerne og sammenlignet med de aktuelle effekter ved hjælp af en såkaldt "Goodness of Fit" analyse (jfr. afsnit 4.4.). I tabel 4.22 er anført differencen mellem de predikterede og de aktuelle gruppegennemsnit for de fuldstændige 305 dages laktationsydelser (datasæt A).

Tabel 4.22 Forskelle mellem gruppeeffekter predikteret ud fra dominansmodellen (D) og modellen med både dominans og AxAvekselvirkning (D+AxA) på den ene side og de direkte beregnede gruppeeffekter på den anden side. Fuldstændige 305 dages laktationer (datasæt A).
Differences between group effects predicted from the dominance model (D) and the model which includes both dominance and AxA-epistasis (D+AxA) on the one hand and the directly estimated group effects on the other. Complete 305 days lactations (dataset A).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Mælk, kg** Milk, kg		**Smørfedt, kg** fat, kg		**Protein, kg** Protein, kg	
		D	D+AxA	D	D+AxA	D	D+AxA
FA_u	0	52	48	-0.3	0.3	1.9	1.7
$FAxFA_u$ 1)	1-4	-100	-50	-2.9	-1.5	-3.3	-1.6
RD_u	0	80	32	2.7	1.5	2.6	0.9
$RDxRD_u$ 1)	1-4	-428	-32	-11.3	0.1	-14.5	-0.5
DF_u	0	-5	8	-0.3	0.3	-0.2	0.2
$HFxDF_u$ 1)	1-4	5	5	0.2	0.2	0.1	0.2
$FAxRD_u$	1	-147	-70	-6.3	-3.3	-4.9	-2.2
FA & RD 2)	2-4	72	97	0.3	3.8	2.4	3.0
$HFxRD_u$	1	44	35	2.2	1.4	1.4	1.2
HF & RD 2)	2-4	113	-66	4.2	-3.3	4.2	-2.0
$HFx(FAxRD_u)$	2	-169	-54	-7.6	-2.0	-5.6	-1.7
$FAx(HFxRD_u)$	2	121	62	6.8	3.2	3.9	2.0
RD, FA & HF 2)	3-4	246	24	7.7	0.7	8.2	0.4

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

Som det fremgår, var der generelt god overensstemmelse mellem de direkte beregnede gruppeeffekter og de effekter, der kunne beskrives ud fra de additive geneffekter og krydsningseffekterne fra de to modeller.

Der var dog en klar tendens til, at modellen med AxA-vekselvirkning (rekombinationseffekt) gav den bedste beskrivelse. Forskellen mellem de to modellers beskrivelsesevne ("Goodness of Fit") var størst for krydsningsgrupper i 2. og senere generationer, hvor rekombinationseffekterne kan forventes at spille en rolle.

Dominansmodellen gav betydeligt lavere estimater for den additive virkning af RDM-forsøgsgenerne end modellen med AxA-vekselvirkning. Dette medførte, at dominansmodellen underestimerede RDM i generation 1 - 4 med 428 kg mælk, 11.3 kg smørfedt og 14.5 kg protein, mens modellen med AxA-vekselvirkning gav en næsten nøjagtig beskrivelse (jfr. tabel 4.22). Tilstedeværelse af rekombinationstab og den aktuelle datastruktur kan tilsammen give følgende mulige forklaring på disse forskelle.

I begge modeller bliver effekten af både FA- og HF-forsøgsgenerne hovedsageligt bestemt på grundlag af de to store F_1-grupper og kontrolgrupperne I og II. RDM-forsøgsgener indgår derimod <u>ikke</u> i F_1-grupperne og er kun svagt repræsenteret i 1. generation, hvor de kun optræder i gruppe II, der er den mindste af alle grupper. Effekten af RDM-forsøgsgenerne bliver derfor hovedsageligt fastlagt i 2. og 3. generation, hvor RDM-tyrene optræder henholdsvis som fædre til tilbagekrydsninger og til fortsat 3-race rotationskrydsning. RDM-forsøgsgenerne optræder derfor især i dyr, der kan udvise rekombinationstab. Da dominansmodellen ikke tager hensyn til rekombinationseffekter, vil tab af AxA-vekselvirkning i modellen især indgå ved fastlæggelsen af den additive effekt af RDM-generne, som derved undervurderes.

Tilsvarende betragtninger gælder for heterosis af typen FAxHF, der var betydeligt højere i modellen med rekombinationseffekter end i dominansmodellen. FAxHF-heterosis optræder i materialet kun i 2. og senere generationer og altid i dyr, der kan udvise rekombinationstab. Da der ikke tages direkte hensyn til dette i dominansmodellen, vil det i nogen grad bevirke en underestimering af F_1-heterosis for FAxHF.

Datasæt B, C og D blev analyseret på samme måde. Resultaterne er

anført i appendiks tabel A.8, A.9 og A.10. For datasæt B (fuldstændige + forlængede 305 dages laktationsydelser) og C (ydelsen pr. 365 foderdage i en 3-års periode fra 1. kælvning) var resultaterne analoge med resultaterne for datasæt A.

For datasæt D (årlig totalydelse i 3 år fra 1. kælvning) var de to modeller meget jævnbyrdige med hensyn til prediktion af gruppeeffekterne for de rene racer og for de grupper, der udviser 100% dominanseffekter (F_1-krydsninger og første gangs 3-race krydsninger), men rekombinationsmodellen var betydeligt overlegen med hensyn til beskrivelse af effekterne ved forsat 2- og 3-race rotationskrydsning.

4.5.2 Køernes holdbarhed

Som omtalt i afsnit 4.2.4 blev udsætningen af køer generelt foretaget efter driftsøkonomiske principper dog med mindre vægt på ydelsesegenskaberne end i praksis. Udsætningen skete uden hensyntagen til race- og krydsningskombination. Udskiftningsprocenten og tidspunktet for afgang i de enkelte grupper kunne derfor forventes at have sammenhæng med gruppernes generelle sundhedstilstand, reproduktion, produktion og brugsmæssige egenskaber. Af denne grund var det vigtigt at undersøge, i hvilket omfang disse egenskaber var bestemmende for udsætning af køer, og i hvilken grad afgangsprocenten og overlevelsesevnen var påvirket af race- og krydsningseffekter.

4.5.2.1 Materiale og metode

Analyserne omfattede kun de køer, der var født på Næsgaard i forsøgsperioden, og som havde kælvet i samme periode. I alt afgik der 1028 køer, hvoraf 101 døde, og 927 blev solgt til slagtning. For at få et nuanceret udtryk for afgangsårsagerne blev der anvendt et specielt udarbejdet pointsystem. Hver gang en ko afgik til slagtning, blev den tildelt 10 point, som blev fordelt på de forskellige årsager, som lå til grund for udsætningen. Antallet af point på en given årsag var proportional med den vægt, den pågældende årsag blev tillagt ved beslutningen om, at koen skulle slagtes. For køer, der døde i forsøget, blev dødsårsagen så vidt muligt fastlagt - eventuelt ved obduktion.

Ved beregningen af de additive effekter og krydsningseffekterne blev afgang betragtet som en enten/eller hændelse i en nærmere spe-

cificeret tidsperiode uden hensyntagen til afgangsårsagen. Desuden blev overlevelsesevnen - defineret som det antal foderdage hver ko havde haft i den pågældende tidsperiode - analyseret. Analyserne blev primært gennemført med den i afsnit 4.4 beskrevne "Animal Model", suppleret med "Least Squares" analyser og "Goodness of Fit" analyser. Af miljømæssige effekter indgik år og kvartal samt alder ved første kælvning i alle modellerne.

Da der ikke, som for ydelsesegenskabernes vedkommende, var foretaget speciel selektion for holdbarhed ved udvælgelsen af forsøgstyre, blev der ikke i analyserne skelnet mellem "udgangsgener" og "forsøgsgener". Analyserne omfattede "afgang/ikke afgang" i perioderne 1 år, 2 år og 3 år fra 1. kælvning samt antal foderdage i samme periode. Antal foderdage blev målt som afstand fra 1. kælvning til afgang eller til periodens afslutning. Køer, der ikke havde kælvet første gang henholdvis 1, 2 og 3 år før forsøgets afslutningsdag, blev elimineret af materialet.

I tabel 4.23 er vist antallet af køer i hver af de tre datasæt samt procent overlevende og det gennemsnitlige antal foderdage i hver af de tre perioder.

Tabel 4.23 Ukorrigeret gennemsnit og spredning (S) for procent overlevende køer og antal foderdage fra første kælvning og henholdsvis 1, 2 og 3 år frem.
Uncorrected mean and standard deviation (SD) for per cent cows survived and number of days survived from first calving and 1, 2 and 3 years ahead, respectively.

Periode Period	**Antal** Number	**Overlevende, %** Survived, %	**S** SD	**Foderdage** Days survived	**S** SD
1 år, 1 year	1185	82.7	38	337	77
2 år, 2 years	1035	51.9	50	587	201
3 år, 3 years	870	30.7	46	766	317

4.5.2.2 Afgangsårsager

I tabel 4.24 er vist omfanget af de sygdomme og lidelser, der hyppigst var årsag til dødsfald blandt køerne. I tabellen er kun medtaget de sygdomme, som var skyld i mindst fire dødsfald. Som det fremgår, var den hyppigste årsag til dødsfald lemme- og klovproblemer, der som den eneste af årsagerne nåede op over 10%.

Tabel 4.24 Frekvensen af forskellige årsager til dødsfald blandt køerne.
The frequency of death reasons among cows.

Dødsårsag Reason for death	**Antal** Number	**Procent** Per cent
Beskadigelser og infektioner i lemmer og klove Claw and leg disorders/infections	15	14.9
Løbedrejning og løbesår Left displaced abomasum and abomasal ulcer	10	9.9
Paratuberkulose Johnes disease	10	9.9
Bughindebetændelse Peritonitis	8	7.8
Akut mastitis og yverkoldbrand Acute/gangrenous mastitis	6	5.9
Lunge- og hjertesygdomme Respiratory and/or coronary diseases	5	5.0
Fremmedlegemer "Hardware disease"	5	5.0
Kælvningsfeber Milk fever	4	3.9
Andre årsager Other reasons	38	37.6

I tabel 4.25 er de enkelte årsagers betydning for beslutningen om at udsætte køer opgjort på forskellig måde. Af det totale antal tildelte point tegnede reproduktions- og frugtbarhedsproblemer sig for de fleste (33%) efterfulgt af generelle sundheds- og konstitutionsproblemer (21%) samt yver- og patteproblemer (19%). Kun en sjettedel af de afgivne point blev placeret på ydelsesegenskaberne.

I alt 81.1% af de udsatte køer havde mindst 6 af de 10 point placeret på én enkelt årsag, som derfor blev betragtet som hovedårsagen til udsætningen. 46% havde alle 10 point placeret på én enkelt årsag. Af tabellen fremgår, at både reproduktion og generel sundhedstilstand hyppigst var ene- eller hovedårsag til udsætning. Derimod blev kun 3.3% af køerne udsat alene på grund af lav ydelse. Tabellens sidste kolonne viser, hvor ofte en given årsag blev tildelt mindst 1 point og derved var medvirkende til beslutningen om udsætning. For 54% af køerne var der mindst to årsager involveret, og f.eks. ydelsen var ofte medvirkende (34.9%) uden at være hovedårsag til udsætningen.

Tabel 4.25 Forskellige årsagers betydning for udsætningen af køer.
The importance of different reasons for the culling of cows.

	Total points Total points %	**Hoved-årsag**[1] Main reason[1] %	**Eneste årsag** Only reason %	**Medvirkende årsag** Contributory reason %
Ydelse Yield	16.6	10.8	3.3	34.9
Reproduktion Reproduction	33.0	29.9	17.8	47.9
Yver og patter Mammary system	18.9	13.5	7.0	41.9
Lemmer og klove Legs and feet	5.7	4.3	2.4	11.9
Sundhedstilstand State of health	21.1	20.0	15.2	28.9
Andre årsager Other reasons	4.9	2.6	0.2	15.3
I alt Total	100.0	81.1	46.0	-

1) Minimum 6 points.

4.5.2.3 Afgangsprocent og tidspunkt for afgang

Beregningen af afgangsprocenterne og afgangstidspunktet omfattede alle køer, hvis kælvedato lå mindst 365 dage før forsøgets afslutningsdato. I tabel 4.26 er vist afgangsprocenten samt det gennemsnitlige antal dage fra kælvning til afgang for de enkelte laktationer. Som det fremgår var afgangsprocenten i første laktation kun 23%, hvilket er betydeligt lavere end hos RDM og SDM i praksis. Afgangsprocenten steg stærkt med stigende laktationsnummer, medens det gennemsnitlige interval fra kælvning til afgang blev kortere.

Tabel 4.27 viser, hvorledes afgangsprocenten var fordelt gennem laktationsperioden. Til sammenligning er anført de tilsvarende tal for SDM i praksis i perioden 1981 til 1985. Kun 13.3% af førstekalvskøerne på Næsgaard nåede ikke at fuldføre en 305 dages laktation. Det tilsvarende tal for SDM i praksis er 21.7%. Det fremgår også, at afgangsprocenten var mindst i perioden tre til fire måneder efter kælvning og størst i den sidste halvdel af laktationsperioden.

Tabel 4.26 Procent afgåede køer samt afstand fra kælvning til afgang indenfor laktationsnummer.
Per cent culled cows and time interval from calving to culling within parity.

Laktations-nummer Parity	**Antal i alt** Total number	**Antal afgåede** Number culled	**Procent afgåede** Per cent culled	**Afst. fra kælvn. til afgang** Interval from calv. to culling
1	1185	273	23.0	279
2	793	305	38.5	221
3	446	210	47.1	203
4-8	332	173	52.1	196
Alle, All	2756	961	34.9	229

Tabel 4.27 Fordelingen af køernes afgang igennem de enkelte 305 dages laktationsperioder. I parentes er anført de tilsvarende procenter for SDM i praksis i perioden 1981-1985.
The distribution of the culling throughout the 305 days lactation periods. In brackets the corresponding figures for Danish Friesian cows in practice in the period 1981-1985.

Laktations-nummer	**Procent afgåede i følgende perioder efter kælvning, dage**					
	0- 61	**62-122**	**123-183**	**184-244**	**245-305**	**0-305**
	Per cent culled in the following day intervals					
Parity	0- 61	62-122	123-183	184-244	245-305	0-305
1	2.3 (3.0)	1.9 (3.3)	2.8 (4.4)	3.1 (5.4)	3.2 (5.6)	13.3 (21.7)
2	4.0 (3.3)	3.3 (3.3)	5.8 (6.3)	10.6 (9.3)	7.2 (8.6)	30.9 (30.8)
3	6.3 (3.0)	5.2 (3.1)	7.6 (5.6)	10.3 (9.4)	9.4 (9.6)	38.8 (30.7)
4-8	7.5 (4.8)	5.7 (4.0)	7.2 (6.7)	10.7 (11.0)	10.7 (11.3)	41.8 (37.8)

4.5.2.4 Race- og krydsningseffekter

I tabel 4.28 er vist de genotypiske værdier for FA, RDM og HF samt for de tre F_1-krydsningsgrupper beregnet efter dominansmodellen. Desuden er anført de tilsvarende estimater for heterosis. Som det fremgår, havde FA generelt betydelig og signifikant bedre holdbarhed end både RDM og HF. Alle heterosisestimater var positive, men for FAxRDM var de små og ikke signifikant forskellige fra nul. I modsætning hertil fandtes stor heterosis for både HFxRDM og FAxHF, især når periodelængderne var på to eller tre år.

Tabel 4.28 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for procent overlevende og for gennemsnitlig antal foderdage i henholdsvis 1, 2 og 3 år fra 1. kælvning.
Estimated genotypic value and heterosis for per cent survived and average number of days survived in a 1, 2 and 3 years period from 1st calving, respectively.

Periode længde Length of period	**Race kombination** Breed combination	**Procent overlevende** Genotype Per cent survived	Heterosis	**Antal foderdage** Genotype No. of days survived	Heterosis
		Genotype	Heterosis	Genotype	Heterosis
	FA	89.0	-	350**	-
	RD	72.7	-	320	-
1 år 1 year	HF	86.3	-	339	-
	FAxRD	81.6	0.7	342	7
	HFxRD	83.0	3.5	341	12
	FAxHF	96.0	8.3	348	3
	FA	69.4	-	651	-
	RD	47.5	-	564	-
2 år 2 years	HF	38.7	-	548	-
	FAxRD	63.6	5.1	620	13
	HFxRD	70.5	27.4***	625	69**
	FAxHF	75.4	21.4*	677	77*
	FA	33.7	-	867	-
	RD	30.0	-	751	-
3 år 3 years	HF	24.2	-	681	-
	FAxRD	33.5	1.6	826	17
	HFxRD	38.2	11.1	890	174***
	FAxHF	44.8	15.8	948	174**

I tabel 4.29 og tabel 4.30 er vist hovedresultaterne fra modellen, der foruden dominans også inkluderede AxA-vekselvirkning (rekombinationsmodellen). I lighed med resultaterne fra dominansmodellen kunne der ikke påvises signifikante F_1-heterosiseffekter ved krydsning af FA og RDM. Derimod var F_1-heterosis for de to andre krydsningskombinationer store og gennemgående signifikante. Ved fortsat 2-race rotationskrydsning med henholdsvis FA & RDM og HF & RDM var rekombinationseffekterne fortrinsvis negative (rekombinationstab), men kun et

enkelt af estimaterne nåede signifikansniveauet. I modsætning hertil fandtes positive og store rekombinationseffekter (rekombinationsgevinst) ved krydsning af FA & HF.

Den opnåede heterosis ved fortsat 2-race rotationskrydsning kan beregnes som 2/3 af den i tabellen anførte F_1-heterosis plus hele den anførte rekombinationseffekt.

Tabel 4.29 F_1-heterosis og rekombinationseffekt ved 2-race rotationskrydsning.
F_1-heterosis and recombination effect by 2-breed rotational crossing.

Egenskab Trait	**F_1-heterosis** F_1-heterosis			**Rekombinationseffekt** Recombination effect		
	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
Overlevende i 1 år, % Survived in 1 year, %	0.4	15.2*	26.5**	-8.2*	-3.4	13.0
Overlevende i 2 år, % Survived in 2 years, %	6.0	28.0*	21.3	3.4	-4.6	14.9
Overlevende i 3 år, % Survived in 3 years, %	2.3	13.6	20.2	1.9	-5.4	18.9
Foderdage i 1 år Days survived in 1 year	6	27	29	-14	-3	15
Foderdage i 2 år Days survived in 2 years	14	150**	159*	-8	-8	100*
Foderdage i 3 år Days survived in 3 years	22	282*	298*	8	-37	148

Af tabel 4.30 fremgår, at der for 3-race rotationskrydsning med FA, RDM & HF gennemgående blev fundet små, men positive rekombinationseffekter. Ingen af disse estimater nåede signifikansniveauet. Til gengæld var den gennemsnitlige F_1-heterosis signifikant forskellig fra nul for mindst et af de to mål i alle tre tidsperioder. Da både den dominansbetingede heterosis og rekombinationseffekterne var positive, blev den opnåede heterosis stor både for procent overlevende og for det gennemsnitlige antal foderdage i alle tre tidsintervaller.

Tabel 4.30 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect by 3-breed rotational crossing with FA, RD and HF.

		Rotationskrydsning		
	Gennemsnitlig F_1-heterosis	**Forventet heterosis**	**Opnået heterosis**	**Rekombinationseffekt**
		Rotational crossing		
Egenskab Trait	Mean F_1-heterosis	Expected heterosis	Obtained heterosis	Recombinations effect
Overlevende i 1 år, % Survived in 1 year, %	14.0**	12.1	12.7	0.6
Overlevende i 2 år, % Survived in 2 years, %	18.4**	15.9	21.8	5.9
Overlevende i 3 år, % Survived in 3 years, %	12.0	10.4	17.0	6.6
Foderdage i 1 år Days survived in 1 year	21*	17	16	-1
Foderdage i 2 år Days survived in 2 years	108***	94	130	36
Foderdage i 3 år Days survived in 3 years	201**	173	224	51

4.5.2.5 Effekt af racekombination

I tabel 4.31 er anført de vigtigste resultater fra analyserne med racekombination som fast effekt i modellen. For grupperne FA og HF er generation 0 udeladt, idet disse dyr ikke har gener fælles med dyrene i krydsningskombinationerne. Af tabellen fremgår, at RDM for alle mål var betydeligt dårligere end FA og HF, der til gengæld var meget jævnbyrdige. F_1-krydsningerne mellem FA og RDM lå på samme niveau som gennemsnittet af forældreracerne, men disse to racer klarede sig fint i fortsat 2-race rotationskrydsning. Omvendt forholdt det sig med F_1-krydsningerne mellem HF og RDM, idet disse viste en betydelig overlegenhed overfor forældreracerne. Ved fortsat rotationskrydsning mellem disse to racer fandtes imidlertid særdeles dårlig udholdenhed, når denne blev målt over to og især over tre år. 3-race krydsningerne var generelt overlegne overfor gennemsnittet af forældreracerne, og denne overlegenhed blev øget betydeligt, når de tre racer fortsatte i rotationskrydsning.

Tabel 4.31 Beregnede gruppeeffekter af forskellige racekombinationers overlevelsesevne. I parentes er krydsningsgruppernes værdi udtrykt i procent af forældreracernes vægtede gennemsnit.
Estimated group effects of the survival rate of different breed combinations. In brackets the estimates of the crossbred groups are expressed in percentage of a weighted parental mean.

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Procent overlevende i:** 1 år / Per cent survived in: 1 year	2 år / 2 years	3 år / 3 years	**Antal foderdage i:** 1 år / No. of days survived in: 1 year	2 år / 2 years	3 år / 3 years
FA	1-4	86.7	56.1	27.6	338	606	773
RD	0-4	71.1	38.8	28.6	318	537	694
FR[1)]	1-4	86.9	50.1	33.1	341	584	780
FAxRD	1	77.9 (99)	48.8 (105)	26.7 (95)	335 (102)	568 (99)	731 (99)
HFxRD	1	86.5 (109)	60.3 (136)	34.5 (112)	348 (106)	610 (109)	819 (111)
FA & RD	2-4	78.8 (103)	53.0 (120)	32.7 (116)	331 (102)	592 (106)	749 (104)
HF & RD	2-4	76.2 (100)	35.6 (83)	16.0 (53)	329 (101)	528 (95)	647 (89)
HF(FAxRD)	2	82.8 (100)	59.9 (122)	33.8 (110)	326 (97)	594 (103)	823 (108)
FA(HFxRD)	2	91.3 (110)	54.9 (109)	31.6 (108)	346 (104)	626 (107)	796 (106)
RD, FA & HF	3-4	92.1 (113)	60.6 (123)	40.3 (134)	344 (104)	643 (111)	846 (111)

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading Danish Friesian with HF.

Generelt indicerer resultaterne, at der er positiv effekt af krydsning på dyrenes holdbarhed, især ved 3-race rotationskrydsning. Resultaterne er imidlertid ikke entydige. Det var således overraskende at finde, at den meget positive effekt af F_1-krydsninger mellem HF og RDM tilsyneladende gik tabt ved fortsat rotationskrydsning mellem disse to racer. En nærmere undersøgelse viste, at årsagen til dette snarere kunne henføres til specielle tyreeffekter end til tab af krydsningseffekter. To tyre, hvis døtre havde særdeles dårlig holdbarhed, var tilfældigvis repræsenteret med mange døtre i gruppen med HF og RDM i rotationskrydsning.

Krydsninger frembragt ved fortsat rotationskrydsning mellem FA og RDM resulterede i betydelig bedre holdbarhed end de tilsvarende F_1-krydsninger.

4.5.2.6 Modellernes prediktionsegnethed

En sammenligning af dominansmodellen og modellen med både dominans og rekombination viste, at begge modeller med stor præcision var i stand til at prediktere gruppeeffekterne både for de rene racer, for F_1-krydsningerne og for 3-race krydsningerne i anden generation. Derimod underestimerede begge modeller de opnåede effekter for 2-race rotationskrydsning med FA & RDM, og overestimerede effekterne for 2-race rotation med HF & RDM. Dette gjaldt især ved anvendelse af dominansmodellen. De store positive effekter af 3-race rotationskrydsning kunne predikteres præcist ved hjælp af modellen med rekombination, men ikke af dominansmodellen, der konsekvent underestimerede effekterne af denne krydsningsgruppe.

4.5.3 Frugtbarhedsegenskaberne

4.5.3.1 Materiale og metode

Gennem hele forsøgsperioden blev alle kvier og køer drægtighedsundersøgt henholdsvis 6-8 og 8-10 uger fra sidste inseminering. Observerede "kastninger" efter mindre end 225 dages drægtighed blev generelt betragtet som abort. Hvis en ko eller kvie først var konstateret drægtig, men derefter blev insemineret påny eller konstateret ikke-drægtig, blev der ligeledes indberettet en abort, selv om denne ikke var observeret direkte.

Analyserne blev koncentreret om følgende frugtbarhedsmål:

D/FI: **Drægtig eller ikke-drægtig ved første inseminering.**
Pregnant or not pregnant at first insemination.

AI/D: **Antal insemineringer pr. drægtighed.**
Number of inseminations per pregnancy.

FI-D: **Antal dage fra første inseminering til drægtighed.**
Number of days from first insemination to pregnancy.

K-FI: **Antal dage fra kælvning til første inseminering.**
Number of days from calving to first insemination.

TOM: **Antal dage fra kælvning til ny drægtighed.**
Number of days from calving to new pregnancy.

KIV: **Kælvningsinterval.**
Calving interval.

De tre første af disse frugtbarhedsmål blev anvendt for både kvier og køer, medens de tre sidste i sagens natur kun blev beregnet for køerne.

Selv om fem af de seks egenskaber - undtagelsen var D/FI - udviste en "højreskæv" fordeling, blev der ikke foretaget egentlige datatransformationer før analyserne. Men for at undgå, at enkelte meget ekstreme observationer skulle få uforholdsmæssig stor indflydelse på resultaterne, blev sådanne observationer sat lig med en maksimumsværdi, der afhængig af fordelingen svarede til egenskabens gennemsnit plus 3 til 4 spredningsenheder. Følgende maksimumsværdier blev anvendt:

AI/D = 8, FI-D = 180, K-FI = 150, TOM = 305 og KIV = 600.

Analyserne blev gennemført på det maksimale antal observationer for hver egenskab, dog således at "randeffekter" i videst muligt omfang blev undgået. Randeffekter har især betydning, hvis de genetiske grupper som i Næsgaard-forsøget er til stede i forskellige tidsperioder. En gruppe køer, der kælver tidligt i forsøget, vil eksempelvis få alle kælvningsintervaller registreret, mens en gruppe, der kælver i forsøgets sidste fase, vil få flere korte end lange kælvningsintervaller, fordi en del af de kælvninger, der skulle afslutte de lange intervaller, ligger efter slutdagen og derfor ikke kan registreres.

Da frugtbarhedsegenskaberne som tidligere anført havde stor indflydelse på udskiftningen af køer, ville en konsekvent eliminering af afgåede køer fra datamaterialet kunne resultere i et falskt billede af de enkelte race- og krydsningskombinationers frugtbarhedsforhold. Eksempelvis vil den fejl, der begåes ved at inkludere beregnede værdier af AI/D, FI-D, TOM og KIV for en ko, der afgår efter 6. inseminering, være mindre end den fejl, der begåes ved at se bort fra koen i analyserne.

Dels for at undgå randeffekter og dels for at tage hensyn til frugtbarheden hos afgåede køer blev følgende fremgangsmåde anvendt ved editeringen af datasættet for hver af de seks egenskaber.

D/FI

Randeffekt. Hvis første inseminering af en kvie/ko fandt sted mindre end 180 dage før forsøgets afslutning, blev kvien/laktationen udeladt af datasættet.

Afgang. Kvier og køer, som ikke nåede at blive insemineret eller som udgik efter første inseminering uden at være drægtighedsundersøgt, blev udeladt af datasættet.

AI/D

Randeffekt. Hvis første inseminering af kvien/koen fandt sted mindre end 180 dage før slutdagen, blev kvien/laktationen udeladt. Var kvien/koen insemineret mindst 180 dage før slutdagen, men ikke konstateret drægtig, blev AI/D sat lig med det opnåede antal insemineringer plus 1.

Afgang. Kvier/køer, som afgik uden at være insemineret, blev udeladt. Var koen/kvien insemineret, men ikke drægtig på afgangstidspunktet, blev AI/D sat lig med antal insemineringer plus 1.

FI-D

Randeffekt. Hvis første inseminering fandt sted mindre end 180 dage før slutdagen, blev kvien/laktationen udeladt. Var kvien/koen insemineret mindst 180 dage før slutdagen, men ikke erklæret drægtig på slutdagen, blev FI-D sat lig med 180.

Afgang. Kvier/køer, der afgik mindre end 61 dage efter første inseminering, blev udeladt, medmindre de var konstateret drægtige. Afgik kvien/koen senere end 60 dage efter første inseminering uden at være konstateret drægtig, blev FI-D sat lig med afstanden fra første inseminering til afgangsdagen, dog maksimum 180 dage.

K-FI

Randeffekt. Hvis kælvningen fandt sted mindre end 150 dage før slutdagen, blev K-FI ikke beregnet. Hvis koen havde kælvet mindst 180 dage før slutdagen, men endnu ikke var insemineret på denne dag, blev K-FI sat lig med 150.

Afgang. Hvis koen afgik indenfor de første 80 dage efter kælvning uden at være insemineret, blev K-FI ikke beregnet. Afgik koen senere end 80 dage efter kælvning uden at være insemineret, blev K-FI sat lig med afstanden fra kælvning til afgang, dog maksimum 150 dage.

TOM

Randeffekt. Hvis kælvningen fandt sted mindre end 305 dage før slutdagen, blev TOM ikke beregnet. Hvis koen havde kælvet mindst 305 dage før slutdagen, men ikke var konstateret drægtig, blev TOM sat lig med 305 dage.

Afgang. Køer, der afgik indenfor de første 100 dage efter kælvning uden at være konstateret drægtige, blev udeladt. For køer, der afgik senere end 100 dage efter kælvning uden at være konstateret drægtige, blev TOM sat lig med afstanden fra kælvning til afgang, dog maksimalt 305 dage.

KIV

Randeffekt. Hvis den første af de to kælvninger til beregning af KIV ikke fandt sted mindst 600 dage før slutdagen, blev KIV ikke beregnet. Hvis koens sidste kælvning fandt sted 600 dage eller mere før slutdagen, og koen stadig levede, blev KIV sat lig med 600 dage.
Afgang. Hvis koens sidste kælvning fandt sted mindst 600 dage før slutdagen, og koen afgik før denne, blev KIV sat lig med den beregnede tomperiode (TOM) plus 280 dage, idet TOM plus længden af en gennemsnitlig drægtighedsperiode er bedste skøn over koens forventede kælvningsinterval.

Analyseringen af de seks egenskaber blev gennemført ved hjælp af de i afsnit 4.4 beskrevne modeller, primært "Animal Model". Da der ikke blev fundet signifikante forskelle mellem de enkelte laktationer, blev alle laktationer analyseret samlet. Ved anvendelsen af "Animal Model" blev der anvendt heritabiliteter og gentagelseskoefficienter varierende mellem henholdsvis 0.03 - 0.05 og 0.06 - 0.09. Disse parametre blev fastlagt ud fra litteraturen med speciel vægt på undersøgelser af Hansen et al. (1983a og 1983b). De tre frugtbarhedsegenskaber hos kvierne blev analyseret særskilt.

Af miljømæssige effekter indgik for køerne år x kvartal for kælvning og for kvierne år x kvartal for første inseminering. Desuden indgik alder ved første inseminering for kvierne og alder ved første kælvning for 1. kalvs køer. For køernes vedkommende indgik desuden laktationsnummer som fast effekt i modellerne.

I supplerende analyser blev effekten af: mælkemængden i de første tre måneder (91 dage) efter kælvning, kælvningsforløb (normal/vanskelig kælvning), kalvenes livskraft (levende/død) og kælvningssygdomme elimineret. Endvidere blev der foretaget analyser, i hvilke der for de afgåede køers vedkommende blev set bort fra de indirekte beregnede frugtbarhedsmål i de laktationer, hvor køerne afgik. Sidstanførte fremgangsmåde har været den almindeligste i tidligere undersøgelser vedrørende frugtbarhed hos malkeracer.

Ved fastlæggelsen af de additive geneffekter og krydsningseffek-

terne blev der ikke skelnet mellem "udgangsgener" og "forsøgsgener".

I tabel 4.32 er vist antallet af dyr samt gennemsnit og spredning for ukorrigerede observationer for hver af de seks frugtbarhedsegenskaber, fordelt på kvier og køer. Tabellen omfatter både datasættet med - og datasættet uden afgåede køer. Det bemærkes, at kun drægtighedsprocenten ved første inseminering (D/FI) er uafhængig af, om de afgåede køer inkluderes eller ej. For de øvrige fem egenskaber ses en betydelig forringelse af frugtbarheden og en forøgelse af spredningen, når informationerne om de afgåede køer inddrages.

Tabel 4.32 Antal dyr (N), gennemsnit (P) og spredning (SD) for de analyserede frugtbarhedsegenskaber. (1. linie eksklusive og 2. linie inklusive afgåede dyr).
Number of individuals (N), mean (P) and standard deviation (SD) for the fertility traits analysed. (1st line exclusive and 2nd line inclusive exposed individuals).

	Egenskab[1] Trait[1]								
Paritet	D/FI			AI/D			FI-D		
Parity	N	P	SD	N	P	SD	N	P	SD
Kvier	1447	50.4	50	1407	1.96	1.4	1407	32.5	49
Heifers	1447	50.4	50	1441	2.05	1.5	1446	36.2	53
1	1133	45.3	50	1030	1.98	1.4	1030	36.9	53
	1133	45.3	50	1099	2.15	1.6	1145	48.7	63
2	717	45.9	50	614	1.78	1.1	614	28.5	45
	717	45.9	50	680	1.98	1.3	726	46.4	61
3-8	653	46.4	50	549	1.85	1.2	549	27.5	44
	653	46.4	50	612	2.02	1.3	676	49.3	63
1-8	2503	45.7	50	2193	1.89	1.3	2193	32.2	49
	2503	45.7	50	2391	2.07	1.4	2547	48.2	62
	K-FI			TOM			KIV		
	N	P	SD	N	P	SD	N	P	SD
1	1200	71.1	25	1011	111	65	835	389	64
	1232	72.8	27	1156	128	79	1052	409	81
2	766	67.2	24	594	97	56	458	370	53
	818	71.8	30	760	124	78	695	403	79
3-8	720	68.7	23	532	96	50	356	366	43
	765	72.7	28	706	127	76	636	406	77
1-8	2686	69.3	24	2137	103	59	1649	379	58
	2815	72.5	28	2622	126	78	2383	406	80

1) **De anvendte forkortelser er forklaret på side 127.**
The abbreviations used are explained at page 127.

Tidligere undersøgelser har vist, at første kalvs køer har dårligere frugtbarhedsresultater end 2. kalvs og ældre køer. Dette forhold gør sig også gældende i nærværende materiale, når der ses bort fra frugtbarheden hos de afgåede køer. Af tabellen fremgår imidlertid, at hvis de afgåede køers frugtbarhed inddrages, er forskellen mellem laktationer ubetydelig. Dette indikerer, at den ofte omtalte dårligere frugtbarhed hos første kalvs end hos ældre køer ikke er reel, men først og fremmest skyldes den stærke udskiftning af 2. kalvs og ældre køer med frugtbarhedsproblemer. I de gængse frugtbarhedsstatistikker ses almindeligvis bort fra sådanne køer. Da inkluderingen af de afgåede køer medførte en kraftig udligning af laktationsforskelle, blev alle laktationer analyseret under et.

4.5.3.2 Race- og krydsningseffekter

Hovedresultaterne fra analyserne er anført i tabel 4.33, der viser de genotypiske værdier for de tre racer og for de tre F_1-krydsningsgrupper. Desuden er anført heterosisestimaterne for hver af F_1-grupperne. De anførte resultater er alle beregnet efter dominansmodellen. Hos kvierne havde HF de bedste og FA de dårligste frugtbarhedsresultater. Der var endvidere tale om gunstig heterosis, idet procent drægtige ved 1. inseminering var højere, antal insemineringer pr. drægtighed lavere og afstanden fra 1. inseminering til drægtighed kortere hos krydsningerne end hos de rene racer. Ingen af disse krydsningseffekter nåede dog signifikansniveauet.

Også hos køerne havde HF størst procentdel drægtige ved 1. inseminering, men dette til trods blev der anvendt flere insemineringer pr. drægtighed, hvilket tyder på, at der var flere problemkøer hos denne race end hos de to øvrige. Dette underbygges af, at både afstanden fra 1. inseminering til drægtighed, tomperioden og kælvningsintervallet var længst for HF. FA var lette at få drægtige, idet der i gennemsnit kun gik 37 dage fra 1. inseminering til drægtighed. Også tomperioden og kælvningsintervallet var kortest for FA, der med hensyn til disse tre frugtbarhedsmål var signifikant bedre end både HF og RDM.

Generelt fandtes ingen eller ugunstig heterosis ved krydsning af FA og RDM. Medens krydsningerne HFxRDM og FAxHF udviste gunstig heterosis. Både hvad angår afstanden fra 1. inseminering til drægtighed, tomperiode og kælvningsinterval var der for de sidst anførte

Tabel 4.33 Beregnet genotypisk værdi (G) og heterosis (H) for de seks frugtbarhedsegenskaber.
Estimated genotypic value (G) and heterosis (H) for the six fertility traits.

	Race-kombination Breed combination	Egenskab[1] Trait[1] D/FI G	D/FI H	AI/D G	AI/D H	FI-D G	FI-D H
Kvier Heifers	FA	43.8	-	2.21	-	39.7	-
	RD	52.2	-	2.07	-	38.3	-
	HF	55.2	-	1.88	-	30.6	-
	FAxRD	54.2	6.2	2.07	-0.07	31.9	-7.1
	HFxRD	54.8	1.1	1.99	0.01	27.3	-7.2
	FAxHF	54.4	4.9	2.02	-0.03	32.2	-3.0
Køer Cows	FA	44.1	-	2.00	-	37.2	-
	RD	43.9	-	2.09	-	46.8	-
	HF	49.1	-	2.12	-	60.5	-
	FAxRD	42.4	-1.6	2.25	0.20*	42.8	0.8
	HFxRD	48.1	1.6	2.00	-0.11	35.1	-18.6**
	FAxHF	45.4	-1.2	2.03	-0.03	33.5	-15.4*
		K-FI G	**K-FI H**	**TOM G**	**TOM H**	**KIV G**	**KIV H**
Køer Cows	FA	73.3	-	112	-	391	-
	RD	76.4	-	129	-	410	-
	HF	67.7	-	138	-	417	-
	FAxRD	74.8	-0.1	123	2	404	3
	HFxRD	71.2	-0.9	110	-24**	391	-23**
	FAxHF	67.4	-3.1	102	-23*	379	-25*

1) De anvendte forkortelser er forklaret på side 127.
The abbreviations used are explained at page 127.

krydsningskombinationer tale om store signifikante effekter, og krydsningerne var bedre end den bedste af forældreracerne.

For at undersøge i hvilken grad køernes mælkeydelse, kælvningsforløb og kælvningssygdomme øvede indflydelse på de i tabel 4.33 anførte race- og krydsningseffekter blev der gennemført "Least Squares" analyser, i hvilke køernes mælkeydelse i de første 91 dage efter kælvning, kælvningsforløbet, kalvenes livskraft og kælvningssygdomme blev inddraget som beskrivende variabel i modellerne. Resultaterne viste, at de pågældende egenskaber hver især havde betydelig effekt på frugtbarhedsegenskaberne, men at de ikke i nævneværdig grad påvirkede race- og krydsningseffekterne.

Inddragelse af AxA-vekselvirkning i modellerne havde ikke særlig indflydelse på den samlede bekrivelse af frugtbarhedsegenskaberne. Derimod blev estimaterne for F_1-heterosis påvirket i betydelig grad. Hovedresultaterne fra disse analyser er givet i tabel 4.34 og tabel 4.35. Som det fremgår, var både F_1-heterosis og rekombinationseffekterne gennemgående små, og ingen af dem nåede signifikansniveauet.

For kviernes vedkommende var det samlede billede en svag ugunstig effekt af krydsning, hvorimod der for køerne gennemgående blev fundet, at både F_1-heterosis og rekombinationseffekterne havde gunstige fortegn.

Tabel 4.34 F_1-heterosis og rekombinationseffekt ved 2-race rotationskrydsning.
F_1-heterosis and recombination effect by 2-breed rotational crossing.

	Egenskab[1)] Trait[1)]	F_1-heterosis FAxRD	HFxRD	FAxHF	Rekombinationseffekt Recombination effect FA & RD	HF & RD	FA & HF
Kvier Heifers	D/FI	5.7	-11.6	-17.5	12.2	4.7	-4.8
	AI/D	-0.07	0.26	0.32	-0.27	-0.04	0.40
	FI-D	-7.2	-2.5	4.2	-7.4	0.7	7.6
Køer Cows	D/FI	-2.1	-0.6	-7.0	-0.8	4.7	-0.8
	AI/D	0.20	0	0.29	-0.04	-0.19	-0.10
	FI-D	1.0	-11.2	0.3	-0.7	-7.4	-6.1
	K-FI	-0.3	-2.1	-2.2	-2.2	-0.8	1.2
	TOM	1.9	-12.9	0.8	-3.4	-9.5	-11.4
	KIV	2.3	-3.4	7.0	-4.4	-7.9	-12.0

1) **De anvendte forkortelser er forklaret på side 127.** -
The abbreviations used are explained at page 127.

Tabel 4.35 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect by 3-breed rotational crossing with FA, RD, and HF.

	Egenskab[1)]	Gennemsnitlig F_1-heterosis	Rotationskrydsning: Forventet heterosis	Opnået heterosis	Rekombinationseffekt
			Rotational crossing		
	Trait[1)]	Mean F_1-heterosis	Expected heterosis	Obtained heterosis	Recombinations effect
Kvier Heifers	D/FI	-7.8	-6.7	-1.6	5.1
	AI/D	0.17	0.15	0.19	0.04
	FI-D	-1.8	-1.6	-1.2	0.4
Køer Cows	D/FI	-3.2	-2.8	-1.5	1.3
	AI/D	0.16	0.14	0	-0.14
	FI-D	-3.6	-3.1	-9.2	-6.1
	K-FI	-1.5	-1.3	-2.1	-0.8
	TOM	-3.4	-2.9	-13.1	-10.4
	KIV	2.0	1.7	-8.7	-10.4

1) De anvendte forkortelser er forklaret på side 127.
The abbreviations used are explained at page 127.

4.5.3.3 Effekt af racekombination

Hovedresultaterne fra analyserne med racekombination som fast effekt i modellerne er vist i tabel 4.36. Hos kvierne havde FA de dårligste frugtbarhedsresultater med kun 38.7% drægtige ved 1. inseminering, og 2.27 insemineringer pr. drægtighed. Krydsningsgruppernes afvigelser fra de rene racer var gennemgående små. De bedste resultater blev opnået ved 2-race rotationskrydsning mellem FA og RDM samt i gruppen med 1. gangs 3-race krydsninger af typen HF (FAxRDM).

Hos køerne var de tre kontrolgrupper omtrent ens med hensyn til procent drægtige ved 1. inseminering, antal insemineringer pr. drægtighed og afstand fra 1. inseminering til drægtighed, men RDM havde længere tomperiode og kælvningsinterval end FA og HF.

Med hensyn til procent drægtige ved 1. inseminering og antal insemineringer pr. drægtighed blev de dårligste resultater opnået ved krydsning af FA og RDM, medens krydsning af HF og RDM gav betydeligt bedre resultater.

Tabel 4.36 Beregnede gruppeeffekter af forskellige racekombinationers frugtbarhedsegenskaber.
Estimated group effects for fertility traits of different breed combinations.

Racekombination Breed Combination	Generation Generation	Paritet[1)] Parity[1)]	Egenskab[2)] Trait[2)] D/FI	AI/D	FI-D	K-FI	TOM	KIV
FA	1-4	0	38.7	2.27	46.4			
		1	43.4	1.99	46.6	74.5	123	402
RD	0-4	0	49.5	2.04	38.2			
		1	44.7	2.10	54.3	74.8	138	420
FR[3)]	1-4	0	52.3	1.99	32.5			
		1	45.5	2.06	49.6	67.2	123	403
FAxRD	1	0	46.9	2.18	36.2			
		1	42.2	2.23	54.4	76.0	137	416
HFxRD	1	0	47.3	2.04	32.6			
		1	48.9	2.01	44.1	71.9	120	400
FA & RD	2-4	0	62.2	1.81	31.9			
		1	43.1	2.24	54.2	74.8	133	412
HF & RD	2-4	0	54.4	2.06	37.1			
		1	51.1	1.88	45.9	74.5	126	409
HF(FAxRD)	2	0	56.1	1.91	28.5			
		1	43.7	2.04	48.3	69.2	122	400
FA(HFxRD)	2	0	49.4	2.03	39.4			
		1	45.6	2.09	42.3	71.2	118	398
RD, FA & HF	3-4	0	49.5	2.20	41.9			
		1	44.7	2.00	44.1	73.5	120	396

1) **0=kvier, 1=køer.** 0=heifers, 1=cows.
2) **De anvendte forkortelser er forklaret på side 127.**
The abbreviations used are explained at page 127.
3) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

Der fandtes ingen klar sammenhæng mellem gruppernes frugtbarhedsresultater målt henholdsvis på kvier og på køer. Eksempelvis blev de bedste resultater som kvier opnået i gruppen med 2-race rotationskrydsning med FA og RDM, men denne gruppe havde de dårligste resultater som køer.

Med hensyn til tomperiode og kælvningsinterval klarede FA og RDM

krydsningerne sig relativt dårligt både som F_1-krydsninger og i fortsat rotationskrydsning. De øvrige krydsningsgrupper udviste derimod betydelig heterosis og havde - på en enkelt undtagelse nær - kortere tomperiode og kælvningsinterval end den bedste af forældreracerne.

4.5.3.4 Modellernes prediktionsegnethed

En sammenligning af de to modellers (dominans alene og dominans plus AxA-vekselvirkning) egnethed til at beskrive effekten af de enkelte racekombinationer viste, at der kun var meget lille forskel, idet begge modeller var i stand til at beskrive effekterne af både kontrolgrupperne og krydsningsgrupperne med stor præcision.

4.5.4 Sygdomme hos køer

4.5.4.1 Materiale og metode

Alle former for sygdomme blev registreret og indberettet, så snart den pågældende sygdom blev konstateret. Desuden blev alle behandlinger, foretaget af dyrlæge, registreret.

En lang række sygdomme optrådte med så lav frekvens, at det ikke var formålstjenligt at analysere dem enkeltvis. De registrerede sygdomme blev derfor inddelt i følgende fem hovedgrupper, som blev analyseret hver for sig:

- Stofskiftesygdomme.
- Sygdomme i lemmer og klove.
- Reproduktionssygdomme.
- Mastitis.
- Andre sygdomme.

I de indledende analyser blev disse sygdomme betragtet dels som kontinuerlige egenskaber (antal tilfælde i en given periode), og dels som "enten/eller" egenskaber.

En del af sydommene - f.eks. mastitis - blev ofte behandlet flere gange indenfor en forholdsvis kort tidsperiode. Sådanne gentagne behandlinger af en given sygdom indenfor en 14 dages periode blev i hovedanalyserne betragtet som et enkelt tilfælde.

Da flere af sygdommene især optrådte i den første del af laktationsperioden, blev det valgt at gennemføre analyserne for både en 91

dages periode og en 365 dages periode regnet fra og med kælvningsdagen.

For køer, der kælvede igen inden 365 dages periodens udløb, blev kun medtaget sygdomme frem til den nye kælvningsdag.

For at undgå "randeffekter" (jfr. side 128) blev alle laktationer, som ikke var påbegyndt henholdsvis 91 og 365 dage før slutdagen, elimineret.

Afgåede køer blev inddraget i analyserne med det antal sygdomme, de havde haft fra kælvning til afgangsdagen. For køer, der døde i forsøgsperioden, blev dødsårsagen betragtet som en sygdom på linie med de øvrige sygdomme.

Alle laktationer blev analyseret samlet under hensyntagen til, at variationen for de enkelte egenskaber var forskellig fra laktation til laktation. Ved anvendelse af "Animal Model" blev der anvendt heritabiliteter og gentagelseskoefficienter på henholdsvis 0.03 og 0.06.

I alle modeller indgik alder ved 1. kælvning, år x kvartal samt laktationsnummer.

Tabel 4.37 viser antallet af henholdsvis 1., 2. samt 3. og senere laktationer for de fem sygdomsgrupper i hver af de to perioder. Desuden er anført gennemsnit og spredning for de respektive egenskaber, når gentagne behandlinger af samme sygdom indenfor en 14 dages periode betragtes som et enkelt sygdomsudbrud. I tabel 4.38 er anført hvor stor en procentdel af køerne, der var sygdomsfrie i de respektive perioder. Desuden er vist det totale antal behandlinger pr. laktation, når gentagne behandlinger indenfor 14 dage medregnes.

Som det fremgår af tabellerne, steg frekvensen af behandlinger stærkt med stigende laktationsnummer. Med undtagelse af lemme- og klovsygdomme var antallet af sygdomme i de enkelte grupper mere end dobbelt så stort i tredie og senere laktationer som i første. Hos 1. kalvs køerne optrådte ca. halvdelen af alle sygdomme i de første 91 dage af laktationen. Hos ældre køer var andelen af de registrerede sygdomme i denne periode endnu højere (60%).

For alle sygdomsgrupper faldt procentandelen af sygdomsfrie køer med stigende laktationsnummer. Dette gjaldt især for mastitis, idet ca. 3/4 af køerne var fri for denne sygdom i 1. laktation mod kun godt halvdelen i 3. og senere laktationer. I alt 37% af alle køer var helt sygdomsfrie i 1. laktation faldende til 27% i 2. laktation og kun 15% i 3. og senere laktationer.

Tabel 4.37 Gennemsnit og spredning for antal sygdomsudbrud i de første 3 måneder (91 dage) af laktationen samt i hele laktationsperioden (maksimalt 365 dage).
Mean and standard deviation for number of outbreak of diseases in the first 3-month (91 days) of the lactation and in the whole lactation period (max. 365 days).

Egenskab	Laktations-nummer	3 måneders periode			Hele laktationen		
		Antal	Gns.	S	Antal	Gns.	S
		Three month period			The whole lactat.		
Trait	Parity	Numb.	Av.	SD	Numb.	Av.	SD
Stofskiftesygdomme	1	1296	0.043	0.21	1185	0.130	0.37
Metabolic diseases	2	888	0.127	0.35	793	0.192	0.46
	3-8	859	0.277	0.51	788	0.332	0.56
	1-8	3043	0.132	0.37	2756	0.205	0.46
Lemme- & klovsygd.	1	1296	0.117	0.35	1185	0.236	0.50
Legs & hoofs diseases	2	888	0.105	0.34	793	0.250	0.52
	3-8	859	0.135	0.38	788	0.330	0.64
	1-8	3043	0.118	0.36	2756	0.267	0.55
Reproduktionssygd.	1	1296	0.203	0.45	1185	0.322	0.59
Reproduction diseases	2	888	0.300	0.57	793	0.376	0.66
	3-8	859	0.417	0.68	788	0.486	0.76
	1-8	3043	0.291	0.56	2756	0.384	0.67
Mastitis	1	1296	0.142	0.39	1185	0.341	0.65
Mastitis	2	888	0.279	0.54	793	0.605	0.87
	3-8	859	0.380	0.66	788	0.797	1.13
	1-8	3043	0.249	0.53	2756	0.546	0.90
Andre sygdomme	1	1296	0.073	0.27	1185	0.140	0.41
Other diseases	2	888	0.077	0.29	793	0.183	0.48
	3-8	859	0.159	0.39	788	0.267	0.52
	1-8	3043	0.098	0.32	2756	0.188	0.47
Alle sygdomme	1	1296	0.577	0.84	1185	1.170	1.26
All diseases	2	888	0.881	1.01	793	1.605	1.48
	3-8	859	1.367	1.27	788	2.212	1.72
	1-8	3043	0.889	1.08	2756	1.589	1.53

Tabel 4.38 Det gennemsnitlige antal sygdomsbehandlinger i de første 3 måneder af hver laktation og i hele laktationsperioden (maks. 365 dage), samt procent sygdomsfrie køer i de samme perioder.
Average number of treatments of disease in the first 3 months of each lactation and in the whole lactation period (max. 365 days), and per cent cows free of the disease in the same periods.

Egenskab	Laktations-nummer	De første 3 måneder		Hele laktationen	
		Gns. antal sygdomme	Procent sygdomsfrie	Gns. antal sygdomme	Procent sygdomsfrie
		The first 3 months		The whole lactation	
Trait	Parity	Av. No. of diseases	Per cent without diseases	Av. No. of diseases	Per cent without diseases
Stofskiftesygdomme	1	0.066	95.9	0.197	88.1
Metabolic diseases	2	0.196	88.6	0.280	83.4
	3-8	0.497	75.1	0.577	71.1
Lemme- & klovsygd.	1	0.153	89.2	0.326	79.8
Legs & hoofs diseases	2	0.135	90.8	0.305	78.6
	3-8	0.217	87.9	0.501	74.0
Reproduktionssygd.	1	0.248	81.6	0.407	73.3
Reproduction diseases	2	0.352	74.8	0.455	69.9
	3-8	0.499	66.8	0.591	63.1
Mastitis	1	0.289	87.1	0.717	73.3
Mastitis	2	0.604	75.8	1.214	58.6
	3-8	0.860	70.1	1.743	52.6
Andre sygdomme	1	0.095	93.1	0.195	87.9
Other diseases	2	0.121	93.7	0.260	84.9
	3-8	0.267	85.0	0.404	76.9
Alle sygdomme	1	0.850	58.6	1.842	37.0
All diseases	2	1.408	44.9	2.515	26.5
	3-8	2.340	28.8	3.816	14.7

4.5.4.2 Race- og krydsningseffekter

I tabel 4.39 er anført hovedresultaterne fra dominansmodellen. Med hensyn til stofskiftesygdomme opnåede RDM de bedste resultater. Til gengæld var der ugunstig (positiv) heterosis, når RDM indgik i krydsning, og for FAxRDM var den beregnede heterosis signifikant forskellig fra 0. FA havde signifikant færre lemme- og klovsygdomme end RDM og HF. For denne sygdomsgruppe fandtes gunstig heterosis, når HF indgik som den ene race. Med hensyn til reproduktionssygdommene udviste RDM-krydsningerne gunstig heterosis, medens heterosis

Tabel 4.39 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for forskellige kategorier af sygdomme i de første 3 måneder af laktationen og i hele laktationsperioden (maksimalt 365 dage) udtrykt som antal sygdomsudbrud pr. 100 perioder.
Estimated genotypic value and heterosis for different categories of diseases in the first 3 months of the lactation and the whole lactation period (max. 365 days), expressed as number of outbreak of diseases per 100 periods.

Egenskab Trait	Racekombination Breed combination	Tre måneders periode Three months periode Genotype	 Heterosis	Hele laktationen The whole lactation Genotype	 Heterosis
Stofskiftesygdomme	FA	12.3	-	20.0	-
	RD	9.9	-	18.8	-
	HF	17.4	-	22.6	-
Metabolic diseases	FAxRD	17.0	5.9*	26.9	7.5**
	HFxRD	17.8	4.1	22.0	1.3
	FAxHF	14.3	-0.5	23.1	1.8
Lemme- og klovsygdomme	FA	7.0**	-	19.5*	
	RD	14.7	-	25.4	
	HF	13.7	-	35.1	
Legs & hoofs diseases	FAxRD	10.7	-0.2	28.4	5.9
	HFxRD	7.7	-6.5*	25.0	-5.3
	FAxHF	7.7	-2.7	8.1	-19.2**
Reproduktionssygdomme	FA	38.3	-	46.3	
	RD	28.2	-	38.0	
	HF	20.8	-	31.0	
Reproduction diseases	FAxRD	27.0	-6.3*	30.5	-11.7**
	HFxRD	23.2	-1.3	32.8	-1.7
	FAxHF	31.5	1.9	45.5	6.8
Mastitis	FA	20.1*	-	46.1*	
	RD	28.0	-	68.1	
	HF	26.6	-	49.4*	
Mastitis	FAxRD	23.4	-0.7	51.9	-5.2
	HFxRD	23.3	-4.0	55.8	-3.0
	FAxHF	20.9	-2.5	56.4	8.6
Andre sygdomme	FA	5.3*	-	12.0*	
	RD	10.1	-	21.5	
	HF	14.0	-	22.9	
Other diseases	FAxRD	9.8	2.1	19.1	2.3
	HFxRD	10.8	-1.3	19.9	-2.3
	FAxHF	1.1	-8.6**	14.4	-3.1
Alle sygdomme	FA	83.1	-	144.0*	
	RD	91.1	-	171.8	
	HF	92.6	-	161.0	
All diseases	FAxRD	87.9	0.8	156.7	-1.2
	HFxRD	83.0	-8.9	155.5	-10.9
	FAxHF	75.4	-12.5	147.3	-5.2

for FAxHF var ugunstig, uden dog at nå signifikansniveauet. For denne sygdomsgruppe var HF signifikant bedre end FA. Derimod havde FA lavest frekvens både af mastitis og af andre sygdomme. Også for disse to grupper af sygdomme fandtes gennemgående gunstig effekt af krydsning. Ses på alle sygdomme under ét, havde FA klart færre sygdomme end både RDM og HF. Der var gennemgående gunstig effekt af krydsning (lavere sygdomsfrekvens). Krydsningseffekterne var imidlertid små, især for krydsningskombinationen FAxRD.

For nogle af sygdomsgrupperne blev estimaterne for både raceeffekter og F_1-heterosis ændret betydeligt, når modellerne blev udvidet til også at omfatte AxA-vekselvirkning. Dette var især tilfældet for den additive effekt af HF og for F_1-heterosis ved racekombinationen FAxHF.

Hovedresultaterne fra disse analyser er anført i tabel 4.40 og tabel 4.41. Resultaterne må af følgende grunde tolkes med forsigtighed. Frekvensen af de forskellige sygdomme varierede meget gennem forsøgsperioden, og selv om år x kvartal indgik i den anvendte "Animal Model", er der risiko for, at de genetiske effekter ikke har kunnet adskilles helt fra de miljømæssige. Risikoen for dette er specielt til stede, når der som for sygdomsresistens er tale om egenskaber med lave heritabiliteter og gentagelseskoefficienter. Da rekombinationseffekterne - som tidligere anført - kun optrådte i den sidste del af forsøgsperioden (2., 3. og 4. generation), vil den sikkerhed, hvormed disse kan fastlægges, være afhængig af, om effekten år x kvartal er helt elimineret. Desuden bevirker datastrukturen, at der i nogen grad kan være en sammenblanding (confounding) af race-, dominans- og rekombinationseffekter. En over- eller underestimering af én af disse effekter kan derfor medføre en tilsvarende modsat rettet fejlestimering af én eller begge de andre effekter.

Som et sandsynligt eksempel på dette kan anføres, at F_1-heterosis for sygdomme i lemmer og klove var negativ (gunstig) for FAxHF i dominansmodellen, men positiv, når AxA-vekselvirkning blev inkluderet i modellen. Omvendt gav AxA-modellen stærkt negative (gunstige) raceeffekter for HF og FA i sammenligning med dominansmodellen. For de øvrige sygdomsgrupper var forskellen mellem de to modellers estimater for raceeffekter og F_1-heterosis mindre.

Generelt blev der fundet positive (ugunstige) rekombinationseffekter for mastitis, og disse effekter kunne ikke opvejes af de modsat

Tabel 4.40 Raceeffekter, F_1-heterosis og rekombinationseffekter ved 2-race rotationskrydsning. Effekterne refererer til det gennemsnitlige antal sygdomme x 100 i:
A: de første 91 dage af laktationen
B: hele laktationsperioden (maksimalt 365 dage).
Breed effects, F_1-heterosis and recombination effects by 2-breed rotational crossing. The effects refer to the average number of disease x 100 in:
A: the first 91 days of the lactation
B: the whole lactation (max. 365 days).

Sygdomsgruppe / Group of disease	Raceeffekt[1] / Breed effect[1]		F_1-heterosis / F_1-heterosis			Rekombinationseffekt / Recombination effect		
	FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
A								
Stofskiftesygdomme Metabolic diseases	2.9	4.0	5.4*	6.2	1.8	-0.6	1.7	-9.8*
Lemmer/klove Legs/hoofs	-11.2	-16.5	-0.6	-0.7	14.9**	-6.1**	-6.7**	-7.0*
Reproduktion Reproduction	6.8	-16.2	-6.6*	0.8	16.1*	-5.1	-7.3*	-12.1*
Mastitis Mastitis	-4.1	0.5	0.4	-1.8	-16.0*	8.7*	6.3	22.9**
Andre sygdomme Other diseases	-4.5	0.5	1.8	0.6	-6.4	-0.4	1.2	-7.2*
Alle sygdomme All diseases	-10.1	-27.6	0.4	5.0	10.5	-3.6	-4.8	-13.3
B								
Stofskiftesygdomme Metabolic diseases	-0.4	1.1	7.1**	1.3	8.9	-2.9	-3.6	-14.0*
Lemmer/klove Legs/claws	-16.3	-36.4	4.0	11.6	33.8***	-20.9***	-19.3	-7.2
Reproduktion Reproduction	4.4	-27.4	-11.3**	5.8	27.6*	-3.1	-11.6*	-0.4
Mastitis Mastitis	-15.5	-25.3	-3.3	5.5	-8.0	14.8*	10.8*	26.2*
Andre sygdomme Other diseases	-9.5	-14.7	1.9	6.1	6.6	-1.3	0.7	-7.5
Alle sygdomme All diseases	-37.3	-102.8	-1.7	30.3	68.9*	-13.3	-22.9*	-2.8

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

rettede dominanseffekter. For de øvrige sygdomsgrupper fandtes derimod gennemgående gunstige (flere signifikante) rekombinationseffekter men ugunstige dominanseffekter. Af tabel 4.41 fremgår, at den samlede krydsningseffekt (den opnåede heterosis) var forholdsvis stor og positiv (ugunstig) for mastitis, og svagt negativ (gunstig) for de øvrige sygdomsgrupper.

Tabel 4.41 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect by 3-breed rotational crossing with FA, RD, and HF.

Laktationsperiode / Lactation period	Sygdomsgruppe / Group of disease	Gennemsnitlig F_1-heterosis / Mean F_1-heterosis	Rotationskrydsning / Rotational crossing: Forventet heterosis / Expected heterosis	Opnået heterosis / Obtained heterosis	Rekombinationseffekt / Recombination effect
	Stofskifte Metabolic	4.5	3.9	0.2	-3.7*
	Lemmer/klove Legs/hoofs	4.5	3.9	-4.6	-8.5***
Første tre måneder	**Reproduktion** Reproduction	3.4	3.0	-7.5	-10.5**
First three months	**Mastitis** Mastitis	-5.8	-5.0	11.2	16.2**
	Andre sygdomme Other diseases	-1.3	-1.1	-3.8	-2.7
	Alle sygdomme All diseases	5.3	4.5	-4.8	-9.3*
	Stofskifte Metabolic	5.8	5.0	-3.8	-8.8*
Hele laktationen (maksimalt 365 dage)	**Lemmer/klove** Legs/hoofs	16.5**	14.2	-6.1	-20.3***
	Reproduktion Reproduction	7.4	6.4	-0.1	-6.5
The whole lactation (max. 365 days)	**Mastitis** Mastitis	-1.9	-1.6	20.6	22.2**
	Andre sygdomme Other diseases	4.9	4.2	0.7	-3.5
	Alle sygdomme All diseases	32.5	28.0	11.3	-16.7

4.5.4.3 Effekt af racekombination

I tabel 4.42 er anført hovedresultaterne fra de analyser, hvor race og racekombination indgik direkte som fast effekt i modellen. For stofskiftesygdommene var der gennemgående små forskelle mellem de tre kontrolgrupper indbyrdes og mellem krydsningsgrupperne. Gruppen med 3-race rotationskrydsning var klart bedst, medens alle de øvrige krydsningsgrupper var dårligere end gennemsnittet af forældreracer-

ne. RDM havde flest sygdomme i lemmer og klove. For denne gruppe af sygdomme stod F_1-krydsningerne svagt i modsætning til grupperne med fortsat 2- og 3-racekrydsning. Med hensyn til reproduktionssygdomme

Tabel 4.42 Beregnede gruppeeffekter for forskellige racekombinationers sygdomme i de første tre måneder af laktationen og i hele laktationsperioden (maksimalt 365 dage). Effekterne er udtrykt som antal sygdomme pr. 100 perioder.
Estimated group effects for the diseases of different breed combinations in the first three months of the lactation and in the whole lactation period (max. 365 days). The effects are expressed as numbers of diseases per 100 periods.

Racekombination	Generation	Sygdomsgruppe: Stofskifte	Lemmer og klove	Reproduktion	Mastitis	Andre sygdomme	Alle sygdomme
		Group of diseases					
Breed combination	Generation	Metabolic	Legs and hoofs	Reproduction	Mastitis	Other diseases	All diseases
3 måneder, 3 months							
FA	1-4	12.0	11.0	40.7	20.4	8.0	92.2
RD	0-4	7.9	21.0	30.9	21.3	10.6	91.7
FR[1)]	1-4	11.6	11.2	24.7	27.4	9.9	84.8
FAxRD	1	14.6	15.3	29.9	22.3	11.2	93.3
HFxRD	1	15.6	11.7	28.5	22.1	11.4	89.5
FA & RD	2-4	12.6	11.0	34.2	32.3	10.0	100.3
HF & RD	2-4	15.9	7.9	22.1	31.4	14.2	91.7
HF (FAxRD)	2	15.1	9.5	28.0	25.1	7.9	85.7
FA (HFxRD)	2	17.1	10.1	31.5	21.5	8.5	88.7
RD, FA & HF	3-4	8.7	6.6	24.8	37.9	5.7	83.7
365 dage, 365 days							
FA	1-4	21.7	24.4	52.2	43.0	14.3	155.5
RD	0-4	17.4	38.0	40.2	61.4	22.1	179.0
FR[1)]	1-4	16.5	27.7	28.9	50.8	13.8	137.6
FAxRD	1	26.0	35.3	36.7	50.4	20.9	169.1
HFxRD	1	20.7	32.8	37.8	51.8	20.8	163.8
FA & RD	2-4	22.0	16.4	39.9	64.9	18.7	161.8
HF & RD	2-4	17.8	14.4	29.4	66.5	23.6	151.6
HF (FAxRD)	2	22.2	15.3	45.7	58.9	18.0	159.9
FA (HFxRD)	2	24.9	19.4	36.3	48.2	18.0	146.6
RD, FA & HF	3-4	14.5	15.4	40.7	66.6	13.0	149.9

1) **Fortrangning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

havde FA flest af alle grupper, mens HF havde færrest. Krydsningsgrupperne var ret jævnbyrdige dog med den undtagelse, at gruppen med fortsat rotationskrydsning af HF og RDM klarede sig betydeligt bedre end de øvrige.

Af kontrolgrupperne havde RDM flest tilfælde af mastitis og FA færrest. Samtlige krydsningsgrupper havde flere mastitisbehandlinger end FA. De dårligste resultater blev fundet i grupperne med fortsat 2- eller 3-race rotationskrydsning. For andre sygdomme var der generelt svagt negativ effekt af krydsning. Undtagelsen herfra var gruppen med 3-race rotationskrydsning, der klarede sig bedst af alle grupper.

Det generelle billede er, at de enkelte race- og krydsningsgruppers resistens mod sygdomme er meget varierende fra sygdom til sygdom. Betragtes alle sygdomme under et, var der forholdsvis små forskelle mellem grupperne.

4.5.4.4 Modellernes prediktionsegnethed

Sammenligningen af dominansmodellen og modellen med både dominans og AxA-vekselvirkning viste, at den sidstnævnte model med stor tilnærmelse kunne prediktere de opnåede effekter for alle race- og krydsningskombinationer.

Dominansmodellen kunne også med stor sikkerhed prediktere de opnåede resultater både for de renracede grupper og for F_1-krydsningsgrupperne. Derimod var dominansmodellens egnethed til at beskrive effekterne af grupperne med fortsat 2- og 3-race rotationskrydsning betydeligt dårligere. For mastitis gav dominansmodellen således et alt for gunstigt billede af rotationskrydsning, medens den for de øvrige sygdomsgrupper overestimerede effekterne af rotationskrydsning, der derved stilles ugunstigere end de aktuelle resultater betinger.

En vurdering af den forventede sygdomsforekomst ved forskellige former for krydsning bør derfor ikke foretages alene ud fra dominansteorien, idet der ikke kan ses bort fra væsentlige rekombinationseffekter. De beregnede race-, dominans- og rekombinationseffekter bør kun med forsigtighed vurderes særskilt, men snarere betragtes som et sammenhørende sæt af parametre. Dette gælder især, hvis race- og dominanseffekterne fra modellen med AxA-vekselvirkning afviger væsentligt fra de tilsvarende parametre fra dominansmodellen.

4.5.5 Køernes alder, vægt og tilvækst

4.5.5.1 Materiale og metode

Køerne blev vejet umiddelbart efter kælvning. Desuden var der hver tredie måned en fast ugedag, hvor alle køer i stalden blev vejet. Da der for unge køers vedkommende er stærk sammenhæng mellem alder og vægt, blev både alderen ved 1. og 2. kælvning analyseret som separate egenskaber.

For vægt og tilvækst blev analyserne koncentreret om følgende egenskaber:

- Vægt ved kælvning for henholdsvis 1., 2. og 3. plus senere kælvninger.
- Tilvækst i første del af laktationsperioden for henholdsvis 1., 2. og 3. plus senere kælvninger.
- Tilvækst i anden del af laktationsperioden for henholdsvis 1., 2. og 3. plus senere kælvninger.

Tilvæksten i første del af laktationen blev beregnet som forskellen mellem koens vægt ved den vejning, der lå nærmest 60 dage efter kælvning, og koens vægt ved kælvning. Kun køer, der var vejet i perioden 31-152 dage efter kælvning, blev inkluderet. I gennemsnit lå denne vægt 80 dage efter kælvning, og er derfor et groft mål for køernes vægtændring i mobiliseringsperioden.

Tilvæksten i anden del af laktationsperioden blev beregnet som forskellen mellem koens vægt ved den vejning, der lå nærmest 305 dage efter kælvning, og den ovenfor anførte vægt 80 dage efter kælvning. I gennemsnit fandt den først anførte vejning sted 300 dage efter kælvning.

Egenskaberne blev analyseret ved hjælp af "Animal Model" under anvendelse af en heritabilitet på 0.25 og en gentagelseskoefficient på 0.4 for alle egenskaber.

Af miljømæssige faktorer indgik kun år x kvartal i modellerne, idet der ikke som i de foregående analyser blev taget hensyn til alder ved 1. kælvning. Resultaterne for vægt og tilvækst kan derfor især for 1. kalvs køerne være påvirket af aldersforskelle mellem de forskellige race- og krydsningskombinationer. Til gengæld blev alderen ved 1. og 2. kælvning analyseret som separate egenskaber.

Materialets omfang fremgår af tabel 4.43, i hvilken der for hver egenskab er anført antal observationer samt gennemsnit og spredning.

Tabel 4.43 Gennemsnit og spredning for alder og vægt ved kælvning samt for tilvækst i forskellige perioder af laktationen.
Mean and standard deviation for age and weight at calving and for weight gain in different periods of the lactation.

Egenskab Trait	**Antal** Number	**Gennemsnit** Mean	**Spredning** Standard deviation
Alder ved 1. kælvning, dage Age at 1st calving, days	1344	768	74.9
Alder ved 2. kælvning, dage Age at 2nd calving, days	917	1155	102.2
Vægt ved 1. kælvning, kg Weight at 1st calving, kg	1214	457	55.7
Vægt ved 2. kælvning, kg Weight at 2nd calving, kg	853	552	60.6
Vægt ved 3. og senere kælvninger, kg Weight at 3rd and later calvings, kg	823	602	68.6
Tilvækst fra 1. til 2. kælvning, kg Weight gain from 1st to 2nd calving, kg	779	95.2	61.2
Tilvækst fra 2. til 3. kælvning, kg Weight gain from 2nd to 3rd calving, kg	426	43.0	61.9
Tilvækst fra kælvning til 80 dage: Weight gain from calving to 80 days:			
1. kælvning, kg 1st calving, kg	1107	0.8	45.1
2. kælvning, kg 2nd calving, kg	757	-25.0	52.6
3. og senere kælvninger, kg 3rd and later calvings, kg	715	-37.0	53.5
Tilvækst fra 80-300 dage efter kælvning Weight gain from 80-300 days post partum			
1. laktation, kg 1st lactation, kg	1024	86.0	48.2
2. laktation, kg 2nd lactation, kg	608	77.1	53.2
3. og senere laktationer, kg 3rd and later lactations, kg	561	66.8	53.2

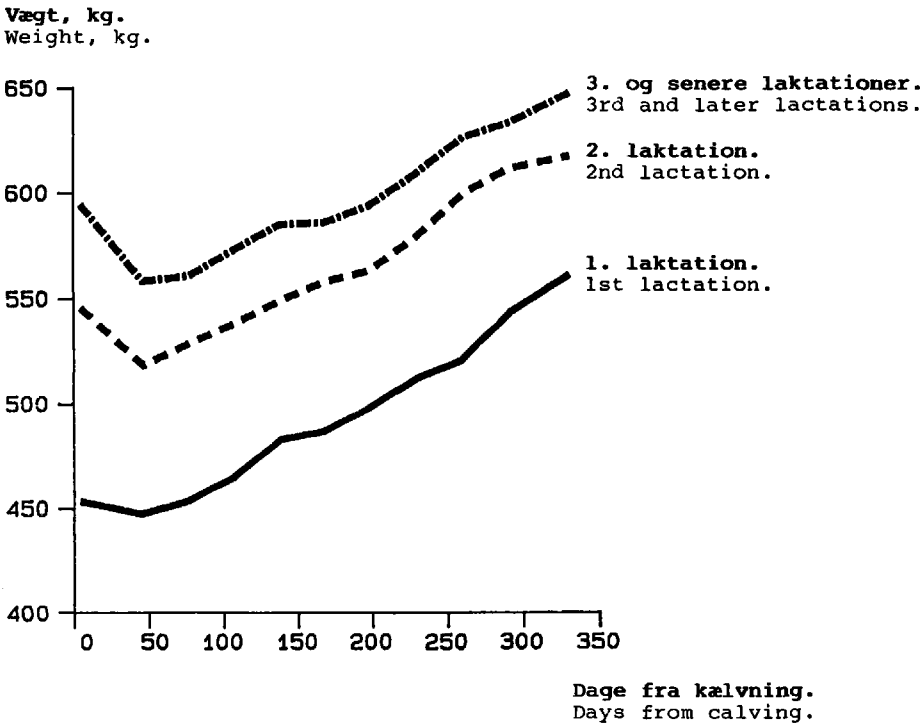
Som det fremgår af tabellen kælvede kvierne i en alder af 768 dage svarende til 25.2 måneder, hvilket er 3-4 måneder yngre end for RDM og SDM i praksis.

Vægten ved første kælvning var 457 kg. Ved 2. kælvning var vægten steget med 95 kg, og ved 3. og senere kælvninger med yderligere 50

kg til 602 kg. Hovedparten (43 af 50 kg) af vægtstigningen fra 2. til senere kælvninger fandt sted fra 2. til 3. kælvning.

For 1. kalvs køerne var der kun små vægtændringer i den første del af laktationen, medens der for de ældre køer var tale om betydelige vægttab.

I figur 4.5 er vist vægtudviklingen gennem henholdsvis 1., 2. samt 3. og senere laktationer. Figuren er baseret på samtlige vejetal for alle forsøgskøerne. Det bemærkes, at især for 2. kalvs og ældre køer har vægtkurverne stor lighed med omvendte spejlbilleder af de tilsvarende køers laktationskurver.



Figur 4.5 Køernes vægtudvikling gennem de enkelte laktationsperioder.
The weight of the cows in the different stages of the lactations.

4.5.5.2 Race- og krydsningseffekter

I tabel 4.44 er vist hovedresultaterne for alder ved 1. og 2. kælvning beregnet ved hjælp af dominansmodellen. Som det fremgår, var de beregnede genotypiske værdier for HF stærkt signifikant forskellige fra RDM og FA. Den beregnede kælvningsalder ved 1. og 2. kælvning var således henholdsvis 8 og 15 uger lavere for HF end for de to øvrige racer. Heterosisestimaterne var generelt negative (lavere kælvningsalder) og for FAxRD signifikant forskellige fra 0.

Tabel 4.44 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for alder ved 1. og 2. kælvning.
Estimated genotypic value and heterosis for age at 1st and 2nd calving.

Racekombination Breed combination	**Alder ved 1. kælvning, dage** Age at 1st calving, days		**Alder ved 2. kælvning, dage** Age at 2nd calving, days	
	Genotype Genotype	**Heterosis** Heterosis	**Genotype** Genotype	**Heterosis** Heterosis
FA	789	-	1192	-
RD	785	-	1189	-
HF	731***	-	1085***	-
FAxRD	768	-19**	1163	-27*
HFxRD	747	-11	1134	- 3
FAxHF	761	1	1130	- 9

Tabel 4.45 viser de tilsvarende resultater for vægt ved kælvning. Som det var tilfældet med alder ved kælvning, havde RDM og FA også stort set samme vægt både ved 1. og 2. kælvning. Den lavere kælvningsalder til trods var HF derimod signifikant tungere end de to andre racer. Ved de senere kælvninger var FA signifikant lettere end RDM og HF, som nåede næsten samme udvokset vægt.

Alle tre typer F_1-krydsninger viste positiv heterosis for kælvningsvægt stigende med stigende laktationsnummer. Skønt FAxRD udviste signifikant negativ heterosis for alder ved både 1. og 2. kælvning - altså lav kælvningsalder - nåede heterosis for vægt signifikansniveauet. En tilsvarende analyse med alder i modellen resulterede i en fordobling af FAxRD heterosis for vægt ved første kælvning. Også de øvrige krydsningskombinationer udviste signifikant heterosis for vægt ved 2. kælvning og vægt ved 3. plus senere kælvninger. Resultaterne tyder således på generelt positiv heterosis både for væksthastighed og for udvokset vægt.

Tabel 4.45 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for vægt ved 1., 2. samt 3. og senere kælvninger.
Estimated genotypic value and heterosis for weight at 1st, 2nd and 3rd plus later calvings.

Racekombination Breed combination	**1. kælvning** 1st calving		**2. kælvning** 2nd calving		**3. og senere kælvninger** 3rd and later calvings	
	Genotype kg	Heterosis kg	Genotype kg	Heterosis kg	Genotype kg	Heterosis kg
FA	452	-	542	-	576***	-
RD	450	-	541	-	618	-
HF	470*	-	573*	-	612	-
FAxRD	461	10*	561	19**	622	25***
HFxRD	465	5	580	23*	637	22*
FAxHF	472	11	583	25*	638	44*

I tabel 4.46 er anført de genotypiske værdier og heterosis for tilvækst i første og anden del af laktationsperioderne. For 1. kalvs køerne var der tale om meget små vægtændringer i første periode af laktationen. Heterosisestimaterne var positive, men små og ikke signifikante. I anden periode var tilvæksten betydelig, og både HFxRD og FAxHF udviste signifikant positiv heterosis.

Ved de senere kælvninger var der betydelig vægttab (mobilisering) i første periode. Mobiliseringen var gennemgående størst for krydsningerne og resulterede derfor i negative heterosisestimater. I anden periode af 2. laktation tog alle krydsningskombinationer mere på i vægt end de rene racer. For de udvoksede køer (3. plus senere laktationer) var vægtøgningen størst for HF og for HF-krydsningerne. Heterosisestimaterne var her små og ikke signifikante.

De vigtigste resultater fra modellen, der foruden dominans også inkluderede AxA-vekselvirkning, er vist i tabel 4.47 og 4.48. Som det fremgår, var både F_1-heterosis og rekombinationseffekterne for alder ved 1. og 2. kælvning negative og signifikant forskellige fra 0. Dette gælder især for krydsningerne mellem FA og RDM. Den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning (tabel 4.48) blev -9 dage ved 1. kælvning og -48 dage ved 2. kælvning.

Til trods for krydsningernes lavere kælvningsalder fandtes positiv heterosis for køernes vægt ved både 1., 2. samt 3. og senere kælv-

ninger. Ingen af rekombinationseffekterne for vægt og tilvækst egenskaberne nåede signifikansniveauet.

Tabel 4.46 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for tilvækst i henholdsvis første og sidste del af laktationsperioden.
Estimated genotypic value and heterosis for weight gain in the first and the last part of the lactation period, respectively.

Periode Period	**Racekombination** Breed combination	**1. kælvning** 1st calving		**2. kælvning** 2nd calving		**3. og senere kælvninger** 3rd and later calvings	
		Genotype kg	Heterosis kg	Genotype kg	Heterosis kg	Genotype kg	Heterosis kg
0-80 dage	FA	-2.2	-	-24.8	-	-49.4	-
0-80 days	RD	2.7	-	-11.6	-	-41.7	-
	HF	1.8	-	-38.6	-	-19.8	-
	FAxRD	8.0	7.7	-33.5	-15.3*	-62.3	-16.7*
	HFxRD	3.7	1.4	-26.3	-1.2	-60.5	-29.7*
	FAxHF	1.6	1.8	-23.8	7.9	-46.6	-12.0
80-300 dage	FA	90.7	-	77.1	-	58.6	-
80-300 days	RD	82.3	-	76.7	-	57.4	-
	HF	85.1	-	76.5	-	83.6	-
	FAxRD	87.8	1.3	84.4	7.5	50.1	-7.9
	HFxRD	110.2	26.5***	98.7	22.1*	62.6	-7.9
	FAxHF	106.9	19.0*	79.8	3.0	72.7	1.6

Tabel 4.47 Raceeffekter, F_1-heterosis og rekombinationseffekter ved 2-race rotationskrydsning.
Breed effects, F_1-heterosis and recombination effects by 2-breed rotational crossing.

Egenskab Trait	**Raceeffekt**[1] Breed effect[1]		**F_1-heterosis** F_1-heterosis			**Rekombinationseffekt** Recombination effect		
	FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
Alder ved 1. kælvning, dage Age at 1st calving, days	0	-63**	-21**	-6	19	-18**	0	-5
Alder ved 2. kælvning, dage Age at 2nd calving, days	-20	-123**	-29*	-8	75**	-52***	-43	-42**
Vægt ved 1. kælvning, kg Weight at 1st calving, kg	3	3	9	16	14	1	6	10
Vægt ved 2. kælvning, kg Weight at 2nd calving, kg	0	22**	20**	28	32	2	-5	0
Vægt ved 3. og senere kælvninger, kg Weight at 3rd and later calvings, kg	-49***	-54	25**	41	89*	-9	-17	4
Tilvækst fra kælvning til 80 dage: Weight gain from calving to 80 days:								
1. kælvning, kg 1st calving, kg	-7	15	8	-9	-1	-4	-4	-7
2. kælvning, kg 2nd calving, kg	-14	-38	-17	4	19	-9	2	-2
3. og senere kælvninger, kg 3rd and later calvings, kg	-7	39	-16	-39	-22	4	-3	-4
Tilvækst fra 80-300 dage efter kælvning Weight gain from 80-300 days post partum								
1. laktation, kg 1st lactation, kg	10	8	2	25	9	4	3	18
2. laktation, kg 2nd lactation, kg	2	-11	8	28	7	6	0	-22
3. og senere laktationer, kg 3rd and later lactations, kg	2	76	-9	-32	-30	1	6	-13

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

Tabel 4.48 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect by 3-breed rotational crossing with FA, RD, and HF.

Egenskab Trait	Gennemsnitlig F_1-heterosis Mean F_1-heterosis	Rotationskrydsning Forventet heterosis Expected heterosis	Opnået heterosis Obtained heterosis	Rekombinationseffekt Recombination effect
		Rotational crossing		
Alder ved 1. kælvning, dage Age at 1st calving, days	1	1	-9	-10
Alder ved 2. kælvning, dage Age at 2nd calving, days	13	11	-48	-59***
Vægt ved 1. kælvning, kg Weight at 1st calving, kg	13	11	18	7
Vægt ved 2. kælvning, kg Weight at 2nd calving, kg	27**	23	22	-1
Vægt ved 3. og senere kælvninger, kg Weight at 3rd and later calvings, kg	52**	44	35	-9
Tilvækst fra kælvning til 80 dage: Weight gain from calving to 80 days:				
1. kælvning, kg 1st calving, kg	0	0	-7	-7
2. kælvning, kg 2nd calving, kg	2	2	-2	-4
3. og senere kælvninger, kg 3rd and later calvings, kg	-25	-22	-23	-1
Tilvækst fra 80-300 dage efter kælvning Weight gain from 80-300 days post partum				
1. laktation, kg 1st lactation, kg	12	10	21	10
2. laktation, kg 2nd lactation, kg	14	12	6	-6
3. og senere laktationer, kg 3rd and later lactations, kg	-24	-20	-23	-3

4.5.5.3 Effekt af racekombination

I tabel 4.49 og 4.50 er anført hovedresultaterne fra analyserne med aktuel racekombination som fast effekt i modellen. Af tabel 4.49 fremgår, at HF-gruppen havde betydeligt lavere kælvningsalder end RDM og FA. Generelt havde krydsningerne lavere kælvningsalder end forældreracerne. Det ses også, at grupperne med 2- og 3-race rota-

tionskrydsning havde lavere kælvningsalder end F_1-krydsningerne.

Aldersforskellen til trods vejede både HF og krydsningsgrupperne mindst lige så meget som RDM og FA både ved 1. og ved 2. kælvning.

Ved 3. kælvning vejede FA-køerne ca. 60 kg mindre end RDM og HF. Med en enkelt undtagelse var krydsningsgrupperne tungere end gennemsnittet af forældregrupperne og havde stort set samme vægt som den tungeste af disse.

De enkelte racekombinationers tilvækst i henholdsvis 1. og 2. del af de enkelte laktationer er vist i tabel 4.50. Som det fremgår, var forskellen mellem grupperne meget små i første del af 1. laktation. I første del af 2. og især af 3. plus senere laktationer var der en klar tendens til, at krydsningsgrupperne havde større vægttab (mobilisering) end de tre kontrolgrupper. I laktationernes 2. periode var der gennemgående størst tilvækst i krydsningsgrupperne, især i 1. laktation hvor alle grupper udviste heterosis, og de fleste tog mere på i vægt end den bedste af forældreracerne.

Tabel 4.49 Beregnede gruppeeffekter for forskellige racekombinationers alder og vægt ved kælvning.
Estimated group effects for age and weight at calving of different breed combinations.

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Alder i dage ved:** Age in days at: 1st calvn.	2nd calvn.	**Vægt i kg ved:** Weight in kg at: 1st calvn.	2nd calvn.	3rd + later calvn.
		1. kælvn.	**2. kælvn.**	**1. kælvn.**	**2. kælvn.**	**3. + senere kælvn.**
FA	1-4	790	1184	445	527	547
RD	0-4	834	1274	454	543	604
FR[1)]	1-4	733	1107	457	552	608
FAxRD	1	779	1169	455	545	595
HFxRD	1	767	1156	469	569	616
FA & RD	2-4	752	1138	446	543	594
HF & RD	2-4	752	1103	450	543	575
HF(FAxRD)	2	738	1104	454	564	611
FA(HFxRD)	2	774	1148	464	557	607
RD, FA & HF	3-4	746	1109	453	553	601

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

Tabel 4.50 Beregnede gruppeeffekter for forskellige racekombinationers tilvækst fra 0-80 dage efter kælvning (I) og fra 80-300 dage efter kælvning (II).
Estimated group effects for weight gain from 0-80 days after calving (I) and from 80-300 days after calving (II) of different breed combinations.

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**1. laktation** 1st lactation		**2. laktation** 2nd lactation		**3. + senere lakt.** 3rd + later lact.	
		I	II	I	II	I	II
FA	1-4	-4	84	-28	71	-31	71
RD	0-4	4	66	-9	69	-25	53
FR[1)]	1-4	-3	88	-27	81	-27	67
FAxRD	1	10	76	-34	75	-44	56
HFxRD	1	-2	96	-23	89	-44	71
FA & RD	2-4	1	82	-30	80	-28	72
HF & RD	2-4	3	89	-22	82	-35	73
HF(FAxRD)	2	3	96	-32	84	-33	74
FA(HFxRD)	2	1	87	-24	75	-40	78
RD, FA & HF	3-4	-2	96	-30	64	-34	76

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

4.5.5.4 Modellernes prediktionsegnethed

Med hensyn til alder ved 1. kælvning var der kun ringe forskel mellem de to modellers egnethed til at beskrive de enkelte racekombinationer. Dog var rekombinationsmodellen betydeligt bedre end dominansmodellen til at beskrive effekten af 2-race rotationskrydsning mellem RDM og FA. For alder ved 2. kælvning var rekombinationsmodellen klart den bedste til at beskrive alle tre grupper med rotationskrydsning. For alle egenskaber vedrørende vægt og tilvækst var der meget lille forskel mellem de to modellers prediktionsegnethed.

4.5.6 Kælvnings- og fødselsegenskaber

4.5.6.1 Materiale og metode

Alle kælvninger blev så vidt muligt overvåget, og kælvningsforløbet karakteriseret efter en skala fra 1-5, hvor 1 betegnede en meget let, 2 en forholdsvis let, 3 en ret vanskelig og 4 en meget vanskelig kælvning, medens 5 blev anvendt for kejsersnit eller andet ope-

rativt indgreb.

I hovedanalyserne blev kælvningsforløbet betragtet som en enten/-eller egenskab, idet karaktererne 1, 2 og 3 blev slået sammen og betragtet som normale kælvninger, medens 4 og 5 blev betragtet som vanskelige.

Ved analyseringen af kalvedødeligheden ved fødsel blev både dødfødte kalve og kalve, der døde i de første få timer efter fødsel, betragtet som dødfødte.

Analyserne omfattede tillige egenskaberne tilbageholdt efterbyrd, kalvens fødselsvægt og drægtighedsperiodens længde. Der blev kun medtaget observationer, hvis både kalven og dens mor var født i forsøgsperioden. Alle tvillingefødsler blev udeladt af analyserne. Det samme var tilfældet med observationer, hidrørende fra kælvninger efter drægtighedsperioder på mindre end 254 dage eller mere end 296 dage.

Da både frekvensen af dødfødsler, vanskelige kælvninger og tilbageholdt efterbyrd var meget forskellig for 1. kalvs og ældre køer, blev analyserne gennemført separat for hver af disse to grupper.

Ved beregningen af de genetiske effekter blev der skelnet mellem individuelle og maternelle raceeffekter d.v.s. effekter, der er bestemt af den additive genetiske værdi af henholdsvis kalven og dens mor. Ligeledes blev der skelnet mellem individuel og maternel heterosis. Derimod blev der ikke direkte taget hensyn til rekombinationseffekter, idet disse ikke kunne adskilles fra maternel heterosis.

Når modellen med maternelle effekter blev valgt i stedet for rekombinationsmodellen, skyldes det først og fremmest, at der i litteraturen er veldokumenterede begrundelser for, at de maternelle effekter kan have stor betydning for denne kategori af egenskaber.

De overordnede analyser blev foretaget ved hjælp af "Animal Model" (se afsnit 4.4). Både år x kvartal og kalvens køn indgik som faste effekter i alle modeller. For første kalvs køerne blev der desuden taget hensyn til alder ved kælvning. For anden kalvs og ældre køer indgik kælvningsnummer som fast effekt.

I tabel 4.51 er vist materialets omfang samt gennemsnit og spredning for de analyserede egenskaber. Det bemærkes, at frekvensen af kælvningsbesvær og dødfødsler var ca. dobbelt så høj ved 1. kælvning end ved senere, mens det omvendte var tilfældet for frekvensen af tilbageholdt efterbyrd. For alle egenskaber var der stor effekt af kalvens køn.

Tabel 4.51 Gennemsnit og spredning for de analyserede kælvnings- og fødselsegenskaber.
Mean and standard deviation for ease of calving, stillbirth and associated traits.

Egenskab / Trait	Køn[1] / Sex[1]	Første kælvning / First calving: Antal / Number	Gns. / Ave.	S / SD	Senere kælvninger / Later calvings: Antal / Number	Gns. / Ave.	S / SD
Kælvningsbesvær, % Calving difficulties, %	1	646	6.4	24.4	780	2.4	15.4
	2	655	15.3	36.0	851	3.4	18.2
	1+2	1301	10.8	31.1	1631	2.9	16.9
Dødfødsler, % Stillbirth, %	1	646	5.1	22.0	780	4.2	20.1
	2	655	10.8	31.1	851	4.6	20.9
	1+2	1301	8.0	27.1	1631	4.4	20.5
Tilbageholdt efterbyrd, % Retained placenta, %	1	646	9.0	28.6	780	18.6	38.9
	2	655	12.1	32.6	851	22.2	41.6
	1+2	1301	10.5	30.7	1631	20.5	40.4
Kalvens vægt, kg Weight of calf, kg	1	641	36.9	4.72	774	39.6	5.09
	2	638	39.0	4.73	834	41.8	5.57
	1+2	1279	38.0	4.84	1608	40.7	5.46
Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	1	646	277.5	4.85	780	277.8	5.32
	2	655	278.6	5.22	851	279.1	5.34
	1+2	1301	278.1	5.07	1631	278.5	5.37

1) **1 = kviekalve**; 1 = female calves.

4.5.6.2 Race- og krydsningseffekter

I tabel 4.52 er anført hovedresultaterne for kælvnings- og fødselsegenskaberne ved 1. kælvning. Både de individuelle og de maternelle raceeffekter er udtrykt i procentenheder og målt som afvigelse fra RDM.

FA-kalvene gav signifikant mindre kælvningsbesvær end RDM-kalvene, og også HF-kalvene gav anledning til mindre kælvningsbesvær end RDM. Til gengæld havde RDM-kvierne lidt lettere ved at kælve end FA- og HF-kvierne. Hvad angår dødfødsler var frekvensen højst for RDM både individuelt og maternelt. FA-kalvene påvirkede drægtighedsperiodens længde i opadgående retning, medens FA-maternelt havde signifikant kortere drægtighedsperiode end de to andre racer. Både individuelt og maternelt var fødselsvægten signifikant højere for HF end for RDM og FA.

Tabel 4.52 Individuelle og maternelle raceeffekter og heterosis for kælvnings- og fødselsegenskaber ved 1. kælvning. Effekten af RDM er sat lig 0. Effekterne er udtrykt i procentenheder.
Individual and maternal breed effects and heterosis for calving difficulties, stillbirth and associated traits at 1st calving. The effect of RD is set equal to 0. The effects are expressed in percentage units.

Egenskab Trait	**Raceeffekt** Breed effect					
	Individuel Individual			**Maternel** Maternal		
	FA	RD	HF	FA	RD	HF
Kælvningsbesvær, % Calving difficulties, %	-20.5**	0	-11.8	7.5	0	8.3
Dødfødsler, % Stillbirth, %	-10.4	0	-9.0	-4.3	0	-0.7
Tilbageholdt efterbyrd, % Retained placenta, %	1.1	0	-11.4	-8.0	0	6.8
Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	3.3	0	-2.6	-4.1**	0	1.1
Fødselsvægt, kg Birth weight, kg	-0.2	0	2.7*	-0.9	0	2.0*

Egenskab Trait	**Heterosis** Heterosis					
	Individuel Individual			**Maternel** Maternal		
	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FAxRD	HFxRD	FAxHF
Kælvningsbesvær, % Calving difficulties, %	13.4*	18.3**	17.5*	-19.6***	-16.1**	-9.5
Dødfødsler, % Stillbirth, %	5.7	2.0	8.5	-7.0	-4.1	-1.4
Tilbageholdt efterbyrd, % Retained placenta, %	-3.9	1.5	0.5	4.6	-2.4	2.2
Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	-2.8**	-0.1	-1.6	2.2*	-0.6	2.2
Fødselsvægt, kg Birth weight, kg	1.9*	0.5	0.6	0.9	-0.7	-0.3

Den individuelle heterosis for kælvningsbesvær var stærkt positiv (ugunstig) og signifikant for alle tre racekombinationer, medens den maternelle var tilsvarende gunstig (negativ). Samme tendens fandtes for dødfødsler, men ingen af disse estimater nåede signifikansniveauet. Resultaterne viser således, at krydsningskalve i sig selv påvirker kælvningsforløb og procent dødfødsler i ugunstig retning, virker forkortende på drægtighedsperioden og påvirker fødselsvægten

i opadgående retning. Effekten af, at mødrene er krydsninger, var derimod gunstig både for kælvningsforløb og for procent dødfødsler. Krydsningskvier af kombinationerne FAxRD og FAxHF havde desuden længere drægtighedsperiode end gennemsnittet af de respektive forældreracer.

For 2. og senere kælvninger - tabel 4.53 - havde både race- og krydsningseffekterne for fire af de fem egenskaber gennemgående sam-

Tabel 4.53 Individuelle og maternelle raceeffekter og heterosis for kælvnings- og fødselsegenskaber ved 2. og senere kælvninger. Effekten af RDM er sat lig 0. Effekterne er udtrykt i procentenheder.
Individual and maternal breed effects and heterosis for calving difficulties, stillbirth and associated traits at 2nd and later calvings. The effect of RD is set equal to 0. The effects are expressed in percentage units.

Egenskab Trait	Raceeffekt Breed effect					
	Individuel Individual			Maternel Maternal		
	FA	RD	HF	FA	RD	HF
Kælvningsbesvær, % Calving difficulties, %	-2.6	0	-2.3	1.3	0	2.7
Dødfødsler, % Stillbirth, %	-4.3	0	2.5	4.0	0	-8.8
Tilbageholdt efterbyrd, % Retained placenta, %	9.0	0	15.7	-2.8	0	-36.8**
Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	-1.5	0	-2.9*	0.1	0	1.5
Fødselsvægt, kg Birth weight, kg	-0.9	0	3.3*	-1.0	0	-1.8

Egenskab Trait	Heterosis Heterosis					
	Individuel Individual			Maternel Maternal		
	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FAxRD	HFxRD	FAxHF
Kælvningsbesvær, % Calving difficulties, %	0.4	2.6	5.8	-1.0	-2.7	-3.4
Dødfødsler, % Stillbirth, %	1.7	-7.4*	-1.5	-1.8	4.5	4.4
Tilbageholdt efterbyrd, % Retained placenta, %	-7.2	-22.3**	-9.2	2.8	17.8*	17.2*
Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	-0.8	1.1	1.5	-0.6	-2.0*	-0.2
Fødselsvægt, kg Birth weight, kg	0.8	0.8	0.1	-0.5	-0.6	0.9

me fortegn som for kvierne. Effekterne var dog mindre end ved 1. kælvning, og kun få nåede signifikansniveauet. For den femte egenskab - tilbageholdt efterbyrd - var heterosisestimaterne numerisk store. Den individuelle heterosis for denne egenskab var negativ d.v.s. færre tilfælde, når kalvene var F_1-krydsninger, end når de var renracede. Omvendt havde F_1-køerne højere frekvens af tilbageholdt efterbyrd end forældreracerne.

Da forsøget ikke var specielt designet til at adskille individuelle og maternelle race- og krydsningseffekter, kan det ikke udelukkes, at der er en vis sammenblanding (confounding) af disse. Der bør derfor lægges større vægt på den samlede effekt af en given krydsningskombination end på de enkelte effekter.

Ved hjælp af de i tabellerne 4.52 og 4.53 anførte enkelt-effekter kan den samlede effekt af en hvilken som helst kombination af de tre racer beregnes. I tabel 4.54 er anført både de enkelte effekter og den samlede effekt for en række forskellige krydsningskombinationer. Tabellen omfatter kun egenskaben kælvningsbesvær hos 1. kalvs køer. Fremgangsmåden ved beregningen af de i tabellen anførte effekter er illustreret ved følgende tre eksempler:

FAxFA.

Kalven er renracet og den individuelle effekt er derfor lig med den individuelle raceeffekt af FA, der ifølge tabel 4.52 er -20.5.

Moderen er en renracet FA-kvie. Den maternelle effekt er derfor 7.5.

Da både mor og kalv er renracet, er der hverken individuel eller maternel heterosis. Den samlede effekt bliver derfor: -20.5 + 7.5 = -13.0, hvilket viser, at kælvningsbesvær er 13 procenteenheder lavere for FA end for RDM.

FAxRD.

Kalven er en F_1-krydsning. Den individuelle raceeffekt er derfor gennemsnittet af forældrenes raceeffekter, d.v.s. (-20.5 + 0)/2 = -10.3. Moderen er renracet RDM med maternel raceeffekt = 0.

Da kalven er en F_1-krydsning, udviser den 100% individuel heterosis af typen FAxRD, der ifølge tabel 4.50 er lig med 13.4 Da moderen er renracet, er der ingen maternel heterosis.

Den samlede effekt bliver følgelig: -10.3 + 0 + 13.4 = 3.1.

RDx(FAxRD)

Kalven er en tilbagekrydsning med 75% RDM-gener og 25% FA-gener. Den individuelle raceeffekt bliver derfor

0.75 x 0 + 0.25 x (-20.5) = -5.1.

Den individuelle heterosis er lig med halvdelen af F_1-heterosis, d.v.s. 0.5 x 13.4 = 6.7.

Moderen er en F_1-krydsning af typen FAxRD. Den maternelle raceeffekt er derfor lig med gennemsnittet af forældrenes maternelle effekter: 0.5 (7.5 + 0) = 3.8.

Da moderen er F_1-krydsning udviser den 100% maternel heterosis = -19.6.

Den samlede effekt bliver derfor:

-5.1 + 6.7 + 3.8 - 19.6 = -14.2.

Tabel 4.54 Beregnede genetiske effekter for kælvningsbesvær hos 1. kalvs køer ved forskellig racesammensætning af ko og kalv.
Estimated genetic effects for calving difficulties at 1st calving for different breed combinations of cow and calf.

Kalvens race			**Raceeffekt[1)]**		**Heterosis**		**Total effekt**
Far		**Mor**	**Individuel**	**Maternel**	**Individuel**	**Maternel**	
Breed of calf			Breed effect[1)]		Heterosis		Total
Sire		Dam	Individual	Maternal	Individual	Maternal	effect
FA	x	FA	-20.5	7.5	-	-	-13.0
RD	x	RD	0	0	-	-	0
HF	x	HF	-11.8	8.3	-	-	-3.5
FA	x	RD	-10.3	0	13.4	-	3.1
RD	x	FA	-10.3	7.5	13.4	-	10.6
FA	x	HF	-16.2	8.3	17.5	-	9.6
HF	x	FA	-16.2	7.5	17.5	-	8.8
RD	x	HF	-5.9	8.3	18.3	-	20.7
HF	x	RD	-5.9	0	18.3	-	12.4
FA	x	FAxRD	-15.4	3.8	6.7	-19.6	-24.5
FA	x	FAxHF	-18.3	7.9	8.8	-9.5	-11.1
FA	x	HFxRD	-13.2	4.1	15.5	-16.1	-9.7
RD	x	FAxRD	-5.1	3.8	6.7	-19.6	-14.2
RD	x	FAxHF	-8.1	7.9	15.9	-9.5	6.2
RD	x	HFxRD	-3.0	4.1	9.2	-16.1	-5.8
HF	x	FAxRD	-11.0	3.8	17.9	-19.6	-8.9
HF	x	FAxHF	-14.0	7.9	8.8	-9.5	-6.8
HF	x	HFxRD	-8.9	4.1	9.2	-16.1	-11.7
Rotation FA & RD			-10.3	3.8	8.9	-13.1	-10.7
Rotation FA & HF			-16.2	7.9	11.7	-6.3	-2.9
Rotation HF & RD			-5.9	4.2	12.2	-10.7	-0.2
Rotation FA, RD & HF			-10.8	5.3	14.1	-13.0	-4.4

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

I appendiks tabel A.11 og A.12 er vist den samlede effekt for alle fem egenskaber hos såvel 1. kalvs som for 2. kalvs og ældre køer.

Af tabel A.11 fremgår, at FA havde betydeligt lettere ved at kælve, gav færre dødfødsler og havde lavere frekvens af tilbageholdt efterbyrd end HF, mens RDM klart var den dårligste af de tre kontrolgrupper for disse egenskaber. Frekvensen af kælvningsbesvær var meget høj i de grupper, hvor mødrene var renracede og kalvene F_1-krydsninger. Især i sammenligning med FA og HF gav disse kombinationer også meget stor kalvedødelighed. Omvendt forholdt det sig i de kombinationer, hvor mødrene var F_1-kvier, idet disse havde let ved at kælve og gav lav kalvedødelighed.

Det generelle billede var imidlertid, at den samlede effekt af krydsning var forholdsvis beskeden for alle fem egenskaber. Dette gælder også for de tilsvarende egenskaber hos 2. kalvs og ældre køer (se tabel A.12).

4.5.6.3 Effekt af racekombination

Kælvnings- og fødselsegenskaberne blev også analyseret ved hjælp af en model, i hvilken de forskellige racekombinationer indgik som faste effekter. Herved fås et mere direkte udtryk for de enkelte egenskabers niveau for disse specifikke kombinationer. I tabel 4.55 er anført resultaterne fra 1. kælvning. Som det fremgår, havde FA særdeles lette kælvninger og lav kalvedødelighed. Det ses også, at RDM-kvierne havde meget besvær med at føde F_1-kalve. Derimod havde alle F_1-kvierne relativt let ved at kælve. Ved fortsat krydsning forekom der dog ikke nogen væsentlig reduktion, hverken af frekvensen af kælvningsbesvær eller af dødfødsler.

Kvierne i gruppe III (HF) havde kortere drægtighedsperiode end FA og RDM, men fødte ikke desto mindre kalve, der var 2-3 kg tungere ved fødslen. I samtlige krydsningsgrupper havde kalvene højere fødselsvægt end kalvene i FA- og RDM-kontrolgrupperne.

I tabel 4.56 er de tilsvarende resultater anført for 2. kalvs og ældre køer. Frekvensen af dødfødsler var høj i de tre kontrolgrupper, og samtlige krydsningsgrupper havde lavere kalvedødelighed end gennemsnittet af de tilsvarende racer i renbestand. Eksempelvis var procent dødfødte kalve hos FA og HF dobbelt så høj - og hos RDM fire gange så høj - som det tilsvarende gennemsnit for de tre grupper med fortsat rotationskrydsning. I sidstnævnte grupper fandtes også lav frekvens af tilbageholdt efterbyrd.

Tabel 4.55 Beregnede gruppeeffekter for forskellige krydsningskombinationers kælvnings- og fødselsegenskaber ved 1. kælvning.
Estimated group effects for calving difficulties, stillbirth and associated traits at 1st calving.

Kalvens race **Far** Breed of calf Sire	**Mor** Dam	**Antal** Number	**Kælvnings-besvær, %** Calving diffic., %	**Dødfødsler, %** Still-birth, %	**Tilbageh. efterb., %** Retained placenta, %	**Drægtigheds-periode, dage** Gestation length, days	**Kalvens vægt, kg** weight of calf, kg
FA x	FA	74	3.9	3.4	6.1	278.7	35.7
RD x	RD	50	17.0	15.0	14.8	279.1	36.3
HF x	FR[1)]	124	10.9	5.1	8.4	277.6	38.4
FA x	RD	34	19.3	24.9	2.8	275.8	36.9
HF x	RD	47	38.3	7.5	7.3	277.4	39.5
RD x	FAxRD	48	4.9	11.0	17.7	277.7	37.3
HF x	FAxRD	111	7.6	5.8	10.5	277.2	38.5
RD x	HFxRD	59	8.0	14.1	10.6	278.5	38.4
FA x	HFxRD	123	7.9	8.2	10.2	277.7	38.8
FA x	HF(FAxRD)	60	7.9	10.7	18.3	278.8	37.7
HF x	FA(HFxRD)	64	4.4	7.5	6.4	278.5	39.0
RD x	FA(HFxRD)	57	13.3	6.3	10.3	278.0	37.5
RD x	HF(FAxRD)	43	16.2	9.4	11.0	278.8	38.2
Rotation FA & RD		83	5.2	4.7	12.4	279.8	38.6
Rotation HF & RD		87	14.4	9.8	12.7	276.5	37.7
Rotation RD, FA & HF		213	11.2	7.9	10.7	279.1	38.0

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

Tabel 4.56 Beregnede gruppeeffekter for forskellige krydsningskombinationers kælvnings- og fødselsegenskaber ved 2. og senere kælvninger.
Estimated group effects for calving difficulties, stillbirth and associated traits at 2nd and later calvings.

Kalvens race **Far** Breed of calf Sire	**Mor** Dam	**Antal** Number	**Kælvningsbesvær, %** Calving diffic., %	**Dødfødsler, %** Stillbirth, %	**Tilbageh. efterb., %** Retained placenta, %	**Drægtighedsperiode, dage** Gestation length, days	**Kalvens vægt, kg** weight of calf, kg
FA x	FA	92	1.1	6.7	28.4	278.4	39.2
RD x	RD	54	2.2	5.2	24.1	279.4	40.5
HF x	FR[1)]	125	4.1	6.9	17.2	278.1	41.5
FA x	RD	46	4.2	7.3	24.2	278.2	41.2
HF x	RD	71	6.4	2.4	14.3	280.8	43.3
RD x	FAxRD	101	1.9	8.7	29.0	278.4	40.3
HF x	FAxRD	147	4.9	1.5	18.1	278.2	40.7
RD x	HFxRD	134	4.3	4.0	15.6	279.1	40.2
FA x	HFxRD	219	2.4	4.7	24.1	277.8	40.3
FA x	HF(FAxRD)	89	2.0	7.5	26.4	278.4	40.2
HF x	FA(HFxRD)	96	3.4	4.7	26.5	279.2	42.9
RD x	FA(HFxRD)	78	2.7	3.1	13.0	278.7	39.9
RD x	HF(FAxRD)	59	2.2	3.4	17.1	277.9	39.7
Rotation FA & RD		75	2.4	4.8	20.7	278.8	40.5
Rotation HF & RD		65	0.6	1.8	12.2	277.3	41.3
Rotation RD, FA & HF		130	3.0	2.2	12.3	278.3	40.5

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

I samtlige grupper, hvor HF-tyre var fædre til kalvene, fandtes høj fødselsvægt og - med en enkelt undtagelse - lav frekvens af tilbageholdt efterbyrd. Omvendt var der høj frekvens af tilbageholdt efterbyrd i de grupper, hvor FA optrådte som fædre til kalvene.

4.5.7 Sygdom og afgang i opdrætningsperioden

4.5.7.1 Materiale og metode

Alle sygdomme blev indberettet, når de blev konstateret første gang og derefter ved hver medicinsk behandling af dyret.

Den hyppigst forekommende sygdom var luftvejsinfektioner og mave/-tarmlidelser, som i det følgende er betegnet henholdsvis lungebetændelse og diarré. De øvrige sygdomme optrådte alle med meget lav frekvens og blev derfor analyseret samlet under betegnelsen "andre sygdomme".

Analyserne omfattede kun levendefødte kviekalve i perioden fra første levedøgn og frem til første kælvning eller afgang. Såfremt et dyr ikke havde kælvet første gang eller var afgået tre år efter fødslen, blev der kun medtaget registreringer frem til kvien var tre år gammel.

Da hovedparten af sygdommene optrådte i de første 6 måneder af kalvens liv, blev materialet opdelt i to datasæt. Det første omfattede sygdomme og dødelighed fra 1-183 dage efter fødslen. For at undgå "randeffekter" blev kalve, der var født senere end 183 dage før forsøgets afslutningsdag, udelukket. Det andet datasæt omfattede sygdomme og dødelighed i perioden fra 1/2 år (183 dage) til afgang, kælvning eller 3 års alderen. Af hensyn til "randeffekter" (jfr. side 128) skulle dyrene i dette datasæt være født mindst tre år før forsøgets slutdag.

Det første datasæt omfattede 2038 og det andet 1340 kalve. Forskellen skyldes dels de anvendte grænser for eliminering af "randeffekter", og dels dødeligheden i den første af perioderne.

I de indledende analyser blev hver sygdomsgruppe behandlet som: a) det samlede antal behandlinger pr. dyr, b) antal nyinfektioner pr. dyr, d.v.s. at gentagne behandlinger indenfor en 14 dages periode blev betragtet som et enkelt sygdomsudbrud, c) en enten/eller egenskab d.v.s. at dyr, der havde haft sygdommen én eller flere gan-

ge i den pågældende periode blev betragtet som syge og resten som raske.

For de afgåede dyr blev dødsårsagen betragtet som en sygdom på linie med andre sygdomme.

I hovedanalyserne blev de enkelte sygdomsgrupper behandlet som enten/eller karakterer. I modsætning til antal behandlinger og antal nyinfektioner sikrer dette mål, at kalve, der dør efter et enkelt sygdomsudbrud, ikke statistisk set stilles gunstigere end kalve med flere udbrud.

Ved anvendelsen af "Animal Model" blev der for alle egenskaber anvendt en heritabilitet på 0.03. Af miljøeffekter indgik fødselsår x kvartal i modellerne.

I tabel 4.57 er vist antal fødte kalve i de to datasæt, samt gennemsnit og spredning for de analyserede egenskaber. Som det fremgår, var der i gennemsnit 1.07 behandlinger pr. kalv i perioden fra fødsel til 1/2 år. Disse fordelte sig med 74% på lungebetændelse, 16% på diarré og resten (10%) på alle andre sygdomme tilsammen. 54.5% af kalvene var helt sygdomsfrie i denne periode.

I perioden fra 1/2 år til kælvning var antallet af sygdomsbehandlinger reduceret til 1/10, og 93.2% af dyrene var helt sygdomsfrie.

I alt afgik der 315 kalve (15.5%) i de 6 første levemåneder. Af disse døde 114 af lungebetændelse, 104 af diarré, 12 af trommesyge, 14 blev slagtet efter forskellige uheld, 10 blev ihjeltrådt, og de resterende 61 døde af en lang række andre årsager. De kalve, der døde af diarré og lungebetændelse, var i gennemsnit henholdsvis 2 og 10 uger gamle på dødstidspunktet.

Tabel 4.57 Gennemsnit og spredning for antal sygdomme og dødelighed hos kviekalve/kvier i opdrætningsperioden.
Mean and standard deviation for number of diseases and mortality among female calves/heifers in the rearing period.

Egenskab Trait	**Periode** Period	**Målt som** 1) Measured as 1)	**Antal fødte kalve** Number of calves born	**Gennems.** Average	**Spredn.** SD
Diarré Enteritis	**1-183 dage** 1-183 days	**Alle**, All	2038	0.17	0.52
		Nye, New	2038	0.13	0.35
		%	2038	12.3	32.9
Lungebetændelse Pneumonia	**1-183 dage** 1-183 days	**Alle**, All	2038	0.79	1.68
		Nye, New	2038	0.44	0.75
		%	2038	32.1	46.7
Andre sygdomme Other diseases	**1-183 dage** 1-183 days	**Alle**, All	2038	0.11	0.39
		Nye, New	2038	0.09	0.31
		%	2038	8.3	29.1
Alle sygdomme All diseases	**1-183 dage** 1-183 days	**Alle**, All	2038	1.07	1.80
		Nye, New	2038	0.65	0.87
		%	2038	45.5	49.8
Alle sygdomme All diseases	**1/2 år-kælvn.** 1/2 year-calvn.	**Alle**, All	1340	0.11	0.41
		Nye, New	1340	0.10	0.33
		%	1340	6.8	25.2
Dødelighed Mortality	**1-183 dage** 1-183 days	**Procent** Per cent	2038	15.5	36.2
Dødelighed Mortality	**1/2 år-kælvn.** 1/2 year-calvn.	**Procent** Per cent	1340	2.7	16.2

1) **Alle = Alle behandlinger/registreringer.** All = All treatments/registrations.
Nye = Nyinfektioner. New = New infections.
% = Procent dyr, der har haft sygdommen. % = Per cent animals which have had the disease.

4.5.7.2 Race- og krydsningseffekter

Hovedresultaterne fra dominansmodellen er anført i tabel 4.58. Med hensyn til diarré fandtes meget gunstig heterosis for alle tre typer af F_1-krydsninger. Hos de rene racer var frekvensen af kalve, der fik denne lidelse, næsten tre gange så høj som hos F_1-krydsningerne. Frekvensen af diarré hos FA-kalvene var signifikant højere end hos RDM. Til gengæld havde FA-kalvene lavere frekvens af lungebetændelse end RDM- og HF-kalvene. For denne egenskab fandtes meget stærk signifikant heterosis ved krydsning af HF og RDM. For alle sygdomme under et var der positiv effekt af krydsning, og alle typer

Tabel 4.58 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for sygdomsfrekvens og dødelighed hos kviekalve/kvier, udtrykt som procent dyr, der har haft sygdommen mindst en gang eller er død i den pågældende periode.
Estimated genotypic value and heterosis for diseases and mortality among female calves/heifers, expressed as percentage of animals which have had the disease or have died in the period in question.

Egenskab Trait	**Periode** Period	**Racekombination** Breed combination	**Genotype** Genotype	**Heterosis** Heterosis
		FA	16.2*	
		RD	7.9	
Diarré	**1-183 dage**	HF	12.8	
Enteritis	1-183 days	FAxRD	5.7	-6.4*
		HFxRD	4.8	-5.6*
		FAxHF	2.3	-12.2**
		FA	26.6	
		RD	32.4	
Lungebetændelse	**1-183 dage**	HF	37.3	
Pneumonia	1-183 days	FAxRD	28.7	-0.8
		HFxRD	19.5	-15.4***
		FAxHF	32.7	0.7
		FA	6.4	
		RD	10.0	
Andre sygdomme	**1-183 dage**	HF	8.4	
Other diseases	1-183 days	FAxRD	4.5	-3.7
		HFxRD	4.6	-4.6
		FAxHF	7.6	0.2
		FA	41.8	
		RD	45.0	
Alle sygdomme	**1-183 dage**	HF	49.7	
All diseases	1-183 days	FAxRD	36.2	-7.2
		HFxRD	26.8	-20.6***
		FAxHF	37.9	-7.9
		FA	8.8	
		RD	4.9	
Alle sygdomme	**1/2 år-kælvn.**	HF	6.7	
All diseases	1/2 year-calvn.	FAxRD	7.2	0.3
		HFXRD	9.6	3.8
		FAxHF	2.8	-5.0
		FA	18.4	
		RD	20.2	
Dødelighed	**1-183 dage**	HF	7.9*	
Mortality	1-183 days	FAxRD	7.1	-12.2***
		HFxRD	4.2	-9.9**
		FAxHF	10.5	-2.7
		FA	4.0	
		RD	4.0	
Dødelighed	**1/2 år-kælvn.**	HF	0.2	
Mortality	1/2 year-calvn.	FAxRD	3.6	-0.4
		HFxRD	4.0	1.9
		FAxHF	4.0	1.9

af F_1-krydsninger havde lavere frekvens af syge kalve end den bedste af de tre rene racer.

I perioden fra 1/2 år til kælvning var både race- og krydsningseffekterne små og langtfra signifikante.

Dødeligheden var meget høj hos både FA- og RDM-kalve i det første halve leveår, men blev mere end halveret ved krydsning af disse to racer. Også krydsningskalve af typen HFxRDM havde mere end dobbelt så stor overlevelsesevne som forældreracerne. Disse heterosisestimater var stærkt signifikant forskellige fra 0.

Ved inddragelse af AxA-vekselvirkning i modellen forekom der ikke nævneværdige ændringer af F_1-heterosis for FAxRD og HFxRD, jævnfør tabel 4.59. Derimod steg heterosis for FAxHF betydeligt og blev derved positiv (ugunstig) for både dødelighed og for alle sygdomsgrupper med undtagelse af diarré. Til gengæld fandtes store negative (gunstige) rekombinationseffekter for denne krydsningskombination. Som tidligere anført kan den opnåede heterosis ved fortsat 2-race rotationskrydsning beregnes som 2/3 af F_1-heterosis plus hele den i tabellen anførte rekombinationseffekt. Af tabel 4.59 fremgår endvidere, at langt den overvejende del af rekombinationseffekterne var negative (gunstige), og flere af dem var signifikant forskellige fra 0. Af samme årsager som anført i afsnit 4.5.4.2 bør de i tabellen anførte race- og krydsningseffekter betragtes i sammenhæng og tolkes med forsigtighed.

Af tabel 4.60 fremgår, at rekombinationseffekterne for alle sygdomme og for dødeligheden var negative (gunstige) ved fortsat rotationskrydsning mellem de tre racer. Også den opnåede heterosis var gunstig for samtlige egenskaber i perioden fra fødsel til 1/2 års alderen. Både hvad angår den totale sygdomsfrekvens og dødelighed var den opnåede heterosis stor, og stærkt signifikant forskellig fra 0.

Tabel 4.59 Raceeffekter, F_1-heterosis og rekombinationseffekter ved 2-race rotationskrydsning. Effekterne refererer til procent dyr, der har haft den pågældende sygdom eller er afgået i den anførte periode.
Breed effects, F_1-heterosis and recombination effects at 2-breed rotational crossing. The effects refer to percentage of animals which have had the disease or have died in the period in question.

Egenskab Trait	**Periode** Period	**Raceeffekt**[1] Breed effect[1]		**F_1-heterosis** F_1-heterosis			**Rekombinationseffekt** Recombination effect		
		FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
Diarré Enteritis	**1-183 dage** 1-183 days	7.7*	4.3	-5.1	-5.4	-7.7	3.6	-3.4	-9.6*
Lungebetændelse Pneumonia	**1-183 dage** 1-183 days	-7.0	-1.8	-0.4	-11.8*	10.0	-2.7	-2.7	-8.3
Andre sygdomme Other diseases	**1-183 dage** 1-183 days	-6.1	-13.2*	-2.7	1.8	13.0*	-4.2	-5.5*	-2.7
Alle sygdomme All diseases	**1-183 dage** 1-183 days	-5.5	-1.8	-6.3	-17.3**	4.2	-2.5	-6.6	-11.7*
Alle sygdomme All diseases	**1/2 år-kælvn.** 1/2 year-calvn.	1.4	-0.7	0.5	4.1	1.4	-4.0	-4.9*	1.0
Dødelighed Mortality	**1-183 dage** 1-183 days	-4.5	-8.8	-11.2***	-12.5**	3.6	-3.7	-6.9*	-11.3**
Dødelighed Mortality	**1/2 år-kælvn.** 1/2 year-calvn.	0.5	-2.9	-0.3	1.5	0.5	2.6	-0.2	-3.8

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

Tabel 4.60 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF. Effekterne refererer til procent dyr, der har haft den pågældende sygdom eller er afgået i den anførte periode.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect at 3-breed rotational crossing with FA, RD, and HF. The effects refer to percentage of animals which have had the disease or have died in the period in question.

			Rotationskrydsning		
Egenskab	**Periode**	**Gennemsnitlig F_1-heterosis**	**Forventet heterosis**	**Opnået heterosis**	**Rekombinationseffekt**
			Rotational crossing		
Trait	Period	Mean F_1-heterosis	Expected heterosis	Obtained heterosis	Recombination effect
Diarré Enteritis	**1-183 dage** 1-183 days	-6.1	-5.2	-9.2**	-4.0
Lungebetændelse Pneumonia	**1-183 dage** 1-183 days	-0.7	-0.6	-6.5	-5.9
Andre sygdomme Other diseases	**1-183 dage** 1-183 days	4.0	3.4	-1.9	-5.3
Alle sygdomme All diseases	**1-183 dage** 1-183 days	-6.4	-5.6	-14.5**	-8.9*
Alle sygdomme All diseases	**1/2 år-kælvn.** 1/2 year-calvn.	2.0	1.7	-1.7	-3.4
Dødelighed Mortality	**1-183 dage** 1-183 days	-6.7	-5.8	-15.1***	-9.3*
Dødelighed Mortality	**1/2 år-kælvn.** 1/2 year-calvn.	0.6	0.5	-0.1	-0.6

4.5.7.3 Effekt af racekombination

Hovedresultaterne fra de analyser, i hvilke racekombination indgik som fast effekt i modellen, er anført i tabel 4.61. Som det fremgår var både frekvensen af sygdommen og dødeligheden i det første halve leveår meget stor for de rene racer FA og RDM. Eksempelvis var dødeligheden i denne periode næsten dobbelt så stor hos disse to racer som hos krydsningerne.

Den tredie kontrolgruppe - HF anvendt til fortrængning af SDM - udviste betydeligt bedre resultater. Hovedårsagen til dette må søges i, at krydsning mellem HF og SDM både udviste gunstige dominans- og rekombinationseffekter.

Tabel 4.61 Beregnede gruppeeffekter for sygdomsfrekvens og dødelighed blandt kalve og kvier.
Estimated group effects for frequency of diseases and mortality among calves and heifers.

Racekombination	Generation	Procent dyr med mindst en sygdom i perioden		Procent dødelighed i perioden	
		1-183 dage	1/2 år-kælvning	1-183 dage	1/2 år-kælvning
Breed combination	Generation	Per cent animals with at least one disease in the period 1-183 days	1/2 year-calving	Per cent mortality in the period 1-183 days	1/2 year-calvn.
FA	1-4	52.4	8.4	26.3	3.5
RD	0-4	57.2	5.5	24.7	0.3
FR[1)]	1-4	43.9	4.6	13.6	2.2
FAxRD	1	47.8	7.2	14.6	1.8
HFxRD	1	36.9	12.8	9.2	3.6
FA & RD	2-4	45.2	7.6	13.6	8.1
HF & RD	2-4	40.0	2.7	12.1	1.7
HF(FAxRD)	2	47.8	3.4	19.7	4.5
FA(HFxRD)	2	45.3	5.5	14.1	3.5
RD, FA & HF	3-4	43.4	6.0	14.2	1.6

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

Både F_1-krydsningerne HFxRDM og rotationskrydsningerne mellem disse to racer klarede sig særdeles godt både hvad angår sygdomsresistens og overlevelsesevne.

4.5.7.4 Modellernes prediktionsegnethed

Både dominansmodellen og modellen med rekombinationseffekter kunne med ret stor præcision prediktere de opnåede effekter for de enkelte race- og krydsningskombinationer.

4.5.8 Samlet vurdering

Som det fremgår af de foregående afsnit blev der fundet meget varierende race- og krydsningseffekter afhængig af hvilke egenskaber, der betragtes. Af denne grund blev der gennemført en række analyser med sigte på at få en samlet økonomisk vurdering af race- og krydsningseffekterne.

4.5.8.1 Materiale og metode

Analyserne blev gennemført separat for hver af følgende datasæt:

Datasæt A omfattede alle levendefødte kviekalve i perioden fra fødsel til enten afgang eller første kælvning, i alt 1583.

Datasæt B omfattede alle første kalvs køer i perioden fra første kælvning til afgang eller til 3 år fra første kælvning, i alt 870.

For hvert af disse datasæt blev der som udgangspunkt beregnet et groft skøn over de samlede udgifter og indtægter målt pr. dyr, der påbegyndte den pågældende periode.

For ungdyrene (datasæt A) blev udgifterne beregnet som:

$$U = a + b + c + d,$$

hvor a = udgifter til indkøb og forrentning af kviekalv = 1300 kr.

b = udgifter til behandling af lungebetændelse = 140 kr. pr. behandling.

c = udgifter til andre sygdomme, som kræver dyrlægebesøg = 200 kr. pr. behandling.

d = udgifter til inseminering = 100 kr. pr. inseminering.

Udgifterne til sygdomsbehandlinger blev skønsmæssigt ansat ud fra de generelle dyrlægehonorarer og medicinpriser. Prisen pr. inseminering blev beregnet ved at dividere insemineringsudgifterne pr. ko med det gennemsnitlige antal insemineringer pr. ko.

Indtægterne blev beregnet som:

$$I = vy + f,$$

hvor v = vægt af dyr, der afgik til slagtning (0 hvis dyret overlever perioden).

y = pris pr. kg dyr, der afgik til slagtning = 12 kr.

f = værdi af produceret kælvekvie beregnet som en konstant = 3600 kr. plus kviernes vægt x 12.

Det samlede udbytte blev beregnet som:

$$\text{S-opdræt} = I - U.$$

Det samlede udbytte er det beløb, der under de givne forudsætninger vil være til rådighed til at dække udgifterne til foder, pasning, stald m.v. Det samlede udbytte er udtrykt pr. indsat kviekalv.

Analyserne omfattede i alt 1583 levendefødte kviekalve, som alle var født mindst tre år før forsøgets slutdato. I tabel 4.62 er an-

Tabel 4.62 Gennemsnit og spredning for antal levedage, vægt af slagtede dyr, overlevelsesevne, udgifter, indtægter og udbytte fra fødsel til 1. kælvning eller afgang.
Mean and standard deviation for number of days alive, weight of slaughtered animals, survival rate, expenses, income and merit from birth to 1st calving or disposal.

Pr. indsat kviekalv Per recruited female calf	**Gennemsnit** Average	**Spredning** SD
Antal levedage Number of days alive	643	278
Antal slagtede dyr Number of slaughtered animals	0.071	0.26
Vægt af slagtede dyr, kg Weight of slaughtered animals, kg	25.6	98.3
Antal første kælvere Number of replacement heifers	0.755	0.43
Vægt af første kælvere, kg Weight of replacement heifers, kg	344	202
Udgifter, kr. Expenses, Dkr.		
Indkøb af kalv Purchase of calf	1300	0
Lungebetændelse Pneumonia	56	119
Andre sygdomme Other diseases	69	131
Insemineringer Inseminations	168	169
Udgifter i alt Total expenses	1593	242
Indtægter, kr. Income, Dkr.		
Salg af dyr til slagtning Sale of animals for slaughtering	307	1179
Værdi af kælvekvier Value of replacement heifers	6849	3946
Indtægter i alt Total income	7155	3571
Samlet udbytte, kr. Total merit, Dkr.	5562	3521

ført gennemsnit og spredning for de vigtigste af de faktorer, der indgik i analyserne. Det ses, at det samlede udbytte blev 5562 kr. pr. indsat kalv. Dette beløb skal dække fodring, pasning og stald i 643 dage pr. kalv svarende til 8.65 kr. pr. dag.

Ved hjælp af tallene i tabel 4.62 kan direkte beregnes, hvorledes det samlede udbytte vil påvirkes af ændringer i de valgte priser. En fordobling af prisen for behandling af lungebetændelse vil eksempelvis kun påvirke det samlede udbytte med 56 kr. svarende til 1%.

For køerne (datasæt B) blev udgifterne beregnet som:

$$U = a + b + c + d + e + f + g + h,$$

hvor a = udgifter til indkøb og forrentning af kælvekvie beregnet som en konstant stk.pris (3600 kr.) plus kviernes vægt x 12 kr.

b = udgifter til behandling af mastitis samt tilbageholdt mælk = 250 kr. pr. behandling.

c = udgifter til andre sygdomme, som kræver dyrlægebesøg = 200 kr. pr. behandling.

d = udgifter forbundet med en meget vanskelig kælvning = 300 kr.

e = udgifter til kejsersnit eller partering = 1000 kr.

f = udgifter til inseminering = 100 kr. pr. inseminering.

g = udgifter til grovfoder = 1.30 kr. pr. FE (maks. 8 FE/dag).

h = udgifter til produktionsfoder = 1.70 kr. pr. FE (produktionsfoder = antal FE/dag - 8).

Da foderforbruget ikke blev registreret, blev det beregnet som summen af:

Vedligeholdelsesfoder (((vægt / 200) + 1.5) FE).

Behov til mælkeproduktion (kg FCM x 0.4 FE).

Behov til tilvækst (kg tilvækst x 4.0 FE).

Behov til fosterproduktion (i alt 130 FE).

Disse beregninger kan kun betragtes som grove skøn over det forventede foderforbrug for tilsvarende køer under praktiske forhold.

Eventuelle forskelle i foderoptagelse og foderudnyttelse mellem racekombinationer kan ikke belyses ved hjælp af dette materiale.

I beregningerne blev de første 8 FE pr. ko pr. dag betragtet som værende grovfoderenheder, medens de resterende blev henregnet til

produktionsfoderenheder.

Indtægterne blev beregnet som:

$$I = ky + l + m + n + o + p,$$

hvor k = vægt af køer, der afgik til slagtning.

y = pris pr. kg dyr til slagtning = 12 kr.

l = værdi af levendefødte kalve = 1300 kr.

m = pris pr. kg smørfedt = 28.60 kr.

n = pris pr. kg protein = 23.90 kr.

o = pris pr. kg mælk = 0.084 kr.

p = pris pr. ko, som overlever de 3 år beregnet som en konstant stk.pris (1000 kr.) plus køernes vægt x 12 kr.

Det samlede udbytte pr. indsat kælvekvie bliver da:

$$S\text{-køer} = I - U.$$

Det samlede udbytte er et udtryk for det beløb, der under de givne forudsætninger er til rådighed til at dække lønudgifter for pasning af køerne samt til forrentning, drift og vedligeholdelse af stald og staldinventar.

Analyserne omfattede 870 kælvekvier, som alle kælvede 1. gang mindst 3 år før forsøgets slutdato.

I tabel 4.63 er anført gennemsnit og spredning for de vigtigste af de variabler, der blev analyseret. Det samlede udbytte pr. indsat kælvekvie blev 12629 kr. svarende til 16.49 kr. pr. foderdag.

Ved hjælp af tabellen kan det direkte beregnes, hvorledes de valgte priser vil påvirke det samlede udbytte. En fordobling af prisen for hver mastitisbehandling vil eksempelvis medføre en reduktion af det samlede udbytte på 666 kr. pr. indsat kælvekvie svarende til 87 øre pr. foderdag. Tilsvarende vil en stigning på 10 øre pr. FE grovfoder reducere det samlede udbytte med 0.10 x 6128 = 613 kr. svarende til 80 øre pr. foderdag. Tabellen kan derimod ikke anvendes til at vurdere de enkelte egenskabers betydning for det samlede udbytte, idet der er sammenhæng mellem udgifter og indtægter. Stigende ydelse giver således stigende foderudgifter m.v.

Kælvningsbesvær har ringe betydning på udgiftssiden, men kan påvirke indtægtssiden i form af færre levendefødte kalve. Det samme

Tabel 4.63 Gennemsnit og spredning for udgifter, indtægter, udbytte og tilhørende parametre for køer i perioden fra 1. kælvning og 3 år frem.
Mean and standard deviation for expenses, income, merit and associated parameters in the period from 1st calving and 3 years ahead.

	Gennemsnit Average	Spredning SD
Pr. første kælvning Per 1st calving		
Antal foderdage Number of days alive	766	317
Antal slagtede køer Number of cows slaughtered	0.608	0.488
Vægt af slagtede køer, kg Weight of slaughtered cows, kg	337	278
Antal levendefødte kalve Number of calves born alive	2.26	1.06
Antal køer, som overlever 3 år Number of cows surviving 3 years	0.307	0.461
Vægt af køer, som overlever 3 år Weight of cows surviving 3 years	181	274
Fortæret grovfoder, FE Consumed roughage, SFU	6128	2544
Fortæret produktionsfoder, FE Consumed feedstuffs for production, SFU	2745	1675
Udgifter pr. første kælvning, kr. Expenses per 1st calving, Dkr.		
Indkøb af kælvekvien Purchase of the pregnant heifer	9027	696
Mastitis Mastitis	666	918
Andre sygdomme Other diseases	513	499
Vanskelige kælvninger Difficult calvings	9	51
Kejsersnit Caesarean operations	15	121
Insemineringer Inseminations	433	248
Grovfoder Roughage	7966	3307
Produktionsfoder Feedstuffs for production	4666	2848
Udgifter i alt Total expenses	23295	6544

fortsættes
to be continued

fortsat
continued

Indtægter pr. første kælvning Income per 1st calving		
Salg af køer til slagtning Sale of cows for slaughtering	4040	3332
Værdi af levendefødte kalve Value of calves born alive	2939	1378
Værdi af produceret mælk Value of produced milk	26465	12511
Værdi af køer, som overlever 3 år Value of cows surviving 3 years	2480	3723
Indtægter i alt Total income	35924	14711
Samlet udbytte pr. første kælvning Total merit per 1st calving	12629	8585

gælder sygdomme, hvis direkte betydning kan aflæses på udgiftssiden, mens alle indirekte effekter i form af ydelsestab og ringere holdbarhed etc. kommer til udtryk både på indtægtssiden (flere køer til slagtning, færre levende fødte kalve, mindre mælk, færre køer der overlever 3 år) og på udgiftssiden (færre FE, færre insemineringer).

Ved beregningen af det samlede udbytte hos ungdyrene blev der - udover forskelle i vægt - ikke taget hensyn til, at kviernes værdi kan være afhængig af race- og krydsningskombination. Sådanne forskelle vil imidlertid komme til udtryk i beregningerne af det samlede udbytte hos køerne.

Både kg-prisen for udsætterkøer og værdien af de køer, der overlever de første 3 produktionsår, er sandsynligvis afhængige af race- og krydsningskombination. Da der ikke var foretaget registreringer af disse forhold, blev prisen for disse køer alene fastlagt ved hjælp af deres vægt.

Race- og krydsningseffekterne for samtlige indtægts- og udgiftsposter samt de egenskaber, der lå til grund for disse, blev beregnet ved hjælp af "Least Squares" analyser. De vigtigste egenskaber samt de samlede udgifter og indtægter blev desuden analyseret ved hjælp af "Animal Model", under anvendelse af heritabiliteterne 0.03 og 0.10 for henholdsvis ungdyr og køer. Af miljømæssige faktorer indgik kun år x kvartal i modellerne.

4.5.8.2 Race- og krydsningseffekter for ungdyr

I tabel 4.64 er vist hovedresultaterne for antal levedage, udgifter, indtægter og det samlede udbytte fra fødsel til 1. kælvning eller afgang. De anførte resultater er udtrykt pr. indsat kviekalv og beregnet ved hjælp af dominansmodellen. Som det fremgår havde HF betydeligt større overlevelsesevne og gav derfor større samlet udbytte end FA og RDM. Det samlede udbytte for HF var således 39% større end for gennemsnittet af FA og RDM. Måles udbyttet pr. levedag, reduceres denne forskel til 17%. De tre typer F_1-krydsninger var meget jævnbyrdige og betydeligt overlegne overfor FA og RDM, men nåede ikke niveauet for HF. Dette medførte små og ikke signifikante hetero-

Tabel 4.64 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for antal levedage, udgifter, indtægter og udbytte fra fødsel til 1. kælvning eller afgang udtrykt pr. indsat kviekalv.
Estimated genotypic value and heterosis for number of days alive, expenses, income and merit from birth to 1st calving or disposal expressed per recruited female calf.

	Racekombination Breed combination	**Genotype** Genotype	**Heterosis** Heterosis
	FA	614	
	RD	594	
Antal levedage	HF	721*	
Number of days alive	FAxRD	690	86***
	HFxRD	678	20
	FAxHF	643	-25
	FA	1570	
	RD	1550	
Udgifter	HF	1659	
Expenses	FAxRD	1582	22
	HFxRD	1541	-64*
	FAxHF	1580	-35
	FA	6661	
	RD	6284	
Indtægter	HF	8520*	
Income	FAxRD	7724	1251***
	HFxRD	7841	439
	FAxHF	7475	-116
	FA	5091	
	RD	4734	
Samlet udbytte	HF	6861**	
Total merit	FAxRD	6142	1229***
	HFxRD	6301	504
	FAxHF	5895	-81

sisestimater, når HF indgik som den ene race. For FAxRD fandtes derimod stærk signifikant heterosis, 14% for antal levedage, 25% for det samlede udbytte og 9% for det samlede udbytte pr. levedag. I gennemsnit blev heterosis for de tre kategorier af F_1-krydsninger 9.9% for det samlede udbytte og 6.8% for det samlede udbytte målt pr. levedag.

I tabel 4.65 er vist de enkelte udgifts- og indtægtsposters bidrag til race- og krydsningseffekterne. Ved hjælp af denne tabel kan det beregnes, hvorledes ændringer i de anvendte priser vil påvirke resultaterne. I forhold til RDM var udgifterne til lungebetændelse eksempelvis -4 kr. for FA og +53 kr. for HF. En prisstigning på f.eks. 100 kr. pr. behandling vil øge disse forskelle med -3 kr. til -7 kr. for FA og med +38 kr. til +91 kr. for HF. Samtidigt vil de tre heterosisestimater ændre sig med henholdsvis +2 kr., -36 kr. og -13 kr.

Tabel 4.65 Race- og krydsningseffeker for de variable indtægts- og udgiftsposter fra fødsel til 1. kælvning eller afgang udtrykt dels direkte og dels i kr. pr. indsat kviekalv.
Breed og crossbreeding effects for the different input/output variables from birth to 1st calving or disposal expressed directly and in Dkr. per recruited female calf.

	Raceeffekt[1)] Breed effect[1)]		**Heterosis** Heterosis		
	FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF
Lungebetændelse Pneumonia	-.03	.38*	.02	-.36**	-.13
x 140 kr.	-4	53	3	-50	-18
Andre sygdomme Other diseases	.04	.09	-.08	-.10	-.06
x 200 kr.	8	18	-16	-20	-12
Insemineringer Inseminations	.16	.38	.33	.05	-.01
x 100 kr.	16	38	33	5	-1
Slagtede dyr, kg Slaughtered animals, kg	-8	-4	0	-11	-8
x 12 kr.	-96	-48	0	-132	-96
Antal kælvekvier Number of cow replacements	.05	.23*	.12**	.07	-.02
x 3600 kr.	180	828	432	252	-72
Vægt af kælvekvier, kg Weight of cow replacements, kg	24	121**	63***	27*	3
x 12 kr.	288	1452	756	324	36

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

Målt i kroner er de anførte estimater for raceeffekter og heterosis direkte proportionale med de anvendte priser, således at en ændring af priserne med x% vil medføre, at de tilsvarende estimater også ændrer sig med x%.

Som det fremgår af tabellen, er det samlede udbytte først og fremmest bestemt af dyrenes overlevelsesevne. I sammenligning med RDM var der eksempelvis for HF større udgifter til lungebetændelse, andre sygdomme og inseminering samt mindre indtægter fra slagtede dyr. Når det samlede udbytte alligevel var betydeligt større for HF, skyldes det udelukkende denne races store overlevelsesprocent og dermed større indtægter fra salg af kælvekvier.

I tabel 4.66 er anført hovedresultaterne fra de analyser ("Animal Model"), der både inkluderede dominans og AxA-vekselvirkning. Også disse analyser viste stor overlegenhed af HF og stærk signifikant heterosis for FAxRD både hvad angår antal levedage og det samlede udbytte. Desuden fandtes generelt gunstige rekombinationseffekter, og for HFxRD var disse stærkt signifikant forskellige fra 0.

Tabel 4.66 Raceeffekter, F_1-heterosis og rekombinationseffekter ved 2-race rotationskrydsning. Effekterne refererer til perioden fra fødslen til 1. kælvning og er udtrykt pr. indsat kviekalv.
Breed effects, F_1-heterosis and recombination effect by 2-breed rotational crossing. The effects refer to the period from birth to 1st calving and are expressed per recruited female calf.

	Raceeffekt[1] Breed effect[1]		**F_1-heterosis** F_1-heterosis			**Rekombinationseffekt** Recombination effect		
	FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
Antal levedage Number of days alive	47	165	78***	11	-126	29	86***	78
Udgifter, kr. Expenses, Dkr.	17	115	20	-67	-21	-28	3	-11
Indtægter, kr. Income, Dkr.	740	2766*	1148***	308	-1508	503	1107***	854
Samlet udbytte Total merit	722	2651*	1127***	375	-1487	531	1103***	865

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

I tabel 4.67 er vist den gennemsnitlige F_1-heterosis, rekombinationseffekten og den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning. Tabellen omfatter de egenskaber, der er medtaget ved beregningen af det samlede udbytte, samt disses økonomiske betydning. Tallene i parentes stammer fra "Animal Model", mens de øvrige er beregnet ved hjælp af "Least Squares" analyser.

Som det fremgår af tabellen var estimaterne for den gennemsnitlige F_1-heterosis gennemgående små og med en enkelt undtagelse (lungebetændelse) ikke signifikant forskellig fra 0. Derimod fandtes positive og signifikante rekombinationseffekter for antal levedage og for de egenskaber, der er stærk afhængig af overlevelsesevnen. Takket være de gunstige rekombinationseffekter blev den opnåede heterosis for det samlede udbytte beregnet til 1022 kr. i "Least Squares" analysen og 1077 kr. ved anvendelse af "Animal Model". Dette svarer til henholdsvis 18.4 og 19.4%. Måles det samlede udbytte pr. levedag, reduceres den opnåede heterosis til ca. 7%.

Tabel 4.67 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF. "Least Squares" estimater[1]. Periode: Fra fødsel til 1. kælvning eller afgang.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect by 3-breed rotational crossing with FA, RD, and HF. "Least Squares" estimates[1]. Period: From birth to 1st carving or disposal.

		Rotationskrydsning		
Pr. indsat kviekalv	**Gennemsnitlig F_1-heterosis**	**Forventet heterosis**	**Opnået heterosis**	**Rekombinationseffekt**
		Rotational crossing		
Per recruited female calf	Mean F_1-heterosis	Expected heterosis	Obtained heterosis	Recombination effect
Antal levedage	-9.6	-8.2	70.4	78.6**
No. of days alive	(-12.3)	(-10.2)	(72.5)	(82.7)
Antal slagtede dyr	0.01	0.01	-0.02	-0.03
No. of slaughtered animals				
Vægt af slagt. dyr, kg	7.3	6.3	-4.4	-10.7
Slaughter weight, kg				
Antal kælvekvier	-0.02	-0.02	0.10	0.12**
Number of replacements				
Vægt af kælvekvier, kg	-3.1	-2.7	57.2*	59.9**
Weight of replacements, kg				
Indtægter, kr.				
Income, Dkr.				
Slagtede dyr	88	75	-53	-128
Slaughtered animals				
Værdi af kælvekvier	-100	-86	1040	1126**
Value of replacements				
Indtægter i alt	-12	-11	987	998*
Total income	(-18)	(-15)	(1041)	(1056)
Udgifter, kr.				
Expenses, Dkr.				
Lungebetændelse	-42*	-36	-48**	-12
Pneumonia				
Andre sygdomme	-6	-5	-31	-26
Other diseases				
Insemineringer	28	24	43	19
Inseminations				
Udgifter i alt	-20	-17	-36	-19
Total expenses	(-23)	(-19)	(-35)	(-16)
Samlet udbytte, kr.	7	6	1022*	1016**
Total merit, Dkr.	(5)	(5)	(1077)	(1072)

1) **I parentes estimater fra "Animal Model".**
In parenthesis estimates from "Animal Model".

4.5.8.3 Race- og krydsningseffekter for køer

Hovedresultaterne fra dominansmodellen er vist i tabel 4.68. De anførte resultater er udtrykt pr. indsat kælvekvie og omfatter perioden fra kælvning og tre år frem. Som det fremgår blev der fundet stor heterosis for overlevelsesevne udtrykt som antal foderdage i perioden. For HFxRDM og FAxHF udgjorde heterosis ca. 23% for denne egenskab. Der blev også fundet stor heterosis for såvel udgifter som indtægter, hvilket hænger sammen med, at begge disse størrelser er meget afhængige af antal foderdage. Heterosis for det samlede udbytte udgjorde 7% for FAxRDM og 28% for de to andre krydsningstyper. Udtryktes det samlede udbytte pr. foderdag, reduceres heterosis til

Tabel 4.68 Beregnet genotypisk værdi og heterosis for antal foderdage, udgifter, indtægter og udbytte fra 1. kælvning og 3 år frem udtrykt pr. indsat kælvekvie.
Estimated genotypic value and heterosis for number of days alive, expenses, income and merit from 1st calving and 3 years ahead expressed per replacement heifer.

	Racekombination Breed combination	**Genotype** Genotype	**Heterosis** Heterosis
	FA	867*	
	RD	751	
Antal levedage	HF	681	
Number of days alive	FAxRD	826	17
	HFxRD	890	174**
	FAxHF	948	174*
	FA	25053*	
	RD	22668	
Udgifter	HF	22163	
Expenses	FAxRD	24888	1027
	HFxRD	26070	3654**
	FAxHF	28041	4433**
	FA	39431*	
	RD	33928	
Indtægter	HF	34413	
Income	FAxRD	38647	1967
	HFxRD	41213	7042**
	FAxHF	45060	8138**
	FA	14377	
	RD	11260	
Samlet udbytte	HF	12250	
Total merit	FAxRD	13759	940
	HFxRD	15143	3388*
	FAxHF	17019	3705*

Tabel 4.69 Race- og krydsningseffekter for de variable indtægts- og udgiftsposter udtrykt både direkte og i kr. pr. indsat kælvekvie, "Least Squares" estimater.
Breed and crossbreeding effects for the different input/output variables expressed both directly and in Dkr. Replacement, "Least Squares" estimates.

Pr. indsat kælvekvie	**Raceeffekt**[1] Breed effect[1]		**Heterosis** Heterosis		
Per replacement heifer	FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF
Vægt af kælvekvie, kg Weight of heifer, kg	15	37*	10	0	8
x 12 kr., Dkr.	180	444*	120	0	96
Mastitis Mastitis	-.62	-1.63	.24	1.05	1.64
x 250 kr., Dkr.	-155	-408	60	263	410
Andre sygdomme Other diseases	.22	-0.81	.37	.41	1.20
x 200 kr., Dkr.	44	-162	74	82	240
Insemineringer Inseminations	.69	.10	.49	1.12*	.94
x 100 kr., Dkr.	69	10	49	112*	94
Grovfoder, FE Roughage, SFE	925*	-612	149	1496**	1520*
x 1.30 kr., Dkr.	1202	-796	194	1945**	1976*
Produktionsfoder, FE Feedstuffs for prod., SFE	669*	421	352	689*	957*
x 1.70 kr., Dkr.	1137*	716	598	1171*	1627*
Slagtede køer, kg Slaughtered cows, kg	24	112	-21	-57	-93
x 12 kr., Dkr.	288	1344	-252	-648	-1116
Levendefødte kalve Live born calves	.51**	-.31	-.05	.53*	.54*
x 1300 kr., Dkr.	663**	-403	-65	689*	702*
Produceret mælk, kg[2] Produced milk, kg[2]	2249*	225	1042	2971*	3380*
x 2.08 kr., Dkr.	4678*	468	2168	6181*	7031*
Antal overlevende køer No. of cows survived	.03	-0.08	.02	.13	.18
x 1000 kr., Dkr.	30	-80	20	130	180
Vægt af overlevende køer, kg Weight of cows surv., kg	11	-26	11	64	109
x 12 kr., Dkr.	132	-312	132	768	1308

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.
2) **Korrigeret til samme værdi pr. kg.**
Corrected to equal value per kg.

3-6%, og forskellen mellem de tre racer mindskes. Dette skyldes, at den anvendte udskiftningsstrategi bevirkede, at udskiftningen var stærkest i de dårligste racer og krydsningskombinationer, der derved i gennemsnit fik færre foderdage.

Tabel 4.69 viser de enkelte udgifts- og indtægtsposters bidrag til race- og krydsningseffekterne for det samlede udbytte. Ved hjælp af denne tabel kan det direkte beregnes, hvorledes ændringer i de anvendte priser vil påvirke race- og krydsningseffekterne, idet disse - målt i kroner - er direkte proportionale med de anvendte priser. Ændres prisen på grovfoder f.eks. med 13 øre (10%), vil de anførte effekter også ændre sig med 10% i samme retning. Det bemærkes, at der er positiv heterosis for samtlige udgiftsposter, hvilket hænger sammen med, at krydsningskøerne havde betydeligt flere foderdage end de renracede køer.

Resultaterne fra modellen der både indeholder dominanseffekter og rekombinationseffekter er anført i tabel 4.70 og 4.71. Resultaterne i tabel 4.70 stammer alle fra "Animal Model". Det samme gælder de i parentes anførte tal i tabel 4.71. De øvrige resultater i denne tabel stammer fra "Least Squares" analyser. Af tabel 4.70 fremgår, at

Tabel 4.70 Raceeffekter, F_1-heterosis og rekombinationseffekter ved 2-race rotationskrydsning. Effekterne refererer til perioden fra 1. kælvning og 3 år frem og er udtrykt pr. indsat kælvekvie.
Breed effects, F_1-heterosis and heterosis by 2-breed rotational crossing. The effects refer to the period from 1st calving and 3 years ahead and are expressed per replacement heifer.

	Raceeffekt[1)] Breed effect[1)]		**F_1-heterosis** F_1-heterosis			**Rekombinationseffekt** Recombination effect		
	FA	HF	FAxRD	HFxRD	FAxHF	FA & RD	HF & RD	FA & HF
Antal levedage Number of days alive	107	-292	22	282*	298*	8	-37	148
Udgifter, kr. Expenses, Dkr.	2123	-4307	1151	5369*	7027*	219	-1281	1948
Indtægter, kr. Income, Dkr.	5336	-4526	2356	9381	10715	1517	-2022	4393
Samlet udbytte Total merit	3213*	-219	1205	4012	3688	1298	-741	2445

1) **Målt som afvigelse fra RDM.** Measured as deviation from RD.

Tabel 4.71 Gennemsnitlig F_1-heterosis, samt forventet heterosis, opnået heterosis og rekombinationseffekt ved 3-race rotationskrydsning med FA, RDM og HF. "Least Squares" estimater[1]. Periode: Fra 1. kælvning og 3 år frem.
Mean F_1-heterosis, and expected heterosis, obtained heterosis, and recombination effect by 3-breed rotational crossing with FA, RD, and HF. "Least Squares" estimates[1]. Period: From 1st calving and 3 years ahead.

Pr. indsat kælvekvie Per inserted 1st calf cow	**Gennemsnitlig F_1-heterosis** Mean F_1-heterosis	**Rotationskrydsning** **Forventet heterosis** Expected heterosis	**Opnået heterosis** Obtained heterosis	**Rekombinationseffekt** Recombination effect
		Rotational crossing		
Antal foderdage Number of days alive	233** (201)	200 (173)	248 (224)	48 (51)
Antal slagtede køer Number slaughtered	-0.16	-0.14	-0.21	-0.07
Vægt af slagt. køer, kg Slaughter weight, kg	-115	-99	-112	-13
Antal overlevende køer Number of cows survived	0.16	0.14	0.21	0.07
Vægt af overlevende køer, kg Weight of cows surv., kg	98	84	130	46
Fortæret grovfoder, FE Consumed roughage, SFE	1861**	1601	1980	379
Produktionsfoder, FE Feedstuffs for prod., SFE	934*	803	811	8
Indtægter, kr. Income, Dkr.				
Slagtede køer Cows slaughtered	-1381	-1188	-1347	-159
Lev.fødte kalve Live born calves	714	614	900	286
Mælkeproduktion Milk production	7663*	6590	7361	771
Overlevne køer Cows survived	1336	1149	1772	623
Indtægter i alt Total income	8332* (7484)	7166 (6436)	8687 (8102)	1521 (1666)

fortsættes
to be continued

fortsat
continued

Udgifter, kr. Expenses, Dkr.				
Indkøb af kvie Purchase of heifer	30	26	-125	-151
Kælvningsbesvær Calving difficulties	29	25	-16	-41
Mastitis Mastitis	261	224	399	174
Andre sygdomme Other diseases	288*	248	42	-206
Insemineringer Inseminations	126	108	71	-37
Grovfoder Roughage	2420**	2081	2574	493
Produktionsfoder Feedstuffs for product.	1588*	1366	1379	13
Udgifter i alt Total expenses	4742** (4516)	4078 (3884)	4323 (4263)	245 (380)
Samlet udbytte Total merit	3591 (2968)	3088 (2553)	4364 (3839)	1276 (1286)

1) **I parentes estimater fra "Animal Model".**
In parenthesis estimates from "Animal Model".

der også ved anvendelse af rekombinationsmodellen fandtes store positive heterosiseffekter både for antal foderdage og for det samlede udbytte. Rekombinationseffekterne var mindre og negative for HFxRDM, men positive for FAxRDM og FAxHF.

Af tabel 4.71 fremgår, at den opnåede heterosis for det samlede udbytte ved 3-race rotationskrydsning var større end den gennemsnitlige F_1-heterosis. Dette skyldes, at der gennemgående blev fundet gunstige rekombinationseffekter. I forhold til det totale gennemsnit udgjorde den opnåede heterosis for overlevelsesevnen (antal foderdage) i perioden 32% og 29% ved anvendelse af henholdsvis "Least Squares" og "Animal Model". Bedre overlevelsesevne blandt krydsninger var den væsentligste årsag til den store heterosis for indtægterne fra levende fødte kalve (31%) og for mælkeindtægterne (28%). Da de samlede udgifter ikke steg tilsvarende, blev den opnåede heterosis for det samlede udbytte 34% ved anvendelse af "Least Squares" og 30%

ved anvendelse af "Animal Model". Det bør bemærkes, at både F_1-heterosis og effekten af rekombination for udgifter til mastitis var ugunstige. Den opnåede heterosis for denne udgiftspost udgjorde 399 kr. svarende til 60%.

4.5.8.4 Effekt af racekombination

Hovedresultaterne for effekten af de vigtigste racekombinationer beregnet direkte som faste effekter i "Least Squares" analyserne er vist i tabel 4.72 for ungdyrene. De tilsvarende resultater for køerne er vist i tabel 4.73. Af tabel 4.72 fremgår, at de to rene racer FA og RDM klarede sig betydeligt dårligere end krydsningsgrupperne både hvad angår antal levedage og samlet udbytte. I gennemsnit havde de 7 krydsningsgrupper 13.6% flere levedage og 29.7% større samlet udbytte end gennemsnittet af disse to racer. Den tredie kontrolgruppe - bestående af HF og SDM-krydsninger - var på linie med de øvrige krydsningsgrupper hvad angår antallet af levedage og gav 3.4% større samlet udbytte.

Tabel 4.72 Beregnede gruppeeffekter for antal levedage, udgifter, indtægter og udbytte fra fødsel til 1. kælvning. Effekterne er udtrykt pr. indsat kviekalv.
Estimated group effects for number of days alive, expenses, income and merit from birth to 1st calving. The effects are expressed per recruited female calf.

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Antal levedage** No. of days alive	**Udgifter** Expenses	**Indtægter** Income	**Samlet udbytte** Total merit
FA	1-4	580	1614	6158	4544
RD	0-4	578	1582	5986	4405
FR[1)]	1-4	658	1580	7581	6001
FAxRD	1	655	1625	7188	5563
HFxRD	1	672	1578	7599	6021
FA & RD	2-4	681	1576	7481	5905
HF & RD	2-4	685	1597	7764	6167
HF(FAxRD)	2	579	1572	6707	5135
FA(HFxRD)	2	672	1613	7541	5928
RD, FA & HF	3-4	665	1596	7507	5911

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

Af tabel 4.73 ses, at både hvad angår antal foderdage og det samlede udbytte, var 6 af de 7 krydsningsgrupper bedre end FA og RDM. Kontrolgruppen af HF til fortrængning af SDM var på højde med gennemsnittet af krydsningsgrupperne. Kun gruppen med rotationskrydsning af HF og RDM klarede sig dårligt. En nærmere undersøgelse viste, at årsagen til dette kunne henføres til to tyre, hvis døtre havde ekstrem dårlig holdbarhed. Tilfældighederne bevirkede, at disse tyres døtre især prægede den pågældende gruppe. De resterende køer i denne gruppe var fuldt på højde med de øvrige krydsningsgrupper.

Tabel 4.73 Beregnede gruppeeffekter for antal levedage, udgifter, indtægter og udbytte fra 1. kælvning og 3 år frem. Effekterne er udtrykt pr. indsat kælvekvie.
Estimated group effects for number of days alive, expenses, income and merit from 1st calving and 3 years ahead. The effects are expressed per replacement heifer.

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Antal levedage** No. of days alive	**Udgifter** Expenses	**Indtægter** Income	**Samlet udbytte** Total merit
FA	1-3	773	22978	35149	12171
RD	0-3	696	21547	32054	10507
FR[1)]	1-3	780	23538	36858	13320
FAxRD	1	731	22915	34944	12029
HFxRD	1	819	24331	37813	13482
FA & RD	2-3	749	22654	34965	12311
HF & RD	2-3	647	20264	30194	9930
HF(FAxRD)	2	823	25216	40251	15035
FA(HFxRD)	2	796	23843	36561	12718
RD, FA & HF	3	846	24592	39010	14418

1) **Fortrængning af SDM med HF.** Upgrading DF with HF.

4.5.8.5 Modellernes prediktionsegnethed

For ungdyrene var der generelt ringe forskel mellem dominansmodellens og rekombinationsmodellens egnethed til at prediktere de opnåede forskelle mellem grupperne. Dog var der, hvad angår det samlede udbytte, en klar tendens til, at dominansmodellen undervurderede effekten af fortsat 2- og 3-race rotationskrydsning.

Også for køerne var forskellene mellem resultaterne fra de to modeller små for næsten alle grupper. Undtagelserne var også her, at modellen, der tager hensyn til rekombinationseffekter, bedre end do-

minansmodellen kunne prediktere effekterne af rotationskrydsning. De predikterede værdier for antallet af foderdage og det samlede udbytte i gruppen med RDM og HF i rotationskrydsning var betydeligt højere end de opnåede gruppegennemsnit. Dette skyldes, at gennemsnittet i denne gruppe som tidligere anført var specielt påvirket af to tyre, hvis døtre havde meget dårlig overlevelsesevne.

5 DISKUSSION OG KONKLUSION

Analysemetoder

Både ved analysering af data fra krydsningsforsøg og ved udformning af avlsstrategier, som omfatter krydsning, har det gennem årtier været den generelle opfattelse, at dominans er den altoverskyggende årsag til heterosis. Cunningham (1987) anfører, at vekselvirkning mellem gener kan forekomme i uendelig mange former, og at det derfor er umuligt at udforme selektions- og krydsningsmodeller byggende på generelle antagelser om epistatiske effekter. Såfremt modellerne skal indeholde vekselvirkning mellem 3 eller flere loci, forøges antallet af mulige epistatiske effekter hurtigt, og modellen bliver kun af teoretisk interesse. Mather og Jinks (1982) anfører imidlertid, at vekselvirkninger mellem 3 eller flere gener sandsynligvis er af ringe betydning.

Da heterosis som regel har kunnet beskrives tilfredsstillende ved hjælp af dominansmodellen, mener Cunningham (1987), at kendskab til additiv genvirkning og dominans i de fleste tilfælde udgør et tilstrækkeligt grundlag for at foretage avlsmæssige beslutninger og for udformningen af selektions- og krydsningsprogrammer. I en tidligere litteraturgennemgang anfører Cunningham (1982), at hovedparten af resultaterne fra krydsningsforsøg med majs, mus, hunde og kødkvæg understøtter antagelsen om, at modeller med additiv genvirkning og dominans giver tilstrækkelig beskrivelse af genetiske effekter.

I de seneste år er der imidlertid fremkommet en lang række resultater, som indikerer, at epistasi ikke kan negligeres. Dette gælder især AxA-vekselvirkningen mellem enkelt gener på forskellige loci. Teorien går i sin simpleste form ud på, at der gennem flere generationers selektion kan være opbygget favorable genkomplekser med stor betydning for de egenskaber, der er selekteret for. Ved krydsning nedbrydes disse komplekser som følge af generne rekombination, og der kan ske tab af gunstig gen-vekselvirkning. For andre egenskaber kan generne rekombination imidlertid virke positivt (Jakubec & Nitter, 1986; Young et al., 1986).

I et meget stort krydsningsforsøg med højtforædlede æglæggende høner fandt Fairfull et al. (1987) stærkt signifikante epistatiske effekter. Ikke alene AxA- men også AxD- og DxD-vekselvirkning var til

stede i dette forsøg. Det anføres, at selektion medfører lavere grad af genfiksering - og dermed mindre heterozygoti og dominans ved krydsning - end forventet ud fra indavlsberegninger. I lighed med en række andre forfattere (e.g. Sheridan, 1981; Hill, 1982; Young et al., 1986) anbefaler Fairfull et al. (1987), at der bør udføres undersøgelser for hver art, racekombination og egenskab for sig for at kunne fastslå, om epistasi er vigtig eller ej, idet der ikke kan drages generelle konklusioner på tværs af arter, racer og egenskaber. Kinghorn (1987) reanalyserede Sewall Wright's omfattende datamateriale fra mange års indavls- og krydsningsforsøg med marsvin og fandt, at epistasi havde betydning for alle (11) analyserede egenskaber. Ved at sammenligne 7 forskellige modeller fandt Kinghorn, at en model, der foruden additiv genvirkning og dominans tillige indeholdt AxA-vekselvirkning, var signifikant bedre til at beskrive de opnåede resultater end de øvrige modeller. Supplerende undersøgelser fra museforsøg underbyggede disse resultater. Kinghorn (1987) konkluderer, at modeller, der indeholder AxA-vekselvirkning, i almindelighed er bedst egnede til at forudsige effekten af forskellige krydsningsstrategier.

Som anført i afsnit 2.4.2 er der gode begrundelser for at antage, at AxA-vekselvirkning er den vigtigste af de epistatiske effekter. Desuden er det vist, at AxA-vekselvirkning kan fastlægges med samme sikkerhed ved hjælp af Dickersons (1969) model for rekombinationstab, Hills (1982) kontrastmodel og Kinghorns (1980) X-hypotese. Kock et al. (1985) når frem til samme konklusion.

En sikker fastlæggelse af AxA-vekselvirkningen stiller specielle krav til udformningen af forsøgsplanen og kan ikke foretages med tilstrækkelig sikkerhed på grundlag af de hidtil gennemførte krydsningsforsøg med kvæg. Forsøgene må omfatte mindst 2 generationer, og hvis der - som i hovedparten af forsøgene - kun anvendes renracede tyre, må der indgå mindst 3 racer. I modsat fald vil der være for stor sammenhæng mellem koefficienterne for heterozygoti (dominans) og AxA-vekselvirkning. I Næsgaardforsøget blev der kun anvendt renracede tyre, og en stor del af krydsningsdyrene var 2-race krydsninger. Af denne grund kan der ikke ske en fuldstændig separering af dominans og AxA-vekselkvirkning. Resultaterne fra modellerne med AxA-vekselvirkning må derfor tolkes med forsigtighed, og der bør lægges større vægt på den opnåede heterosis end på de enkelte effek-

ter, der tilsammen beskriver denne heterosis. Da graden af heterozygoti og rekombination er afhængig af, hvilken del af forsøgsperioden der betragtes, vil ufuldstændig miljøkorrektion kunne påvirke de opnåede resultater. Faren for dette er størst ved analyseringen af egenskaber med meget lav heritabilitet, idet effekten af at anvende slægtskabsmatricen i "Animal Model" da er minimal.

I forsøget på Næsgaard er der kun anvendt selekterede tyre, og forholdsvis få pr. race. De anførte raceeffekter er udtryk for virkningen af disse specielle tyres gener under miljøforholdene på Næsgaard. Raceeffekterne kan derfor ikke anvendes til en generel racesammenligning.

Mælkeydelse

I tabel 5.1 er anført heterosisestimater for mælkeydelse beregnet på data fra en række tidligere krydsningsforsøg. Analyseringen af disse forsøg er hovedsagelig foretaget ved hjælp af dominansmodellen. Som det fremgår, er der god overensstemmelse mellem resultaterne, der viser at heterosis for mælkeydelse i gennemsnit udgør ca. 6.5%. Generelt er der fundet ca. 1% højere heterosis for smørfedt- og lidt lavere heterosis for proteinydelse. Resultaterne fra Næsgaard er i god overensstemmelse med de tilsvarende resultater fra disse forsøg, idet den gennemsnitlige heterosis for 305-dages mælke-, smørfedt- og proteinydelse blev henholdsvis 6.7, 6.6 og 7.4%. Ved at inddrage forlængede laktationer for afgåede køer steg disse estimater med ca. 0.5 procentenheder.

Ved at anvende en model med både dominans og AxA-epistasi steg den beregnede F_1-heterosis med 1-2 procentenheder. Til gengæld fandtes negative rekombinationseffekter, hvilket bevirkede, at den opnåede heterosis stort set var 0 ved fortsat 2- og 3-race rotationskrydsning. Disse overraskende resultater kan desværre ikke verificeres ved hjælp af resultater fra tidligere krydsningsforsøg, idet der ikke er taget hensyn til AxA-vekselvirkning ved analyseringen af disse.

I det store canadiske krydsningsforsøg (McAllister et al., 1978) fandt McAllister (1986), at heterosis for ydelsesegenskaberne var af størrelsesordenen 3.1-4.0%. Graml og Pirchner (1984) analyserede krydsningsdata fra felten og fandt heterosis på 0-7% ved krydsning af racerne Fleckvie, Pinzgaur, Tysk Friesian og Tysk Brunkvæg.

Tabel 5.1 Oversigt over gennemsnitlig F_1-heterosis for mælkeydelse fra forskellige krydsningsforsøg, beregnet ved hjælp af dominansmodellen.
Survey of average F_1-heterosis for milkyield from different crossbreeding experiments, estimated by the dominance model.

Lokalitet Locality	**Racer**[1)] Breeds	**Kilder** Sources	**Heterosis** Heterosis
Beltsville	AY, ABK, HF	McDowell & McDaniel (1968a)	11.9
		Robison et al. (1981)	5.1
		Rincon et al. (1982)	5.9
Clemson	HF, ABK, GU	Brandt et al. (1974)	7.5[2)]
Jeanerette	HF, J, RS, ABK	Hollon et al. (1969)	8.7[2)]
Illinois	HF, GU	Touchberry (1978)	6.4
Reidsville	HF, J, ABK	McDowell (1982)	7.2
Cold Norton	BF, J, AY	Donald et al. (1977)	5.1[2)]
Max Planck	TF, J	Witt et al. (1973)	5.0
Purdue	RDM, MS, RP	Pan (1967)	6.1[2)]
Næsgaard	AY, RDM, HF		6.7

1) **ABK** = Amerikansk brunkvæg, Brown Swiss; **AY** = Ayrshire; **BF** = Britisk Friesian, British Friesian; **GU** = Guernsey; **HF** = Holstein Friesian; **J** = Jersey; **MS** = Milking Shorthorn; **RDM** = Red Danish; **RP** = Red poll; **RS** = Red Sindhi; **SDM** = Danish Friesian; **TF** = Tysk Friesian, German Friesian.
2) **Vægtet gennemsnit.** Weighted average.

Hocking og Bowman (1979) analyserede ligeledes feltdata, som stammede fra 106 besætninger, hvor der var drevet krydsningsavl med Korthornsracen og rødbrogede udspaltninger af Holstein Friesian. Heterosisestimaterne blev i denne undersøgelse 6.3, 7.5 og 6.0% for henholdsvis mælk, smørfedt og protein.

En lang række undersøgelser vedrørende effekten af indkrydsning af HF fra USA og Canada i de europæiske sortbrogede linier er diskuteret af Turton (1981). Generelt har datastrukturen ikke gjort det muligt at få sikre skøn over heterosis i disse undersøgelser. I det danske forsøg med krydsning af HF og SDM (Nielsen et al., 1988) kunne der ikke påvises signifikant heterosis for ydelsesegenskaberne.

Nyere undersøgelser af det danske forsøg med import af arveanlæg

til RDM indikerer betydelig heterosis for ydelse (Kim og Petersen, 1984). Manglende renracede kontrolgrupper bevirkede, at heterosis kun kunne beregnes indirekte. Forudsat at det genetiske niveau af de anvendte SRB, FA og RDM tyre var ens, blev heterosis for ydelse ca. 13%. Såfremt SRB og FA tyrene var 10% bedre end RDM tyrene, faldt heterosisestimatet til ca. 7%.

Effekten af krydsning af Amerikansk og Tysk Brunkvæg er rapporteret af Averdunk og Gottschalk (1975) og Fewson et al. (1975). Heterosis blev ikke beregnet direkte, men i begge undersøgelser fandtes stor forskel (henholdsvis 13.8 og 4.3%) i ydelse mellem F_1- og F_2-krydsningerne, hvilket indikerede stor heterosis ved krydsning af disse to linier af brunkvæg.

Ericson (1987) analyserede 174.025 1. laktationer med henblik på at klarlægge heterosis ved krydsning af de svenske malkeracer SRB og SLB. I denne undersøgelse blev der fundet lave (1.0-2.1%) heterosisestimater for ydelsesegenskaberne. De lave estimater blev forklaret ved, at begge racer kan betragtes som "åbne syntetiske" som følge af den store sædimport fra HF til SLB og fra Finsk Ayrshire og NRF til SRB. Desuden blev der ikke i analyserne taget hensyn til det genetiske niveau af køernes fædre og mødre. Hvis de bedste køer i en besætning f.eks. forbeholdes renavl og de øvrige krydses, vil dette medføre en undervurdering af den beregnede heterosis. I analysen fandtes negativ maternel heterosis, der ikke kunne adskilles fra rekombinationseffekt. Ericson anfører, at hvis den maternelle effekt fortolkes som rekombinationseffekt, ville resultaterne indebære, at rekombinationstabet var på størrelse med heterosisestimaterne. Foreløbige resultater fra analyser af ydelsen hos danske malkeracer i praksis indikerer ligeledes negative rekombinationseffekter.

Syrstad (1986) analyserede data fra 42 udvalgte projekter i troperne vedrørende krydsning mellem forædlede malkeracer af Bos taurus og lokale racer af Bos indicus. I gennemsnit blev der fundet 28.9% F_1-heterosis for mælkeydelse. Tilbagekrydsningerne udviste 13.5% heteroris, altså meget nær det forventede ud fra dominansteorien. Derimod forsvandt heterosis fuldstændig i F_2, idet den i gennemsnit blev -2.4%. Undersøgelserne bekræftede altså det i litteraturen meget omtalte fænomen, der betegnes som "F_2-break down". Syrstad diskuterede en række sandsynlige årsager til den drastiske ydelsesned-

gang for F_2 og pegede på rekombinationstab som den sandsynligste årsag. På denne baggrund understreger Syrstad, at der er stort behov for at gennemføre projekter og analyser med henblik på at klarlægge epistasiens natur.

Generelt kan konkluderes, at krydsning mellem forædlede og ubeslægtede malkeracer under vesteuropæiske og nordamerikanske miljøforhold må forventes at resultere i 6-8% F_1-heterosis for 305-dages laktationsydelser af mælk, smørfedt og protein. Der er imidlertid usikkerhed om, hvor stor en del af denne krydsningsgevinst, der kan bibeholdes i de efterfølgende generationer ved fortsat krydsning. Tages resultaterne fra Næsgaard for deres pålydende, vil heterosis for ydelsesegenskaberne målt pr. laktation være uden praktisk betydning ved fortsat rotationskrydsning.

Holdbarhed

Kun få krydsningsforsøg har været af en sådan størrelse og varighed, at det har været muligt at få et skøn over køernes holdbarhed og livstidsproduktion. Touchberry (1978) fandt 17% heterosis for procent køer, der opnåede at kælve mindst 2 gange. Hocking et al. (1988a) fandt ligeledes signifikant heterosis for denne egenskab. Vesely et al. (1986) anvendte en række forskellige mål for køernes holdbarhed og fandt, at for alle mål var krydsningerne mindst på højde med den bedste af forældreracerne. På datamaterialet fra de canadiske krydsningsforsøg beregnede Hocking et al. (1988b) et udtryk for dyrenes gennemsnitlige alder ved 50% udskiftning og fandt, at krydsningerne levede 21 uger længere end gennemsnittet af de rene linier. I Næsgaard-forsøget fandtes ligeledes meget stor heterosis for køernes holdbarhed. Ved anvendelse af dominansmodellen fandtes således 34.6 og 32.4% heterosis for frekvensen af køer, der overlevede henholdsvis 2 og 3 år fra 1. kælvning. De tilsvarende resultater for F_1-heterosis fra modellen med AxA-epistasi blev 23.1 og 41.0%. Rekombinationseffekterne var positive, men nåede ikke op på signifikansniveauet. Den gunstige F_1-heterosis og rekombinationseffekt for overlevelsesevne bevirkede, at heterosis for den totale ydelse pr. indsat kælvekvie i 3 år fra første kælvning blev meget høj. Således var F_1-heterosis ca. 20%, og den opnåede heterosis ved 3-race rotationskrydsning ca. 27% for de 3 ydelsesegenskaber. Den anvendte udsætningsstrategi, der bevirkede, at køerne generelt blev

udsat fra den dårligste ende uafhængig af race- og krydsningskombination, har uden tvivl påvirket de anførte heterosisestimater for holdbarhed og totalydelse i opadgående retning. Alternative udsætningsstrategier ville til gengæld efter alt at dømme have påvirket heterosis for andre økonomisk vigtige egenskaber herunder reproduktion og sygdom i gunstig retning. Generelt kan konkluderes, at Næsgaard-forsøget i høj grad har underbygget formodningerne om, at krydsning har stor gunstig effekt på køernes holdbarhed og livstidsproduktion.

Frugtbarhed

Resultaterne fra en lang række krydsningsforsøg med forskellige dyrearter har vist, at der for frugtbarhedsegenskaberne kan forventes relativ stor heterosis. Dette gælder dog ikke for krydsning med malkekvægracer. Omfattende litteraturstudier (Turton, 1981; Jensen, 1985; McAllister, 1986; Ericson, 1987) viser derimod, at der som regel er tale om små og ikke signifikante heterosisestimater for de fleste frugtbarhedsegenskaber hos kvæg. Årsagen til dette kan være, at frugtbarheden hos malkekvæg er meget stærkt påvirket af en række miljømæssige forhold. Donald og Russel (1968) konkluderer således, at det forekommer usandsynligt, at noget forsøg - uanset hvor godt det er planlagt - vil kunne give generelt gyldige svar på, om krydsning har gunstig effekt på frugtbarhed. I McDowells (1982) review af de fire største amerikanske krydsningsforsøg fandtes, at den gennemsnitlige heterosis for en række forskellige frugtbarhedsmål var 3.2%. Tomperioden synes at være den af frugtbarhedsegenskaberne, der hyppigst udviser gunstig heterosis. I forsøget på Beltsville fandt Rincon et al. (1982) således 12.1% heterosis for tomperiode. Også fra andre forsøg er der rapporteret gunstig men betydeligt lavere heterosis for denne egenskab. I forsøget på Næsgaard blev den gennemsnitlige heterosis for tomperioden 8.4% ved anvendelse af dominansmoddellen. Ved inddragelse af AxA-vekselvirkning i modellen blev F_1-heterosis reduceret. Til gengæld fandtes gunstige rekombinationseffekter, således at den opnåede heterosis for denne egenskab blev 10.6% ved 3-race rotationskrydsning. Krydsningens gunstige effekt på tomperioden kunne genfindes i kælvningsintervallet. For de øvrige frugtbarhedsmål var krydsningseffekterne små og ikke signifikant forskellige fra 0. Som i tidligere krydsningsforsøg giver Næsgaard-

forsøget et uklart billede af krydsningens indflydelse på frugtbarhedsegenskaberne. Af væsentlige årsager til dette kan anføres, at frugtbarhed hos malkekvæg er påvirket af en række faktorer, herunder udsætningsstrategi, kælvningsproblemer, ydelseshøjde, kvaliteten af den anvendte sæd, insemineringsstrategi, fodring, management o.s.v. Gennemgående fandtes dog gunstige krydsningseffekter, især når HF indgik som den ene af racerne.

Sygdom

Litteraturen er meget sparsom på resultater vedrørende krydsningens indflydelse på frekvensen af forskellige sygdomme hos malkekøer. Fra forsøget på Beltsville fandt McDowell og McDaniel (1968b), at forekomsten af mastitis i 1. laktation var 10% højere blandt krydsningerne end blandt de rene racer. For øvrige sygdomme fandtes ingen krydsningseffekter. Hollon og Branton (1975) fandt derimod i forsøget på Jeanerette generelt lavere sygdomsfrekvens blandt krydsningerne, hvilket kan hænge sammen med, at HF tilsyneladende havde problemer med at klare det varme klima på denne forsøgsstation. Tolkningen af resultaterne vedrørende køernes sygdomsfrekvens i forsøget på Næsgaard er vanskelig, dels fordi de anvendte modeller gav afvigende resultater, og dels fordi resultaterne var meget afhængig af racekombination og sygdomsgruppe. Resultaterne indikerer, at rekombinationseffekter kan spille en væsentlig rolle for sygdomsfrekvensen. Som i forsøget på Beltsville var der tendens til, at krydsning havde ugunstig effekt på mastitis og gunstig effekt på de øvrige sygdomme.

Alder og vægt

I de tidligere krydsningsforsøg er der gennemgående fundet små heterosisestimater for alder ved 1. kælvning varierende fra en reduktion på 17 dage til en stigning på 4 dage (Turton, 1981 og McDonald, 1982). Fra det canadiske forsøg rapporterede McAllister (1986) en reduktion på 1.8 dage, mens Ericson (1987) fandt 1.4% heterosis svarende til 12 dage lavere kælvningsalder. I nærværende undersøgelse blev den gennemsnitlige F_1-heterosis fra dominansmodellen 1.3% svarende til en reduktion af kælvningsalderen på 10 dage. Rekombinationseffekterne var gunstige, og den opnåede heterosis ved 3-race rotationskrydsning blev 1.7% svarende til en reduktion på 13 dage.

Krydsningskøerne var gennemgående tungere ved kælvning end de rene racer. F_1-heterosis blev således 9 kg (1.9%), 22 kg (4.0%) og 30 kg (4.9%) for vægt ved henholdsvis 1., 2. og 3. + senere kælvninger. Disse resultater er i god overensstemmelse med tidligere undersøgelser. McAllister (1986) fandt, at heterosis for kropsvægt i opdrætningsperioden varierede fra 1.9 - 3.8%. Fra Illinois-forsøget rapporterede Touchberry (1978) 5.9% heterosis for kviernes 24 måneders vægt, medens der i Beltsville-forsøget (Robinson et al., 1980) blev fundet fra 2.9 til 4.4% heterosis for vægt ved 30 måneders alderen. McDowell (1982) anførte, at der i forsøget på Beltsville ikke var nævneværdig heterosis for tilvækst i 1. laktation. Som i forsøget på Næsgaard fandtes, at tilvæksten fra 2. til 10. måned af 1. laktation stort set fulgte en ret linie. Fra de øvrige krydsningsforsøg er tilvækstens forløb i de enkelte laktationsperioder ikke analyseret. Resultaterne fra Næsgaard indikerer heterosis for tilvækst i 1. laktation specielt i perioden fra 80 - 300 dage efter kælvning. I de senere laktationer fandtes signifikant negativ heterosis for tilvækst i laktationens første 80 dage, hvilket kan tages som udtryk for, at krydsningskøerne i højere grad end de renracede mobiliserer kropsdepoter, indtil laktationskurven har toppet. Generelt kan konkluderes, at krydsning har gunstig effekt på vægt og tilvækst både i opdrætningsperioden og i den produktive del af køernes liv. Der blev ikke fundet signifikante rekombinationseffekter for disse egenskaber.

Kælvnings- og fødselsegenskaber

Analyseringen af en række egenskaber med tilknytning til kælvning/fødsel kompliceres af, at der på samme tid er to forskellige genotyper (koens og kalvens) involveret. Det er derfor nødvendigt at skelne mellem individuelle og maternelle effekter. En række undersøgelser har vist, at de maternelle effekter kan være mindst lige så vigtige som de individuelle, både hvad angår fødselsforløb, fødselsvægt og drægtighedsperiodens længde. Donald (1963) fandt, at antallet af dødfødsler var betydeligt større, når mødrene var renracede (11.8%), end når de var krydsninger (7.2). Tilsvarende resultater (9.0 mod 3.2%) blev fundet af Touchberry (1970). Også nyere undersøgelser (Vesely et al., 1986; Kim og Petersen, 1985) indikerer store maternelle effekter for kalvedødelighed og fødselsforløb. Forsøget

på Næsgaard bekræfter disse resultater. For 1. kalvs køerne fandtes, at den individuelle heterosis for kælvningsbesvær og dødfødsler i gennemsnit blev henholdsvis 16.4 og 5.4 procentenheder. Den maternelle heterosis var af samme størrelsesorden (-15.1 og -4.2) men modsat rettet (gunstig). Den individuelle heterosis for drægtighedsperiodens længde og fødselsvægten blev henholdsvis -1.5 dage og 1.0 kg, hvilket indikerer, at renracede 1. kalvs køer med krydsningsfostre har kortere drægtighedsperioder, men alligevel føder tungere kalve end køer, der bærer renracede fostre. Den maternelle heterosis for drægtighedsperiodens længde blev 1.3 dage, mens der ikke kunne påvises maternel heterosis for fødselsvægt. Frekvensen af tilbageholdt efterbyrd hos 1. kalvs køer var kun i ringe grad påvirket af krydsningseffekter. Hos 2. kalvs og ældre køer fandtes derimod gunstig individuel heterosis (-12.9 procentenheder), men ugunstig (12.6 procentenheder) maternel heterosis. For de øvrige kælvnings-/fødselsegenskaber hos ældre køer var krydsningseffekterne små.

Generelt kan konkluderes, at krydsning kun i ringe omfang påvirker kælvnings- og fødselsegenskaberne hos ældre køer. For 1. kalvs køerne må det forventes, at krydsning i første omgang giver mere kælvningsbesvær og øget frekvens af dødfødsler som følge af den ugunstige individuelle heterosis. Ved fortsat krydsning vil disse negative effekter blive opvejet af gunstig maternel heterosis.

Sygdom og afgang hos opdræt

I sit litteraturreview fandt McDowell (1982), at den gennemsnitlige heterosis for frekvensen af sygdomme fra fødsel til 1. kælvning var 10.8% (gunstig). Krydsningens gunstige effekt på kalvenes sundhed kom i endnu højere grad til udtryk under miljøforholdene på Næsgaard, idet den gennemsnitlige heterosis for frekvensen af sygdom hos kalve i de første 6 levemåneder blev 11.9 procentenheder svarende til 26.1%. I den resterende del af opdrætningsperioden var krydsningseffekterne små og ikke signifikante. Krydsningernes større modstandskraft mod sygdomme blev også reflekteret i bedre overlevelsesevne frem til 1. kælvning, idet heterosis for denne egenskab blev 8.5%. Dette er i god overensstemmelse med McDowell (1982), der i sit review af fire amerikanske krydsningsforsøg fandt 6.2% heterosis for procent overlevende til 1. kælvning. Touchberry (1970) og Lin et al. (1982) rapporterede endnu højere heterosis, nemlig henholdsvis 17 og

10.1%. Det kan derfor konkluderes, at krydsning generelt har stor positiv effekt på modstandskraft mod sygdomme og overlevelsesevne i opdrætningsperioden. I Næsgaard-forsøget fandtes tillige positive rekombinationseffekter for disse egenskaber, således at de opnåede heterosisestimater ved fortsat 2- og 3-race rotationskrydsning var af mindst samme størrelsesorden som F_1-heterosis fra dominansmodellen.

Økonomisk heterosis

Ifølge McAllister (1986) er det samlede udbytte ved krydsning kun behandlet i to studier. Fra Beltsville-forsøget udtrykte McDowell og McDaniel (1968c) nettoudbyttet i US$ pr. afsluttet 1. laktation, idet der blev taget hensyn til indtægter fra mælkeproduktionen, foderudgifter og udgifter vedrørende sygdom, afgang og reproduktion. De tre typer af F_1-krydsninger udviste i gennemsnit 18.6% heterosis for det anvendte mål for nettoudbyttet. Estimaterne varierede dog fra -11 til 43%. For 3-race krydsninger blev den gennemsnitlige heterosis 5.8%. I Touchberrys (1970) undersøgelse blev nettoudbyttet målt frem til afslutningen af 2. laktation. F_1-heterosis blev 21.7%, mens der ved fortsat 2-race rotationskrydsning blev fundet 15.7% heterosis.

I Næsgaard-forsøget blev det samlede udbytte i opdrætningsperioden målt pr. indsat kviekalv og defineret som det beløb, der er tilovers til betaling af fodring og pasning fra fødsel til første kælvning eller afgang. Ved anvendelse af dominansmodellen blev heterosis for udbyttet i gennemsnit 9.9% varierende fra -1.4 til 25.0% for de tre typer af F_1-krydsninger. Det anvendte mål for det samlede udbytte vil dog i nogen grad overvurdere genotyper med stor overlevelsesevne, idet disse som følge af flere levedage er mere udgiftskrævende med hensyn til fodring og pasning. Målt pr. levedag blev heterosis dog kun reduceret til 6.8% varierende fra 3.0 til 9.5%. Ved anvendelse af rekombinationsmodellen fandtes store gunstige rekombinationseffekter, således at den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning blev 19.4%. Målt pr. levedag blev dette estimat reduceret til 7.3%.

For køerne blev heterosis (dominansmodellen) for det samlede udbytte pr. kælvekvie i de tre første produktionsår i gennemsnit 21.2% varierende fra 7.3% for FAxRD til 28.8% for HFxRD. Disse resultater

er i god overensstemmelse med de ovenfor refererede undersøgelser af McDowell og McDaniel (1968c) og Touchberry (1970).

I kraft af gunstige rekombinationseffekter blev den opnåede heterosis for det samlede udbytte 30.4% ved fortsat 3-race rotationskrydsning. De beregnede krydsningseffekter var ikke i særlig grad påvirket af de anvendte prisforhold. Således blev den gennemsnitlige heterosis fra dominansmodellen 21.7% ± 2.4% for alle mulige kombinationer af prisændringer på ± 20% for alle indtægts- og udgiftsposter. De tilsvarende estimater for den opnåede heterosis ved fortsat 3-race rotationskrydsning blev 36.0% ± 5.2%. I appendiks tabel A.13 er vist heterosisestimater for det samlede udbytte ved forskellige priskombinationer. Når procent heterosis generelt stiger ved faldende priser på mælk og kød, er det først og fremmest et udtryk for, at det samlede udbytte derved falder relativt mere end heterosis målt i kroner.

Den store heterosiseffekt for det samlede udbytte skyldes i høj grad krydsningernes større overlevelsesevne, som kommer til udtryk som heterosis for antal foderdage. Heterosis for det samlede udbytte skal derfor dække aflønning af stald og arbejde i et antal dage svarende til heterosis for antal foderdage. Pr. foderdag blev dette beløb 22.00 kr. i dominansmodellen og 17.24 kr. ved fortsat 3-race krydsning beregnet efter rekombinationsmodellen. Til sammenligning blev det samlede udbytte pr. foderdag for alle køer under et 16.48 kr. Det betyder, at til trods for den store udsætningsprocent blandt de renracede køer gav de resterende alligevel mindre udbytte pr. foderdag end krydsningerne.

En sammenvægtning af resultaterne for opdrætningsperioden og for køernes første tre produktionsår gav et samlet udbytte på 15100 kr. pr. indsat kviekalv. Heterosis for dette udtryk blev 3400 kr. svarende til 22.5% ved anvendelse af dominansmodellen, mens den opnåede heterosis ved 3-race rotationskrydsning blev 5300 kr. (35.1%).

Generelt kan konkluderes, at krydsning har positiv indflydelse på det samlede økonomiske udbytte. Den dominerende årsag til dette er forøget overlevelsesevne både i opdrætningsperioden og i den produktive del af køernes liv. Den forøgede overlevelsesevne kan ikke forklares alene ud fra heterosis for ydelse, reproduktion eller sygdomsfrekvens, men må tilskrives, at krydsningerne generelt har bedre konstitution. Direkte udgifter til bekæmpelse af sygdomme og repro-

duktionsproblemer spiller en beskeden rolle for det samlede udbytte. Til gengæld kan de indirekte udgifter i form af tab i tilvækst og ydelse, ufrugtbarhed, øget dødelighed, uhensigtsmæssig afgangstidspunkt ect. være afgørende for det økonomiske udbytte. Krydsningerne synes specielt at have fordele med hensyn til at minimere disse tab. Som påpeget af Robertson (1971) kan det samlede udbytte af krydsning blive stort, selv om der kun er tale om små eller slet ingen heterosiseffekter for de mange enkeltegenskaber, der tilsammen er afgørende for det samlede resultat. McDowell (1982) fandt positiv heterosis for 50 ud af 64 egenskaber vedrørende ydelse, sygdomme, reproduktion, tilvækst m.v. Resultaterne fra Næsgaard underbygger yderligere, at sandsynligheden for at finde gunstig heterosis for egenskaber af betydning for økonomien i malkekvægholdet er langt større end sandsynligheden for at finde negative krydsningseffekter.

Samlet vurdering

Hovedbetingelserne for at få fordel af krydsning i form af udnyttelse af heterosis er, at de racer, der er til rådighed, har en vis grad af indavl, er ubeslægtede i deres avlshistorie og ikke særlig forskellige i total-økonomisk henseende. Såfremt disse forudsætninger er til stede, er der stor sandsynlighed for, at krydsningerne vil kunne klare sig overfor den bedste af forældreracerne. Selv om krydsningerne ikke overgår den bedste af forældreracerne for nogen af enkeltegenskaberne, kan krydsningerne alligevel overgå den bedste af de rene racer, når alle egenskaber, som påvirker det økonomiske udbytte, vurderes samtidigt.

De i Næsgaard-forsøget anvendte racer må anses for at være nogenlunde jævnbyrdige, ubeslægtede og med en vis grad af indavl. Der blev kun anvendt renracede tyre, og de beregnede race- og krydsningseffekter fra både dominans- og rekombinationsmodellen refererer til det udpluk af avlsmateriale, som disse udvalgte tyre repræsenterer. Selv om avlsstrategien for både RDM og SDM er ændret betydeligt siden forsøgene på Næsgaard blev iværksat, kan disse racer stadig betragtes som værende ubeslægtede og forholdsvis jævnbyrdige med hensyn til de fleste vigtige egenskaber. Men for begge racers vedkommende reduceres graden af indavl i disse år som følge af indkrydsningen af andre racer, specielt ABK til RDM og HF til SDM. Denne krydsningsform - forædlingskrydsning - tager først og fremmest sigte på at udnytte additive genetiske forskelle og komplementaritet

samt at øge den avlsmæssige variation og dermed effekten af selektion. I tilgift opnås en vis grad af heterosis, men i modsætning til krydsningsprogrammer for andre dyrearter er sigtet ikke at maksimere udnyttelsen af heterosis. Eksempelvis vil anvendelse af F_1-tyre til en af udgangsracerne eller til andre krydsninger mellem disse kun give 50% udnyttelse af dominanseffekterne. Parring af krydsninger indbyrdes vil derimod bevirke, at rekombinationseffekterne i langt højere grad kommer til udtryk, end hvis den ene af forældrene er renracet. Der synes imidlertid ikke at være faglig begrundelse for at opretholde renracede (indavlede) kvægpopulationer med henblik på at anvende disse til frembringelse af krydsninger som produktionsdyr.

Ved at sammenholde resultaterne fra Næsgaard med resultaterne fra tidligere krydsningsforsøg bliver hovedkonklusionen, at der ved krydsning af malkekvægracer kan forventes betydelig heterosis for det totaløkonomiske udbytte. Denne heterosis kan især henføres til, at krydsningerne - både i opdrætningsperioden og som køer - generelt har bedre konstitution, hvilket påvirker sundhedstilstanden, reproduktions- og overlevelsesevnen og dermed den samlede produktion i gunstig retning. Da sygdom, dødelighed og reproduktionsproblemer er stærkt afhængige af staldforhold, management og fodring, vil krydsning især være fordelagtig i besætninger med suboptimale miljøforhold.

Resultaterne fra Næsgaard indikerer, at ikke alene dominans - men også rekombinationseffekter kan spille en afgørende rolle ved krydsning i malkekvægholdet. En fastlæggelse af disse effekters størrelsesorden både ved forædlingskrydsningen indenfor RDM, SDM og DJ og ved krydsning mellem disse racer er en af de opgaver, der må løses for at kunne give den rette avlsmæssige rådgivning både vedrørende det egentlige forædlingsarbejde og vedrørende systematisk udnyttelse af krydsningseffekterne. Sådanne undersøgelse kan gennemføres på feltdata ved anvendelse af de modeller, der er anvendt til analyseringen af materialet fra Næsgaard.

LITTERATURLISTE

Andresen, E. & Christensen, K. 1981. Physiological explanations of heterosis. 32th Ann. Meeting, EAAP, Zagreb.

Averdunk, G., Gottschalk, A. 1975. Möglichkeiten der Kreuzungszucht beim Zweinutzungsrind: Brown-Swiss x Braunvieh in Bayern. Züchtungskunde 47, 393-403.

Barlow, R. 1981. Experimental evidence for interaction between heterosis and environment in animals. Anim. Breed. Abstr. 49, 715-737.

Brandt, G.W, Brannon, C.C., Harvey, W.R. & McDowell, R.E. 1966. Effect of crossbreeding on production traits in dairy cattle. J. Dairy Sci. 49, 1249-1253.

Brandt, G.W., Brannon, C.C., and Johnston, W.E. 1974. Production of milk and milk constituents by Brown Swiss, Holsteins, and their crossbreds. J. Dairy Sci. 57, 1388-1393.

Bruce, A.B. 1910. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science 32, 627-628.

Cartwright, T.C. 1970. Selection criteria for beef cattle for the future. J. Anim. Sci. 30, 706-711.

Christensen, L.G. 1973. EDB-mæssig hjælp til styring af større besætninger. Landøkonomisk Forsøgslaboratoriums Årbog, København, 500-520.

Christensen, L.G., Barlow, R. & Neimann-Sørensen, A. 1984. Crossbreeding Red Danish, Holstein-Friesian and Finnish Ayrshire cattle. Performance of foundation females and traits of foundation and first-generation calves. Acta. Agric. Scand. 34, 463-479.

Crow, F.C. 1952. Dominance and overdominance. In Heterosis. (ed. J.W. Gowen). Hafner, New York, 282-297.

Cunningham, E.P. 1973. Cost-effectiveness and population structure in cattle breeding programmes. Annales de Génétique et de Sélection Animale 5, 239-255.

Cunningham, E.P. 1981. Theoretical aspects of different crossbreeding structures. 32th Ann. Meeting, EAAP, Zagreb.

Cunningham, E.P. 1982. The genetic basis of heterosis. In: 2nd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Madrid, Spain. VI, 190-205.

Cunningham, E.P. 1987. Crossbreeding - The Greek Temple Model. J. Anim. Breed. Genet. 104, 2-11.

Dickerson, G.E. 1969. Experimental approaches in utilizing breed resources. Anim. Breed. Abstr. 37, 191-202.

Dickerson, G.E. 1973. Inbreeding and heterosis in animals. In Proc. Anim. Breed. and Genet. Symp. in Honor of Jay L. Lush. ASAS, Champaign, 54-77.

Dobzhansky, T. 1941. Genetics and the origin of species. 2nd ed. Colombia Univ. Press, New York, 446 pp.

Dobzhansky, T. 1950. Genetics of natural populations. XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations of Drosophila Pseudoobscura. Genetics 35, 288-302.

Dobzhansky, T. 1952. Nature and origin of heterosis. In Heterosis (ed. J.W. Gowen). Hafner, New York, 218-223.

Donald, H.P. 1963. Perinatal deaths among calves in a crossbred dairy herd. Anim. Prod. 5, 87-95.

Donald, H.P. & Russell, W.S. 1968. Some aspects of fertility in purebred and crossbred dairy cattle. Anim. Prod. 10, 465-471.

Donald, H.P., Gibson, D. & Russell, W.S. 1977. Estimation of heterosis in crossbreeding dairy cattle. Anim. Prod. 25, 193-208.

East, E.M. 1936. Heterosis. Genetics 21, 375-397.

Ericson, K. Crossbreeding effects between two Swedish dairy breeds for production and reproduction traits. Ph.D. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Department of Animal Breeding and Genetics. Uppsala. Rapport 76.

Fairfull, R.W., Gowe, R.S. & Nagai, J. 1987. Dominance and epistasis in heterosis of White Leghorn strain of crosses. Can. J. Anim. Sci. 67, 663-680.

Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh, 340 pp.

Fewson, D., Ott, A., Schulte-Coerne, H. 1975. Einkreuzung von Brown-Swiss-Tieren aus den USA in das württembergische Braunvieh. Züchtungskunde 47, 382-392.

Fimland, E. 1981. Methods of estimating the effects of heterosis. 32th Ann. Meeting, EAAP, Zagreb.

Fisher, R.A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 52, Pt. 2, 399-433.

Flor, H.H. 1947. Inheritance of reaction to rust in flax. J. Agric. Res. 74, 241-262.

Graml, R. & Pirchner, F. 1984. Heterosis bei Kreuzungen zwischen bayerischen Rinderrassen. Züchtungskunde 56, 5-10.

Greaves, J.H., Redfern, R., Ayres, P.B. & Gill. J.E. 1977. Warfarin resistance: a balanced polymorphism in the Norway rat. Genet. Res. 30, 257-263.

Hansen, L.B., Freeman, A.E. & Berger, P.J. 1983a. Variances, repeatability and age adjustments of yield and fertility in dairy cattle. J. Dairy Sci. 66, 281-292.

Hansen, L.B., Freeman, A.E. & Berger, P.J. 1983b. Yield and fertility relationships in dairy cattle. J. Dairy Sci. 66, 293-305.

Hansen, M., Nielsen, A. & Ovesen, E. 1976. Import af arveanlæg til RDM. I. Forsøgsplan og racevalg. 136. medd. Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 4 pp.

Hill, W.G. 1982. Dominance and epistasis as components of heterosis. Z. Tierzücht. Züchtbiol. 99, 161-168.

Hocking, P.M. & Bowman, J.C. 1979. Hybrid vigor for milk production in commercial dairy herds. 30th Ann. Meeting, EAAP, Harrogate.

Hocking, P.M., McAllister, A.J., Wolynetz, M.S., Batra, T.R., Lee, A.J., Lin, C.Y., Roy, G.L., Vesely, J.A., Wauthy, J.M., and Winter, K.A. 1988a. Factors affecting culling and survival during rearing and first lactation in purebred and crossbred dairy cattle. Anim. Prod. 46, 1-12.

Hocking, P.M., McAllister, A.J., Wolynetz, M.S., Batra, T.R., Lee, A.J., Lin, C.Y., Roy, G.L., Vesely, J.A., Wauthy, J.M., and Winter, K.A. 1988b. Factors affecting length of herdlife in purebred and crossbred dairy cattle. J. Dairy Sci. 71, 1011-1024.

Hollon, B.F., Branton, C., and McDowell, R.E. 1969. Performance of Holstein and crossbred dairy cattle in Louisiana. I. First lactation production. J. Dairy Sci 52, 498.

Hollon, B.F. and Branton, C. 1975. Performance of Holsteins and crossbred dairy cattle in Louisiana. III. Health and viability. J. Dairy Sci. 58, 93.

Hull, F.H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. J. Amer. Soc. Agron. 37, 134-145.

Hull, F.H. 1952. Recurrent selection and overdominance. In Heterosis (ed. J.W. Gowen). Hafner, New York, 451-473.

Jakubec, V. & Nitter, G. 1986. Theoretical principles of forming new breeds and synthetic lines. 37th Ann. Meeting, EAAP, Budapest.

Jensen, M. Vestergaard. 1985. Krydsnings betydning for malkekoens frugtbarhed. Hovedopgave, Husdyrbrugsinst., Kgl. Vet. Landbohøjsk., 115 pp.

Jones, D.F. 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics 2, 466-479.

Kim, N.-S. & Petersen, P.H. 1984. Studies on importation of genes from three exotic breeds to Danish Red Cattle. I. Impact on milk production. Acta Agric. Scand. 34, 507-519.

Kim, N.-S. & Petersen, P.H. 1985. Studies on importation of genes from three exotic breeds to Danish Red Cattle. III. Impact on gestation period, birth weight and calving performance. Acta Agric. Scand. 35, 197-205.

King, J.W.B. 1955. Observations on the mutant "pygmy" in the house mouse. J. Genet. 53, 487-497.

Kinghorn, B. 1980. The expression of "Recombination loss" in quantitative traits. Z. Tierzücht. Züchtbiol. 97, 138-143.

Kinghorn, B. 1982. Genetic effects in crossbreeding. I. Models of merit. Z. Tierzücht. Züchtbiol. 99, 59-68.

Kinghorn, B. 1983. Genetic effects in crossbreeding. III. Epistatic loss in crossbred mice. Z. Tierzücht. Züchtbiol. 100, 209-222.

Kinghorn, B. 1987. The nature of 2-locus epistatic interaction in animals: evidence from Sewall Wright's guinea pig data. Theor. Appl. Genet. 73, 595-604.

Koch, R.M., Dickerson, G.E., Cundiff, L.V. & Gregory, K.E. 1985. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford Cattle. J. Anim. Sci. 60, 1117-1132.

Lin, C.Y., McAllister, A.J., Batra, T.R., Lee, A.J., Roy, G.L., Vesely, J.A., and Winter, K.A. 1982. Comparison of purebred and crossbred heifer reproduction and disposal. J. Dairy Sci. 65, Suppl. 2, 91.

Mather, K. & Jinks, J.L. 1982. Biometrical Genetics 3rd ed., London, Chapman and Hall. 396 pp.

McAllister, A.J. 1986. The role of crossbreeding in breeding programs for intensive milk production in temperate climates. In: 3rd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Lincoln, Nebraska, USA, IX, 47-61.

McAllister, A.J., Batra, T.R., Chesnais, J.P., Darisse, J.P.F., Emsley, J.A.B., Lee, A.J., Nagai, J., Roy, G.L., Vesely, J.A. & Vinter, K.A. 1978. The National Cooperative Dairy Cattle Breeding Project. Anim. Res. Inst. Tech. Bull. 1, 46 pp.

McDowell, R.E. 1982. Crossbreeding as a system of mating for dairy production. Southern Cooperative Series Bull. 259, 71 pp.

McDowell, R.E. 1985. Crossbreeding in tropical areas with emphasis on milk, health and fitness. J. Dairy Sci. 68, 2418-2435.

McDowell, R.E. & McDaniel, B.T. 1968a. Interbreed matings in dairy cattle. I. Yield traits, feed efficiency, type and rate of milking. J. Dairy Sci. 51, 767-777.

McDowell, R.E. & McDaniel, B.T. 1968b. Interbreed matings in dairy cattle. Herd health and viability. J. Dairy Sci. 51, 1275-1283.

McDowell, R.E. & McDaniel, B.T. 1968c. Interbreed matings in dairy cattle. III. Economic aspects. J. Dairy Sci. 51, 1649-1658.

Mendel, G. 1866. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandl. Naturforsch. Ver. Brünn 4 (1965), 3-47.

Moav, R. 1966a. Specialised sire and dam lines. I. Economic evaluation of crossbreds. Anim. Prod. 8, 193-202.

Moav, R. 1966b. Specialised sire and dam lines. II. The choice of the most profitable parental combination when component traits are genetically additive. Anim. Prod. 8, 203-211.

Moav, R. 1966c. Specialised sire and dam lines. III. Choice of the most profitable parental combination when component traits are genetically non-additive. Anim. Prod. 8, 365-374.

Moav, R., Hill, W.G. 1966. Specialised sire and dam lines. IV. Selection within lines. Anim. Prod. 8, 375-390.

Nielsen, E.O., Vesth, B. & Madsen, P. 1988. Avlsforsøg med Holstein Friesian og SDM. 637. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 133 pp.

Nitter, G. 1978. Breed utilisation for meat production in sheep. Anim. Breed. Abstr. 46, 131-143.

Pan, Y.S. 1967. Cf. Pearson & McDowell (1968). Heterosis in growth and lactation traits associated with crossing Red Dane, Red Poll and Milking Shorthorn cattle. Ph. D. Thesis, Purdue University, Lafayette, Indiana, USA.

Pearson, L. & McDowell, R.E. 1968. Crossbreeding of dairy cattle in temperate zones: a review of recent studies. Anim. Breed. Abst. 36, 1-15.

Pedersen, J., Liboriussen, T. & Christensen L.G. 1987. Danish crossbreeding experiments. In: Research in Cattle Production, Danish Status and Perspective, Contribution in honour of A. Neimann-Sørensen 1. May 1987. Det kgl. danske Landhusholdningsselskab, København, 67-78.

Pedersen, J. 1980. Forlængelse af dellaktationer. 503. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 150 pp.

Rendel, J.M. 1953. Heterosis. American Naturalist. 87, 129-138.

Rincon, E.J. 1975. Cf. McDowell (1982). Comparative first lactation production traits of purebred and crossbred dairy cattle. M.S. Thesis, North Carolina State University, Raleith, North Carolina, USA.

Rincon, E.J., Schermerhorn, E.C., McDowell, R.E., and McDaniel, B.T. 1982. Estimation of genetic effect on milk yield and constituent traits in purebred and crossbred dairy cattle. J. Dairy Sci. 65, 848-856.

Robertson, A. 1949. Crossbreeding experiments with dairy cattle. Anim. Breed. Abstr. 17, 201-208.

Robertson, A. 1971. Optimum utilisation of genetic material with special reference to cross-breeding in relation to other methods of genetic improvement. Introductory report. Xth Internat. Cong. Anim. Prod. 17.-23. juli 1971. Paris, Frankrig, 57-68.

Robertson, A. & Mason, I.L. 1945. A genetic analysis of the Red Danish breed of cattle. Agta Agric. Scand. 4, 257-265.

Robison, O.W., Kelly, M.G., McDaniel, B.T. & McDowell, R.E. 1980. Genetic parameters of body size in purebred and crossbred dairy cattle. J. Dairy Sci. 63, 1887-1899.

Robison, O.W., McDaniel, B.T. & Rincon, E.J. 1981. Estimation of direct and maternal additive and heterotic effects from crossbreeding experiments in animals. J. Anim. Sci. 52, 44-50.

Rottensten, K. 1961. Indavl og slægtskab indenfor den Røde danske Malkerace. Årsberetning 1961. Inst. for Sterilitetsforskning, Kgl. Vet. Landbohøjsk., 5-18.

Rottensten, K. & Andersen, H. 1959. Seminavlens indflydelse på udvalg, slægtskab og indavl indenfor den Røde danske Malkerace. Årsberetning 1959. Inst. for Sterilitetsforskening, Kgl. Vet. Landbohøjsk., 265-299.

Sheridan, A.K. 1980. A new explanation for egg production in crosses between White Leghorns and Australorps. British Poultry Sci. 21, 85-88.

Sheridan, A.K. 1981. Crossbreeding and heterosis. Anim. Breed. Abstr. 49, 131-144.

Shull, G.H. 1948. What is "heterosis"? Genetics 33, 439-446.

Shull, G.H. 1952. Beginnings of the heterosis concept. In Heterosis (ed. J.W. Gowen). Hafner, New York, 14-48.

Skjervold, H. 1970. Avlsmæssig beredskap. Buskap og avdrått, 22, 230-232.

Skjervold, H. & Ødegaard, A. 1979. Preliminary results from the use of Canadian, British and USA Friesian Bulls on the Norwegian Red cattle population. 30th Ann. Meeting, EAAP, Harrogate, 4 pp.

Smith, C. 1964. The use of specialised sire and dam lines in selection for meat production. Anim. Prod. 6, 337-344.

Syrstad, O. 1985. Heterosis in Bos taurus x Bos indicus crosses. Livest. Prod. Sci. 12, 299-307.

Syrstad, O. 1986. Utilization of heterosis in Bos taurus x Bos indicus crosses for milk production. World Review of Anim. Prod. XXII, 21-25.

Touchberry, R.W. 1970. A comparison of the general merits of purebred and crossbred dairy cattle resulting from twenty years (four generations) of cross breeding. Nineteenth Annual Session. National Poultry Breeders Roundtable. 6.-7. maj 1970. Kansas City, Missouri, USA, 18-63.

Touchberry, R.W. 1978. A comparison of the general merits of purebred and crossbred dairy cattle resulting from twenty years (four generations) of crossbreeding. Proc. of a symp. held at the Warsaw Agric. Univ., Poland, 107-140.

Turton, J.D. 1981. Crossbreeding of dairy cattle - a selective review. Anim. Breed. Abstr. 49, 293-300.

Vesely, J.A., McAllister, A.J., Lee, A.J., Batra, T.R., Lin, C.Y., Roy, G.L., Wauthy, J.M. & Winter, K.A. 1986. Reproductive performance of crossbred and purebred dairy cows. J. Dairy Sci. 69, 518-526.

Williams, W. 1959. Heterosis and the genetics of complex characters. Nature 184, 527-530.

Witt, M., Werhann, E. & Pfleider, U. 1973. Ergebnisse eines langjähringen Kreuzungsversuches mit dem Schwartbunt- und Jerseyrind. Z. Tierzücht. Züchtbiol. 90, 16-24.

Wright, S. 1977. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 3. Experimental results and evolutionary deductions. Univ. Chicago Press.

Young, L.D., Dickerson, G.E., Ch'ang, T.S. & Ewans, R. 1986. Heterosis retention in sheep crossbreeding. In: 3rd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Lincoln, Nebraska, USA, IX, 497-508.

Zirkle, C. 1952. Early ideas on inbreeding and crossbreeding. In Heterosis (ed. J.W. Gowen). Hafner, New york, 1-13.

Ødegaard, A. 1980. Results with Friesian and Holstein import in Norway. Nordic Symposium on Crossbreeding of Dairy Cattle. Edinburgh, 9 pp.

APPENDIKS

Tabel A.1 Antal kælvninger fordelt på år og far til de fødte kalve.
Number of calvings by year and sire of the calves.

Tyrens navn		Kalvens fødselsår Birth year of calves										
Name of Sire		1973	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
FA	Inssi	78	66										
	Opli		63	52									
	Pilatus		30	90	50								
	Okka				8								
	Silta				67	54							
	Noster					83	66						
	Sora						70	60					
	Veto							73	50	5			
	Uisti								85	58			
	Nieman									59	55		
	Yllætys										76	36	
	Era											38	2
	Tarilammen											42	
	Yra												47
	Ære												24
	Ape												32
RDM	Holm	8	15										
	Jeff		9	12									
	Klos			17	27	29							
	Vano				12	9							
	Banko					45	34						
	Tito						73	28					
	Bank							80	5				
	Elm								29	5			
	Jacob								68	18			
	Bram									97	49		
	Give										55	39	
	Løba										20	36	
	Gert											10	31
	Renbæk											23	42
	Dug											20	21
	Tango												15
	Kjeld												11
HF	Stern	29	78										
	Horst		79	86									
	Design			71									
	Senator			18	49								
	Hov-hov				104	50							
	Ivan Al					97	45						
	Oskar						74	35					
	Galaxy							84	46				
	Skyboy								80	31			
	Abel									96	66		
	Neptun										30	19	
	Bart										18	52	
	Arnold										13	40	
	Sun											9	50
	Terry											1	49
	Jess												43

Tabel A.2 Antal kælvninger fordelt på kælvningsår og køernes far.
Number of calvings distributed on year and sire of the cows.

Tyrens navn / Name of Sire	Kalvens fødselsår / Birth year of calves 1973	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
FA												
Inssi			19	35	31	20	4					
Olpi				16	40	32	23	12	10	6	6	3
Pilatus				1	22	44	32	17	12	3	1	
Okka						3	2	2	1			
Silta						17	40	29	19	10	7	4
Noster							29	52	45	26	11	4
Sora								19	36	27	19	11
Veto									16	38	35	23
Uisti										25	40	31
Nieman											16	32
Yllætys												24
RDM												
Holm			1	7	6	3	3					
Jeff				1	6	4	1	1				
Klos					1	12	23	11	5	2	1	1
Vano						4	4	5	2	1		
Banko							12	24	18	9	7	
Tito								19	21	12	9	6
Bank									17	22	7	1
Elm										14	8	5
Jacob										18	22	13
Bram											28	30
Give												25
Løba												8
HF												
Stern			14	25	32	18		3	1			
Horst				15	50	47	27	10	6	2	1	1
Design					23	23	20	14	8	4	2	1
Senator					9	25	21	14	7	4	3	2
Hov-hov						52	58	56	35	24	14	9
Ivan Al							29	42	41	27	11	5
Oskar								26	34	25	12	4
Galaxy									27	43	19	7
Skyboy										36	39	22
Abel											46	66
Neptun												15
Bart												8
Arnold												5

Tabel A.3 Antal påbegyndte laktationer fordelt på kontrolgrupper og krydsningskombinationer indenfor generationsnummer.
Number of initiated lactations distributed on control groups and combination of crosses within generations.

Kontrolgrupper Control groups	**Racernes genandele** The breed's gene proportion 1/2 1/4 1/8 1/16 1/32 1/32	**Antal kælvninger** Number of calvings	**I alt** Total
Finsk Ayrshire (FA) Finnish Ayrshire (FA)	FA x FA x FA x FA x FA x FA	206	206
RDM (RD) Red Danish (RD)	RD x RD x RD x RD x RD x RD	313	313
SDM (DF) og	DF x DF x DF x DF x DF x DF	46	
Holstein Friesian (HF)	HF x DF x DF x DF x DF x DF	123	
	HF x HF x DF x DF x DF x DF	85	
Danish Friesian (DF) and	HF x HF x HF x DF x DF x DF	41	
Holstein Friesian (HF)	HF x HF x HF x HF x DF x DF	7	
	HF x HF x HF x HF x HF x DF	1	303
Krydsninger Crossbreds			
1. generation	FA x RD x RD x RD x RD x RD	431	
1st generation	HF x RD x RD x RD x RD x RD	578	1009
2. generation	FA x HF x RD x RD x RD x RD	316	
2nd generation	RD x FA x RD x RD x RD x RD	115	
	RD x HF x RD x RD x RD x RD	146	
	HF x FA x RD x RD x RD x RD	270	847
3. generation	FA x RD x FA x RD x RD x RD	47	
3rd generation	FA x HF x FA x RD x RD x RD	95	
	RD x FA x HF x RD x RD x RD	48	
	RD x HF x FA x RD x RD x RD	34	
	HF x FA x HF x RD x RD x RD	74	
	HF x RD x HF x RD x RD x RD	85	
	HF x HF x FA x RD x RD x RD	2	385
4. generation	FA x RD x HF x FA x RD x RD	3	
4th generation	FA x HF x FA x HF x RD x RD	8	
	FA x FA x HF x FA x RD x RD	8	
	RD x FA x RD x FA x RD x RD	4	
	RD x FA x HF x FA x RD x RD	6	
	RD x HF x FA x HF x RD x RD	3	
	RD x HF x RD x HF x RD x RD	12	
	RD x RD x FA x HF x RD x RD	3	
	RD x RD x HF x FA x RD x RD	2	
	HF x FA x HF x FA x RD x RD	3	
	HF x RD x FA x HF x RD x RD	1	
	HF x GF x FA x HF x RD x RD	5	
	HF x HF x RD x HF x RD x RD	1	59
5. generation 5th generation	HF x RD x FA x HF x FA x RD	1	1

Tabel A.4 F_1-heterosis og heterosis og rekombinationseffekt ved 2- og 3-race rotationskrydsning. Fuldstændige 305-dages laktationer.
F_1-heterosis and heterosis and recombination effect by 2- and 3-breed rotational crossing. Complete 305 days lactations.

	Avlsværdi Breeding value	Heterosis: Forventet Heterosis Expected		Heterosis: Opnået Heterosis Obtained		Rekombinationseffekt Recombination effect		Genotypisk[1] værdi Genotypic[1] value
	kg	kg	%	kg	%	kg	%	kg
Mælk, Milk								
FAxRD	5598	-	-	486	8.7	-	-	6084 (5620)
HFxRD	5927	-	-	210	3.5	-	-	6137 (6233)
FAxHF	5905	-	-	820	13.9	-	-	6725 (6233)
Rotation, Rotation								
FA & RD	5598	324	5.8	-13	-0.2	-337	-6.0	5585 (5620)
HF & RD	5927	140	2.4	-389	-6.6	-529	-8.9	5538 (6233)
FA & HF	5905	547	9.3	-166	-2.8	-713	-12.1	5739 (6233)
FA, RD & HF	5810	435	7.5	-242	-4.2	-677	-11.7	5568 (6233)
Smørfedt, Fat								
FAxRD	229		-	22.3	9.8	-	-	251 (230)
HFxRD	236		-	9.8	4.2	-	-	246 (242)
FAxHF	235	-	-	23.6	10.1	-	-	258 (242)
Rotation, Rotation								
FA & RD	229	14.9	6.5	7.5	3.3	-7.4	-3.2	236 (230)
HF & RD	236	6.5	2.3	-10.7	-4.5	-17.2	-7.3	225 (242)
FA & HF	235	15.7	6.7	-5.8	-2.5	-21.5	-9.1	229 (242)
FA, RD & HF	233	16.0	6.9	-3.7	-1.6	-19.7	-8.5	229 (242)
Protein, Protein								
FAxRD	195	-	-	19.6	10.1	-	-	214 (203)
HFxRD	205	-	-	7.2	3.5	-	-	213 (208)
FAxHF	197	-	-	30.0	15.2	-	-	227 (208)
Rotation, Rotation								
FA & RD	195	13.1	6.7	1.0	0.5	-12.1	-6.2	196 (203)
HF & RD	205	4.8	2.3	-13.7	-6.7	-18.5	-9.0	192 (208)
FA & HF	197	20.0	10.2	-5.0	-2.5	-25.0	-12.7	192 (208)
FA, RD & HF	199	16.3	8.2	-7.5	-3.8	-23.8	-12.0	191 (208)

1) **I parentes bedste forældrerace.** In brackets best parental breed.

Tabel A.5 F_1-heterosis og heterosis og rekombinationseffekt ved 2- og 3-race rotationskrydsning. Fuldstændige og forlængede 305-dages laktationer.
F_1-heterosis and heterosis and recombination effect by 2- and 3-breed rotational crossing. Complete and incomplete 305 days lactations.

	Avls-værdi Breeding value	Heterosis Forventet Expected		Heterosis Opnået Obtained		Rekombinationseffekt Recombination effect		Genotypisk[1] værdi Genotypic[1] value	
	kg	kg	%	kg	%	kg	%	kg	
Mælk, Milk									
FAxRD	5398	-	-	411	7.6	-	-	5809	(5722)
HFxRD	5551	-	-	318	5.7	-	-	5869	(5927)
FAxHF	5775	-	-	674	11.7	-	-	6449	(5927)
Rotation, Rotation									
FA & RD	5398	274	5.1	51	1.0	-223	-4.1	5449	(5722)
HF & RD	5551	212	3.8	-114	-2.1	-326	-5.9	5437	(5927)
FA & HF	5775	449	7.8	22	0.4	-427	-7.4	5797	(5927)
FA, RD & HF	5574	402	7.2	-16	-0.3	-418	-7.5	5558	(5927)
Smørfedt, Fat									
FAxRD	221.6	-	-	19.9	9.0	-	-	241.5	(228.0)
HFxRD	222.7	-	-	14.8	6.6	-	-	237.5	(230.3)
FAxHF	229.2	-	-	20.7	9.0	-	-	249.9	(230.3)
Rotation, Rotation									
FA & RD	221.6	13.3	6.0	8.5	3.8	-4.8	-1.9	230.1	(228.0)
HF & RD	222.7	9.9	4.4	-1.1	-0.5	-11.0	-4.9	221.6	(230.3)
FA & HF	229.2	13.8	6.0	2.2	1.0	-11.6	-5.1	231.4	(230.3)
FA, RD & HF	224.5	15.9	7.1	4.2	1.9	-11.7	-5.2	228.7	(230.3)
Protein, Protein									
FAxRD	187.9	-	-	17.0	9.0	-	-	204.9	(189.3)
HFxRD	191.5	-	-	12.1	6.3	-	-	203.6	(196.5)
FAxHF	192.9	-	-	25.6	13.3	-	-	218.5	(196.5)
Rotation, Rotation									
FA & RD	187.9	11.3	6.0	3.3	1.8	-8.0	-4.3	191.2	(189.3)
HF & RD	191.5	8.1	4.2	-3.7	-1.9	-11.8	-6.2	187.8	(196.5)
FA & HF	192.9	17.1	8.8	3.3	1.7	-13.8	-7.2	196.2	(196.5)
FA, RD & HF	190.7	15.7	8.2	1.3	0.7	-14.4	-7.6	192.0	(196.5)

1) **I parentes bedste forældrerace.** In brackets best parental breed.

Tabel A.6 F_1-heterosis og heterosis og rekombinationseffekt ved 2- og 3-race rotationskrydsning. Ydelse pr. 365 foderdage i tre år fra 1. kælvning.
F_1-heterosis and heterosis and recombination effect by 2- and 3-breed rotational crossing. Yield per 365 days in the herd in three years from 1st calving.

	Avls-værdi Breeding value	**Heterosis** Forventet Opnået Heterosis Expected Obtained				**Rekombinationseffekt** Recombination effect		**Genotypisk[1] værdi** Genotypic[1] value
	kg	kg	%	kg	%	kg	%	kg
Mælk, Milk								
FAxRD	5595	-	-	388	6.9	-	-	5983 (5627)
HFxRD	6026	-	-	224	3.7	-	-	6250 (6424)
FAxHF	5993	-	-	775	12.9	-	-	6768 (6424)
Rotation, Rotation								
FA & RD	5595	259	4.6	132	2.4	-127	-2.3	5727 (5627)
HF & RD	6026	149	2.5	-153	-2.5	-302	-5.0	5873 (6424)
FA & HF	5993	517	8.6	171	2.9	-346	-5.8	6164 (6424)
FA, RD & HF	5871	398	6.8	66	1.1	-332	-5.7	5937 (6424)
Smørfedt, Fat								
FAxRD	238	-	-	17.5	7.4	-	-	256 (241)
HFxRD	245	-	-	14.1	5.8	-	-	259 (248)
FAxHF	242	-	-	18.1	7.5	-	-	260 (248)
Rotation, Rotation								
FA & RD	238	11.7	4.9	9.6	4.0	-2.1	-0.9	248 (241)
HF & RD	245	9.4	3.8	0.2	0.1	-9.2	-3.8	245 (248)
FA & HF	242	12.1	5.0	-14.9	-6.2	-27.0	-11.2	230 (248)
FA, RD & HF	242	14.2	5.9	-2.3	-1.0	-16.5	-6.8	240 (248)
Protein, Protein								
FAxRD	200	-	-	20.6	10.3	-	-	221 (212)
HFxRD	211	-	-	14.4	6.8	-	-	225 (212)
FAxHF	198	-	-	36.0	18.2	-	-	234 (209)
Rotation, Rotation								
FA & RD	200	13.7	6.9	6.7	3.4	-7.0	-3.5	207 (212)
HF & RD	211	9.6	4.6	-3.8	-1.8	-13.4	-6.4	207 (212)
FA & HF	198	24.0	12.2	1.8	0.9	-22.2	-11.2	200 (209)
FA, RD & HF	203	20.4	10.0	2.1	1.0	-18.3	-9.0	205 (212)

1) **I parentes bedste forældrerace.** In brackets best parental breed.

Tabel A.7 F_1-heterosis og heterosis og rekombinationseffekt ved 2- og 3-race rotationskrydsning. Gennemsnitlig ydelse pr. år i tre år fra 1. kælvning.
F_1-heterosis and heterosis and recombination effect by 2- and 3-breed rotational crossing. Average yearly yield in three years from 1st calving.

	Avls-værdi Breeding value	Heterosis: Forventet Heterosis Expected		Heterosis: Opnået Heterosis Obtained		Rekombinationseffekt Recombination effect		Genotypisk[1] værdi Genotypic[1] value	
	kg	kg	%	kg	%	kg	%	kg	
Mælk, Milk									
FAxRD	4337	-	-	285	6.6	-	-	4622	(4997)
HFxRD	3853	-	-	1111	28.8	-	-	4964	(4028)
FAxHF	4513	-	-	1149	25.5	-	-	5662	(4997)
Rotation, Rotation									
FA & RD	4337	190	4.4	524	12.1	334	7.7	4861	(4997)
HF & RD	3853	741	19.2	609	15.8	-132	-3.4	4462	(4028)
FA & HF	4513	766	17.0	1682	37.3	916	20.3	6195	(4997)
FA, RD & HF	4234	730	17.2	1209	28.6	479	11.3	5443	(4997)
Smørfedt, Fat									
FAxRD	183	-	-	13.6	7.4	-	-	197	(208)
HFxRD	156	-	-	49.0	31.4	-	-	205	(159)
FAxHF	180	-	-	41.1	22.8	-	-	221	(208)
Rotation, Rotation									
FA & RD	183	9.1	5.0	24.4	13.3	15.3	8.4	207	(208)
HF & RD	156	32.7	20.9	28.7	18.4	-4.0	-2.6	185	(159)
FA & HF	180	27.4	15.2	54.9	30.5	27.5	15.3	235	(208)
FA, RD & HF	173	29.7	17.2	46.3	26.8	16.6	9.6	207	(208)
Protein, Protein									
FAxRD	151	-	-	13.3	8.8	-	-	164	(166)
HFxRD	137	-	-	36.7	26.8	-	-	174	(137)
FAxHF	152	-	-	40.6	26.7	-	-	193	(166)
Rotation, Rotation									
FA & RD	151	8.9	5.9	19.9	13.2	11.0	7.3	171	(166)
HF & RD	137	24.5	17.9	20.6	15.0	-3.9	-2.8	158	(137)
FA & HF	152	27.0	17.8	51.6	33.9	24.6	16.8	204	(166)
FA, RD & HF	147	25.9	17.6	39.5	26.9	13.6	9.3	178	(166)

1) **I parentes bedste forældrerace.** In brackets best parental breed.

Tabel A.8 Forskelle mellem gruppeeffekter predikteret ud fra dominansmodellen (D) og modellen med både dominans og AxA-vekselvirkning (D+AxA) på den ene side og de direkte beregnede gruppeeffekter på den anden side. Fuldstændige og forlængede 305-dages laktationer (datasæt B).
Differences between group effects predicted from the dominance model (D) and the model which includes both dominance and AxA-epistasis (D+AxA) on the one hand and the directly estimated group effects on the other. Complete and extended 305-days lactations (dataset B).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Mælk, kg** Milk, kg		**Smørfedt, kg** fat, kg		**Protein, kg** Protein, kg	
		D	D+AxA	D	D+AxA	D	D+AxA
FA_u	0	3	-2	-3.0	-2.4	-1.3	-1.4
$FAxFA_u$ 1)	1-4	-36	-6	-0.5	0.2	-0.8	0.1
RD_u	0	57	20	1.6	0.6	1.7	0.3
$RDxRD_u$ 1)	1-4	-299	-48	-8.3	-1.0	-9.8	-0.8
DF_u	0	-10	-5	-0.6	-0.3	-0.4	-0.2
$HFxDF_u$ 1)	1-4	-2	0	0.1	0.2	-0.1	0
$FAxRD_u$	1	-73	-28	-3.5	-1.6	-2.3	-0.7
FA & RD 2)	2-4	25	28	-1.0	1.0	0.9	0.9
$HFxRD_u$	1	12	8	1.0	0.5	0.3	0.2
HF & RD 2)	2-4	77	-27	2.9	-2.0	3.5	-0.5
$HFx(FAxRD_u)$	2	-69	-8	-3.5	-0.2	-2.3	-0.1
$FAx(HFxRD_u)$	2	64	33	4.4	2.0	2.0	0.8
RD, FA & HF 2)	3-4	144	16	4.1	0.7	4.1	0.1

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

Tabel A.9 Forskelle mellem gruppeeffekter predikteret ud fra dominansmodellen (D) og modellen med både dominans og AxA-vekselvirkning (D+AxA) på den ene side og de direkte beregnede gruppeeffekter på den anden side. Ydelse pr. 365 foderdage i tre år fra 1. kælvning (datasæt C).
Differences between group effects predicted from the dominance model (D) and the model which includes both dominance and AxA-epistasis (D+AxA) on the one hand and the directly estimated group effects on the other. Yield per 365 days in the herd from 1st calving and three years ahead (dataset C).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Mælk, kg** Milk, kg		**Smørfedt, kg** fat, kg		**Protein, kg** Protein, kg	
		D	D+AxA	D	D+AxA	D	D+AxA
FA_u	0	118	94	2.0	-0.2	4.8	2.4
$FAxFA_u$ 1)	1-3	-36	-12	-2.0	-0.5	-1.8	-0.4
RD_u	0	172	86	6.2	2.9	8.3	3.5
$RDxRD_u$ 1)	1-3	-201	-46	-4.6	-0.2	-9.2	-1.8
DF_u	0	90	53	3.4	1.6	4.3	1.9
$HFxDF_u$ 1)	1-3	-4	8	-0.3	0.4	-0.9	0.1
$FAxRD_u$	1	-74	-31	-3.5	-2.0	-3.3	-1.5
FA & RD 2)	2-3	-115	-62	-4.8	-1.2	-3.1	-1.4
$HFxRD_u$	1	4	1	1.0	0.7	0.1	0.3
HF & RD 2)	2-3	81	-48	0.6	-3.5	3.0	-2.4
$HFx(FAxRD_u)$	2	-122	-19	-6.8	-1.9	-6.1	-1.6
$FAx(HFxRD_u)$	2	114	44	5.5	3.3	4.3	2.4
RD, FA & HF 2)	3	60	5	10.3	0.5	7.0	0.1

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

Tabel A.10 Forskelle mellem gruppeeffekter predikteret ud fra dominansmodellen (D) og modellen med både dominans og AxA--vekselvirkning (D+AxA) på den ene side og de direkte beregnede gruppeeffekter på den anden side. Årlig totalydelse i tre år fra 1. kælvning (datasæt D).
Differences between group effects predicted from the dominance model (D) and the model which includes both dominance and AxA-epistasis (D+AxA) on the one hand and the directly estimated group effects on the other. Yearly total yield in three years from 1st calving (dataset D).

Racekombination Breed combination	**Generation** Generation	**Mælk, kg** Milk, kg		**Smørfedt, kg** fat, kg		**Protein, kg** Protein, kg	
		D	D+AxA	D	D+AxA	D	D+AxA
FA_u	0	-176	-2	-7.8	-1.9	-7.1	-2.1
$FAxFA_u$ 1)	1-3	66	28	2.1	1.0	2.2	1.2
RD_u	0	-38	11	-2.1	-0.4	-1.7	-0.4
$RDxRD_u$ 1)	1-3	-14	-91	1.6	-2.5	-0.3	-2.9
DF_u	0	-67	-33	-2.8	-1.6	-2.6	-1.4
$HFxDF_u$ 1)	1-3	-20	-25	-1.1	-0.9	-0.8	-0.8
$FAxRD_u$	1	28	78	0.8	2.8	1.1	2.7
FA & RD 2)	2-3	-408	-105	-16.4	-2.8	-13.1	-3.1
$HFxRD_u$	1	-24	-59	-0.4	-1.9	-0.6	-1.8
HF & RD 2)	2-3	460	197	17.5	7.2	14.9	6.6
$HFx(FAxRD_u)$	2	-98	107	-5.7	3.5	-3.4	3.4
$FAx(HFxRD_u)$	2	131	-147	5.8	-5.1	3.8	-4.8
RD, FA & HF 2)	3	-430	-26	-11.5	-0.9	-11.4	-0.9

1) **Fortrængningskrydsning med gener fra forsøgstyre.**
Grading up with genes from experimental sires.

2) **Rotationskrydsning.** Rotational crossing.

Tabel A.11 Den samlede race- og krydsningseffekt for kælvnings- og fødselsegenskaber ved 1. kælvning ved forskellig racesammensætning af ko og kalv.
The aggregate effect of breed and crossbreeding for traits associated with 1st calving at different breed combination of cow and calf.

Kalvens race Far Mor Breed of calf Sire Dam	Kælvnings-besvær, % Calving diffic., %	Dødfødsler, % Still-birth, %	Tilbageh. efterb., % Retained placenta, %	Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	Kalvens vægt, kg weight of calf, kg
FA x FA	-13.0	-14.7	-7.0	-0.8	-1.0
RD x RD	0	0	0	0	0
HF x HF	-3.5	-9.7	-4.5	-1.5	4.7
FA x RD	3.1	0.5	-3.4	-1.2	1.8
RD x FA	10.6	-3.8	-11.4	-5.2	0.9
FA x HF	9.6	-1.9	2.2	-0.2	3.8
HF x FA	8.8	-5.6	-12.6	-5.3	1.0
RD x HF	20.7	-3.2	2.6	-0.2	3.9
HF x RD	12.4	-2.5	-4.2	-1.4	1.9
FA x FAxRD	-24.5	-14.2	-0.6	1.2	1.3
FA x FAxHF	-11.1	-9.8	-0.1	1.7	1.1
FA x HFxRD	-9.7	-4.8	-3.0	-1.3	2.1
RD x FAxRD	-14.2	-8.9	-1.2	-0.4	1.4
RD x FAxHF	6.2	-4.9	-2.2	-0.6	2.1
RD x HFxRD	-5.8	-5.7	-1.1	-0.7	1.3
HF x FAxRD	-8.9	-11.1	-3.9	-1.1	2.4
HF x FAxHF	-6.8	-9.1	-6.3	-1.2	2.5
HF x HFxRD	-11.7	-10.2	-6.8	-2.0	2.6
Rotation FA & RD	-10.7	-8.5	-2.9	-0.7	1.3
Rotation FA & HF	-2.9	-7.6	-3.8	-0.7	2.0
Rotation HF & RD	-0.2	-6.4	-3.0	-1.2	2.2
Rotation FA, RD & HF	-4.4	-7.3	-3.1	-0.9	2.0

Tabel A.12 Den samlede race- og krydsningseffekt for kælvnings- og fødselsegenskaber ved 2. og senere kælvninger ved forskellig racesammensætning af ko og kalv.
The aggregate effect of breed and crossbreeding for traits associated with 2nd and later calvings at different breed combination of cow and calf.

Kalvens race Far (Sire)		Mor (Dam)	Kælvningsbesvær, % Calving diffic., %	Dødfødsler, % Stillbirth, %	Tilbageh. efterb., % Retained placenta, %	Drægtighedsperiode, dage Gestation length, days	Kalvens vægt, kg weight of calf, kg
FA	x	FA	-1.3	-0.3	7.0	-1.3	-1.8
RD	x	RD	0	0	0	0	0
HF	x	HF	0.4	-6.3	-21.1	-1.3	1.5
FA	x	RD	-0.8	-0.4	-2.3	-1.6	0.3
RD	x	FA	0.5	3.6	-5.2	-1.4	-0.6
FA	x	HF	6.0	-11.2	-33.3	0.9	-0.5
HF	x	FA	4.7	1.6	0.7	-0.5	0.4
RD	x	HF	4.1	-14.9	-51.3	1.2	-0.2
HF	x	RD	1.4	-6.1	-14.5	-0.3	1.6
FA	x	FAxRD	-2.1	-2.2	5.1	-2.1	-1.2
FA	x	FAxHF	-1.0	-1.3	4.1	-0.4	-0.2
FA	x	HFxRD	-0.1	-1.4	0	-2.4	-0.6
RD	x	FAxRD	-0.8	-0.1	0.2	-1.4	-0.8
RD	x	FAxHF	-1.1	-1.2	-11.0	-0.3	0.5
RD	x	HFxRD	-0.7	-3.0	-7.8	-1.4	-0.7
HF	x	FAxRD	2.0	-4.0	-4.0	-1.0	0.5
HF	x	FAxHF	-0.9	2.1	7.0	-1.1	1.9
HF	x	HFxRD	-1.9	-1.7	0	-2.8	1.0
Rotation FA & RD			-1.0	-0.3	0.7	-1.7	-0.7
Rotation FA & HF			1.0	-1.2	-1.3	-0.5	0.6
Rotation HF & RD			0	-4.9	-12.9	-1.3	0.3
Rotation FA, RD & HF			0.1	-2.1	-4.5	-1.2	0.1

Tabel A.13 Heterosis for det samlede udbytte ved varierende prisforhold. D = F_1-heterosis fra dominansmodellen. D+AxA = opnået heterosis ved 3-race rotationskrydsning fra modellen med rekombinationseffekter. ± 20% indikerer en prisændring på 20% i forhold til den anvendte standard pris (S)
Heterosis for total merit at different pricelevels. D = F_1-heterosis from the dominance model. D+AxA = obtained heterosis at 3-breed rotational crossing from the model with recombination effects. ± 20% indicates a 20% change of the price compaired to the standard price (S).

Alle sygdomme All diseases	**Grovfoder** Roughage	**Produktionsfoder** Feedest for production	**Kød**[1] Meat	**Mælk** Milk	**Heterosis, %** D	D+AxA
S	S	S	S	S	21.2	34.6
+20%					20.8	34.2
	+20%				21.8	34.9
		+20%			21.0	35.0
			+20%		19.7	31.9
				+20%	20.7	32.6
-20%					21.6	34.9
	-20%				20.8	34.3
		-20%			21.4	34.2
			-20%		23.0	37.8
				-20%	22.5	39.4
	+20%	+20%			21.6	35.4
			+20%	+20%	19.6	30.8
	-20%	+20%			20.5	34.6
			-20%	+20%	21.9	34.6
		+20%		+20%	20.8	32.4
		+20%	+20%		19.4	32.1
			+20%	-20%	20.0	34.5
-20%				+20%	20.9	32.9
+20%				-20%	21.9	38.8
	-20%	+20%		+20%	20.2	32.7
+20%	+20%	+20%			21.1	34.9
+20%		+20%		-20%	21.5	40.2
+20%	+20%	+20%	+20%	+20%	19.3	30.4
-20%	-20%	-20%	-20%	-20%	24.9	42.5

1) **Værdi af både slagtede og overlevne køer.**
Value of both slaghtered and survived cows.