

## INTEELTTOENAME BY DIE S.A. VLEISMERINO EN DIE VERBAND MET KUDDEGROOTTE

Ontvangs van MS. 3.2.78

F. de K. Kotzé en J.W. Nel

Departement Direproduksie, Universiteit van Pretoria, Pretoria, 0002

(Key words: *inbreeding, flock size*)

(Sleutelwoorde: *inteling, kudde-grootte*)

**SUMMARY:** THE RATE OF INCREASE IN INBREEDING IN THE S.A. MUTTON MERINO AND THE RELATIONSHIP WITH FLOCK SIZE.

Pedigrees of 2 291 lambs born during 1971 and 1972 were employed in an estimation of the inbreeding coefficient of the S.A. Mutton Merino breed. Pedigrees were extended in 4 lines from the grand parents up to and inclusive of the sixth generation. Current as well as long term inbreeding was calculated. The frequency of parent-offspring matings was 1:55 while one out of every 26 matings was between half-sibs. No full-sib matings occurred. These closely related matings resulted in current inbreeding of 0,94%. The long term inbreeding amounted to 2,66% which was in part due to deliberate line-breeding. The total inbreeding of 3,60% over 6 generations implies a rise in inbreeding of almost 15% per century. No relationship was evident between flock size and increase in inbreeding possibly on account of the fact that inbreeding was purposely avoided in the smaller flocks.

### OPSOMMING:

Vir die beraming van die inteeltkoëffisiënt van die Suid-Afrikaanse Vleismerino ras is gebruik gemaak van 2 291 stambome van lammers wat gedurende 1971 en 1972 gebore is. Die stambome is vanaf die grootouers in 4 lyne uitgebrei tot en met die sesde generasie. Onlangse sowel as langtermyn inteling is bereken. Die frekwensie van ouer-nageslag parings was 1:55 terwyl een uit elke 26 parings tussen halvesibbe was. Geen volsib paring het voorgekom nie. Genoemde nou verwantskapsparings het 'n onlangse inteling van 0,94% tot gevolg gehad. Die langtermyn inteling het 2,66% bedra wat deels die gevolg is van doelgerigte lynteling. Die totale inteelt van 3,60% oor 6 generasies impliseer 'n inteelttoename van nagenoeg 15% per eeu. Geen verband kon gevind word tussen kuddegrootte en inteelttoename nie moontlik vanweë die feit dat inteling doelbewus vermy word in kleiner kuddes.

Uitgebreide navorsingswerk is reeds gedoen om die invloed van inteling op produksie- en reproduksie-eienskappe by verskillende plaasdiere te ondersoek. (Turner & Young, 1969). In die geval van die Peppin Merino in Australië kom Dolling (1970) tot die gevolgtrekking dat 'n ouer-nageslag paring (wat 'n inteeltkoëffisiënt van minstens 25% tot gevolg het) wolproduksie met soveel as 0,45 kg, liggaamsmassa op 12 maande ouderdom met 3,4 kg en lampersentasie van die ooi-nageslag met 25% sal verlaag. Só drastiese degenerasie in produksie kan nie sonder meer geïgnoreer word nie.

Die totale inteling is die som van onlangse inteling en die langtermyn inteling. Met betrekking tot onlangse inteling (verwantskapsparings in die ouerlike en groot-ouerlike generasies) word dit aanvaar dat daar 'n negatiewe verband bestaan met kuddegrootte. Die belangrikste rede hiervoor is 'n hoë ramkoste per lam wat daartoe lei dat 'n beperkte hoeveelheid ramme te lank in die kudde gebruik word. Vanweë die vinnige uitbreiding in die Vleismerino stoetbedryf het 'n groot aantal jong stoeterie tot die bedryf toegetree sodat die gemiddelde grootte van stoetkuddes besonder klein is (Kotzé, 1976). Weens finansiële redes is dit moontlik dat die frekwensie van nou verwantskapsparings onder genoemde omstandighede hoër as normaal mag wees.

Langtermyn-inteling word bereken deur die gemeenskaplike voorouers wat verder terug voorkom as die grootouerlike generasie, te identifiseer. Hieruit is dit duidelik dat lynteling in werklikheid 'n fraksie van die langtermyn-inteling uitmaak. Die prestasies van bekende voorouers soos Rodenberg 236 en 317 en veral die skouprestasies van hul nageslag het wydverspreide lynteling na hierdie gesogte voorouers tot gevolg gehad. Die moontlikheid bestaan dat dit 'n betekenisvolle invloed kon hê op die langtermyninteling van die ras as geheel.

Die aanvaarbaarheid van inteling as 'n teeltstelsel hang nou saam met die standaard van die kudde binne die ras. In 'n ontleiding van die teeltstruktuur van die ras (Kotzé, Nel, Nel & Schoeman, 1977a, 1977b) is stoetkuddes gegroepeer op grond van hul relatiewe belangrikheid om sodoende die verskillende strata van die struktuur te vorm. Die belangrikheid van die kudde hou egter nou verband met die getalsterkte van die kudde soos geïllustreer deur die gemiddelde aantal jaarlikse registrasies per kudde in die onderskeie strata (Tabel 1). Deur die berekening van die onlangse sowel as langtermyn-inteling vir elkeen van die strata in die teeltstruktuur kon nie slegs die inteling in elke stratum bereken word nie maar ook die verband tussen inteling en kuddegrootte ondersoek word.

Tabel 1

Die totale inteling van die S.A. Vleismerinoras in 1971/72

| Kuddetipe*                 | Gemiddelde<br>aantal ram-<br>lammers<br>per kudde<br>geregistreer<br>(per jaar) | Gemiddelde<br>aantal ooi-<br>lammers<br>per kudde<br>geregistreer<br>(per jaar) | Aantal<br>parings<br>(monster-<br>grootte) | Tipe paring          |                     |   |              |                                    |             | Persentasie<br>onlangse<br>inteling | Aantal<br>bande | Persentasie<br>langtermyn<br>inteling | Standaard<br>fout van<br>langtermyn<br>inteling<br>(in %) | Totale<br>inteling<br>(in %) |
|----------------------------|---|---|--|----------------------|---------------------|---|--------------|------------------------------------|-------------|-------------------------------------|-----------------|---------------------------------------|---|------------------------------|
|                            |   |   |  | Vader<br>x<br>dogter | Moeder<br>x<br>seun | Ouer-<br>nageslag<br>as % van<br>totaal | Half-<br>sib | Half-<br>sib<br>as % van<br>totaal | Vol-<br>sib |                                     |                 |                                       |   |                              |
| Telerskuddes 1             | 55,3  | 264,0   | 164  | 0                    | 0                   | 0,00                                    | 7            | 4,27                               | 0           | 0,53                                | 65              | 4,95                                  | 0,64  | 5,48                         |
| Telerskuddes 2             | 48,2  | 118,5   | 236  | 1                    | 1                   | 0,85                                    | 7            | 2,97                               | 0           | 0,48                                | 62              | 3,28                                  | 0,46  | 3,76                         |
| Telerskuddes 3             | 26,2  | 76,3  | 337  | 4                    | 0                   | 1,19                                    | 12           | 3,56                               | 0           | 0,47                                | 58              | 2,15                                  | 0,37  | 2,89                         |
| Telerskuddes 4             | 10,7  | 36,9  | 309  | 11                   | 0                   | 3,56                                    | 16           | 5,18                               | 0           | 1,54                                | 64              | 2,59                                  | 0,50  | 4,13                         |
| Vermenigvuldigerkuddes (H) | 9,7   | 45,4  | 414  | 5                    | 0                   | 1,21                                    | 37           | 8,94                               | 0           | 1,27                                | 110             | 3,32                                  | 0,42  | 4,59                         |
| Vermenigvuldigerkuddes (S) | 0,0   | 14,1  | 177  | 5                    | 0                   | 2,82                                    | 1            | 0,56                               | 0           | 0,42                                | 26              | 1,84                                  | 0,43  | 2,26                         |
| Vermenigvuldigerkuddes (N) | 5,9   | 21,6  | 654  | 15                   | 0                   | 2,29                                    | 9            | 1,38                               | 0           | 0,75                                | 102             | 1,95                                  | 0,26  | 2,70                         |
| Totaal                     |   |   | 2 291                                      | 41                   | 1                   | 1,79                                    | 89           | 3,88                               | 0           |                                     | 487             |                                       |   |                              |
| Gemiddeld                  | 8,6   | 34,1  |  |                      |                     |   |              |                                    |             | 0,94                                |                 | 2,66                                  | 0,16  | 3,60                         |

\*Die verskillende strata van die teeltstruktuur word in volgorde van belangrikheid deur die benamings Telerskuddes (TK) en Vermenigvuldigerkuddes (VK) voorgestel. Die Telerskuddes (TK) is onderverdeel in verskillende klasse op grond van ramvoorsiening in die stoetbedryf terwyl Vermenigvuldigerkuddes (VK) slegs op grond van registrasiepraktyke (Kotzé *et al.* 1977b) soos volg in drie groepe verdeel is:

- VK-H:           Registreer ramme wat slegs in eie stoetkudde as vaders gebruik word  
 VK-S:           Registreer gladnie ramme nie  
 VK-N:           Registreer ramme wat in geen stoetkudde as vaders gebruik word nie.

## Materiaal en prosedure

Vir die berekening van die totale inteelt is 'n 25% monster van alle lammers gebore gedurende 1971 en 1972 geneem (monstergrootte: 2291) en 'n volledige stamboom van elk tot by die grootouerlike generasie verkry. Die stambome is verder in vier lyne uitgebrei tot en met die sesde generasie deurdat óf die moeder óf die vader deur loting ewekansig gekies word om die ouer in die voorgaande generasie daar te stel. So word die moeder of die vader van hierdie dier weer ewekansig gekies om nog 'n vroeër generasie te verteenwoordig. Die proses is telkens herhaal tot en met die sesde generasie.

Omdat ingevoerde diere dikwels in die stambome voorkom en niks bekend is oor die inteeltkoeffisiënt van sulke diere nie, moes 'n aanname gemaak word dat alle ingevoerde diere 'n inteeltkoeffisiënt van nul het en verder dat sodanige diere geen onderlinge verwantskap toon nie. Dit bring egter mee dat die finale waarde van die gemiddelde inteeltkoeffisiënt 'n onderberaming van die werklike situasie sal wees.

Vir die beraming van onlangse inteling is die aantal ouernageslag-, halfsib- en volsibparings aangeteken en die inteling op grond van die bekende metodes (Falconer, 1964) bereken. Die langtermyn-inteling word bereken deur die voorouers te identifiseer wat in 'n betrokke stamboom in beide die vader- en moedergedeeltes voorkom. In 'n vierlyn stamboom is daar dus vier sulke moontlike "bande". Die gemiddelde inteling vir 'n groep diere word dus verkry deur die formule:

$$\frac{1}{2} \times \frac{\text{aantal waargenoeme bande}}{\text{aantal moontlike bande}} \times (1 + \bar{F}_A)$$

waar  $\bar{F}_A$  = gemiddelde inteeltkoeffisiënt van die gemeenskaplike voorouers. (Barker, 1957).

Die standaardfout van die langtermyn-inteling word bereken deur:

$$\sqrt{\frac{pq}{n} \left( \frac{F_x}{p} \right)}$$

waar

- p = proporsie bande voorgekom
- q = (1 - p)
- n = totale aantal moontlike bande
- $F_x$  = totale inteling

(Wright & McPhee, 1925)

## Resultate en bespreking

Fowler (1933) stel dit duidelik dat die gebruik van volledige stambome in die berekening van die gemiddelde inteeltkoeffisiënt van 'n ras of kudde, meer akkurate beramings gee as die sogenaamde "kort metodes" van Wright. Verder word die kort metodes ook nie aanbeveel in gevalle waar die ras 'n kort geskiedenis het nie.

Ten spyte van genoemde feite is daar in hierdie beramings gebruik gemaak van 'n gewysigde "kort metode" waar 'n direkte lyn vanaf elkeen van die grootouers teruggevoer is tot die sesde generasie. Verskeie outeurs het reeds van hierdie metode gebruik gemaak (Mason, 1954; Robertson & Mason, 1954). Die belangrikste rede hiervoor is dat indien volledige stambome tot die sesde generasie of verder teruggevoer moet word, die materiaal haas onhanteerbaar sal raak. Dit kan egter in 'n mate verlig word deur die monstergrootte (aantal diere gemonster) te verklein. Die vraag ontstaan welke metode die kleinste fout tot gevolg sal hê naamlik monstergrootte te verklein of die stamboom self te monster (dus volgens Wright te handel). Dickson & Lush (1933) beweer dat die monsteringsfout in laasgenoemde geval groter is as die monsteringsfout by die loting van die monster self. Hierdie stelling geld vir 'n tweelyn-stamboom soos beskryf deur Wright & McPhee (1925). Die monsteringsfout op die stamboom self word grootliks verminder deur die stambome na vierlyn stambome uit te brei. Dit, tesame met die feit dat daar in die huidige studie 'n besonder groot monster gebruik is (2291 stambome) is genoegsame rede waarom eerder gebruik gemaak is van die gewysigde "kort metodes" van Wright. Venev (1968) vind in 'n vergelykingstudie dat die metodes van Wright en McPhee heeltemal aanvaarbaar is in monsters groter as 500. Die besonder klein standaardfout wat telkens van toepassing is vir die gemiddelde inteeltkoeffisiënt van die ras, (Tabel 1) illustreer verder die wenslikheid van die toepassing van hierdie metode in die geval van 'n groot monster.

Die feit dat die inteeltkoeffisiënt van ingevoerde diere as nul aanvaar word en ook dat daar geen verwantskap tussen hierdie diere bestaan nie, veroorsaak 'n onderberaming van die werklike inteeltkoeffisiënt. Verder is dit belangrik om daarop te let dat alle stambome teruggevoer is vir slegs 6 generasies en *nie* tot die basispopulasie nie. Dit is dus belangrik dat die resultate ten opsigte van die gemiddelde inteelt gesien word in terme van 'n toename in inteelt oor die afgelope 6 generasies. Volgens die beraming van die generasie-interval van die ras (Kotze *et al.* 1977a) is dit ekwivalent aan 'n tydperk van 21 tot 24 jaar.

Die simbool  $\bar{F}_A$  verwys na die gemiddelde inteeltkoeffisiënt van die gemeenskaplike voorouers. Weens die aanname dat ingevoerde diere geheel en al onverwant is en verder dat hierdie diere 'n inteeltkoeffisiënt van nul het, impliseer dit dat die waarde van  $\bar{F}_A$  ook na nul neig. Die bande wat gevorm word tussen die gemeenskaplike voorouers in die vader- en moedergedeeltes van elke stamboom sluit die belangrikste voorouers in 'n groot mate in. Volgens Kotzé (1976) is die belangrikste voorouers meestal ingevoerde diere of hul nageslag. Om hierdie rede is die term  $(1 + \bar{F}_A)$  waarmee die beraamde gemiddelde inteeltkoeffisiënt vermenigvuldig moet word, gelyk aan 1,0 aanvaar, dus  $\bar{F}_A = 0$ . Hierdie aanname sal 'n geringe onderberaming van die werklike situasie tot gevolg hê.

Die frekwensie van nou verwantskapsparings (Tabel 1) is ongeveer 1:55 vir ouer-nageslag parings en 'n heelwat hoër frekwensie van 1:26 vir halfsibparings.

Hierdie gemiddelde syfers vir die twee ontledings stem baie ooreen met syfers van Robertson & Asker (1951) op Jerseys in Nieu-Zeeland. Die frekwensie van ouer-nageslag parings is normaalweg heelwat laer as halfsibparings, wat veroorsaak dat 'n relatief klein monster (aantal stambome) baie fouthoudend kan wees ten opsigte van inteeltberamings. Stewart (1954) rapporteer 'n frekwensie van 1:200 vir ouer-nageslag parings in die Britse Fries terwyl selfs 'n laer frekwensie deur die "NEW ZEALAND DAIRY BOARD" (1973) aangegee word wat die akkuraatheid van sulke beramings in klein monsters onder verdenking plaas.

Dit word algemeen aanvaar dat kuddegrootte die belangrikste enkele faktor is in die verhoging van inteelt. Voor-die-handliggende redes word daarvoor aangevoer waarvan finansiële oorwegings waarskynlik die belangrikste is. Klein stoetkuddes kan duur stoetramme nie bekostig nie, en die ramme wat dan wel aangekoop word moet minstens genoeg gebruik word om die kapitale uitleg te regverdig. Dit is normaalweg die rede wat aangevoer word waarom inteling 'n groot probleem in kleiner kuddes is. In die huidige studie is dit interessant om te let op die feit dat die VK-S kuddes (Tabel 1) wat die kleinste stoetkuddes in die ras is, die laagste persentasie onlangse inteling getoon het. Die rede hiervoor is blykbaar dat telers met relatief klein kuddes bewus is van die gevare van inteling en dit dan doelbewus vermy. Dit blyk dat die relatief klein kuddes wat van hul eie aandeel as vaders gebruik (TK-4 en VK-H) die grootste persentasie verwantskapsparings, en dus onlangse inteling, getoon het.

Then spyte van hierdie tendens bestaan daar tog 'n verband tussen kuddetipe en die voorkoms van halfsib- of ouer-nageslag parings soos deur die volgende geïllustreer.

- (1) Die voorkoms van halfsibparings is die laagste in klein kuddes wat nie van hul eie aandeel as vaders gebruik nie (VK-S en VK-N).
- (2) Die voorkoms van halfsibparings was die hoogste in kleiner kuddes wat wel van hul eie aandeel as vaders gebruik (VK-H en TK-4).
- (3) Die voorkoms van ouer-nageslag parings is die hoogste in klein kuddes (TK-4, VK-S en VK-N) waarskynlik vanweë finansiële redes. Ramme kan normaalweg in kleiner kuddes nie so vinnig vervang word as wat wenslik is nie.
- (4) Die voorkoms van ouer-nageslag parings is laag in daardie kuddes (hoofsaaklik groter kuddes) waar 'n relatief hoë voorkoms van halfsibparings is. Die enigste uitsondering is daardie kleiner kuddes wat al 'n relatief goeie posisie in die teeltstruktuur kon inneem (TK-4) in welke geval die voorkoms van beide tipes parings relatief hoog is. Hierdie negatiewe verband tussen die voorkoms van halfsibparings en dié van ouer-nageslag parings is die logiese verklaring vir die feit dat die gemiddelde onlangse inteling (die resultaat van die som van genoemde parings) geen verband met kuddetipe, en dus ook kuddegrootte, getoon het nie.

Die langtermyn inteling toon 'n soortgelyke neiging. In die kleiner kuddes, veral die vermenigvuldigerkuddes wat nie van hul eie aandeel as vaders gebruik nie (VK-S en VK-N), is die langtermyn inteelt relatief laag. Die rede hiervoor kan wees dat baie van hierdie kuddes jong kuddes is met 'n kort geskiedenis. Ramme sowel as ooie is dikwels uit verskillende bronne aangekoop en is dus relatief onverwant.

Waarom die langtermyn inteelt in die groter kuddes hoër op in die rasstruktuur heelwat hoër is as wat verwag is, kan moontlik toegeskryf word aan doelbewuste lynteling na gewenste voorouers. Die fraksie van die langtermyn inteling wat die gevolg is van lynteling, is onbekend. Verskeie werkers het ook hierdie parameter vir ander rasse bereken op grond van die *inter sé* verwantskap binne die ras (Barker, 1957; Barker & Davey, 1960; Davey & Barker, 1963).

Omdat die stambome slegs vir 6 generasies teruggevoer is vir die berekening van die langtermyninteling, is dit vir vergelykingsdoeleindes beter om die toename in inteelt per generasie te bereken. Dit is veral so vanweë die moontlike onderberaming van die inteeltkoëffisiënt as gevolg van faktore reeds bespreek. Die toename in inteelt per generasie kan ook volgens Wright (1931, 1940) gebruik word om die effektiewe aantal manlike diere per generasie (M) te bereken met die formule:

$$\text{Inteelttoename per generasie (in persentasie)} = \frac{1}{8M} \times \frac{100}{1}$$

Hierdie parameter gee dan 'n aanduiding van hoeveel ramme onder vryparing dieselfde inteling tot gevolg sou hê.

Die gemiddelde inteelt van 3,60% soos beraam vir die monster impliseer dat dit die toename in inteling oor 6 generasies was, dus 'n gemiddelde toename van 0,60% per generasie. Volgens die beramings van Wright *op. cit.* sou 21 ramme onder 'n sisteem van vryparing dieselfde inteling tot gevolg gehad het.

Die toename in inteelt stem in 'n groot mate ooreen met syfers van Shrode & Lush (1947) maar is heelwat hoër as by die Friesras in Suid-Afrika (Cilliers, 1964). Met 'n gemiddelde generasie-interval van vier jaar impliseer dit 'n inteelttoename ekwivalent aan 15% per eeu in die Vleismerinobedryf wat hoër is as die 10% vir die meeste veerasse, soos aangetoon deur Lush (1945). In die geheel gesien blyk dit dat die beperkte kuddegrootte in die stoetbedryf geensins bydra tot 'n verhoging in inteelt nie maar dat nou verwantskapsparings regdeur die bedryf aansienlik kan verminder.

#### Dankbetuiging

Ons dank aan prof. J.M.P. Geerthsen van die Departement Genetika, Universiteit van Pretoria, vir sy bydrae by die afronding van die artikel.

## Verwysings

- BARKER, J.S.F., 1957. The breed structure and genetic analysis of the pedigree cattle breeds in Australia. I. The Jersey. *Aust. J. agric. Res.* 8, 561.
- BARKER, J.S.F. & DAVEY, G.P., 1960. The breed structure and genetic analysis of the pedigree cattle breeds in Australia. II. The Poll Hereford. *Aust. J. agric. Res.* 11, 1072.
- CILLIERS, B., 1964. *Die teeltstruktuur en 'n genetiese analise van die Friesras in Suid-Afrika*. M. Sc. Agric.verh., U.O.V.S.
- DAVEY, G.P. & BARKER, J.S.F., 1963. The breed structure and genetic analysis of the pedigree cattle breeds in Australia. III. The Hereford. *Aust. J. agric. Res.* 14, 93.
- DICKSON, W.F. & LUSH, J.L., 1933. Inbreeding and the genetic history of the Rambouillet breed of sheep. *J. Hered.* 24, 19.
- DOLLING, C.H.S., 1970. *Breeding Merino's*. Adelaide: Rigby Ltd.
- FALCONER, D.S., 1964. *Quantitative genetics*. London: Oliver & Boyd.
- FOWLER, A.B., 1933. The Ayrshire breed: A genetic study. *J. Dairy Res.* 4, 11.
- KOTZÉ, F. DE K., 1976. *Die teeltstruktuur en 'n genetiese analise van die SA Vleismerino in Suid-Afrika*. D. Sc. (Agric)-proefskrif, Univ. van Pretoria.
- KOTZÉ, F. DE K., NEL, J.W., NEL, J.A. & SCHOEMAN, S.J., 1977a. Die generasie-interval van die Suid-Afrikaanse Vleismerino. *S. Afr. Tydskr. Veek.* 7, 47.
- KOTZÉ, F. DE K., NEL, J.W., NEL, J.A. & SCHOEMAN, S.J., 1977b. Die teeltstruktuur van die Suid-Afrikaanse Vleismerino. *S. Afr. Tydskr. Veek.* 7, 181.
- LUSH, J.L., 1945. *Animal Breeding Plans*. Ames: Iowa State College Press.
- MASON, I.L., 1954. A genetic analysis of the British Toggenburg breed of goats. *J. Hered.* 45, 129.
- NEW ZEALAND DAIRY BOARD, 1973. Genetic Research. *Anim. Breed. Abstr.* 41: 3 406 (Abstr.).
- ROBERTSON, A. & ASKER, A.A., 1951. The genetic history and breed structure of the British Friesian cattle. *Emp. J. exp. Agric.* 19, 113.
- ROBERTSON, A. & MASON, I.L., 1954. A genetic analysis of the Red Danish breed of cattle. *Acta Agric. Scand.* 4, 257.
- SCHOEMAN, S.J., 1972. *Die teeltstruktuur van die Karakoel in Suidwes-Afrika met spesiale verwysing na die Neudamnkudde*. D. Sc. (Agric)-proefskrif, U.O.V.S.
- SHRODE, R.R. & LUSH, J.L., 1947. The genetics of cattle. *Advanc. Genet.* 1, 210.
- STEWART, A., 1954. Levels of inbreeding in New Zealand pedigree Jersey cattle. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.* 14, 96.
- TURNER, HELEN N. & Young, S.S.Y., 1969. Quantitative genetics in sheep breeding. Australia: MacMillan Co.
- VENEV, I., 1968. Comparison of methods of the degree of inbreeding in Bulgarian White pigs. *Anim. Breed. Abstr.* 39: 774 (Abstr.).
- WRIGHT, S., 1923. Mendelian analysis of pure breeds of livestock. I. The measurement of inbreeding and relationship. *J. Hered.* 14, 339.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97.
- WRIGHT, S., 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am. Nat.* 74, 232.
- WRIGHT, S. & McPHEE, H.G., 1925. An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. *J. agric. Res.* 31, 377.