

S. Berge

A V L S L Æ R E

P O P U L A S J O N S G E N E T I K K

(Kvantitativ genetikk)

Forelesninger 1960 - 61

ved

NORGES LANDBRUKSHÖGSKOLE

av

S. B e r g e

LANDBRUKSBOKHANDELEN/UNIVERSITETSFORLAGET

Vollebekk/Oslo

1960

A V L S L Æ R E

P O P U L A S J O N S G E N E T I K K

(Kvantitativ genetikk)

*Revisjon
side*

Forelesninger 1960 - 61

ved

NORGES LANDBRUKSHÖGSKOLEN

av

S. B e r g e

*32 5, 4 kupper forelesning
46 F. y. 12 2
65. Gaveler beagur
100 forelesning.
124 landbrukshögskolen
133
136
62 in minas : fore
50
10
7*

POPULASJONGENETIKK.

| Innhold. | Side |
|--|------------------------|
| A. GENERELL POPULASJONGENETIKK. | 1 |
| I. Innledning..... | 1 |
| 1. Avlsteorier, eldre og nyere..... | 1 |
| a. Evolusjonslæren..... | 1 |
| b. Teorier om husdyravl..... | 6 |
| c. Rase og rasedannelse..... | 8 |
| 2. Uttrykk og definisjoner i husdyravl..... | 12 |
| 3. Ættetavler, stamtavler og stambøker..... | 13 |
| II. Innavl og slektskap..... | 18 |
| 1. Måling av innavl..... | 18 |
| a. Eldre metoder..... | 18 |
| b. WRIGHT's innavlskoeffisient..... | 19 |
| 2. Måling av slektskap..... | 23 |
| 3. Innavl og heterosis..... | 27 |
| III. Arvbarhet og reproduserbarhet..... | 29 |
| 1. Arvbarhet (proporsjon av ^{arvbar} arvelig varians)..... | 29 |
| 2. Beregningsmetoder for arvbarhet..... | 34 |
| 3. Eksempler på beregning av arvbarhet..... | 39 |
| 4. Reproduserbarhet..... | 45 |
| 5. <i>Korrelasjoner mellom karakterer</i> | 47 <u>6</u> |
| IV. Variasjon og arv..... | 48 |
| 1. Genetisk variasjon..... | 48 |
| a. Variasjon og genhyppighet..... | 48 |
| b. Mutasjoner..... | 53 |
| c. Dominans og epistasi..... | 55 |
| 2. Forholdet mellom arv og miljø i praksis..... | 56 |
| V. Seleksjon..... | 60 |
| 1. Genefrekvens forandring ved seleksjon..... | 60 |
| 2. Seleksjon ved kvalitativ arv..... | 66 |
| 3. Mutasjon og seleksjon..... | 70 |
| 4. Seleksjon ved genesamspill..... | 74 |
| 5. Seleksjon av heterozygoter..... | 79 |
| 6. Kjønnsbunden arv og kopling..... | 81 |
| 7. Karakteren er bestemt av mange faktorer..... | 82 |
| 8. Seleksjon av mange karakterer samtidig..... | 83 <i>Tandem, etc.</i> |

| | Side |
|--|------|
| 9. Seleksjon etter avstamning og fenotype..... | 88 |
| 10. Effektiviteten av seleksjonen..... | 89 |
| 11. Beregning av seleksjonsindeks..... | 95 |
| 12. Prøve på seleksjon..... | 102 |
| <hr/> | |
| B. PARINGSSYSTEM (avlsmetoder, utvalgsmetoder etc.)..... | 105 |
| Innledning..... | 105 |
| VI. Utvalg etter fenotyper alene..... | 109 |
| 1. Kvalitative karakterer..... | 109 |
| 2. Karakterer med kvantitativ arv..... | 110 |
| VII. Utvalg etter slektskap..... | 111 |
| 1. Renavl..... | 111 |
| 2. Innavl.(slektskapsavl)..... | 111 |
| 3. Linjeavl og slektinger i sideledd..... | 114 |
| 4. Kryssingsavl..... | 122 |
| a. Kombinasjonskryssing..... | 122 |
| b. Gjennomført kryssing(kontinuerlig tilbakekryssing) | 123 |
| c. Brukskryssing..... | 123 |
| aa. Ingen kryssingsdyr brukes i avlen..... | 124 |
| bb. Handyr renrasert, hundyr hybrider..... | 125 |
| cc. Handyr hybrid, hundyr renrasert..... | 127 |
| dd. Hybrider av begge kjønn brukes til avlsdyr... | 127 |
| VIII. Utvalg etter avkomsbedømmelse..... | 129 |
| 1. Problemstilling..... | 129 |
| 2. Hensyn tas til fenotypen av avkommets mødre..... | 133 |
| a. Kvalitative karakterer..... | 133 |
| b. Kvantitativ arv..... | 134 |
| c. Diallele og polyallele(flersidig)kryssinger..... | 137 |
| 3. Avkommets middel som mål for foreldrenes genotype... a. Avkomsprøvestasjoner for mjølkefe..... | 139 |
| b. Avkomsprøve, mjølkefe, Hedmarksystemet..... | 140 |
| c. Avkomsprøver for kjøttproduksjon i mjølkefe..... | 141 |
| d. Avkomsprøver for svin..... | 141 |
| aa. Et gitt antall av kullet kontrollert..... | 141 |
| bb. Hele kullet kontrollert..... | 142 |
| e. Avkomsprøvestasjon for sau..... | 143 |
| f. Avkomsprøver i fjørfeavl..... | 143 |
| aa. Avkom etter bestemte haner..... | 143 |
| bb. Kontroll av eggmengde og av levedyktighet hos høns | 144 |
| IX. Utvalg etter kombinasjoner av de foregående metoder.... | 146 |
| X. Sikkerheten av avkomsprøve..... | 147 |
| 1. Flere målinger av samme karakter..... | 147 |
| 2. Varierende antall, avkom og mødre..... | 150 |
| XI. Sjeldnere brukte avlsmetoder..... | 155 |
| 1. Promiskuøs avl..... | 155 |
| 2. Artskryssinger..... | 155 |
| Litteratur..... | 156 |

A. GENERELL POPULASJONGENETIKK.

Se bok av Franz Weichsel 1964; Populationsgenetik in der Tierzucht, Parey, 270 sider.

I. INNLEDNING.

1. Avlsteorier, eldre og nyere.

a. Evolusjonslæren.

Hele middelalderen og den nyere tid oppover til det 19. århundre var skapelseshistorien lagt til grunn for all systematikk. En mente at alle arter av planter og dyr var stått opp ferdig fra skaperens hånd. Den svenske systematiker LINNÉ la denne oppfatning til grunn for arbeidet sitt. Men han holdt ikke så fast på artenes uforanderlighet. Som evolusjonslærens grunnlegger pleier en å regne franskmannen BUFFON (1707-1788). Hans idéer var ikke så godt underbygd med bevis at de fikk noen utbredelse. Hans landsmann CUVIER (1769-1832), anatom og paleontolog, kom med den såkalte katastrofeteori. Etter denne hadde jorda flere ganger gjennomgått naturkatastrofer som ødela alt liv og hver gang hadde vi fått en ny skapelse med nye vekster og dyr og disse var forskjellig fra dem som hadde vært under den nærmest foregående periode.

Den franske zoologen LAMARCK (1744-1829) har fått langt større betydning for evolusjonslæren. I året 1809 kom hans store verk "Philosophie zoologique" der han legger fram den oppfatning at alle nålevende vekster og dyr stammer fra tidligere levende og mer primitive former. Artenes forandring var ifølge LAMARCK progressiv og strevet mot en mer fullkommen tilpassing til miljøet. Denne utvikling skjedde ikke på grunn av faktorer innen arten, men som en reaksjon mot de ytre forhold. Bruk og ikke bruk virket inn på utviklingen av de tilsvarende organer og disse forandringer som ble framkalt, var ifølge LAMARCK arvelige. LAMARCK hevdet at alle progressive forandringer av artene skyldtes denne bruk og ikke- bruk av et organ. Teorien fikk stor utbredelse og har framleis noen tilhengere, men mer blant legfolk enn blant biologene. Noe bevis for at teorien er riktig er ennå ikke levert og sannsynligvis kan det heller aldri leveres et slikt bevis.

Den engelske geolog LYELL (1797-1875) la i 1830 fram sin hypotese om jordas utvikling. Hans oppfatning slo igjennom og er grunnlaget for geologien av i dag. Hermed var vegen klar for den moderne evolusjonslære, som i året 1859 ble lagt fram av CHARLES DARWIN (1809-1892) i hans verk "The origin of Species".

DARWIN hadde gjort omfattende studier over hvordan planter og dyr forholdt seg, når de var tatt i menneskenes tjeneste som henholdsvis kulturplanter og som husdyr. Studiet av LYELL's arbeider overbeviste DARWIN om at CUVIER's katastrofeteori ikke var riktig og MALTHUS' befolkningslære ga ham idéen til hans lære om det naturlige utvalget som grunnlag for evolusjonen. MALTHUS hevdet at befolkningens vekst sto i et nøye forhold til tilgangen av næringsmidler og når befolkningen økte sterkere enn levnetsmidlene, måtte befolkningen reduseres ved krig, farsotter, hungersnød og liknende.

Samtidig som DARWIN utformet sin teori om betydningen av det naturlige utvalget for evolusjonen, hadde en annen engelsk forsker, Alfred Russel WALLACE, kommet til samme slutning, men DARWIN's framstilling og beviser er så gode at DARWIN's navn er blitt fast forbundet med den moderne utviklingslære. Han har samlet materiale så grundig og omhyggelig og har behandlet det så logisk og klart at det er en glede å lese hans verker.

DARWIN's forklaring på artenes opprinnelse kan samles i 4 punkter:

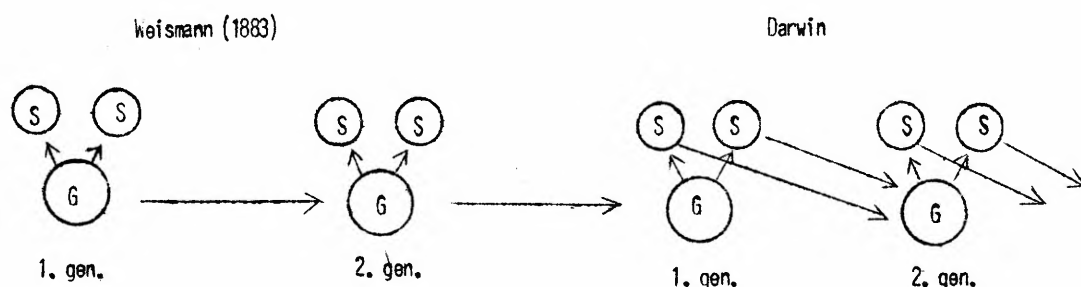
1. O v e r p r o d u k s j o n a v i n d i v i d e r o g k a m p
f o r t i l v æ r e l s e n .
2. V a r i a s j o n i l i v s d y k t i g h e t .
3. N a t u r l i g u t v a l g . HERBERT SPENCER ga det uttrykk i slagordet "Survival of the fittest".
4. V a r i a s j o n e r t i l e n v i s s g r a d a v a r v e -
l i g n a t u r .

Kjønnsdimorfisme, forklarte DARWIN, var kommet fram ved kjønnsvalg (sexual selection).

DARWIN's teorier om evolusjonen og dens årsaker har hatt mange motstandere og har møtt kritikk. Men stort sett må vi si at DARWIN har fått rett i det meste. Alle moderne biologer er enige i læren hans om utviklingen. Artene oppfattes ikke lenger som uforanderlige. Ingen har heller nektet for at det naturlige utvalg har stor betydning, sjøl om en må medgi at DARWIN har lagt altfor stor vekt på det. Det naturlige utvalg kan nemlig godt føre til at en får framelsket egenskaper som slett ikke er heldig for arten. En har eksempler på at arter så og si er gått under på grunn av vekten av sine egne forsvarsvåpen.

I begynnelsen av det 20. århundre fikk DARWIN's lære sterk kritikk fordi han ikke har gitt en riktig forklaring på hvordan de arvelige variasjonene har oppstått. Det er vesentlig genetikerne som har kommet med denne kritikk. DARWIN gjorde ingen forskjell på genetisk og ikke-genetisk variasjon. Dette må vi ha ham unnskyldt, for mendelismen og genetikken, som bygger på denne, var ikke kjent da DARWIN utførte sine arbeider. DARWIN tok først avstand fra lamarckismen, men senere utformet han en hypotese om at forandringen i utviklingen av et organ vil ha verknad på kjønns-cellene og vil altså kunne nedarves. Hans hypotese på dette område var ikke holdbar og den ble forlatt av de fleste.

Den tyske biologen WEISMANN (1834-1914) behandlet dette spørsmål inngående, og før MEDEL's lære ble kjent klarla han forholdet mellom kjønns-cellene og de somatiske celler. Hans oppfatning ble bekreftet av mendelismen og blir nå delt av de fleste av de ledende biologer. Ifølge WEISMANN (1883) kan de somatiske celler ikke ha noen verknad på gonadene som danner de somatiske celler. Sammenhengen vises best ved følgende skjema, der gonader er representert ved G og de somatiske celler ved S.



En har sagt at DARWIN har bevist "The survival of the fittest, but not the arrival of the fittest".

Ifølge DARWIN var utvalget ikke bare en sorterende, men også en nyskapende faktor i evolusjonen. De fleste vest-europeiske biologer i våre dager erkjenner at utvalget er sorterende; men de benekter at utvalget kan bringe fram noe nytt. Og alle forsøk på å bevise at utvalget kan bringe fram noe nytt, har gitt negativt resultat.

Det ble tidligere hevdet at det var uråd å forandre genene ved ytre påverknad. Dette er noe forhastet påstand. Det er nå blitt påvist at en kan framkalle mutasjoner ved ytre påverknad. De er blitt framkalt ved stråling, ved varme og ved colchicin. Men de mutasjoner som er blitt framkalt, har ikke gått i retning av å gjøre individene bedre skikket for

det nye miljø, de har vært mer tilfeldig og de fleste har vært skadelige.

Dersom mutasjonene er små og går i samme retning, er de vanskelige å analysere og kan bortforklares. Lamarckisme og moderne genetikk er to forskjellige synspunkter og der er praktisk talt uråd å lage et eksperimentelt bevis for hva som er riktig. Men da det ikke fins bevis for at modifikasjoner er arvelige, må vi holde oss til den genetiske oppfatningen, og ifølge denne har vi tre faktorer som tilsammen gir forklaringen på evolusjonen:

1. Genetisk nydannelse ved mutasjon og kromosomduplikasjoner.
2. Dannelse av nye kombinasjoner av de tilstedeværende gener.
3. Det naturlige utvalget sorterer materialer. De best rustede genekombinasjoner vil formere seg og de dårligst rustede går under.

Det er helt uråd å forklare hvordan et bisamfunn kan oppstå og holdes vedlike dersom erhvervede egenskaper skulle være arvelige. Hverken bidronningen eller dronene deltar i arbeidet for å skaffe næring og likevel fortsetter bisamfunnet uten å degenerere. Derimot er det lett å forklare dannelsen av et bisamfunn ved små mutasjoner og ved naturlig utvalg. Etter det vi vet i dag er det ingen grunn til å tro at erhvervede egenskaper er arvelige.

FRANCIS GALTON (1822-1911) en fetter av DARWIN, har sammen med sine medarbeidere, levert et viktig bidrag til utviklingslæren ved sine arbeider over regresjonen av avkom på foreldre. Disse arbeider har dannet grunnlaget for populasjonsgenetikken som er en ny gren av arvelæren og har en betydelig større innvirkning på våre dagers avlsteorier enn DARWIN's verker. GALTON var en framragende biolog og hadde som medarbeider bl.a. den kjente statistiker KARL PEARSON. Etter GALTON er oppstilt to lover som ofte blir sitert og brukt.

GALTON's 1. lov går ut på at korrelasjonen mellom en av foreldrene og et avkom er nær 0,50 i en populasjon uten korrelasjoner mellom foreldrene, uten vesentlig innavl og for karakterer med høg arvbarhet. Videre at korrelasjonskoeffisientene halveres for hver generasjon som skiller.

GALTON's 2. lov blir oftere sitert og brukt, men denne er dessverre ikke riktig unntatt under spesielle forutsetninger. Loven går ut på at kvadratet av korrelasjonskoeffisienten er et mål for den del av variasjonen som forsvinner når den andre variable er konstant. Med en

korrelasjon av 0,5 mellom et avkom og en av foreldrene, skulle i så fall $1/4$ av variasjonen blant avkommet skyldes hver av foreldrene, som sammenlagt hadde ansvar for $1/2$ av variasjonen. Dette reiser spørsmålet om hvem som har ansvaret for den andre halvparten. GALTON mente det var alle bakenforliggende aner, d.v.s. hver av besteforeldrene $1/16$ og hver av oldeforeldrene $1/64$ osv. Summen av samtlige aner utgjør da en, men en må være merksam på, at dersom genotypen av begge foreldre er kjent og innført i beregningen, har de bakenforliggende aner ingen verknad uten gjennom foreldrene. Av denne grunn er 2. lov ikke riktig. Der vil riktig nok forekomme en del særlige tilfeller, som tilsynelatende følger denne 2. lov, men rent generelt er den ikke riktig.

Den statistiske skole, som den kaltes, ville først ikke godta mendelismen og i den striden som oppsto tapte de i første omgang. Men senere godtok de mendelismen som grunnlag og har i de senere år hatt stor framgang ved å gi grunnlaget for populasjonsgenetikken der SEWALL WRIGHT og R.A. FISHER har vært de førende forskere.

I de siste er en form for lamarckisme dukket opp i østeuropeiske land under førerskap av plantefysiologen LYSENKO.

LYSENKO forkaster hele geneteorien og hevder at ikke arv, men miljø bestemmer karakterene som viser seg. Han framhever DARWIN's teorier om hvordan nye karakterer oppstår, dvs. den del av DARWIN's lære som er forkastet av mendelistene.

Biologisk, sosiologisk og ikke minst politisk, har problemet stor betydning og det har vært diskutert ofte. Det er spørsmål om det er de ytre forhold eller om det er de medfødte arvelige anlegg, som har bestemt samfunnsutviklingen.

Englenderen JOHN LOCKE (1632-1704) hevdet at ingen idéer og forestillinger er medfødt og at på dette område er alle født like. De nyfødte representerer "tabula rasa". LOCKE sjøl var klar over at på mange områder var de medfødte evner forskjellige, men senere er hans oppfatning blitt tolket slik at alle er født like og at det er samfunnsforholdene som er årsak til forskjellighetene. Dette ble hevdet av en retning av franske filosofer før og under revolusjonen i Frankrike. Den mest kjente representant var ROUSSEAU (1712-1778). Det har senere fått stor verknad på det politiske synet og den politiske utvikling i mange land. Ikke minst er undervisningen framleis preget av dette.

Fra mange biologer kom det motlegg også før mendelismens dager og striden har ofte vært skarp. En har inntrykk av at vedkommendes politiske syn har preget oppfatningen i sterkere grad enn det rent bio-

biologiske. Vanskeligheten med å skaffe eksperimentelle beviser har også vært en grunn til at striden har kunnet fortsette.

Retningen har hittil ikke kunnet legge fram noe bevis for sin lære og det fins ingen grunn til å godta den. Den klassiske mendelisme er så solid underbygd at den danner det beste grunnlag for vår viten om utvikling og arv.

Den klassiske mendelisme kunne forøvrig ikke forklare evolusjonen. Det var først da mutasjonene ble oppdaget en kunne gi en slags forklaring. Evolusjonens virkelige årsaker er ikke kjent. Evolusjon og framskritt blir ofte blandet sammen, fordi vi for øyeblikket ikke har noen sikker målestokk for det vi kan kalle framskritt. Det som noen kaller framskritt, vil andre kalle det motsatte. Et eksempel er kondoren (Sarcor-hampus gryphus). Den har det beste syn av alle dyr og er den beste flyger av alle fugler. Den tilhører gribbene, men må ha ferskt kjøtt og dreper ikke sjøl. Den går til grunne fordi dyrebestanden på grasslettene er gått tilbake.

bl. a. av den biologiske genetik som utformet i de senere år av Mendel og medarbeiderne medførte en ny vurdning på enkelte områder av genetik

b. Teorier om husdyravl.

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

De vanlige stridsspørsmål var om innavl eller kryssing skulle anbefales.

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

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

"Konstans"-teorien fikk en spesiell form i Skandinavia i "stedegen"-bevegelsen, som har hersket her i landet inntil de seinere åra. Den ble utformet av professor V. PROSCH ved veterinær- og landbohøjskolen

i København og publisert ved hans forelesninger og hans lærebok av 1863. Ifølge denne retning var alt jordbruk og husdyrhold bestemt av de naturlige betingelser på vedkommende sted. Husdyra i et gitt strøk var resultatet av en hundreårig tilpassing til de stedegne forhold både med omsyn til foring og klima. Følgelig var de stedegne raser overlegne over alle fremmede i de strøk de hørte hjemme fra gammel tid. ↵

Franskmannen LAMARCK (1744-1829) sine tanker om nedarving av ervervede egenskaper lå nok bakom teorien.

DARWIN hevdet at kampen for tilværelsen var den viktigste årsak til utviklingen. Sjøl om de to teorier var forskjellige, ga de begge støtte til "stedegen"-læren om husdyra. Også DARWIN mente at de ervervede forandringer ble arvelige.

PROSCH var en betydelig mann og øvde stor innflytelse langt ut over sin egen tid. De norske veterinærer hadde sin utdanning i Danmark og sluttet opp om denne retning. Bevegelsen hadde sine gode sider, men det er lett å påvise svakheten. Det var nå satt i gang arbeid med å skaffe bedre foring og stell og det fins intet grunnlag for å hevde at de primitive landraser også var de beste under de nye forhold. Bevegelsen førte til at husdyravlen kom inn i et feil spor. Slagordet ble: "Sørg bare for rikelig fôr, så vil husdyravlen gå framover av seg sjøl". Samtidig ble det lagt stor vekt på de lokale husdyrraser. Det ble stilt opp et stort antall av lokale raser i Norge og raserenheten ble sterkt framhevet som en viktig faktor. (Se BERGE 1944. Ayrshirefeet i Norge før 1900.) Bevegelsen var enerådende her i landet til omkring 1920. Og det fins framleis enkelte som hører til retningen.

Det kom straks motstand mot konstansteorien. De betydeligste kritikere var tyskerne HERMANN SETTEGAST (1819-1908) og HERMANN von NATHUSIUS (1809-1879). SETTEGAST oppstillet i stedet læren om individualpotens. Ifølge denne kunne enkelte framragende dyr prege sitt avkom i langt sterkere grad enn andre og at denne egenskap var uavhengig av rasens alder. Læren om individualpotensen bredte seg ganske snart til lærerskolene og hersket helt til den ble avløst av mendelismen, som den liknet på mange måter. Det skal ikke nektes for at også denne læren overdrev noe, og det ble til dels lagt alt for stor vekt på karakterer som egentlig var gitt av miljø. Av dens gode sider må nevnes at den førte til forbedring av stambøkføringen. 13

Omkring 1900 finner en ofte strid om formalismen i husdyravlen. Med formalisme menes at det ble lagt for stor vekt på karakterer som

hadde liten betydning for dyrets bruksverdi. Denne kritikk rammet alle avlsretninger. Klager over formalistisk avlsledelse forekommer fremdeles, men betydelig mindre enn før.

Den som i første rekke fikk stanset stedegenlæren og formalismen var CHR. WRIEDT, som var statskonsulent i arvelighetslære fra 1917 til sin død 1929. Han hadde en grundig utdannelse i husdyravl og genetikk og prøvde å innføre et mer rasjonelt syn på husdyravlen. Hans arbeid vakte en sterk motstand, og det ble først en viss forandring i den offentlige avlsretning etter 1930.

Omkring 1920 begynte mendelismen å gjøre seg gjeldende i husdyravlen. Denne fikk også enkelte uheldige erfaringer. Ved sin jakt på å danne homozygoter ble innavl anbefalt overalt uten hensyn til innavlsdepresjonene. Dette forhold er etter hvert blitt rettet. Både innavl og ren-avl og kryssing har berettigelse *til hver sitt bruk.*

c. R a s e o g r a s e d a n n e l s e .

Rase er ofte nevnt når det gjelder husdyr. Ordet skal være av italiensk opprinnelse. Omkring midten av det 16. århundre var *r a z z a* brukt i italiensk litteratur om en stamme eller en besetning av dyr. I tidens løp har det skiftet betydning. Det blir nå vanlig brukt om en gruppe av dyr som er i slekt ved sin avstamning og besitter til felles noen visse egenskaper, såkalte raseegenskaper. Det er vanskelig å gi en nøyaktig definisjon som dekker de biologiske fordringer og som er brukbar i praksis.

Sett fra et biologisk synspunkt kan det gis følgende definisjon: "En husdyrrase er en populasjon av individer som varierer innbyrdes, men som likevel i de fleste høve, så vel genotypisk som fenotypisk, viser større likhet med hverandre enn med dyr av andre raser".

Denne definisjon er korrekt rent teoretisk. Den er likevel til liten hjelp i praksis, da den ikke angir hvor en skal trekke grensen mellom rasene. Det er rasens avlsledelse som bestemmer hvilke dyr som hører til rasen. En definisjon som høver for praksis er derfor: "Med dyr av ren rase mener en dyr som med omsyn til avstamning, eksteriør og produksjon fyller visse krav som er stilt opp av avlsledelsen".

Denne definisjon har ikke egentlig noe biologisk grunnlag, men den høver godt i praksis og er i grunnen den eneste som svarer til det vi i dag mener med ordet rase i forbindelse med husdyr.

Avlsledelsen stiller opp visse krav som skal oppfylles og disse

krav varierer sterkt. Enkelte er meget strenge med omsyn til avstamning og eksteriør, andre er mer liberale i sine krav.

De fleste raser varierer sterkt også med omsyn til de egentlige raseegenskaper. En kan likevel si at de fleste raser har en typisk middelverdi både for eksteriør og for avdrått, sjøl om enkelte dyr kan avvike meget sterkt fra dette gjennomsnitt. Tross den store variasjon har en likevel raser som er sterkt spesialisert for visse formål og som nedarver sine raseegenskaper med stor sikkerhet.

Raseegenskapene kan være av mange slag. En deler dem vanlig i morfologiske og fysiologiske. Det er ofte korrelasjon mellom de to grupper, så skillet mellom dem er ikke helt klart. Til de morfologiske hører farge, avtegn, kroppsbygning og andre. De fleste raseegenskaper hører til denne gruppe. Til de fysiologiske hører veksthastighet, forutnyttelse, avdråttsmengde, fettprosent med flere andre. Denne gruppe har størst økonomisk betydning, men det er som regel langt større variasjon innen denne gruppe og rasene går ofte over i hverandre uten skarpe grenser. De egner seg derfor mindre til skille mellom rasene.

Sjøl om rasemerker er rene eksteriørtrekk, som farge og avtegn, kan de ha stor økonomisk verdi for vedkommende oppdretter under salg av avlsdyr.

Husdyrrasene er sannsynligvis dannet for det vesentligste ved menneskenes utvalg. Det såkalte naturlige utvalg har spilt en langt mindre rolle.

Inndelingen av rasene blir gjort på forskjellig måte. Dels er eksteriørtrekk og dels er fysiologiske karakterer brukt som grunnlag og ofte blir begge grupper trukket med i inndelingsmåten.

En gammel inndeling var gjort etter foredlingsgraden. Det ble skilt mellom naturraser, foredlede landraser og kulturraser. Naturrasene var dannet ved det naturlige utvalg som virket ved at de minst skikkede bukket under. Kulturrasene var dannet ved positive, målbeviste inngrep fra menneskenes side. Disse raser var mer spesialisert for visse formål og oftest mer ensartet i sine raseegenskaper. De foredlede landraser var en mellomgruppe og de fleste raser hørte til denne gruppe.

Grensen mellom disse gruppene var flytende. Hvilken gruppe en rase hører til er avhengig av tiden. Enkelte raser kan i løpet av noen år bli gjenstand for sterkere foredling og kan bytte plass i gruppene. Som eksempel kan nevnes dansk landsvin, som i løpet av 20-40 års planmessig arbeid er blitt en typisk kulturrase.

Foredling av husdyr har en annen betydning enn foredling av en vare. Med foredling av husdyr mener vi alt avlsarbeid for å gjøre husdyra mer skikket til sitt formål. Vanlig betyr det bedre kvalitet, bedre tilvekst og liknende. Til foredling av husdyr kreves det oftest bedre foring og stell. Men en må huske at det også er foredling å framstille dyr som høver bedre enn de gamle til primitive forhold. Vi har til dels bruk for kyr som kan greie seg på våre nokså skrале fjellbeiter med mindre enn 5 f.e. pr. da og år og som kan levere en bra produksjon på vinterfor som består for det vesentligste av høy med lite kraftfortilskudd.

Forholdene er som regel ikke gitt og det er ofte mulig å forandre forhold som hindrer bruken av mer kravstore raser.

Under rasens økologi prøver en å gi en beskrivelse av de krav som de forskjellige raser stiller.

Økologien er læren om individenes forhold til miljøet. Med miljø mener en alle ytre forhold som en art eller en rase kommer i berøring med.

Hvert individ er et organisk system som reagerer på en viss måte for ytre innflytelse. Disse innflytelser kan være nyttig eller skadelige, og hvert individ reagerer på sin bestemte måte mot de forskjellige påverknader. For hvert individ er toleransen begrenset og påkjenningen kan bli for sterk.

Økologene pleier å si at individet kan forholde seg på tre måter ved forandring i miljø: Det kan tilpasse seg, det kan emigrere og det kan gå under.

Individenes tilpassing til de ytre forhold pleier en å kalle akklimatisering. Det er forskjell på individets akklimatisering og en rases akklimatisering. Et enkelt dyr kan akklimatisere seg, dvs. venne seg til å tåle de nye forhold. Skal en rase betegnes som akklimatisert, må det være skjedd en seleksjon innen rasen med formering av de typer som genetisk passer for de nye forhold. Det må altså ha foregått en genetisk forandring av rasen, før rasen kan sies å ha akklimatisert seg.

Noen planmessige forsøk over husdyrrasenes økologi er ikke utført og er meget vanskelig å gjennomføre. I stedet har vi mange observasjoner. Som eksempel skal nevnes at engelske storferaser og låglandsfe fra Nederland er prøvd i alle verdensdeler under ulike forhold. Enkelte steder har det gått bra, men i tropene har det som regel gått dårlig, 13

særlig i fuktig og varmt klima har det gått dårligere enn med de stedeg-
ne raser av bøffel og zebu.

Svartbotet låglandsfe passer godt i det sørlige Kanada, i enkelte
deler av U. S. A. og på New Zealand. Derimot passer de ikke i Nord-
Australia, Sentral-Amerika, sørlige del av U. S. A. og India.

Jersey og guernsey passer bedre på de magrere beiter og varmt kli-
ma enn låglandsfeet og passer betydelig bedre i sørlige del av U. S. A.
enn dette.

Hereford er mer hardfør og gir utmerkete resultater i de tørre
og ofte nokså kalde strøk i vestre U. S. A. De går også godt i Brasil,
Argentina og Australia.

Når vi skal velge raser må vi først og fremst ta omsyn til de
forhold vi kan by rasen både med omsyn til føring og klima. En bør hel-
ler ikke være altfor bundet av de gitte forhold. Det er mulig innen vis-
se grenser å forandre forholdene. Er det med rimelige omkostninger mu-
lig å skaffe gode kulturbeiter og et mer konsentrert vinterfor, vil det
som regel lønne seg å skaffe en mer ytedyktig rase. Det fins nemlig
ingen rase som er best under alle forhold. Hver rase har sine spesielle
fysiologiske egenskaper og blir de brukt utenfor sitt spesielle felt,
er resultatet som regel mindre godt.

På den andre siden må det framheves at rasene har en ikke liten
toleranse i sine krav og kan brukes over store områder med noenlunde
tilsvarende forhold. Hos oss er det ofte langt større variasjon i n n e n
fylkene enn m e l l o m fylkene. Rasegrensene burde gå etter jordbruks-
forholdene og ikke etter administrative grenser. Vi burde kunne greie oss
med 3-4 storferaser, mens vi nå har 8-9.

H u s d y r g e o g r a f i e n gir en beskrivelse av utbredel-
sen av de forskjellige raser. Det internasjonale landbruksinstitutt be-
gynte før siste krig en serie av monografier over foredlingen av husdyr-
rasene innen enkelte land. De nådde bare til utgivelse av hefter for
noen få mellom-europeiske land.

Det er vanskelig å skaffe fullstendige opplysninger om antallet
av de forskjellige raser. Statistikken er ofte noe misvisende på dette
område. En stor del av bestanden består ofte av kryssinger og oppgavene
blir derfor usikre. Det relative antall av stambokførte dyr av rene ra-
ser gir ofte oppgaver som er noenlunde riktige.

Av husdyrgeografien kan en ofte trekke viktige slutninger om ø-
kologien. De nordeuropeiske storferaser greier seg dårlig i varmt og

fuktig klima i tropene. Under disse forhold går de primitive raser av bøffel og zebu langt bedre. I de tørre og forholdsvis kalde deler av U. S. A. er hereford bedre enn f.eks. korthorn.

Den økologiske husdyrgeografi prøver å forklare rasenes utbredelse på grunn av de spesielle krav som hver rase stiller.

2. U t t r y k k o g d e f i n i s j o n e r i h u s d y r a v l .

A v l er det gammelnorske a f l (neutrum), som betydde makt og styrke. I våre dager betyr det produksjon. Avl i smieavl har egentlig betydd arbeidsplass eller verksted og er avledet fra afl. Det latinske ordet o p u s (verk) har felles rot med afl.

Å avle er et gammelt norsk ord som betyr å frambringe noe, f.eks. avkom, avgrøde og andre ting. I husdyravlen blir det mest brukt i betydningen å frambringe avkom. Husdyravl, hesteavl og liknende ord som er i bruk, har ikke noe tilsvarende ord i norske dialekter i dag, men det er gode ord for de begrep de omfatter og er kjent av alle. I utvidet betydning omfatter de både produksjon av dyra og oppdrett av dem.

A l e (gotisk: aljan) er også et gammel norsk ord. Det har samme rot som det latinske a l e r e og betyr det samme som dette, å ernære, fostre. Aling betyr det samme som oppfostring og bør avløse oppdrett, som ikke har sin rot i norsk målføre. Et godt aledyr betyr vanlig et hundyr som har særlig gode morsegenskaper. Et al betyr i de fleste dialekter et avkom etter et bestemt dyr. Et alelam betyr et lam som er oppfostret uten morsmjølk.

De to ordene, avl og al, bør brukes etter sin betydning. Dersom produksjonen av dyra er det vesentligste, bør avl brukes og er oppdrett det vesentligste, bør al brukes. Vi har bruk for begge ordene og de er like norske begge.

Slektninger i rett oppstigende linje, som f.eks. far, farmor, osv. kalles aner, ascenderer (forfedre). Slektninger i rett nedstigende linje heter descendenter (etterkommere) f.eks. barn, barnebarn osv. Et godt norsk ord for descendent er ættling.

Slektninger blir en ved å ha felles aner (ascenderer), men en blir ikke slektninger ved å ha felles descendenter. Slektninger omfatter både aner og ættlinger, og dessuten slektninger i sideledd. Hvor nær de felles aner må være før en har rett til å bruke uttrykket slektning, er en skjønnsak.

Agnatisk slektskap er slektskap gjennom hanlige ledd, mens kognatisk er gjennom hunnlige.

Æ t t a omfatter fra gammelt av de 8 oldeforeldre og deres samlede avkom. Ætt er avledet av tallet 8.

Søskenbarn var i slekt i 2. ledd, tremenninger i 3. osv., mens søskenbarn etter gammelt norsk språk var slekt i 1. kne, tremenninger i 2.kne.

Et æ t t l e d d er navnet på hver generasjon av anetavla. 1. ættledd er foreldrene, 2. ættledd besteforeldrene, osv. Ættledd har stigende nummer bakover i tiden. Ledd er fra den kanoniske rett om slektskap. Den gammelnorske betegnelsen var k n e, som har litt annen betydning.

En g e n e r a s j o n omfatter egentlig alt avkom etter et enkelt dyr eller etter visse slektninger. Avkom etter ett bestemt dyr første generasjon (F_1), barnebarn er andre generasjon (F_2) og barnebarnsbarn er tredje generasjon (F_3), osv. En bruker også generasjonsnavnet om ascendenter, sjøl om anene (ascendentene) bare omfatter en del av den tilsvarende generasjon. Ordet ættledd er bedre når det gjelder anetavle, fordi det omfatter bare de individ som virkelig er aner.

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

Et godt avlsdyr må ha normal forplantningsevne. Dårlig fruktbarhet kan sjølsagt skyldes uheldige ytre kår, men det kan være en arvelig disposisjon til stede. Utvalg av avlsdyr foregår ved ulik alder og i ulike former. Oftest skjer et stadig utvalg så lenge dyret lever.

3. Æ t t e t a v l e r, s t a m t a v l e r o g s t a m b ø k e r .

En a n e t a v l e inneholder fortegnelser over slektninger i rett oppstigende linje. I de senere år har æ t t e t a v l e vært brukt i stedet for anetavle, sjøl om ætta omfatter langt mer enn anene. En anetavle inneholder bare anene og ikke hele ætta og ættetavler er

derfor ikke noe godt uttrykk. En tavle som omfatter hele ætta er vanskelig å konstruere.

For å skaffe en oversikt over avstamningen er det ofte nødvendig å stille opp en anetavle. Det har etter hvert festnet seg regler for oppstilling av anetavler og faste regler for benevnelsen av de forskjellige ledd. Hvert ættledd har sitt bestemte nummer. Foreldreættledd blir betegnet med P_1 , besteforeldrene med P_2 og oldeforeldrene med P_3 , osv. Som konsekvens av dette system blir vedkommende individ som skal undersøkes, p r o b a n d, betegnet med P_0 . I vitenskapelig litteratur blir vanlig moren satt først (til venstre) i anetavla. De enkelte ledd i hvert ættledd blir vanlig nummerert fra venstre til høyre. Er anetavlene lange, og en venter at noen aner vil komme igjen flere steder, kan det være praktisk å bruke en bestemt figur for hver av disse aner for å lette oversikten. Dette blir ofte gjort i anetavler over hester.

Som prøve skal gjengis en anetavle.

Anetavle. (eng.pedigree, line of descent).

Fig. I 1.

| Att-ledd | P ₀ | Probanden | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------|-------------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| I | nr. 1 P ₁ del 1/2 | mor | | | | | | | | far | | | | | | | |
| II | nr. 1 P ₂ del 1/4 | mm. | | | | mf. | | | | fm. | | | | ff. | | | |
| III | nr. 1 P ₃ del 1/8 | mmm. | | mmf. | | mfm. | | mff. | | fmm. | | fmf. | | ffm. | | fff. | |
| IV | nr. 1 P ₄ del 1/16 | 1 mmmm. | 2 mmmf. | 3 mmfm. | 4 mmff. | 5 mfmm. | 6 mfmf. | 7 mffm. | 8 mfff. | 9 fmmm. | 10 fmmf. | 11 fmfm. | 12 fmff. | 13 ffmm. | 14 ffmf. | 15 fffm. | 16 ffff. |
| | | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 | 1/16 |

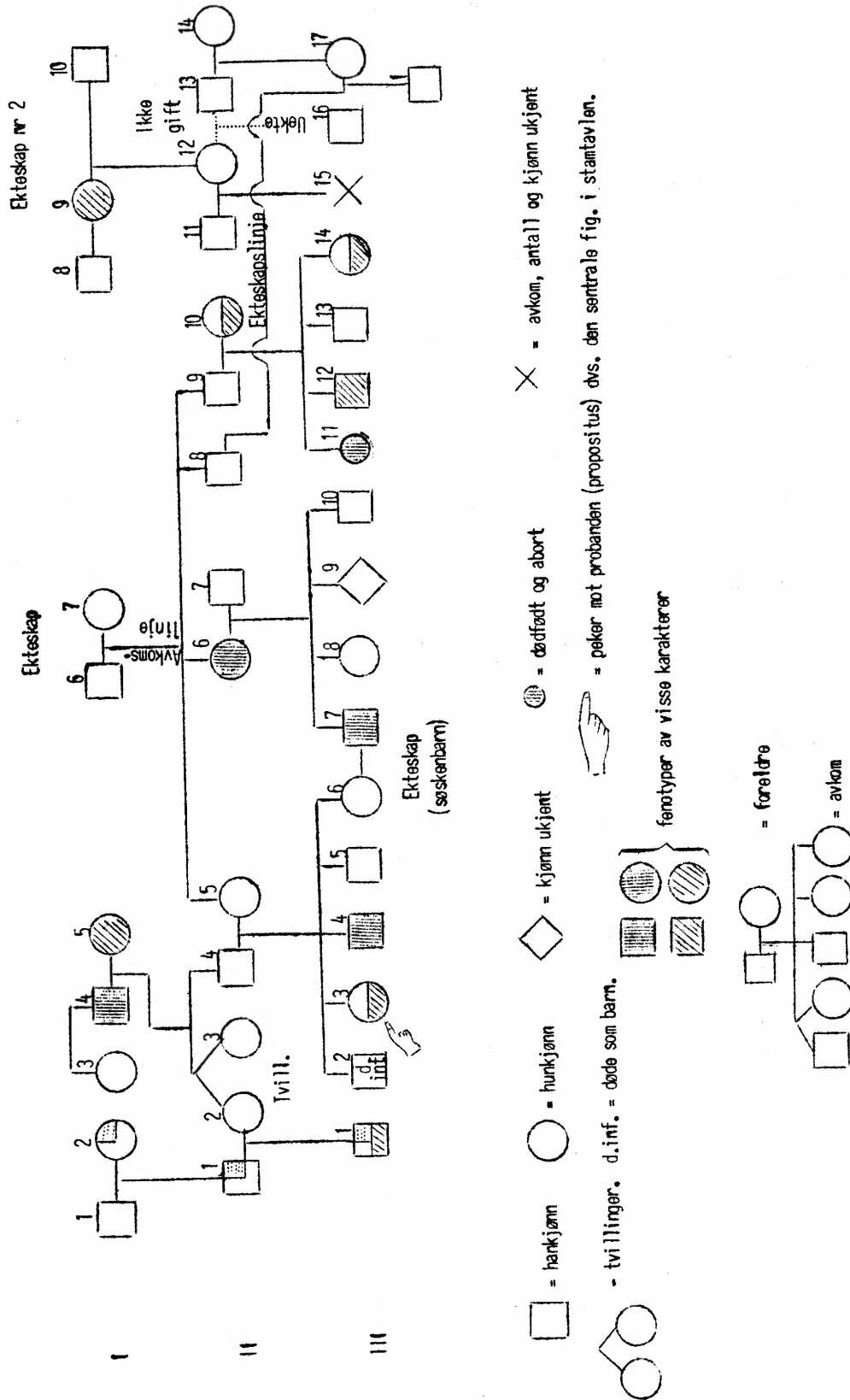
En p r o b a n d er utgangspersonen ved en undersøkelse i en krets av slektninger.

S t a m t a v l e er en fortegnelse over slektninger i rett nedstigende linje. Denne er det ofte nødvendig å stille opp for å få oversikt over slektskapet mellom individene som går inn i en undersøkelse over nedarvingsforhold. De har særlig vært brukt i den humane genetikk, og det er fra amerikansk hold utarbeidet faste regler for oppstilling og benevnelse av de forskjellige ledd.

En prøve skal gjengis, se neste side.

Fig. V 2. Stamtavle (Pedigree chart, Family tree).

Modell, brukt i eugenics.



Før å kunne ta med flere karakterer kan lages forskjellige merker, bokstaver, skraveringer og lign. som passer på merket for vedkommende individ.

S t a m b ø k e r er trykte fortegnelser i nummerorden over dyr som oppfyller visse minimumskrav som er stilt opp av avlsledelsen og som svarer til den avlsretning rasen blir ledet etter. Til dels er disse krav strenge, og en taler da om e l i t e - s t a m b ø k e r . Meget omfattende er r a s e s t a m b ø k e n e som inneholder alle dyr av rasen. De blir oftest delt opp i stambøker for hvert land eller for hver landsdel. De aller fleste stambøker har ført inn minimumskrav, enten med omsyn til premiering eller avdrått eller begge deler, for å hindre at de blir for omfattende. Stambøker er egentlig en fortegnelse over anene. Det er sjelden høve til å få med noen av etterkommerne og stamboknavnet dekker derfor ikke innholdet.

Gårdsstambøker blir ført i hver enkelt besetning, og de bør føres av alle som ønsker å føre nøye kontroll med sine dyr.

Hos oss gir staten ut stambøkene for de husdyr som ligger under dens avlsledelse. Ved disse stambøker blir det lagt vekt på å få fullstendige opplysninger om hvert nummer. Systemet har den ulempe at det tar lang tid før bøkene kan trykkes. For dyr som er stambokført som unge, kan en finne senere tilkomne opplysninger om avdrått og avkom under tillegg og rettelser til senere bind.

I utlandet blir oftest stambokføring gjort ved at kåringsnemnda besøker hver besetning én eller et par ganger om året og kårer alle ungdyr som ansees for godtatt. Stambøkene blir gitt ut årlig, som en fortegnelse over dyr som tilfredsstillter kravene. De tjener som rettleiding for kjøpere av avlsdyr.

Registerstambøker blir gitt ut som register over det avlsmateriale som er forhånden på et gitt tidspunkt.

II. INNAVL OG SLEKTSKAP.

1. M å l i n g a v i n n a v l .

a. E l d r e m e t o d e r .

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

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

Det har vært foreslått mange metoder til å måle innavlens styrke, bl.a. av grev GEORG LEHNDORFF (1881), australieren BRUCE LOWE (1895) og

*Senere R A Fisher
& G. H. Terrell*

amerikanerne RAYMOND PEARL (1917) og SEWALL WRIGHT (1921). En forklaring og kritikk av disse metoder er gitt av S. BERGE i Nordisk Jordbruksforskning 1930. *Senere også av G. H. Terrell.* Her skal bare omtales de metoder som kan sies å ha et genetisk grunnlag.

Blodsandelen var tidligere meget brukt som mål på innavl. Den brøkdeler som vedkommende ane utgjør av det ættledd der den forekommer, er til en viss grad proporsjonal med den innflytelse vedkommende ane har hatt på det individ det gjelder. Når samme ane kommer igjen flere ganger i en anetavle, kan en summere disse brøkdeler. Fins anen i 2. ættledd, som har i alt 4 aner, blir brøkdelen $1/4$. Kommer samme ane igjen i 3. ættledd, som har i alt 8 aner, blir brøkdelen $1/8$. Summen av disse brøkdeler blir kalt blodsandelen, og en pleier uttrykke det slik at i det nevnte tilfelle har vedkommende individ $3/8$ av vedkommende anes blod. Denne målemetode er ikke uten genetisk grunnlag, men samtidig er det klart at metoden er ufullstendig. Skal den være et mål for innavlsstyrken, må den få skarpere definisjoner for beregningsmåten. Teoretisk kan nemlig blodsandelen komme nær opp mot 50% uten at det foreligger innavl i det hele. Dette vil forekomme når et dyr er sterkt innavlet på en bestemt ane og en så foretar en utkryssing til ubeslektet. Blodsandelen er et bedre mål for slektskap enn innavl. Blodsandelen var brukt av mange avlsbiologer fra midten av forrige århundre og utover, bl. a. av HERMAN VON NATHUSIUS. Alle var tilsynelatende klar over hvor ufullstendig metoden var.

b. W R I G H T's i n n a v l s k o e f f i s i e n t .

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

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

Beregningsformelen for F er følgende:

$$F = \Sigma [(1 + F_a) (\frac{1}{2})^{n+n'+1}] \quad (II 1)$$

prokaurus *ag*
n er antall ættledd (generasjoner) fra foreldreættledet til vedkommende ane på farsiden og n' er det samme på morsiden. F_a er innavlskoeffisienten for vedkommende ane. En må altså kjenne innavlskoeffisienten for vedkommende ane for å beregne F for et bestemt individ. Summasjonstegnet angir at en må summere resultatet for hver enkelt ane dersom vedkommende individ er innavlet på flere aner. Dessuten må en beregne og summere hver linje for hver enkelt ane dersom den gir høve til å danne flere linjer. For alle linjer som kan dannes fra anen gjennom vedkommende individ og til samme ane hos den andre av foreldrene, gjelder den forutsetning at den ikke må gå gjennom samme ane mer enn en gang. Det letter arbeidet å beholde storleikene som potenser av $1/2$ og omgjøre sluttresultatet til desimalbrøk. Innavlskoeffisienten har verdien null når foreldrene er ubeslektet og har 1 som maksimumsverdi, men denne maksimumsverdi nåes først etter sterk innavl i svært mange generasjoner. Avkom av en fullsøskenparing har en F-verdi av 25%, etter 2. generasjon 37,5 %, i 3. generasjon 50 % og 10. generasjon 88,6 %.

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

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

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

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

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

antall Handyr (M) som er brukt.

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

E k s e m p e l p å b e r e g n i n g .

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

Fig. II, 1. Anetavle for Comet (155).

~~Comet (155) f. 1804~~
Comet (155) f. 1804

| | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|---------------------|----------------|--------------------|------------------|----------------|------------------|------------------|--------------------|----------|--------------------|--------------|-------------------|----------|--------------------|
| P ₀ | Comet (155) f. 1804 | | | | | | | | | | | | | |
| P ₁ | Young phoenix | | | | Favorite (252) | | | | | | | | | |
| P ₂ | Phoenix | | Favorite (252) | | Phoenix | | Bolingbroke (86) | | | | | | | |
| P ₃ | Lady Maynard | Foljambe (263) | Phoenix | Bolingbroke (86) | Lady Maynard | Foljambe (263) | Young Strawberry | Foljambe (263) | | | | | | |
| P ₄ | Alcock's bull (19) | Haughton | Barker's bull (52) | Lady Maynard | Foljambe (263) | Young Strawberry | Foljambe (263) | Alcock's bull (19) | Haughton | Barker's bull (52) | Lady Maynard | Dalton Duke (188) | Haughton | Barker's bull (52) |

Comet (155) er et resultat av en meget komplisert innavl. Den er sterkt innavlet på sin far Favorite (252), som igjen er innavlet. Følgelig må en først beregne innavlskoeff. for Favorite (252). Beregningstabell for koeffisientene for begge er gjengitt i tabell.

Beregning av innavlskoeff. for Comet (155) og Favorite (252).

| Individ | Felles forfedre | Fa | n | n' | n+n'+1 | $(1+Fa) \cdot 2^{-(n+n'+1)}$ |
|----------------|--|--------|---|----|--------|-------------------------------|
| Favorite (252) | Foljambe (263) | 0 | 1 | 1 | 3 | $1 \cdot 2^{-3} = 2^{-3}$ |
| | Lady Maynard | 0 | 2 | 1 | 4 | $1 \cdot 2^{-4} = 2^{-4}$ |
| Sum | Favorite (252) = $2^{-3} + 2^{-4} = 0,1875$ | | | | | |
| Comet (155) | Favorite (252) | 0,1875 | 0 | 1 | 2 | $(1 + 2^{-3} + 2^{-4})2^{-2}$ |
| | Phoenix | 0 | 1 | 1 | 3 | $1 \cdot 2^{-3} = 2^{-3}$ |
| | Foljambe (263) | 0 | 2 | 2 | 5 | $1 \cdot 2^{-5} = 2^{-5}$ |
| | Lady Maynard | 0 | 3 | 2 | 6 | $1 \cdot 2^{-6} = 2^{-6}$ |
| Sum | Comet (155) = $2^{-2} + 2^{-3} + 2^{-4} + 2^{-5} = 2^{-1} \cdot 2^{-5} = 0,4687$ | | | | | |

Innavlskoeff. (F) for Favorite (252) var 18,75 % og for Comet (155) 46,87 %. Det er liten verknad av aner som ligger langt tilbake. Om en for Comet

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

2. Måling av slektskap.

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

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

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

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

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

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

$$F_{\text{(avkom)}} = \frac{1}{2} R_{bc} \sqrt{(1 + F_b)(1 + F_c)} \quad (\text{II } 3)$$

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

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

Mellom et dyr og et av besteforeldrene blir formelen følgende:

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

Mellom to besteforeldre = $\left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{1}{4}$

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

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

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

Tabell II, 1. Beregning av slektskapskoeff. (R) mellom Comet (155) og dens far Favorite (252).

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

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

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

Slektskapskoeff. R mellom Young Phoenix og dens far Favorite (252) er 0,751 (eller 0,742 dersom en regner til 4. ledd i Young Phoenix innavlskoeff.)

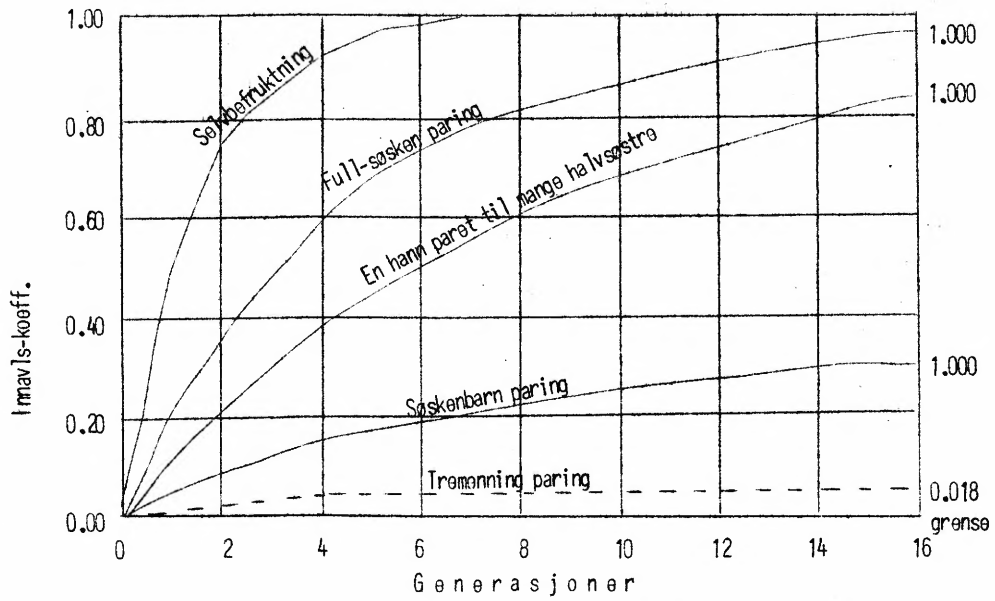


Fig. 11 2. Innavls-koeff. etter stigende antall generasjoner ved forskjellige typer av innavl. Etter Wright (1921).

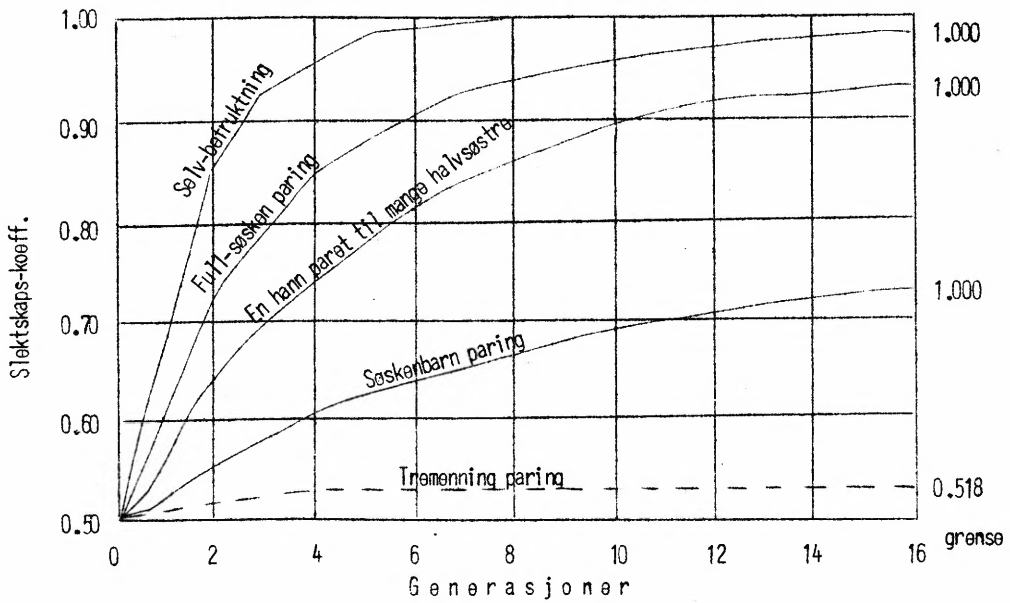


Fig. 11 3. Genetisk slektskap mellom fullsøsken etter stigende antall generasjoner av forskjellige typer av innavl. Etter Wright (1921).

3. Innavl og heterosis.

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

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

De genetiske forklaringer på innavlsdepresjonens årsaker har vekslert meget. Det første forsøk fra arvelighetsforskerne på en forklaring var SHULL's heterosisteori (G.H.SHULL 1911). Ifølge denne teori skyldes heterosis den heterozygotiske tilstand av F_1 . Heterosis hadde altså nærmest en fysiologisk årsak. Samtidig som SHULL's hypotese ble framsatt, ble det av flere forskere hevdet at heterosis skyldtes mer tilstedeværelsen av dominante faktorer enn det skyldtes den heterozygotiske tilstand.

Dersom heterosis var bestemt av dominante faktorer, skulle en ved innavlsforsøk egentlig også vente å få utspaltet individ med alle de dominante faktorer. Dette var det ingen som fikk. Så kom JONES (1917) med en teori som ga en slags forklaring på dette og som for en tid brakte dominansteorien fram i første rekke. JONES tok nemlig den nyoppdagede teori om genenes kopling til hjelp og hevdet at faktorene for vekst var koplet med så liten avstand at overkryssing var meget sjelden.

Teoriene er ikke så meget forskjellige. Enten vi skal kalle faktorene for kopler eller vi skal kalle dem allelomorfer, er i grunnen likegyldig, når vi så likevel må forutsette at en eventuell kopling er så sterk at overkryssing forekommer meget sjelden.

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

Heterosisproblemet og dets årsaker har i årene etter siste krig vært stadig oppe til drøfting, særlig i U. S. A. og England. Etter en kongress i Ames, Iowa i 1950 ble foredragene samlet i boken Heterosis (1951) redigert av JOHN W. GOWEN. Der kom mange forslag til å skille heterosis fra vanlig dominans. Et som er meget brukt er overdominans, som brukes for å betegne de tilfelle da Aa har mer livskraft enn AA og aa. JAMES F. CROW hevder at overdominans spiller større rolle enn dominansen ved kryssinger. Navnet overdominans har enda ikke gjort heterosisnavnet overflødig og kunne nok ha vært bedre valgt.

Av den rikholdige spesial-litteratur i de senere år skal dessuten nevnes:

- H. P. DONALD, 1955: Controlled heterozygosity in livestock. Proc. Roy. Soc. B. Vol. 144:192-203.
H. T. FREDEEN, 1956: Inbreeding and swine improvement. Anim. Breed. Abstr. Vol. 24: 317-326.
J. C. BOWMANN, 1959: Selection for heterosis. Anim. Breed. Abstr. Vol. 27: 261-273.

FREDEEN (1956) hevder at vi fremdeles mangler fundamental forskning over årsakene til heterosis og innavlsdepresjon. Dette må en beklage, da postulatene på disse områder har spillet en altfor stor rolle ved planlegging av husdyravlen. I Skandinavia har det ikke vært noen forskning over heterosisproblemet i de senere år.

BOWMANN (1959) konkluderer at de genetiske og fysiologiske årsaker til heterosis er enda langt fra forstått. Mange hypoteser er lansert og de fleste bygger på eksperimentelle bevis. En må derfor gå ut fra at årsakene er forskjellige i de forskjellige kryssinger og arter og at dette kompliserer utvalgsmetodene for heterosis. Han hevder at beste håp for utvalg etter heterosis gir individual ^{all}ytelse ^{og} avkomsprøver.

Blodtype hos korn, som har tilknytning til kornproduksjonen. De Züchtungsbeurteilung 1959. Mitschlich.

1) arven relativt varians. 2) Arvelighet.

III. ARVBARHET OG REPRODUSERBARHET.

1. **A r v b a r h e t** (proporsjon av ^{arvbar} arvelig varians).

Genene kan ikke føre til utvikling av en bestemt karakter uten et samvirke med de forskjelligartede forhold som er samlet i uttrykket miljø. Karakterene er et resultat av en lang og komplisert prosess som krever samvirke både mellom andre gener og miljøet. På den annen side kan ikke miljøet frambringe en karakter uten at de nødvendige gener er til stede. Skal vi ta ordene i strengeste forstand, er alle karakterer både arvelige og miljøbestemte.

Dersom enten genene eller miljøet blir forandret, kan det føre til forandring av karakteren som viser seg.

Ikke alle medfødte karakterer er gitt av egentlige arvefaktorer og heller ikke er alle reaksjoner overfor miljøet bestemt bare av miljø. Det er vanskelig å gi klare definisjoner, fordi der er samspill. Vi burde forsøke å skille mellom "ytre" miljø, dvs. de forhold som dyret er utsatt for etter fødselen og "indre" miljø som skulle omfatte tilfeldigheter under fosterutviklingen. Når det gjelder kroppsutvikling, vet vi at sjøl om ytre miljø har vært likt, kan ikke alle karakterer føres over til avkommet ved genetiske faktorer.

Når det meste av forskjellen vi kan se mellom individer er bestemt av forskjell i gener, er det praktisk å tale om arvelige og sterkt arvelige karakterer. Forskjellen mellom svart og rød farge er sterkt arvelige. Ytre forhold, som sterkt solskinn og annet, kan bleke den svarte fargen til rødlig eller brunlig, men dette er en liten variasjon i forhold til den som er framkalt av forskjell i genene.

Om det meste av forskjellen mellom individene er framkalt av forskjell i ytre forhold, taler en om karakterer som i liten grad er bestemt av arv. Eksempel på slike karakterer er mengden av fett på et slakt og halthet hos hester. Variasjon i bruk og foring, ulykkestilfelle og sykdom har vært med og bestemt disse to karakterer i langt større grad enn

arveanleggene. Likevel er det sikkert at enkelte dyr legger mer fett på seg enn andre og enkelte dyr er mer utsatt for halthet enn andre under ellers like forhold.

Miljø kan deles i to grupper. E_1 betegner den tilfeldige fordelte miljøverknad som ikke kan analyseres nærmere, og E_2 betegner den ikke tilfeldig fordelte miljøverknad, som aldersverknad, årstid og andre. Disse kan undersøkes nærmere, dersom materialet tillater det.

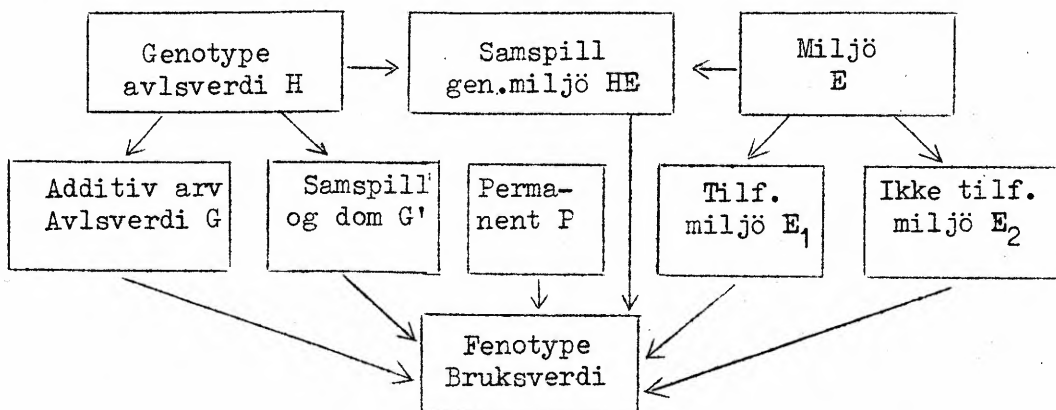


Fig. III, 1. Sambandet mellom arv, miljø og fenotype framstilt skjematisk.

b. Måling av variasjonsårsaker.

Spørsmålet om en karakter er arvelig eller ikke arvelig, kan forandres til ett spørsmål, om hvor meget av variasjonen som er framkalt av variasjon i genene og hvor meget av forskjellig miljø.

For en bestemt karakter og i en gitt populasjon kan vi formulere spørsmålet eksakt og kan besvare det om materialet er tilstrekkelig stort.

Det resultat en kommer til, vil være forskjellig for de forskjellige karakterer og vil være forskjellig for den samme karakter i forskjellige populasjoner. Om vi undersøker en populasjon, som er homozygot for en viss karakter, vil sjølsagt beregningen vise at den arvelige del av variasjonen er null.

| Variasjons-årsaker | A r v | | | | Perma-nent, ik-ke over-førbar | Miljø | Sam-spill arv-miljø | Sum Total |
|--------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------------------------|--------------|---------------------|--------------|
| | Addi-tiv | Domi-nans | Samsp. gener | Sum arv | | | | |
| Symbol | σ_G^2 | σ_D^2 | σ_I^2 | σ_H^2 | σ_P^2 | σ_E^2 | σ_{HE}^2 | σ_T^2 |

Tabell III, 1. Symboler brukt for de enkelte porsjoner av den totale varians for en karakter i en gitt populasjon.

30 b

Beregningen over den arvelige del av variasjonen kan utføres når vi har funnet de nødvendige ledd. Er σ_T^2 lik den observerte totale variasjon og σ_H^2 lik den del av variasjonen, som er bestemt av forskjell i arvelige anlegg mellom individene så vil proporsjonen:

arvelig variasjon, total
relativ
Arvbarhet, total, = $h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_T^2}$ (III 1)

angi den relative storleik av den del av variasjonen som er bestemt av forskjell i de arvelige anlegg. Det er kalt $\frac{\sigma}{\lambda}$ arvbarhet (heritability), men burde heller kalles arvbar part av variansen. Er forholdstallet stort, sier en at karakteren er vesentlig bestemt av arv. Er det lågt, sier en at karakteren vesentlig er bestemt av miljø. Tallverdien av forholdstallet varierer både etter variasjonen i arv og de andre faktorer. Regresjonskoeffisienten av et avkom på hver av foreldrene er $0,5 h^2$.

En må gjøre merksam på at likningen gjengitt ovenfor for h^2 ikke kan løses eksakt. Den inneholder heller ikke all variasjon som skyldes arv. Til dels forekommer samspill mellom gener og miljø på en slik måte at enkelte genotyper reagerer annerledes overfor miljøets verknad enn de andre. Ved mangel av enkelte stoffer vil noen reagere sterkt og andre ubetydelig. Samspill mellom arv og miljø er betegnet med HE.

Det er i grunnen bare den additive arv en kan måle ved de vanlige statistiske beregninger. Om vi forsøker å beregne arvbarheten, er det vanlig å bruke den følgende formel:

relativ
arvbar variasjon, additiv
relativ
Arvbarhet, additiv = $g^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_T^2}$ (III 2)

Denne beregnede verdi av additiv arv er mindre enn den virkelige verdi av alle gener, men det er ofttest den eneste som kan løses og den eneste vi kan ha praktisk nytte av. Når en bruker verdien h^2 er det som regel også i betydningen av additiv arv. Samspill mellom genene, G' , kan en som regel ikke ta omsyn til, og ofttest har den liten verknad på de vanlige kvantitative karakterer.

Den additive arv er grunnlag for beregning av *g e n e r e l l* *a v l s v e r d i* ved avkomsundersøkelser, mens genesamspill er grunnlag for *s p e s i e l l a v l s v e r d i*.

De oppstilte formler er rent teoretiske. For å vise hva de bygger på, skal noen av betraktningene de bygger på gjengis nedenfor.

B = 2 / i gelk

Egentlig er h^2 en determinasjons-koeffisient for h som betegner korrelasjonen mellom fenotype og genotype hos samme individ. Denne korrelasjon kan ikke bestemmes direkte og en har mer bruk for h^2 .

Enkelte definisjoner av uttrykk som er brukt, skal gjengis.

*Y = som vanlig middelas
G
etc.*

\bar{Y} = observert fenotype hos hvert dyr.
 \bar{Y} = midlere fenotyper av populasjonen
 \bar{g} = additiv verdi av hvert gen.

$G = \Sigma g =$ avlsverdi (forventningsverdi) hos hvert dyr.
 $G =$ midlere avlsverdi av populasjonen

$\frac{1}{n} \Sigma (G - \bar{G})^2 =$ varians i additiv arv. (III 3)

$h^2 = \frac{\Sigma (G - \bar{G})^2}{\Sigma (Y - \bar{Y})^2} =$ additiv proporsjon av observert variasjon. (III 4)

B

h = korrelasjon mellom genotype og fenotype.

$D = Y - G = a + b =$ avvik fra additiv arv hos et gitt dyr.

$a =$ avvik framkalt av dominans.

$b =$ " " " samspill mellom ikke-allele, ikke-additive gener.

Setter vi den observerte fenotypeverdi til Y og den ventede avlsverdi (forventningsverdien) til G , vil $Y - G$ være et samlet mål for avvikelsen fra den additive arv og vil inneholde både avvikelse på grunn av dominans og på grunn av samspill mellom ikke-allele gener.

Det er meget vanskelig å bestemme G . Den kan som regel bare beregnes i forholdsvis enkle tilfelle. De resultater en kommer til, vil dessuten være sterkt avhengig av det materiale en arbeider med. I en bestand, som vesentlig består av dominanttyper med få recessiver, vil en substitusjon av et dominant gen med et recessiv gen medføre meget liten midlere forandring og følgelig vil den additive genetiske del av variasjonen være låg. I en bestand, som består vesentlig av recessivtyper, vil derimot en innbytting av en dominant i stedet for en recessiv gen, vise stor midlere forandring og følgelig vil den additive genetiske del av variasjonen være høg.

Ved utjevning etter minste kvadraters metode kan en finne den midlere verdi av G for hver genotype, når en kjenner hyppigheten av genotypene. Fins det dominante homozygoter i forholdet 0,01 og de andre to fordeler seg normalt med 0,18 heterozygoter og 0,81 recessive homozygoter, er 18/19 av den observerte variasjon bestemt av variasjon i G -verdiene og en substitusjon av A i stedet for a vil i middel vise en verknad av 0,9.

Dersom den dominante gen er tallrik, slik at det f.eks. i en svart rase kommer en rød kalv blant 200 svarte, vil bare 14/107 av den observerte variasjon skyldes variasjon i G-verdien og resten skyldes dominant arv. En innbytting av en dominant gen, vil vise liten verknad i dette tilfelle.

Når dominansen er fullstendig og hyppigheten av den dominante gen er q, vil variasjonen mellom G-verdiene være bestemmende for proporsjonen

$$\frac{2(1-q)}{2-q} = h^2 \quad (\text{III } 5)$$

av den observerte variasjon og vil følgelig være et uttrykk for den del av variasjonen som er bestemt av arv (H). I dette tilfelle er h^2 proporsjonen av Aa i forhold til AA+Aa.

Beregningen kan også tilpasses til komplementære faktorer og gi høve til en beregning av forventningsverdi for hver genotype.

Når vi unntar karakterer, som er bestemt av et eneste eller et par faktorpar, viser det seg i de fleste tilfelle at der blir liten avvikelse mellom virkelig fenotypeverdi og den beregnete forventningsverdi som bygger på additiv arv. Den porsjon som skyldes dominans og epistasi er derfor som regel liten.

Regresjonskoeffisienten av avkom på foreldre er også et uttrykk for den additive arv og kan i mange tilfelle brukes som et mål for den additive arvelige variasjon innen en gitt bestand (g^2).

Korrelasjonen mellom et avkom og en av foreldrene må nødvendigvis være tilnærmet lik $r = \frac{1}{2} h^2$, da korrelasjonen mellom avkom og en av foreldrene er 1/2 når h^2 er lik en og der er ingen korrelasjon mellom foreldrene (Galtons 1. lov). På grunn av dette kan en stille opp en beregningsformel for arvbarheten:

$$h^2 = \frac{2(r-r_m)}{1+r_f} \quad (\text{III } 6)$$

r = korrelasjon mellom avkom og en av foreldrene.

r_m = den del av r som skyldes miljøet.

r_f = korrelasjon mellom foreldrene (slektskapskoeff.).

De funne verdier av h^2 er gitt av forholdene og kan påvirkes på mange måter. Sterke vekslinger i miljø vil gi større totalvariasjon og lavere verdier av h^2 . Er materialet sterkt selektert i en bestemt retning vil h^2 bli sterkt redusert. Om derimot ekstremene til begge sider

Fig. 118

er utvalgt til avlsdyr vil h^2 bli større enn i resten av bestanden.

I det foregående er det gått ut fra at hver karakter er målt en gang hos samme dyr, slik som det vanlig er tilfelle ved slaktekvalitet, tilvekst osv. Om samme karakter kan måles flere ganger, som antall griser i kullet, mjølkemengde pr. år, og en bruker middeltall, vil den observerte totale spredning reduseres uten at den arvelige del minker og derved kan h^2 øke betraktelig.

Hvor meget den øker er gitt av antall ganger (n) og av korrelasjonen (r) mellom to målinger, f.eks. 2 år hos kyr. Om arvbarheten ved 1. måling er h_1^2 og ved n målinger er h_n^2 gjelder følgende:

$$h_n^2 = \frac{n h_1^2}{(n-1)r + 1} \quad (\text{III } 7)$$

Denne r , som går inn i formelen, er kalt reproduserbarhet og blir omtalt nærmere i et senere avsnitt.

2. Beregningsmetoder for *relative avlsvarians* (arvbarhet.)

De metoder som brukes til å vurdere den relative betydning av arv bygger alle på måling av hvor sterkt dyr av samme genotype likner hverandre i forhold til dyr som ikke er av samme genotype. Teknikken varierer med materialet. En må også ta omsyn til om det er mulig å måle og eliminere miljøkorrelasjoner mellom slektinger og til de spesielle forhold som trer inn, dersom paringssystemet avviker fra grunntypen, der sannsynligheten for paring er like stor mellom alle.

Innenfor homozygote stammer er variasjon fullstendig bestemt av ytre forhold. Har vi høve til å sammenlikne variasjonen innen disse med variasjonen innen stammer, som har stor variasjon i genotype, kan vi få en viss vurdering av arvets verknad på variasjonen. En slik sammenlikning er den eneste måte å kunne måle dominant, epistatisk og additiv arv. Blant husdyra våre er denne metode til liten nytte, for vi har ingen homozygote stammer, og bare eneggede tvillinger har parvis samme genotype. Kan en skaffe nok materiale av disse, kan de gi verdifulle opplysninger.

En bør i tilfelle heller sammenlikne eneggede tvillinger med ikke eneggede tvillinger enn med par som ikke er i slekt med hverandre, for at ikke likhet i miljø for tvillinger skal medføre feil i vurderingen av resultatene.

Eneggede tvillinger er meget sjeldne og identifiseringen av dem

kan ikke bli 100 % sikker. Det er likhetsdiagnosen en bygger på. En sier det er eneggede tvillinger, dersom de er like i så og så mange karakterer. Egentlig burde en ikke bruke betegnelsen eneggede uten å være helt sikker. Også fysiologiske karakterer, som mjølkemengde, burde undersøkes før en avgjør saken. Et tilfelle som er undersøkt ved Institutt for husdyravl viser at dette er påkrevd. 1)

De såkalte eneggede tvillinger gir i alle tilfelle et materiale som er mest mulig ensartet. De har samme alder og har hatt omlag samme miljø. De gir et meget verdifullt materiale for å undersøke arvens verknad, sjøl om en ikke kan være helt sikker på diagnosen som enegget. Ved Institutet för husdjursförädling, Viad, Sverige, er tvillingsmetoden tatt opp til prøve i stor utstrekning, særlig for å bedømme verknaden av de forskjellige miljøfaktorer som bestemmer produksjonen. Den er også tatt i bruk på flere andre steder.

Dersom avlsdyra blir valgt ut etter de karakterer som de viser, kan en måle hvor mye foreldrene avviker fra middelverdien av sin egen generasjon. En kan videre beregne avkommets middelverdi og kan finne hvor mye denne avviker fra middelverdien av foreldrenes generasjon. Denne avvikelse kan deles med foreldrenes avvikelse. Under forutsetning av at miljøet ikke har hatt noen systematisk verknad på de observerte tall, vil det funne forhold gi et mål på den additive del av variasjonen. Det funne forholdstall er for lågt, da litt mindre enn halvdelen av den epistatiske arv vil gå inn i miljø og redusere tallet. 2)

Et eksempel skal gis fra nedarvingen av hvirveltall hos svin, BERGE (1944). Karakteren viste kvantitativ nedarving. En beregning for samtlige avlsdyr viste følgende middeltall:

| | | |
|--|-------|----------|
| Fedre | 28,84 | hvirvler |
| Mødre | 28,54 | " |
| Besetningsmiddel, da foreldrene ble født | 28,29 | " |
| Avkommets middel | 28,59 | " |

Den arvelige del av variasjonen (h^2) var følgende:

$$h^2 = \frac{28,59 - 28,29}{\frac{1}{2}(28,84 + 28,54) - 28,29} = 0,75 \quad (\text{III } 8)$$

Den vanligste framgangsmåte til å bestemme storleiken av den additive arv er å beregne korrelasjonen mellom den ytre likhet mellom foreldrene og avkom. Denne beregning vil ofte inkludere en porsjon som 3)

skyldes korrelasjon mellom miljøet hos foreldre og avkom. Den vil også omfatte en viss verknad fra den andre av foreldrene, dersom begge foreldre er selektert for vedkommende karakter.

En kan få et tilnærmet riktig uttrykk for h^2 ved å beregne regresjonskoeffisienten av avkom på middeltallet av begge foreldre. Dette er utført for det samme materiale (BERGE 1944) over hvirvelantall hos svin. Regresjonskoeffisienten var 0,743 og det stemmer bra med det forannevnte. Beregnet på denne måte får en eliminert korrelasjonene mellom foreldrene.

Ved å beregne regresjonen av avkom på hver av foreldrene og eliminere korrelasjonen mellom foreldrene ble summen av koeffisientene 0,773 dvs. litt høyere. Forutsetningen er lineær regresjon. Forholdstallet er et uttrykk for verknaden av begge foreldre sammenlagt. På hver av foreldrene blir det halvparten. Den funne koeffisient er et godt uttrykk for h^2 . Sannsynligvis er ~~den~~ ^{den samme koeff.} ubetydelig lågere enn det virkelige.

Har ytre miljø noen verknad på karakteren, vil middeltalla av foreldre og avkom ikke være sammenliknbare, dersom det har foregått en forandring av miljø i tiden mellom de to generasjoner. For å unngå dette er flere framgangsmåter blitt brukt. En ganske sikker metode er å foreta seleksjon både i retning av gode og dårlige avlsdyr. Beregningen må bygge på forskjellen mellom høyeste og lågste gruppe i stedet for forskjellen fra besetningsmiddel. Disse to grupper må holdes samtidig i besetningen. Om forskjellen mellom de to avkomsgrupper blir betegnet med a, forskjellen mellom foreldrene i de to grupper blir betegnet med b, og den arvelige del av variasjonen med h^2 får vi følgende:

$$h^2 = \frac{a}{b} \quad (\text{III } 9)$$

Om karakteren er kjønnsbegrenset kan formelen ikke brukes, unntatt der er en viss sikkerhet for at fedrene har hatt samme genotype som mødrene. En regner da bare med det ene kjønn av foreldre og avkom, i stedet for middel av begge kjønn.

Ved denne beregning er verknaden av miljø eliminert under forutsetning av at miljøet adderer sin verknad med et konstant beløp. Virker miljøet som en faktor dvs. et godt miljø vil gi en prosentisk øking av differensene, vil det framleis være igjen en viss miljøverknad, men den vil som regel være liten. ←

Ved spesielt planlagte arvelighetsforsøk kan en til dels gjennomføre et slikt utvalg i to retninger samtidig. Under vanlige forhold

har en oppdretter ikke råd til å gjennomføre et utvalg av dårlige karakterer bare for å skaffe opplysninger om arvegangen. Metoden kan av den grunn sjelden brukes.

En annen metode er å beregne korrelasjonen (r) mellom en av foreldrene og avkommet, og redusere det funne tall ved å trekke fra den del som skyldes miljøet (r_m). Resten blir doblet og etterpå delt med $1 +$ korrelasjonen mellom foreldrene og gir da et uttrykk for h^2 .

$$h^2 = \frac{2(r-r_m)}{1+r_f} \quad (\text{III } 10)$$

Det er som regel vanskelig å bestemme korrelasjonen som skyldes miljø (r_m). Det er enda vanskeligere å bestemme et sikkert mål for korrelasjonen mellom foreldrene (r_f). Dersom det er blitt drevet planmessig innavl, er r_f lik slektskapskoeffisienten. Dersom foreldrene blir valgt ut etter ytre likhet for vedkommende karakter, bør r_f være den observerte korrelasjon mellom foreldrene. Oftest er det en blanding av begge disse forutsetninger og en må velge skjønsmessig mellom dem. En kan unngå vanskeligheten ved å beregne regresjonskoeffisienten (R) av avkom på middel av foreldrene. I så fall er $h^2 = R - r_m$.

En annen brukbar måte å unngå de nevnte vanskeligheter er å dele hundyr som er paret med hvert handyr inn i to like store grupper, i høyeste og lågste gruppe, på grunnlag av deres egen ytelse. Deretter beregner en middel av mødre og av avkom av de høyeste og lågste grupper for alle brukte handyr. Etterpå deler en forskjellen mellom de to grupper av avkom med forskjellen mellom de to grupper av mødre og multipliserer resultatet med to. Betegnes de to grupper av avkom med A_1 og A_2 , de to grupper av mødre med B_1 og B_2 og den arvelige del av variasjonen med h^2 , får vi følgende:

$$h^2 = \frac{2(A_1 - A_2)}{B_1 - B_2} \quad (\text{III } 11)$$

Ved denne metode er korrelasjonen mellom foreldrene eliminert, med den forutsetning at miljøet i de to mødregrupper har vært likt. En måler den additive arv og litt av den epistatiske del av forskjellen mellom mødre med samme handyr. Forskjellen mellom grupper av dyr paret med forskjellige handyr blir ikke analysert ved denne metode.

En kunne også dele inn materialet på grunnlag av mordyr paret til gode og til dårlige handyr, men det lille antall av avkom på mordyr vil

sjelden tillate en slik gruppering.

Har miljøet hatt verknad på den undersøkte karakter, kan en likevel med en viss tilnærming finne et mål for storleiken av den additive arv ved å trekke besetningsgjennomsnittene inn i beregningen. Dette er særleg aktuelt for mjølkeavdrått, da denne er sterkt avhengig av foringen. Men det medfører den store feil at en ~~derved~~ eliminerer den arvelig forskjell mellom besetninger og denne kan være stor. Har miljøet variert systematisk, kan en ikke finne et eksakt uttrykk for arvbaheten, da en for å eliminere denne feil har bruk for arvbaheten. Den inngår derfor som regel i de tall en bruker for å finne den. Om foringen har vekslet fra år til år og fra gård til gård blir bestemmelsen av arvbaheten usikker og som regel altfor låg, om en regner med avvikelser fra besetningsmiddel.

Gjelder beregningen en karakter der begge kjønn har fenotype og en har materiale over ett eller flere handyr, kan en betegne differansen mellom avkomsmiddel og avkommets besetningsmiddel med a, differansen mellom mødre og mødrenes besetningsmiddel med b, differansen mellom fedre og fedrenes besetningsmiddel med c og av dette kan den relative storleik av den additive arv finnes etter følgende:

$$h^2 = \frac{2a}{b+c} \quad (\text{III } 12)$$

For mjølkeavdrått kan ikke denne formel brukes, da fedrene ikke har fenotype og en kan som regel gå ut fra at de er langt sterkere selektert etter sin avstamning enn mødrene.

For å eliminere både fedrenes verknad og verknaden av forskjellig miljø, må en dele mødrene til avkommet fra hvert handyr inn i to like store grupper etter mødrenes avvikelse fra sitt besetningsmiddel. Den ene gruppe omfatter den halvpart som har størst avvikelse og den andre gruppe resten. De midlere avvikelser av hver gruppe betegnes med henholdsvis b_1 og b_2 . En regner vidare ut døtrenes avvikelse fra døtrenes besetningsmiddel for hver av de to mødregrupper og betegner disse med a_1 og a_2 . En må forutsette at døtrene i hver av de to grupper har hatt samme miljø.

Av dette kan den relative porsjon av den additive arv betegnes etter følgende:

$$h^2 = \frac{2(a_1 - a_2)}{b_1 - b_2} \quad (\text{III } 13)$$

De to siste beregninger gir usikkert og for lågt resultat.

3. E k s e m p l e r p å b e r e g n i n g a v a r v b a r h e t.

En av de første og mest fullstendige undersøkelser over den relative betydning av arv og miljø ble utført av WRIGHT (1920) over forekomsten av kvite avtegn i en stamme av marsvin.

Denne undersøkelse gir en god belysning av verknaden av avlsmetodene. Det ble holdt en kontrollstamme, der paring av tremenninger og nærmere slektninger ble unngått og fra denne stamme ble det dannet en linje ved fullsøskenparing gjennom 10 år med i alt 20-25 generasjoner. Omlag alle stammet fra en eneste paring i 12. generasjon. De hadde sannsynligvis oppnådd å bli homozygote med liten genetisk variasjon.

Ved å måle den midlere likhet mellom foreldre, mellom foreldre og avkom og mellom kullsøsken, kunne WRIGHT dele variasjonen opp i en del som skyldtes arv, en del som skyldtes miljø felles for kullsøsken og en rest som skyldtes miljø og embryologiske tilfældigheter som ikke var felles for kullsøsken. Disse går fram av tabell.

Tabell III 2. Variasjon i kvite avtegn hos marsvin fordelt etter variasjonsårsaker og avlsmetoder, etter WRIGHT (1920). Variasjonen er uttrykt ved standardavvikelsens kvadrat.

| Variasjonsårsaker | Innavlet linje | | Kontrollstammen | |
|------------------------------|----------------|-------|-----------------|-------|
| | Funnet | % | Funnet | % |
| Genotyper | 0,010 | 2,8 | 0,271 | 42,2 |
| Miljø felles for kullsøsken | 0,020 | 5,5 | 0,002 | 0,3 |
| " ikke felles for kullsøsken | 0,334 | 91,7 | 0,370 | 57,5 |
| Sum | 0,364 | 100,0 | 0,643 | 100,0 |

Tross den store forskjell i absolutt storleik av standardavvikelsen er variasjonen som skyldes miljø omlag lik i de to stammer, mens den del som skyldes forskjell i genotype er ubetydelig i den innavlede linje og er forholdsvis stor i kontrollstammen. Beregninger viser klart hvordan den arvelige del av variasjonen blir redusert ved innavl.

For mjølkeavdrått er det utført analyser ved å sammenlikne korrelasjonen mellom slektninger. GOWEN (1934) har undersøkt mjølkemengde og fettprosent fra oppgaver over avdråttstevlingene i jerseyrasen i U. S. A. Han fant at 50-70 % av variasjonen i mjølkemengde og 75-85 % av variasjonen i fettprosent var framkalt av variasjon i arveanlegg mellom de enkelte dyr. Han gikk ut fra at det var ingen korrelasjon mellom miljøet hos mødre og døtre, men denne forutsetning er sannsynligvis ikke riktig. Det fins som regel korrelasjon mellom avdrått hos dyr som hører til samme besetning og var denne så stor som 0,10 - 0,20, må de nevnte tall reduseres med 0,20 - 0,40.

En analyse er gitt av PLUM (1935) over kontrollforeningene i Iowa. Hans resultater skal gjengis i tabell.

Tabell III 3. Relativ vekt av variasjonsårsaker i produksjon av mjølkefett, etter PLUM (1935).

| Årsak | Prosent av varians | |
|-----------------------------------|--------------------|-----------|
| Rase | 2 | |
| Besetning | | |
| Foringsplan i forskj.besetninger | 12 | |
| Andre årsaker (genetikk og miljø) | <u>21</u> | 33 |
| Kyr (mest genetiske) | <u>26</u> | 26 |
| Rest (variasjon fra år til år) | | |
| Foringsvariasjon | 6 | |
| Andre forskjeller fra år til år | 1 | |
| Lengden av gjeldperioden | 1 | |
| Årstid for kalving | 3 | |
| Andre faktorer | <u>28</u> | <u>39</u> |
| Sum | 100 | |

De genetiske årsaker for de enkelte dyr innen en besetning var 26 %. Hertil kommer en del av variasjonen mellom besetninger, men ikke hele denne variasjon er overførbart som additiv arv.

De fleste undersøkelser over mjølkefettmengden viser en arvelig variasjon på 15 - 60 % avhengig av antall år pr. ku.

Ifølge de gjengivne tall etter PLUM (1935) utgjorde variasjonen i mjølkefett mellom de enkelte dyr innen en besetning 26 % av den totale

variasjon. Det meste av dette var sannsynligvis framkalt av genetiske årsaker. Mellom raser var det 2 % og mellom besetninger var det i alt 33 %. Hele forskjellen mellom rasene, og en viss del av forskjellen mellom besetninger, var også uten tvil av genetisk art. Under gruppa "andre årsaker" mellom besetninger kom 21 % og disse var dels genetiske og dels andre miljøfaktorer enn forstyrke. Det var sannsynligvis knapt mer enn 40-50 % som var bestemt av gener med additiv verknad.

De fleste undersøkelser over arvets betydning for avdrått har gitt svært låge verdier, dersom undersøkelsen er utført innen en ensartet rase og blant forholdsvis ensartete besetninger. Dyra vil da nødvendigvis være omlag av samme genotype. Som regel er undersøkelsene utført som regresjonsanalyser, der korrelasjoner mellom foreldre er eliminert ved å beregne regresjonen av døtre på mødre innen samme handyr. Som eksempel på regresjon av døtre på mødre innen samme okse, skal gjengis koeffisienter for stambokførte dyr av østlandsraukoll etter undersøkelse av MIDTLID og BERGE (1950).

Mjølke: 0,17. Fettprosent: 0,33. Fettmengde: 0,22

Den relative betydning av den additive arv er tilnærmet det dobbelte av de gjengivne tall.

Av BONNIER (1939) er beregnet de tilsvarende koeffisienter innen besetninger med følgende resultat:

Mjølke: 0,04. Fettprosent: 0,18. Fettmengde: 0,04

Den relative betydning av den additive arv er også her det dobbelte av de nevnte tall.

De viktigste tall for avdrått, standardavv. og arvbarhet fra MIDTLID og BERGE skal gjengis i tabell. Som ventet var standardavvikelsen mellom kyr meget stor. Arvbarheten var stor, da det var i alt 3,7 år pr. ku.

Tabell III 4. Antall dyr, alderskorrigerede middeltall, standardavvikelse og arvelig del av variasjonen i avdrått for stambokførte østlandske raukoller, bind 1-10, MIDTLID og BERGE (1950). Minst 3 år pr. ku (3,7 år pr.ku).

| | Mjølke- kg. | Fett- prosent | Mjølke- fett kg. |
|-----------------------------------|----------------|------------------|---------------------|
| Antall kyr | 2460 | 2086 | 2086 |
| Gjennomsnitt | 3180 | 3,86 | 125,1 |
| σ innen kyr | - | 0,18 | - |
| σ mellom kyr | 564 | 0,32 | 26,5 |
| Var.koeff.mellom kyr % | 17,7 | 8,3 | 21,2 |
| Regresjonskoeff.(innen fedre) | 0,17 | 0,33 | 0,22 |
| Arvbarhet (h^2) 3,7 år pr.dyr | 0,34 | 0,66 | 0,44 |

I et materiale for avkomsundersøkelse av 14 raukolleokser utført 1948 av ass. SYRSTAD, ble arvbarheten beregnet ved å gruppere mødrene for hver okse i beste og dårligste gruppe og beregne arvbarheten av differansene. Grupperingen ble gjort dels etter absolutt avdrått og dels etter avvikelsen fra besetningsmiddel innen hver besetning. De viktigste tall skal gjengis i tabell.

Tabell III 5, Alderskorrigert avdrått, standardavvikelse og arvbarhet hos østlandske raukoller. Materiale fra en avkomsundersøkelse av 14 raukoll-okser 1948. I alt 673 par døtre-mødre.

| | Avdrått | | |
|--|---------------|------------------|--------------------|
| | Mjølke- kg | Fett- prosent | Mjølke- fett kg |
| <u>Gjennomsnitt:</u> | | | |
| Døtre (3,14 år pr.dyr) | 3160 | 4,12 | 130,0 |
| Besetn.middel | 2943 | 4,08 | 120,1 |
| Mødre (4,04 år pr.dyr) | 3298 | 4,10 | 135,3 |
| Besetn.middel | 3015 | 4,04 | 121,9 |
| <u>Standardavv.:</u> | | | |
| Mellom kyr (døtre) | 510 | - | - |
| Innen kyr (døtre) | 659 | - | - |
| Total, (hvert enkelt år) døtre | 746 | - | - |
| Besetn.middel, innen par | 323 | 0,062 | 14,2 |
| " " mellom okser, døtre | 274 | 0,113 | 12,4 |
| " " " " , mødre | 293 | 0,111 | 13,4 |
| <u>Arvbarhet (h²) 3,59 år pr.dyr.</u> | | | |
| Mødrenes avv. fra bestn.middel | 0,01 | 0,60 | 0,11 |
| Mødrenes observerte avdrått | 0,46 | 0,65 | 0,61 |

Variasjonen her var mindre og en stor del av variasjonen skyldtes forskjellig høyde av besetningsmiddel. Det er påfallende stor forskjell i besetningsmiddel. Mellom samme par av døtre og mødre var standardavvikelsen hele 323 kg for mjølk, 0,062 i fettprosent og 14,2 kg. for mjølkefett. Denne porsjon er omlag i sin helhet bestemt av forandringer i miljø.

Arvbarheten bestemt på den observerte avdrått etter beste og dårligste mødregruppe ga brukbart resultat. At arvbarheten er så høy skyldes det store antall år pr. dyr (3,59 år).

De forskjellige variasjonsårsaker i fødselsvekten hos svin er be-

regnet av LUSH og medarb. (1934) for griser født i løpet av 15 år på forsøksstasjonen i Iowa. Denne skal gjengis.

Tabell III 6. Relativ vekt av variasjonsårsakene i fødselsvekten hos griser, etter LUSH og medarb. (1934).

| | Prosent av varians | |
|---------------------------------|--------------------|-----|
| Variasjonsårsaker | | |
| Genotypen hos grisene | | |
| Raseforskjell | 2 | |
| Kjønn | 1 | |
| Arvelig variasjon forøvrig | <u>3</u> | 6 |
| Miljø felles for kulløsken | | |
| Kullstorleik | 7 | |
| År | 5 | |
| Foring | 4 | |
| Fostertid | 2 | |
| Andre årsaker | <u>29</u> | 47 |
| Miljø ikke felles for kulløsken | | 47 |
| Sum | | 100 |

Beregningene viser som regel noe for låge tall for den genetiske variasjon. For smågrisvektene viser de bare 6 %. Av de 29 % under andre årsaker av gruppen miljø felles for kulløsken, er uten tvil en del bestemt av arv. Store mødre vil som regel ha noe større griser og da størleiken av mødrene er til en viss grad bestemt av arv, vil denne forskjell egentlig være gentisk. Talla gjelder bare det undersøkte materiale. Da dette stammet fra besetningen på en forsøksstasjon, må en gå ut fra at de har vært selektert bl.a. for å gi ensartete og høge smågrisvekter. Følgelig er den arvelige variasjon blitt redusert som hos de forannevnte innavlde marsvin. Om undersøkelsen hadde omfattet alle tamsvinraser i verden, ville den genetiske variasjon sannsynligvis ha vært dominerende i forhold til den andre.

I avsnittet foran om beregningsmetoden for arvbarhet er tatt med et eksempel på beregning av arvbarheten av hvirvelantall hos svin etter et arbeid av BERGE (1944). Dette viste en meget høg arvbarhet med $h^2 = 0,75$. Andre eksempler er tatt med i tabellene V 5 og V 6 under seleksjon.

Omlag alltid ved slike undersøkelser innen en rase eller innen raser av samme type vil en stor del av variasjonen være bestemt av årsaker, som ikke kan analyseres nærmere. I denne gruppe kommer former av epistatisk og dominant arv og enkelte former av komplementære faktorer. Disse kommer lite tilsyne ved en analyse som bygger på likheten mellom slektninger. 2.45.69

4. R e p r o d u s e r b a r h e t .

De egentlige miljøårsaker er mange og kompliserte. Dels er de slike som kan elimineres, som f.eks. forskjellig foring. Dels er de slike som ikke kan elimineres, selv om foring og stell er så likt som vi kan få det, vil vi likevel få stor variasjon fra år til år hos samme ku.

Det fins også permanente forskjeller som ikke er overførbare ved arv. Tilfeldigheter i fosterutviklingen og oppveksten kan medføre forandringer som preger dyret for levetida, uten at det kan kalles arv. Disse variasjonsårsaker tilhører på en måte miljø, men skiller seg fra annet miljø ved at for det enkelte dyr er de gitt fra fødselen av og er like meget permanente i levetiden som genene.

En spesiell variasjonsårsak kommer av samspill mellom arv og miljø. Enkelte genotyper reagerer forskjellig under forskjellig miljø. En gitt genotype kan vise seg å være gunstig under gode miljøforhold, men absolutt underlegen under dårlige miljøforhold. Disse forskjeller står i en særklasse, fordi de egentlig tilhører både arv og miljø.

I populasjonsgenetikken har en forsøkt å skille mellom alle disse variasjonsårsaker og å finne et tallmessig uttrykk for dem. En kan ikke beregne dem direkte, men det fins flere indirekte metoder. De er alle beheftet med en ganske stor usikkerhet og må ikke tas for absolutte verdier.

Det arvelige anlegg og den ikke arvelige permanente forskjell er det samme så lenge dyret lever, mens de andre (miljø-faktorene) veksler fra år til år og blir følgelig redusert ved stigende antall år. Det er denne stigning i sikkerhet, vi måler ved reproduserbarheten (repeatability).

Hvordan spredningen fordeler seg framgår av tabell III 1. Ved å bruke samme symboler, kan en finne den relative verdi av miljø og av reproduserbarhet etter følgende:

$$e^2 = \frac{\sigma_E^2 + \sigma_{HE}^2}{\sigma_T^2} = \text{miljø} \quad (\text{III } 14)$$

$$r = \frac{\sigma_H^2 + \sigma_P^2}{\sigma_T^2} = \text{reproduserbarhet (repeatability)} \quad (\text{III } 15)$$

Om en sammenlikner formelen for reproduserbarhet (III 15) med formelen for arvbarhet (III 1) vil en lett innse at under vanlige forhold vil r nødvendigvis alltid være større enn h^2 .

Den absolutte størrelse av variasjonsprosjonen for miljø og samspill arv-miljø er omvendt proporsjonal med antall år pr. dyr. Hvordan dette virker på r kan best vises ved en figur som illustrerer variansen ved mjølkeproduksjon ved ett og ved 3 år pr.ku.

$$1 \text{ år) } r = \frac{\begin{array}{|c|c|} \hline \sigma_H^2 & \sigma_P^2 \\ \hline \end{array}}{\begin{array}{|c|c|c|c|} \hline \sigma_H^2 & \sigma_P^2 & \sigma_E^2 & + \sigma_{HE}^2 \\ \hline \end{array}}$$

$$3 \text{ år) } r = \frac{\begin{array}{|c|c|} \hline \sigma_H^2 & \sigma_P^2 \\ \hline \end{array}}{\begin{array}{|c|c|c|c|} \hline \sigma_H^2 & \sigma_P^2 & \sigma_E^2 & + \sigma_{HE}^2 \\ \hline \end{array}}$$

Figur III 2, Eksempel på reproduserbarhet (r) ved ett år (0,26) og ved 3 år pr. dyr (0,50).

På grunnlag av dette forhold er oppstilt formler for beregning av det sannsynlige gjennomsnitt for et dyr, som har fått sin produksjon bestemt flere ganger - som f.eks. mjølkeavdrått hos ei ku.

$$\text{Sannsynlig produksjonsevne} = \text{besetningens middel} + \frac{nr \ d}{1+(n-1)r}$$

der r er korrelasjonen mellom to på hinannen følgende år hos samme dyr og n er antall år og d er differansen mellom dyrets middel for n år og besetningsmiddel.

Formelen kan utvides til å gjelde gjennomsnittet av flere dyr. Dersom materialet er tilstrekkelig stort, vil variansen som skyldes miljø, synke proporsjonalt med antall år, og variansen omkring middeltalla vil for det vesentligste bestå av den genetiske variasjon.

At reproduserbarheten virker sterkt inn på de funne tall for arvbarhet er omtalt foran og det henvises til formlene III 6 og III 7. En må derfor alltid være merksam på om angitte tall for arvbarhet skrives fra karakterer som er målt en gang eller målt flere ganger pr. dyr. Dette gjelder særlig mjølkemengde pr. år og kullstørrelse pr. purke og liknende karakterer. For et bestemt kroppsmål, gitt ved en bestemt alder, har denne reproduserbarheten en mindre interesse.

*Skal gjengi reproduserbarhet for mjølke-
andrett hos Støffe Hachmann (1958) og gitt Rønninge 1963*

| | Støffe St. L. (1958) | | | Rønninge | | |
|--------------------|----------------------|---|------|----------|------|------|
| | M | S | t | M | S | t |
| mjølke mengde | - | - | 0.34 | 548 | 147 | 0.55 |
| Fett prosent | - | - | 0.66 | 3.7 | 0.46 | 0.82 |
| Mjølke fettemengde | - | - | 0.37 | 20.4 | 5.4 | 0.68 |

Sido 47 b.

5. Korrelasjoner mellom karakterer.

- Fenotype-korrelasjoner.
- Genetiske korrelasjoner.

IV. VARIASJON OG ARV.

1. Genetisk variasjon.

a. Variasjon og geneshyppighet.

Variasjon er forskjellen som viser seg mellom de enkelte individer. Denne forskjell er grunnlaget for alt avlsarbeid. Var det ingen variasjon, var alt utvalg hensiktsløst. Avlsarbeid bygger på at det fins enkelte dyr som svarer bedre til sitt formål enn resten og at den variasjon som viser seg er et uttrykk for en viss forskjell i arveanleggene.

Årsaken til variasjon kan deles i to store grupper. 1) Variasjon i de arvelige anlegg som individet har fått fra sine foreldre. 2) Variasjon i de forhold som bestemmer utvikling og livsvilkår. Disse kan være indre og ytre og de kan være kjente og ukjente for oss.

Med unntak av identiske tvillinger vil det hos fremmedbefruktet praktisk talt ikke forekomme to dyr som genetisk er like. Det vil også sjelden forekomme to dyr som kan sies å ha levd under samme miljø. En forskjell som viser seg mellom to dyr, må derfor betraktes som en resultat av forskjell i de genetiske anlegg og forskjell i miljø. Arv og miljø har som regel ikke like sterk effekt på den verknad de framkaller, men som regel er begge til stede. De kan virke i samme retning og de kan motvirke hverandre. Uten en nærmere undersøkelse kan en ikke vite sikkert om det er arv eller miljø som har framkalt de resultater en kan konstatere.

Ved siden av de to store grupper må for fullstendighetens skyld nevnes en tredje variasjonsårsak. Det er samspill mellom arv og miljø (interaction). Denne kan ikke egentlig tilskrives hverken arv eller miljø alene. Den viser seg ved at der er korrelasjon mellom arv og miljø eller ved at arv og miljø virker sammen på en måte som ikke kan adderes uten videre. Den kan vise seg ved at en bestemt geneeffekt viser sterkere eller svakere verknad i et miljø enn i et annet. Tilsvarende kan en viss forandring i miljø virke sterkere på noen genotyper enn på andre. Om vi sammenlikner raser som er meget forskjellige, kan denne variasjonsårsak være meget sterk, sjøl om miljøet er ensartet. Under vanlige forhold er derimot denne effekt så liten at den er uten noen vesentlig betydning, men vi må være klar over at den forekommer i enkelte tilfelle.

Ved positiv korrelasjon mellom gener og miljø blir hele popula-

sjonen mer variabel, fordi utslaget til hver kant blir forsterket. Dette kommer sterkt fram, om vi samler materiale fra forskjellige gårder. De som har arbeidet sterkest for å få fram gode genekombinasjoner i sine besetninger, har som regel også lagt stort arbeide for å gi det beste miljø. De resultater som viser seg, er derfor bedre enn det arvelig anlegg tilsier. De arvelige anlegg i slike besetninger er likevel som regel bedre enn på andre gårder. Dette er forhold som ofte gjør det vanskelig å gi uttrykk for besetningenes virkelige kvalitet. Om vi beregner avdråtten i prosent av besetningsgjennomsnittet, blir den genetiske variasjon mellom besetninger eliminert. Noen metode til å skille eksakt mellom de to variasjonsårsaker er hittil ikke påvist.

Antall varierende gener hos de forskjellige husdyrslag er ikke kjent. Antall kromosoner er noenlunde klarlagt og er gjengitt i avsnittet *R e p r o d u k s j o n*. Det har vært gjort forskjellige forsøk på å beregne antall gener hos enkelte arter. Slike tellinger kan bare omfatte gener som har vist variasjon og de angivne tall er vanlig for låge. Hos *Drosophila* er angitt 5.000-15.000 loci. Det har også vært prøvd å beregne antallet på grunn av antall gener som synes å være til stede for hver karakter ved kvantitativ nedarving. Fra en kryssing av guernsey med holstein-friesian i Illinois er hevdet at mer enn 10 par gener var nødvendig for å forklare nedarvingen av mjølkemengde og atskillig flere par for å få forklare nedarvingen av fettprosent ved kryssing av de to raser.

At det nødvendigvis må være mange gener for hver karakter kan en slutte seg til på grunnlag av vårt kjennskap til funksjonen av hvert enkelt organ. Funksjonen er som regel så komplisert og er avhengig av et fint samspill mellom kroppsvev, hormoner og sirkulerende væsker, alle virkende til bestemte tider. Det er urimelig å anta at et eneste gen skulle bestemme en karakter som er et sluttresultat av alt dette. En må alltid huske at enheten er genet og ikke karakteren, som viser seg for oss. Det røde øye hos villtypen av *Drosophila* er ingen egentlig karakter. Det er påvist at mer enn 40 gener må være til stede for at det vanlige røde øye hos villtypen kan vise seg. Om et gitt gen mangler kan f.eks. øyet være purpurfarget, osv.

Mange misdannelser er framkalt av gener som avbryter et viktig ledd i en utvikling på en slik måte at det ikke kan erstattes av andre prosesser. En normal horn dannelse krever en bestemt kjede av prosesser, som f.eks. utvikling av beintapp, av blodårer og nerver og vekst av horn.

Ett eneste gen kan avbryte utviklingen så horna ikke kommer i stand. En kan derfor godt si at hornløshet er bestemt av ett enkelt gen, men det er ikke riktig å si at dets normale allelomorf er alene ansvarlig for hele hornveksten.

I avlsarbeidet har fjernelsen av letale og subletale anlegg (oftest bestemt av ett enkelt genepar) en stor betydning, men langt viktigere i den praktiske husdyravl er å forbedre de arvelige anlegg for veksthastighet, produksjon, fruktbarhet, kroppsbygning og andre økonomisk viktige karakterer. De genetiske undersøkelser som er foretatt, viser at disse er kompliserte fysiologiske funksjoner som er bestemt av et stort antall gener, der hver enkelt av dem oftest har liten verknad.

Ved et par av gener gir det muligheter for 2 ulike gameter og 3 ulike genotyper. Den generelle formel er at ved n par gener gir det muligheter for 2^n ulike gameter og 3^n ulike genotyper. Sjøl om vi ikke forutsetter mer enn 40 par gener hos hver husdyrart, vil antallet av mulige genotyper bli større enn antall av levende dyr av hver art.

Ved denne beregning var forutsatt bare to alleler i hver serie. Svært ofte er der flere enn to alleler og dette øker antall av mulige genotyper. Om m er antall av mulige alleler i hvert av de n genepar, vil antall av forskjellige gameter være m^n og antall av forskjellige genotyper være:

$$\left[\frac{m^2 + m}{2} \right]^n \quad (IV 1)$$

Kopling virker ikke på antallet av forskjellige typer av gameter, men har innverknad på hyppigheten av hver gamettype. Kopling vil øke antallet av genotyper, fordi de multiple heterozygoter vil vise en forskjellig nedarving etter hvilke koplingsgrupper de hører til, mens alle multiple heterozygoter uten kopling vil nedarve på samme måte. En tredobbel heterozygot, hvor de tre gener er koplet, kan forekomme i fire forskjellige genotyper.

Enkelte gener viser klar dominans, andre viser intermediær verknad, andre viser verknad bare når visse andre gener er til stede. Noen vil vise samme verknad som miljøet. Av dette følger at de genetiske forhold i en bestand av husdyr er sterkt komplisert og om vi velger ut dyr som tilsynelatende er like, vil vi som regel velge ut dyr av flere forskjellige genotyper. De forskjellige karakterer ser ofte ut til å gå over i hver-

andre uten noen klare klassegrenser.

De vanlige rene raser er oftest ikke homozygote. Der er vanlig en stor variasjon blant genotypene. De krefter som virker på genebestanden er mutasjoner, innkryssinger, innavl og seleksjon. Disse krefter virker ofte mot hverandre med omsyn til å skape homozygoter. Seleksjon virker ikke sterkt til å skape homozygoti, unntatt hvor geneforholdet er av enkleste slag. Seleksjonen virker som regel sterkere på rasenes gjennomsnitt enn på homozygotien.

Hyppigheten av de to alleler er som regel meget forskjellig. Da summen av de to nødvendigvis blir en, kan en beregne begge frekvenser når en f.eks. har funnet utspaltninger av recessivtypen. Frekvensen av fenotyper er en funksjon av genefrekvensen. Settes frekvensen av den dominante allel (A) til q er frekvensen av a lik $1-q$ og under den viktige forutsetning at alle fenotyper blir brukt i avlen uten seleksjon, vil fenotypene fordele seg på følgende måte:

$$q^2 AA + 2q(1-q) Aa + (1-q)^2 aa \quad (\text{IV } 2)$$

Har en bestemt proporsjonen av utspaltede recessiver (aa) til f.eks. $\frac{1}{100}$ vil frekvensen av a i forhold til $A+a$ være $\sqrt{1/100} = 1/10$ og følgelig er $q = 9/10$. På grunnlag av dette kan en beregne hyppigheten av heterozygoter, som ellers ikke kan skilles fra dominanttypen. Etter formelen, som er gjengitt, er heterozygoter i forhold til alle gitt av:

$$2 q (1-q) = 2 \cdot \frac{9}{10} \cdot \frac{1}{10} = \frac{18}{100} \quad \text{dvs. } 18 \%$$

Heterozygoter i forhold til summen av dominanttyper er etter samme formel gitt av:

$$\frac{2 (1-q)}{2-q} \quad \text{dvs. } 18,18 \%$$

For paringer uten seleksjon gjelder den gjengitte regel at forholdet mellom zygotene er kvadratet av forholdet mellom gametene. Denne regel kan utstrekkes til å gjelde genepar som ikke er alleler.

Se fig. neste side.

Blant gametene vil de ikke-allele gener kombinere seg fritt med hverandre med unntak av 3 tilfelle.

1. Dersom populasjonen er et resultat av en nylig utført kryssing vil koplings- og frastøttingsgruppene ikke være jevnt fordelt i populasjonen.
2. Er foreldrene resultat av seleksjon for gener med samme effekt vil samme gamet inneholde flere av disse enn ellers.
3. Er foreldrene en spesielt utvalgt gruppe vil gametene som de produserer inneholde færre av de ekstreme og flere av de intermediære kombinasjoner enn ved kombinasjon mellom genene.

| | | q_A^2 AA 0,16 | $2q_A(1-q_A)$ Aa 0,48 | $(1-q_a)^2$ aa 0,36 |
|---------------------------|-----------------------------|-----------------------|-----------------------------|---------------------------|
| q_B^2 BB | 0,49 | 0,0784 AABB | 0,2352 AaBB | 0,1764 aaBB |
| | $2q_B(1-q_B)$ Bb 0,42 | 0,0672 AABb | 0,2016 AaBb | 0,1512 aaBb |
| $(1-q_B)^2$ bb 0,09 | 0,0144 AAbb | 0,0432 Aabb | 0,0324 aabb | |
| | | 0,16 | 0,48 | 0,36 |

Fig. IV 1. Hyppigheten av de forskjellige genotyper i en populasjon uten seleksjon med to par gener av forskjellig hyppighet. Frekvens av A = 0,4 av B = 0,7. Frekvensen av fenotyper for hvert genepar er anført i margin av figuren.

I lærebøker blir vanlig F_2 -forholdet av en kryssing med 2 faktorpar brukt som eksempel. Disse representerer en genehyppighet av nøyaktig $1/2$ av hver av genene. Om vi forutsetter n genepar som kombinerer fritt med en hyppighet av den dominante allel av $q_A, q_B \dots q_N$, kan vi finne forholdet ^{mulig} for alle mulige zygoter ved å multiplisere forholdet for hvert genepar med hverandre etter følgende formel:

$$\left[q_A A + (1-q_A) a \right]^2 \left[q_B B + (1-q_B) b \right]^2 \dots \left[q_N N + (1-q_N) n \right]^2$$

Om hyppigheten (q) av hver av de foretrukne gener er den samme for hvert av de n genepar, kan formelen skrives i den enkle form.

$$\left[q + (1-q) \right]^{2n}$$

Antall som er homozygotisk for alle foretrukne gener vil i dette tilfelle bli q^{2n} og vil utgjøre en meget liten del av populasjonen.

b. M u t a s j o n e r .

Mutasjoner er sjeldne. For laboratoriedyr er det funnet mutasjonshyppigheter av storleik som en mutasjon pr. gen pr. $10^4 - 10^5$ generasjoner. Sjøl under laboratorieforhold har en vel ikke fått notert alle mutasjoner, så det egentlige antall er større enn det noterte. Det er forøvrig også stor forskjell på mutasjonshyppigheten for hvert gen. Er antall dyr av en gitt rase eller art så stort som en halv mill. skulle en vente omlag en mutasjon pr. gen pr. generasjon, og dette vil komme til å ha en ikke liten verknad på genefrekvensen. Er mutanten dominant, kan den konstateres straks. Er mutanten recessiv, kan den bare konstateres ved de utspaltede recessiver. Er mutanten letal eller medfører svakheter som gjør at den elimineres, vil det medføre at bare dominanttypene blir brukt i avlen. Av de utspaltede recessiver pr. generasjon kan en tilnærmet finne mutasjonshyppigheten og frekvens av heterozygoter m.v., da der må være likevekt mellom mutasjonshyppighet og utspaltede recessiver.

Beregningsformler over mutasjonshyppigheten på grunnlag av utspaltede recessiver pr. generasjon skal gjengis. Til sammenlikning med formelene foran skal merkes at $x = (1-q)^2$ og $q = 1 - \sqrt{x}$.

| | |
|--|--|
| Utspalting av aa i forhold til AA+Aa+aa | = x |
| Frekvens av a i forhold til A+a | = \sqrt{x} |
| " " Aa i forhold til AA+Aa | = $\frac{2\sqrt{x} \cdot (1-\sqrt{x})}{1-x}$ |
| " " Aa i forhold til AA+Aa+aa | = $2(\sqrt{x} - x)$ |
| Mutasjonshypp. pr. dom.allel pr.generasjon | = x |
| " " individ pr. avkom | = $\frac{2x(1-\sqrt{x})}{1-x}$ |

Vanskeligheten ved bestemming av mutasjonshyppigheten ligger i å bestemme noenlunde riktig antall observerte avkom som relativt tilsvarer antallet av de utspaltede recessiver. En bør ikke ta med for små områder, men må ta med alle dyr over hele det området der avkommet har vært gransket på en slik måte at eventuelle recessiver av den undersøkte type kunne ha vært notert i tilfelle de hadde vist seg. Om en bare regner med antall dyr i det snevre område, der recessivtypen har vist seg, får en altfor høy mutasjonshyppighet. Mutasjonshyppigheten kan økes ved å utsette gonadene for ekstreme ytre forhold ved røntgen, radium, colchicin, ultrafiolett lys og ekstreme temperaturer. Det er også funnet noen få gener som forandrer mutasjonshyppigheten hos andre gener.

WHITE og IBSEN har beregnet at mutasjonshyppigheten fra hornet til kollet hos storfe er omlag en pr. 20.000 pr. dominant allel pr. generasjon. HALDANE har hos mennesket beregnet mutasjonshyppigheten for hemofili til en pr. 50.000. De hyppigheter som er funnet i *Drosophila* er lågere.

De fleste mutasjoner er skadelige i den forstand at de gjør individene mindre skikket for vårt formål med dem. Noen få er nyttige, og det er ved hjelp av disse at det har kunnet foregå en utvikling og en foredling.

Mutasjonene motvirker all seleksjon og er en stadig kilde til variasjon. De fører til at der alltid fins muligheter for utvalg i forskjellige retninger. Mutasjonene forhindrer at seleksjonen kjører seg fast. De er en verdifull kilde til fornyelse. Om vi ved seleksjon har fjernet karakterer som vi anser for uheldige og forholdene forandrer seg så disse karakterer er blitt verdifulle, så vil mutasjonene medføre at der stadig vil være muligheter for å selektere for disse karakterer.

c. Dominans og epistasis.

Genene viser sitt nærvær på forskjellige måter. Den enkleste måte de viser seg på, er ved at nærvær eller fravær viser en viss pluss eller minusverdi hos den karakter det gjelder og at denne verknad er den samme likegyldig hvilke andre gener som er til stede. Enkelte gener viser sin verknad på denne måte og mange viser det i en viss grad, men mange gener viser et samspill med andre gener på en slik måte at det synlige resultat av å bytte ut et gen mot dets allelomorf er større i noen tilfelle enn i andre og kan i enkelte genotyper vise helt motsatt verknad. Verknaden er med andre ord avhengig av de andre gener som er til stede.

Dominans er et eksempel på dette. Dersom dominans foreligger, vil erstatning av a med A vise en større verknad hos genotypen aa enn hos Aa , mens den egentlige avlsverdi av genet er den samme.

Dominans er et eksempel på ikke-additiv arv. Om en erstatter begge a med A er ikke verknaden dobbelt så stor som ved å bytte ut den ene. Dette er et tegn på at det foreligger dominans.

Gener, som ikke er alleler, kan modifisere verknaden eller gi den en annen retning. Et eksempel er de komplementære gener. Hos blomsterer må to dominante gener være til stede for å gi purpurfarge. Mangler en av disse, er fargen kvit. Planter som har cc er kvite likegyldig om de har RR , Rr eller rr . Planter som er rr viser et tilsvarende forhold overfor C . De planter som har både C og R er purpurfarget likegyldig om faktorene er homo- eller heterozygote. I dette tilfelle kan en ikke avgjøre hvilken faktor som framkaller purpurfarge. De er begge like viktige.

Når det gjelder farge-nedarving hos husdyra, er det mange eksempler på samspill. Gråfargen hos de norske raser er gitt av både faktoren for svart og en dominant faktor som virker på svart og som er epistatisk overfor svart. I dette tilfelle er svart hovedfaktoren.

Mange andre former for ikke-additiv arv er kjent. Hemmingsfaktorer, terskelverdifaktorer og faktorer som bare viser verknad i heterozygot tilstand, er de mest ekstreme tilfelle. Den siste gruppe er sannsynligvis hyppig blant de kompliserte fysiologiske karakterer, der graden av karakteren er bestemt av et harmonisk samspill mellom et større antall av organer og funksjoner.

I en populasjon vil der alltid finnes gener som virker på alle disse måter. Antall av gener og muligheter for samspill er så store at

*Dansk S DM over ga ...
Om ... av 16 ... 11 ...*

det er uråd å finne ut den spesielle verknad av hvert gen i hver kombinasjon. Den enkleste måte å unngå denne vanskelighet er å tenke seg at hvert gen har en midlere verknad i den populasjon den hører til og under arbeidet gå ut fra at denne tenkte midlere verknad er den virkelige verknad av genet i alle genotyper og under alle ytre forhold. Dette er nærmere behandlet under arvbarhet.

Når en taler om gener for "høg" produksjon eller "låg" produksjon, er det på denne måten vi forestiller oss genene.

Om vi summerer den midlere verknad av alle gener som et dyr har, vil vi få et teoretisk uttrykk for en "forventningsverdi" av vedkommende dyr for et visst eksteriør eller en viss produksjon. Den ventede og den observerte verdi vil ikke være identisk, dersom genen viser samspill i en eller annen ikke-additiv form. Den "ventede" verdi hos et dyr vil svare bedre til dyrets avlsverdi enn dets eget eksteriør eller dets produksjon.

Variasjonen av forventningsverdiene mellom de enkelte dyr er den egentlige genetiske del av den observerte variasjon, mens differensen mellom den ventede og den observerte verdi er avvikelsen fra den enkle additive arv.

Disse sistnevnte avvikelser kan deles i to grupper, den første er avvikelsen framkalt av dominans, og den andre er framkalt av samspill mellom ikke-allelele gener, som ikke adderer sin verknad. Denne porsjon har av LUSH vært kalt epistatisk, sjøl om dette ikke helt dekker den vanlige mening med ordet. Epistatisk er i genetikken brukt om dominans blant ikke-allelele gener. Brunt hos hest er epistatisk overfor svart, og svart er hypostatisk overfor brunt.

2. Forholdet mellom arv og miljø i praksis.

Dessuten må en være klar over at ikke alle "medfødte" karakterer har et arvelig grunnlag. Det er riktig at et dyr ved fødselen har alle de arvelige anlegg det fikk ved befruktningen, men tilfeldigheter under fosterutviklingen kan medføre at enkelte karakterer kan bli sterkere framhevet og andre trengt tilbake. En del av de forskjeller som viser seg ved fødselen og senere, er resultat av tilfeldigheter i forholdene i uterus under fosterutviklingen. Det kan være hormonale verknader og verknaden av plass- og ernæringsforhold. Disse kan merke dyret for hele livet, men karakteren kan ikke overføres til avkommet. Det fins altså andre

Thalidomid

forhold enn foring, stell og sunnhetstilstand som avgjør om et dyr kan vise sine arvelige anlegg, f.eks. for mjølkeavdrått. Grensen mellom arvelige anlegg og de såkalte ytre forhold kan derfor være vanskelig å trekke i praksis, sjøl om det teoretiske skille er klart nok.

Også de arvelige anlegg kan vise stor forskjell i sin manifestasjon. Mange er avhengig av alderen. Genene viser først sin verknad etter en viss alder, f.eks. mjølkeavdrått, formen av tennene, avbleking med alderen hos visse fargetyper og flere andre karakterer.

Sjøl om vi har fullstendig kontroll over både miljø og arv, blir det tilbake en god del individual variasjon. Dersom halvdelen av variansen for en gitt karakter er bestemt av arv og halvdelen av miljø og vi kunne danne homozygote typer, vil standardavvikelsen likevel ikke synke mer enn til 71 % av den opprinnelige. Var karakteren til 80 % bestemt av arv og vi kunne eliminere hele miljøvariansen, vil standardavvikelsen i hele materialet framleis være 89,4 % av den opprinnelige.

Variasjoner framkalt av miljø kan være store og ha en avgjørende betydning for økonomien, men de har ingen verknad på arveanleggene. Det har ofte vært hevdet at modifikasjonen framkalt av ytre forhold, vil bli nedarvet til avkommet og det blir framleis hevdet av LYSENKO og hans retning i Russland. Det har vært utført mange forsøk på å bevise dette, men ingen av dem har gitt resultat som støtter denne påstand. Det er riktignok i de senere år blitt påvist at en kan framkalle forandringer i gene ved røntgen, radium, varme og colchicin, men disse forandringer er tilfeldige og ikke egentlig retningsbestemt og kan ikke tas til støtte for påstanden.

Det er en så tiltalende tanke at en kan framkalle arveanlegg for høg produksjon ved god foring og godt stell at den har holdt seg framleis, sjøl om der ikke fins noe bevis for den. Om forandringene er små, kan det ikke skaffes bevis hverken for eller i mot, men i så fall har heller ikke forandringene praktisk betydning. Ved å fore dyra sterkere enn de arvelige anlegg skulle tilsi, kan en nok øke produksjonen, men vil før eller senere komme til et punkt der en får avtagende utbytte av foret. I visse tilfelle vil det likevel lønne seg å fore sterkt. Det gjelder særlig besetninger som har fått et godt ord på seg og som selger mange avlsdyr. De må fores sterkt for å gi dyra høve til å vise sin evne. Dette blir vanlig gjort blant de ledende besetninger og de som kjøper dyr må være merksam på at uten et særlig godt stell og god foring kan kjøperne ikke vente å få så gode resultater.

Forbedring av arvelige anlegg vil vare så lenge dyret lever, men for hver ny generasjon blir arveanleggene kombinert på nytt og det må passes godt på at forbedringen ikke går tapt. Forbedring av miljø virker med en gang på dyret, men varer bare så lenge påverknaden varer.

En dyktig oppdretter må passe på begge disse faktorer. Han må velge miljø som passer for dyra og dyr som passer til miljø. Er dyra avlet for å stå mot uheldige ytre forhold, må de prøves under disse forhold. Vil en ha god mjølkeavdrått, må en fore godt og mjølke 3-4 ganger for dagen. Er det en relativt middels mjølkeavdrått en ønsker, bør en ikke fore for sterkt. Det vil føre til at en velger ut dyr som passer for det gode miljø. Det er nok korrelasjoner mellom ytelsen under både gode og dårlige forhold, men denne korrelasjonen er på ingen måte fullstendig. Det heiter at en skal tilpasse foringen etter miljøet, men man er rasert.

Forveksling av miljøeffekt og effekt av gener fører til at utvalget ikke blir så virksom som det burde være. Det kan føre til at mindre gode dyr vil bli foretrukket framfor andre som har bedre arvelige anlegg. Dette vil særlig gjelde for de økonomisk viktige karakterer som tilvekst, avdrått, kjøttkvalitet og andre karakterer som er sterkt utsatt for modifikasjoner i miljø.

Det praktiske resultat av dette er at avkommet viser en regresjon mot rasens middelvei. GALTON's lov om regresjon ble utledet av dette forhold. Avkom av ekstreme varianter vil vanlig ikke på langt nær vise så ekstreme resultat som foreldrene.

Et enkelt kvantitativt uttrykk for dette er at for hver enhet (d) de selekterte foreldre avviker fra rasens middelvei, vil avkommet sannsynligvis ikke avvike mer fra middel enn $d \cdot h^2$.

Denne beregning er bare korrekt, når den gjelder arvefaktorer som adderer sin verknad. Som regel vil det forekomme ikke-additiv arv i former som dominans og genesamspill og i så fall vil avkommet nærme seg rasens middel sterkere enn formelen tilsier.

For å unngå forveksling av arv og miljø, må en kontrollere miljø omhyggelig og om mulig eliminere all variasjon i miljø. En kan nok korrigere for enkelte miljøfaktorer og beregne en verdi som dyret skulle ha hatt, men slike beregninger er farlige å bruke. De er dessverre ofte nødvendige når det gjelder husdyr, da antallet som regel er lite og det oftest er uråd å skaffe et helt ensartet miljø. Alder og årstid er eksempler på miljø som er vanskelig å eliminere. Det er uråd å gjennomføre en standardisering av miljøet og sjøl en delvis kontroll blir altfor kost-

bar. Korrigering ved beregning kan medføre feil, men som regel vil en korreksjon eliminere mer av miljø enn av den arvelige del. Er en korrigering av tvilsom verdi, bør en heller bruke tallene som de er.

En som daglig kan iakta dyra, har en fordel framfor en som bare arbeider med de innsamlede data, da han kan bedre vurdere de forskjellige miljøfaktorer som har påvirket resultatene, men til gjengjeld er den som ser dyra daglig og kjenner dem godt, mer utsatt for psykologiske feil ved at han verdsetter sine favoritter for høgt.

At avkommet av de ekstreme foreldre i gjennomsnitt er nærmere rasens middel enn foreldrene var, betyr ikke at rasen som helhet blir mer ensartet for hver generasjon. Innen avkommet vil det også være variasjon, og miljøet vil framkalle ekstreme varianter til begge sider også hos avkommet.

V. SELEKSJON.

1. Genefrekvensens forandring ved seleksjon.

Dersom enkelte dyr får høve til å produsere mer avlsdyr enn de andre, vil det foreligge seleksjon. Det er ikke bare et større antall avkom som har betydning. Dette avkom må brukes som avlsdyr, dersom det skal få noen betydning som seleksjon.

I husdyravlen blir det som regel alltid foretatt en eller annen form for seleksjon. Det er seleksjonen som har laget alle de forskjellige raser av husdyr, og det er seleksjonen som har gjort det mulig å skape framgang innen rasene, og det er på seleksjonen vi må bygge alt foredlingsarbeid. Likevel er det lite vi kjenner av det teoretiske grunnlaget. De første som arbeidet med dette var englanderne GALTON og PEARSON. De var mer matematikere enn genetikere, og deres arbeider vakte kritikk blant genetikerne og hadde liten tilslutning. I disse senere år er teoriene tatt opp av genetikere på et nytt grunnlag. Fagområdet er blitt kalt *populasjonsgenetik*. Av forskere må nevnes amerikanerne SEWALL WRIGHT og alle hans elever, særlig J. L. LUSH og medarbeidere. Fra England må nevnes R. A. FISHER og K. MATHER. De nevnte forskere har utført omfattende arvelighetsundersøkelser til støtte og grunnlag for den teoretiske behandlingen.

Forandringen som finner sted i frekvensen av genotyper ved seleksjon, kan som regel ikke måles direkte, da en ikke kan måle genehyppigheten direkte, men må utelukkende bedømme resultatene etter forekomsten av fenotypene.

Seleksjon kan ikke skape nye gener. Denne erkjennelse hører til grunnlaget for mendelismen. Seleksjonen kan bare gi høve for visse fenotyper til å gi mer avkom, og derved hos avkommet øke den relative hyppighet av de gener som var til stede hos de utvalgte dyr.

Den primære effekt er å forandre frekvensen av genotyper. Forandringen i genefrekvensen er permanent og gjelder også når utvalget stanser. Forandringen i gametfrekvensen er temporær, fordi genene kombinerer seg på nytt for hver generasjon. Framgang som skyldes utvalg av karakterer som bygger på genesamspill, er også temporær, og seleksjonen må stadig fortsette for å holde fast på framgangen. Framgang som skyldes additiv arv er permanent og varer også etter at utvalget er avsluttet.

Seleksjonen kan sies å ha dannet nye typer når den har gått så langt at den har fjernet de fleste av de opprinnelige typer og har dannet en samling av fenotyper som skiller seg sterkt fra utgangsmaterialet.

Seleksjonen har forskjellig verknad etter som den karakter vi velger ut er bestemt av ett eller flere par gener. Er karakteren bestemt av ett par gener, er forholdet forholdsvis enkelt og er lett å bruke som eksempel.

Dersom en populasjon inneholder bare de 3 vanlige genotyper av et genepar, og vi valgte ut en av homozygotene til avlsdyr, ville neste generasjon være homozygot og den valgte gen ville ha en frekvens av 1,0 i denne generasjon og seinere. I dette tilfelle vil seleksjonen ha gjort alt den kunne i en eneste generasjon. Ute i praksis kan seleksjonen aldri bli så effektiv at en kan eliminere alle uønskede genotyper. Innverknad av miljø av forskjellig slag vil føre til at mange gode genotyper blir fjernet, og mange ikke ønskede genotyper blir brukt i avlen.

Slutresultatet i den vanlige husdyravl blir at seleksjonen øker hyppigheten av den ønskede genotype med et lite beløp for hver generasjon og fører bare litt etter litt til en forandring av genotypenes hyppighet i populasjonen.

En viktig grunn til at seleksjonen ikke er effektiv, er at det sjelden er nok individer til å gjennomføre en streng seleksjon. Dersom bare $1/10$ av de husdyra som står til rådighet i en besetning har alle de ønskede karakterer, vil en streng seleksjon føre til at vi bare har $1/10$ tilbake, og i de fleste tilfelle kan eieren ikke redusere sin besetning til $1/10$ uten alvorlige tap. Som følge av dette får seleksjonen en sterkt begrenset bruk i husdyravlen. I planteavl kan seleksjonen drives i en ganske annen omfatning.

Genene opptrer ikke enkeltvis. De opptrer parvis og hvert individ har ett par. Når vi selekterer, må vi velge eller forkaste ett par om gangen. Seleksjonen for zygoter er derfor mindre effektiv enn seleksjon for enkelte gener. Dominans, genesamspill og miljø vil alle virke til at utvalget blir mindre effektivt.

Hvor sterkt seleksjonen virker er bestemt av to faktorer.

1. Forandringen av genefrekvensen for hver generasjon med seleksjon.
2. Tidsavstanden mellom hver generasjon.

Forandringen av genefrekvensen i hver generasjon kan beregnes dersom vi kjenner reproduksjonshastigheten for hver av de mulige genotyper og hyppigheten av hver genotype når seleksjonen starter. Seleksjonen

vil virke som en reduksjon av reproduksjonshastigheten av visse fenotyper, og vi må derfor måle effektiviteten av seleksjon ved dens verknad på reproduksjonen hos fenotypene. Om vi til eksempel har fenotype AA, Aa og aa, og det blir foretatt seleksjon så reproduksjon av avkom etter seleksjon står i forholdet henholdsvis for de tre fenotyper:

$$1 \text{ AA} : (1-hs) \text{ Aa} : (1-s) \text{ aa} \quad (\text{V } 1)$$

så vil s være et mål for seleksjonen bort fra aa-individene og hs et mål for seleksjonen for å fjerne heterozygotene. Om vi antar at for hvert 100 avkom som ble produsert av AA, ble det bare produsert 95 avkom av samme antall Aa-individ og bare 80 avkom av samme antall aa-individ, så kan vi av proporsjonen beregne at s ville ha verdien 0,2, hs ville ha verdien 0,05 og følgelig ville h være 0,25.

Ikke bare seleksjonen, men også avlssystemet har verknad på resultatet. For ikke å komplisere kan vi gå ut fra at alle typer som blir beholdt har samme sjanse til å parre med hverandre. I så fall kan vi beregne forandringen i hyppigheten av genet A for hver generasjon. Om den opprinnelige hyppighet av A var q en forandring av q i hver generasjon lik Δq og kan finnes tilnærmet ved hjelp av s og h etter følgende:

$$\Delta q = sq(1-q) [1-q+h(2q-1)] \quad (\text{V } 2)$$

Hvordan mutasjonene virker, blir behandlet i et særlig avsnitt.

H o m o z y g o t f o r h o l d e t .

Det blir en liten forandring i % av homozygoter ved seleksjon dersom parringen mellom de utvalgte avlsdyr er tilfeldig og ikke skjer etter spesielt utvalg.

Forandring i % av homozygoter vil være avhengig både av seleksjonsstyrken (s) og genehyppigheten (q). Forandringen vil være positiv om q er høyere enn 0,5 og negativ om q er lavere enn 0,5.

Blant den generasjon fra hvilken foreldrene er valgt, vil $2q(1-q)$ være heterozygoter, og i følgende generasjon vil $2(q+\Delta q)(1-q-\Delta q)$ være heterozygoter. Følgelig vil forandringen av heterozygoter pr. generasjon være:

$$2(q+\Delta q)(1-q-\Delta q) - 2q(1-q) = 2\Delta q(1-2q-\Delta q) \quad (\text{V } 3)$$

Som prøve på beregning skal tas et par tilfelle der forandringen i genehyppigheten Δq i begge tilfelle er 0,03 og der q er varierende

| Genehyppighet | | Heterozygoter | | Øking av homozygoter |
|---------------|------------|---------------|-----------|----------------------|
| q | Δq | hos foreldre | hos avkom | |
| 0,2 | 0,03 | 0,32 | 0,3542 | - 0,0342 |
| 0,7 | 0,03 | 0,42 | 0,3942 | + 0,0258 |

Prosenten av heterozygoter forandrer seg lite ved en forandring i genehyppigheten når genehyppigheten ligger omkring 0,5, mens den i nærheten av 1 og 0 viser store utslag ved små forandringer, men ved disse verdier av q vil seleksjonen føre med seg meget små forandringer i genehyppigheten (Δq).

Prosenten av heterozygoter vil altså forandre seg lite under seleksjonen, selv om forandringene i genefrekvensen kan være meget stor under skarp seleksjon, når genehyppigheten er nær 0,5. Skal homozygotien øke noe vesentlig, må vi bruke spesielle parringssystem. Særlig innavl er effektivt, og er langt mer overlegen over seleksjonen når det gjelder å frambringe homozygoter.

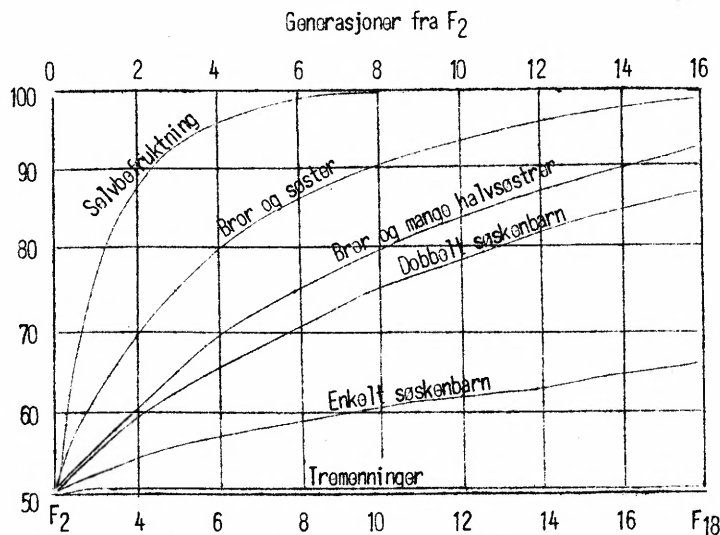


Fig. V 1. Homozygotiprosenten i en mendelsk spaltning av ett faktorpar fra F_2 ved forskjellige avlssystemer uten seleksjon. F_2 har 50 % homozygoti. Et avlssystem som parring av tremenninger gir praktisk talt ingen øking av homozygotien. Ved rein fremmedbefruktning vil homozygotiprosenten ikke undergå noen forandring, og vil være 50 % gjennom alle generasjoner. Etter Wright 1931.

V a r i a s j o n e n .

Masseutvalg har liten verknad på variasjonen som helhet. Men det fører som regel til en forskyvning av typen uten å forandre variasjonsbredden. Om vi ser en besetning der det ikke har vært drevet systematisk utvalg, vil vi som regel finne at den er av dårlig kvalitet og viser stor variasjon. Om vi ser på en besetning, der det har vært drevet skarpt utvalg i lang tid, vil vi finne den meget ensartet og av god kvalitet og vil lett få det inntrykk at besetningen også genetisk er ensartet. Men de fleste glemmer at i en slik godt selektert besetning er også avkommet sterkt selektert. Vi har ingen mulighet for å se alt avkom av de selekterte foreldre, fordi det er bare en liten selektert del som får vokse opp. Det er det samlede avkom av selekterte foreldre en må bedømme når en skal bedømme variasjonsbredden ved seleksjon og om vi så alt avkom, ville vi finne stor variasjon der også.

En kan si med DAVENPORT (i Principles of Breeding) at den viktigste funksjon av seleksjonen er å forandre typen og ikke å redusere variasjonen. Om seleksjonen øker eller minker variasjonen, avhenger av storleiken av genehyppigheten (q). Det skjer en liten reduksjon av variasjonen i de første generasjoner, men seinere er nedgangen ubetydelig. Den videre seleksjon tjener bare til å holde tilbake tendensen til normal fordeling av genene. Når seleksjonen stanser, vil det allerede i første generasjon etter uselekterte foreldre opptre en nesten like sterk variasjon som i utgangsmaterialet. Dette viser seg særlig tydelig dersom den ønskede karakter er bestemt av genesamspill.

Det er nevnt foran at er en karakter bestemt av mange gener, og noen av dem har sterkere verknad enn de andre, vil seleksjonen forholdsvis snart føre til homozygoti for disse, og hele populasjonen vil seinere se ut som om karakteren var bestemt av mange faktorer med liten verknad av hver.

I de tusener av år som husdyra har vært selektert for kvantitative karakterer, har uten tvil mange av de viktigste faktorer blitt homozygotiske, og den genetiske variasjon som viser seg for oss nå, ser ut for å være framkalt av mange gener med liten verknad. De svært lave tall, som nå kan konstateres for arvbarheten av f.eks. mjølkeavdrått og fruktbarhet, skyldes også uten tvil dette forhold.

Når en sier at seleksjonen gir sterk framgang til å begynne med, og at videre framgang pr. generasjon blir mindre og mindre, er det heller ikke helt korrekt. Dersom det utvalgte gen forekommer i svært lite an-

tall i begynnelsen vil også framgangen til å begynne med bli liten, fordi vi ikke kan eliminere alle uønskede typer uten å redusere bestanden. Fruktbarheten hos hvert dyr er begrenset, og vi kan til vanlig ikke selektere sterkere enn at bestanden må være konstant. Også dette går fram av figur 2. Effekten er liten til en begynnelse - øker til et maksimum - og faller seinere.

Skal vi ta omsyn til mange gener, vil alltid s-utrangeringen bli meget liten. Dersom 10 % av populasjonen er aa, 10 % er bb og 10 % er cc osv., og alle disse er uønskede, vil det være meget vanskelig å finne dyr som er fri for alle disse defekter. Skal populasjonen holdes konstant, må vi bruke en del med defekter i avlen. Vi må i tilfelle velge dem som er overlegne i andre karakterer.

Verdien av s vil være lik 1,0 for letale gener, og for gener uten synlig verknad vil den være lik 0. Når en skal ta omsyn til flere faktorer, og faktorene ikke er letale og heller ikke fører til noen vesentlig nedsettelse av levedyktigheten, vil s sjelden være større enn 0,01. Dominans og ufullstendig manifestasjon vil tjene til å redusere s. Forøvrig vil ofte verdien av s forandre seg når seleksjonen har forandret populasjonen.

Vi kan beregne hvor mange generasjoner det behøves for å forandre en genehyppighet fra en verdi til en annen når vi kjenner s og s er konstant, og vi kjenner hyppigheten av de forskjellige genotyper.

En slik beregning er foretatt av LUSH (Animal breeding plans, 1945, tabell 10, s. 126).

En viktig side av seleksjonens verknader på genefrekvensen er behandlet av LUSH (1946) i Amer. Nat. vol. 80. Bare en relativt liten del av populasjonen av husdyr blir brukt til avlsdyr. Dette er særlig utpreget for handyra. Følgelig er antall gameter i hver generasjon betydelig mindre enn en skulle vente etter fri parring. Han undersøkte en besetning av poland-china svin på Iowa Agr. Exp. Stat., der antall av purker var 40-50 med 4 råner. Avlsdyra ble sjelden brukt mer enn ett år. En undersøkelse av stamtavlene fra 1930 til 1944 viste at for hvert år måtte stammen passere en "flaskehals" på 22-30 gameter. Dette medfører at spredningen i genefrekvens er langt større enn etter fri parring.

Går vi ut fra en genefrekvens av 0,5 vil standardavvikelsen i genefrekvens være omkring 0,02-0,05 under dette avlssystem, som forøvrig er vanlig i husdyravlen. Dette kan forklare for en del hvorfor våre husdyr-raser viser så stor variasjon, tross de mange år med planmessig avl.

med gameter ^{antallet} som er ^{antallet} som tar del i befruktningen av avlsstammen?

2. Seleksjon ved kvalitativ arv.

Seleksjon av dominant-typen fører til en forandring av populasjonens ~~genes~~ genotype. For letale faktorer virker denne seleksjon automatisk, ~~men~~ om alle recessiver blir eliminert, er verknaden den samme, selv om karakteren ikke er letal. Denne form for seleksjon virker sterkest for selvbefrukttere, men også for fremmedbefrukttere fører den til eliminering av recessivtypen inntil det blir likhet mellom mutasjonspress og seleksjon. Går vi ut fra en vanlig kryssing, og betegner Aa som første generasjon (F_1), kan følgende formler oppstilles over hyppigheten av genotyper i hver av de følgende generasjoner, der en ser bort fra mutasjonspresset og der n betegner generasjonsnummer og der parringene er tilfeldig.

Tabell V 1. Formelsamling for populasjonen ved eliminering av aa.

| | aa | Aa | AA | AA+Aa | Alle |
|--------------|----|----------|--------------|-------------|-------------|
| Selvbefr. | 1 | 2 | $-1+2^{n-1}$ | $1+2^{n-1}$ | $2+2^{n-1}$ |
| Fremmedbefr. | 1 | $2(n-1)$ | $(n-1)^2$ | n^2-1 | n^2 |

Virkingen av denne seleksjon innen de to former av formering går fram av tabellen nedenfor.

Tabell V 2. Generasjonenes prosentiske sammensetning ved ett faktorpar og eliminering av aa uten omsyn til mutasjonspresset.

| | Selvbefruktning | | | Fremmedbefruktning | | |
|------------|-----------------|------|-------|--------------------|------|-------|
| | aa | Aa | AA | aa | Aa | AA |
| F_2 | 25,0 | 50,0 | 25,0 | 25,0 | 50,0 | 25,0 |
| F_3 | 16,7 | 33,3 | 50,0 | 11,1 | 44,4 | 44,5 |
| F_4 | 10,0 | 20,0 | 70,0 | 6,3 | 37,5 | 56,2 |
| F_5 | 5,5 | 11,1 | 83,4 | 4,0 | 32,0 | 64,0 |
| F_∞ | 0 | 0 | 100,0 | 0 | 0 | 100,0 |

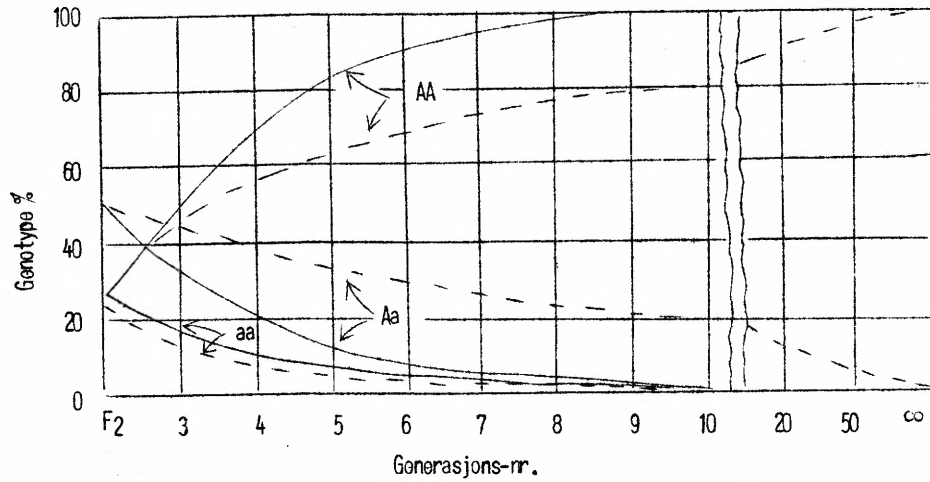


Fig. V 2. Generasjonenes prosentiske sammensetning.

Ett faktorpar. Eliminert aa

Selvbefruktn. ————— Fremmedbefruktn. - - - - -

Ved 2 faktorpar blir forholdet mer komplisert og resultatet er forskjellig enten en eliminerer aabb eller en selekterer AB og eliminerer resten. Formlene skal gjengis i tabellen nedenfor (V 3).

| | Selvbefruktning | | | | Fremmedbefruktning | | | |
|----------------|-----------------|--------------|-----------------|---------------------|--------------------|------------|-------------|-------|
| | aabb | Ab+aB | AB | Alle | aabb | Ab+aB | AB | Alle |
| Utvalg AB | 1 | $2+2^n$ | $(1+2^{n-1})^2$ | $(2+2^{n-1})^2$ | 1 | $2(n^2-1)$ | $(n^2-1)^2$ | n^4 |
| Eliminert aabb | 2^n-3 | $2^{2n-1}-2$ | $(1+2^{n-1})^2$ | $4^n-(2^{n-1}-2)^2$ | - | - | - | - |

I tabell V 4 gjengis resultatet av beregning etter formlene.

Tabell V 4. Generasjonenes prosentiske sammensetning ved to faktorpar og henholdsvis utvalg av AB og ved eliminering av aabb uten omsyn til mutasjonspresset.

| | Gen. | Selvbefruktning | | | Fremmedbefruktning | | |
|-----------------------|----------------|-----------------|--------|--------|--------------------|-------|-------|
| | | aabb | Ab+aB | AB | aabb | Ab+aB | AB |
| <u>Utvalg AB</u> | | | | | | | |
| | F ₂ | 6,3 | 37,5 | 56,2 | 6,3 | 37,5 | 56,2 |
| | F ₃ | 2,8 | 27,8 | 69,4 | 1,2 | 19,8 | 79,0 |
| | F ₄ | 1,0 | 18,0 | 81,0 | 0,4 | 11,7 | 87,9 |
| | F ₅ | 0,3 | 10,5 | 89,2 | 0,2 | 7,7 | 92,1 |
| | F _∞ | 0 | 0 | 100,0 | 0 | 0 | 100,0 |
| <u>Eliminert aabb</u> | | | | | | | |
| | F ₂ | 6,3 | 37,5 | 56,2 | 6,3 | 37,5 | 56,2 |
| | F ₃ | 8,3 | 50,0 | 41,7 | 4,0 | 35,6 | 60,4 |
| | F ₄ | 5,9 | 57,2 | 36,9 | 3,1 | 33,3 | 63,6 |
| | F ₅ | 3,5 | 61,6 | 34,9 | 2,6 | 31,2 | 66,2 |
| | F _∞ | 0 | 66 2/3 | 33 1/3 | 0 | 0 | 100,0 |

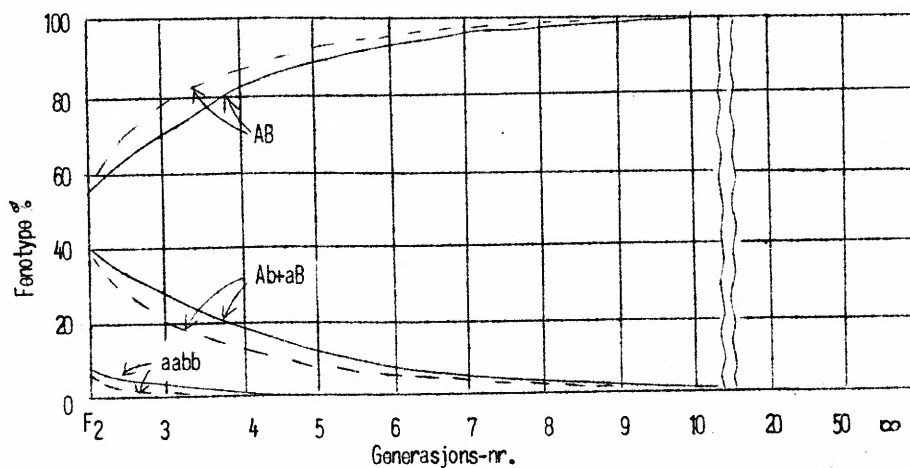


Fig. V 3. Generasjonenes prosentiske sammensetning av fenotyper. Karakteren bestemt av to faktorpar. Selektert for AB. Selvbefruktn. ————— Fremmedbefruktn. - - - - -

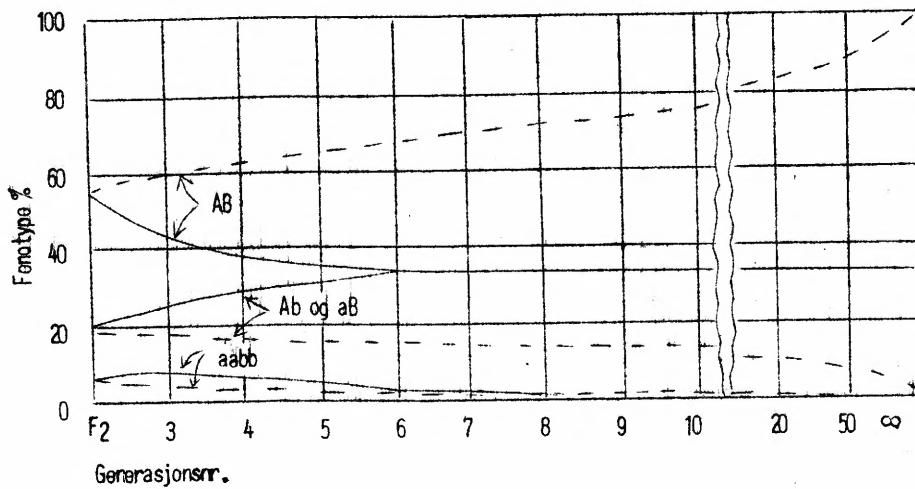


Fig. V 4. Karakteren er bestemt av to dominante faktorpar. Den prosentvise sammensetning av hver generasjon ved eliminering av aabb ved selvbe-fruktning og ved fremmedbefruktning. Ved selvbe-fruktning spalter de seg ut i 3 genotyper med $1/3$ av hver. Selvbe-fruktning. — Fremmedbefruktning - - -.

Seleksjonen viser et helt annet forhold ved to faktorpar enn ved ett. Ved ett faktorpar er seleksjonen ved selvbe-fruktning mer effektiv enn ved fremmedbefruktning. Ved to faktorpar er forholdet omvendt. Det er også en vesentlig forskjell på utvalg av AB og eliminering av aabb. Utvalg av AB fører til homozygoti for AB både for selvbe-fruktning og fremmedbefruktning, mens eliminering av aabb fører til homozygoti av tre genotyper ved selvbe-fruktning og til homozygoti av en type (AB) ved fremmedbefruktning, men økingene av homozygotene er så liten for hver generasjon at avlsmetoden er svært lite effektiv.

3. M u t a s j o n o g s e l e k s j o n .

De fleste mutasjoner er skadelige. De opptrer tilfeldig og manifesterer seg som regel ikke i første omgang. I virkeligheten er mutasjoner den faktor som motvirker seleksjonen sterkest. Om det ikke hadde forekommet mutasjoner, ville antakelig våre husdyrraser vært genetisk konstant for lenge siden. Jo større hyppighet de gunstige gener har fått i en populasjon, jo mer er de utsatt for risikoen å mutere til mindre verdifulle gener. Dette går fram av fig. ~~1~~^{II.5} som er gjengitt ~~foran~~^{notis}, og der mutasjonspresset er gjengitt. 1
hij

Som regel vil seleksjonen være langt kraftigere enn mutasjonen når den uønskede gen er hyppig, men seleksjonens verknad går relativt tilbake når det uønskede gen er sjeldent. Dette gir opphav til et punkt der seleksjon og mutasjon er like sterke, som det går fram av fig. ~~2~~^{ad. 72}. Dette kan vises ved et eksempel. Dersom vi har en fullstendig utrangering av recessiver ($s = 1,0$) i en bestand på 1 million dyr, og mutasjonshyppigheten A til a er 1 pr. million pr. gen pr. generasjon, vil vi ha en likevekt for qA ved omkring 0,999. Ved dette punkt vil det bli utspaltet et aa individ pr. 1 million dyr og omlag 1:500 vil være Aa . Utrangeringen av recessiver vil fjerne to a -gener for hver 2 millioner gener for denne allele serie. Samtidig vil det være 1 998 000 A -gener utsatt for mutasjon, og med den forutsatte mutasjonshyppighet vil de mutere til 2 nye a -gener for hver generasjon, så hyppigheten av A vil være uforandret.

En kan stille opp en generell formel for den hyppighet av et gitt skadelig gen som vil gi likevekt mellom mutasjonshyppighet (u) og seleksjon (s). En uønsket recessiv er i likevekt ved en hyppighet av tilnærmet $\sqrt{u/s}$. Den tilsvarende likevekt for en uønsket dominant er u/s , og for et uønsket gen der heterozygotene er intermediære er likevekten ved $2 u/s$. Som foran er s seleksjonen av den ønskede type målt ved utrangering av den ikke ønskede type.

Fullstendig dominans vil holde de uønskede recessiver beskyttet mot seleksjon, så likevektspunktet inntreffer ved en langt høyere verdi av hyppigheten enn for den uønskede dominante. Verdien av s er alltid langt større enn av u . Skal s ha noen synlig verknad, må den vanligvis være større enn 0,01, mens mutasjonshyppigheten antakelig har en verdi som for det enkelte gen er av ordenen $10^{-5} - 10^{-8}$. De uønskede recessiver er derfor fra ca. 30 til 1000 ganger så hyppige som uønskede dominante i besetninger som har vært under regelmessig seleksjon. Dette er hovedår-

saken til at recessive gener som blir avdekket ved innavl, er nesten alltid mindre ønskelige enn deres dominante alleler. Skal de uønskede recessiver fjernes helt, kan en som regel ikke nøye seg med å drive seleksjon alene, men må til hjelp bruke spesielle avlssystem som innavl og andre avlssystemer.

Det nevnte eksempel på likevekt mellom mutasjon og seleksjon var valgt med ett eneste genepar og likevektspunktet lå ved en meget låg hyppighet. Dersom bare det fins ett slikt gen i en bestand, ville det ikke være noen fare. Men nå vet vi at det i kromosomene er mange steder som kan mutere til skadelige faktorer. Sannsynligvis er det flere hundre, og kanskje noen tusen. Det kan derfor godt hende at nesten hvert dyr går rundt med minst en letal eller en meget skadelig faktor av ett eller annet slag. Når vi ikke får mange utspaltede recessiver, er det fordi at en parring mellom to dyr som begge fører samme faktor er meget sjelden. Om det derimot blir drevet innavl, vil hyppigheten av utspaltede, uønskede recessiver øke meget sterkt.

Om u er 10^{-6} og s er 1,0, som den vil være for en letal faktor, og h er 0, som den vil bli når recessiviteten er absolutt, så vil i dette tilfelle hyppigheten av den letale faktor være omkring 10^{-3} i en stor besetning med ubunden parring. Bare en av hver million ville vise defekten, men en av 500 ville føre defekten recessiv. Om det fins ca. 1000 steder som kan mutere til en letal faktor, ville bare 14 % av hele populasjonen være fri for alle letale gener. Resten av dem vil være bærer av en eller flere av dem, men bare en av 1000 blant de fødte vil vise en eller annen av disse defekter. Blir det derimot drevet innavl, vil det med sikkerhet vise seg en eller flere av dem.

Dette forklarer hvorfor gener som det har blitt foretatt seleksjon imot, likevel forekommer i et ikke lite antall.

En fullstendig analyse av forekomsten av letale faktorer hos husdyra er ennå ikke gjort, og kan vanskelig gjennomføres. For drosophila er det gjennomført analyser av enkelte populasjoner. For tredje kromosom er funnet at fra 14-30 % førte letale gener. For andre kromosom er i annen populasjon av viltlevende fluer funnet at fra 41-67 % av kromosomet førte letale eller semiletale faktorer. Dette synes å antyde at få individer er helt fri for letale faktorer.

I en bestand av fremmedbefruktet der alle utspaltede recessiver blir eliminert, dvs. s er lik 1, kan hyppigheten av den recessive faktor, dens fordeling i bestander, samt mutasjonshyppigheten beregnes av

den utspaltede proporsjon av recessiver.

Setter vi proporsjonen av utspaltede recessiver pr. generasjon til u får vi følgende relasjoner:

| | | |
|---|---|--------------------------------|
| Hyppighet pr. generasjon av aa i forhold til $AA+Aa+aa$ | = | u |
| Mutasjonshyppighet pr. dominant allel pr. generasjon | = | u |
| Populasjonens rel. hyppighet av a i forhold til $A+a$ | = | \sqrt{u} |
| " " av Aa " " $AA+Aa$ | = | $\frac{2\sqrt{u}}{1+\sqrt{u}}$ |
| " " av Aa " " $AA+Aa+aa$ | = | $2(\sqrt{u} - u)$ |
| Mutasjonshyppighet pr. dom. individ pr. avkom | = | $\frac{2u(1-\sqrt{u})}{1-u}$ |

Bli det drevet innavl i bestanden, er den funne utspalting (u) temporært noe større enn den relative hyppighet av a skulle tilsi, men beregningen blir riktig om den omfatter mange generasjoner og den undersøkte bestand er stor. Om samtlige kalver av Europas febestand hadde vært grundig undersøkt gjennom 5-10 år, ville proporsjonen av utspaltede recessiver gitt et noenlunde riktig uttrykk for mutasjonshyppigheten av hvert letalgen som ble utspaltet.

Om vi forutsetter en konstant mutasjonshyppighet pr. A-gen og setter denne til u , og setter videre et fast forhold mellom u og s , kan vi framstille grafisk effekten av seleksjonen. Dette er gjort av SEWALL WRIGHT, (Genetics, vol. 16, 1931), som har behandlet dette inngående, og hans figur skal gjengis. (Fig. V 5).

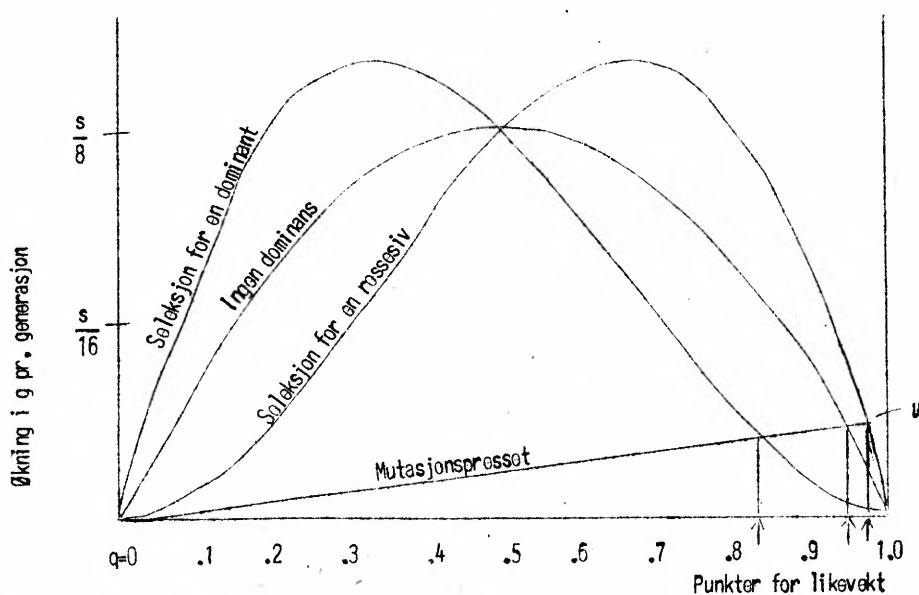


Fig. V.5. Seleksjonens virkning etc.
 Se undertrykket neste side.
 Frekvens (q) av foretrukket gen

Fig. V 5. Seleksjonens verknad på frekvensen av genene ved ett faktorpar under omsyn til mutasjonspresset. Kurvene angir økingen av genefrekvensen av det foretrukne gen pr. generasjon. Pilene angir likevektstilstanden mellom seleksjonsverknaden og mutasjonenspress. Fra WRIGHT 1931.

Det går fram av figuren at seleksjonseffekten Δq har en maksimumsverdi ved en viss verdi av q , og denne verdi av q er forskjellig etter som seleksjonen blir gjort for dominanttypen, for den intermediære type eller for den recessive type.

I figuren er $u = 0,03s$ og Δq er målt i brøkdeler av s . Det viser seg at ved utvalg av dominanttyper, har Δq sin maksimale høyde ved en q -verdi av $0,3-0,4$ og den maksimale verdi av Δq er litt større enn $\frac{s}{8}$.

Dominans hos den foretrukne gen er en hjelp for seleksjonen så lenge genet er sjeldent, men er en hindring når den er hyppigere enn den uønskede gen, og når A har nådd en hyppighet av litt over $0,8$, er det likevekt mellom mutasjonspresset og seleksjonen.

Om vi i en hornet rase med enkelte koller begynner å selektere for koller, vil seleksjonen ha stor effekt til å begynne med, men etter hvert vil seleksjonen måtte foregå blant bare heterozygoter, og er mindre effektiv.

Velger vi en recessiv karakter, er forholdet vanskeligst i begynnelsen, da vi må bruke en del heterozygoter, men etter hvert vil antallet av homozygoter øke så sterkt at vi ikke behøver å bruke heterozygoter i det hele, og seleksjonen er da ferdig, men vi har framleis mutasjonshyppigheten å passe på.

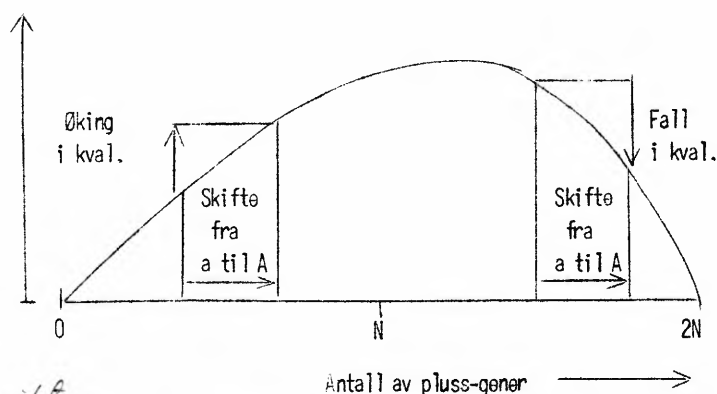
Det går fram av figuren hvorfor framgangen er så langsam når vi prøver å fjerne en enkel recessiv defekt ved å utrangere alle som viser defekten. Om parringer innen populasjonen skjer tilfeldig, er det bare $(1-q)^2$ av genene som vil vise seg i utspaltede defekter og kan bli eliminert. I alt $q(1-q)$ av genene er skjult hos heterozygoter, og vil fortsette skjult av dominansen. Det siste forhold er tilnærmet proporsjonalt med q . Seleksjon er meget effektiv til å redusere hyppigheten av de uønskede recessive gener, men er så å si ute av stand til å fjerne dem helt. Og er mutasjonshyppigheten stor, vil det forholdsvis snart inntre likevekt mellom seleksjon og mutasjon. Skal elimineringen bli virkelig effektiv, må den understøttes av passende avlsmetoder, som planmessige parringer og innavl.

4. Seleksjon ved genesamspill.

Uten tvil er mange karakterer bestemt av samspill av flere faktorpar. Vi har framleis for lite kjennskap til genetikken av de forskjellige karakterer til å kunne klarlegge alle tilfelle av samspill. De kan best belyses ved eksempler. Om vi tar for oss hurtigheten hos fullblodshester og bare betrakter beinlengda, vil vi finne at det nødvendigvis må være samspill mellom beinlengde og de andre faktorer. Om lemmene er altfor korte, kan ikke musklene få utnyttet all sin kraft, og farten blir ikke god. Om hesten har altfor lange lemmer, vil svært ofte farten bli mindre god, fordi musklene og de andre kroppsdelene ikke står i det riktige forhold til lemmene. Hele systemet kommer ut av balanse. Den største hastighet kommer hverken ved ekstra lange eller ved ekstra korte lemmer, men den kommer fram når alle karakterer harmonerer.

De gener som påvirker beinlengda, kan ha en additiv verknad på beinlengda, men de vil ikke alltid ha en additiv verknad på hurtigheten. Resultatet vil avhenge av de andre gener som fins. Dersom de gener som er til stede gir en beinlengde som høver til muskelstyrke og bygning forøvrig, vil et gen som gir tillegg til beinlengda som allerede fins, virke til å redusere hurtigheten, mens det samme gen kan gi øking av hurtigheten når det kommer som tillegg til et genekompleks, som betinger altfor korte bein.

Dette kan illustreres ved et bilde etter LUSH.



*Se underbrevet
arbeide med
Figur V.6. Et teoretisk eksempel på hvordan
seleksjonen virker når de mest avskjede individene
interbreddes med omsyn til ulikende antall gener
eller Lush 1945.*

Fig. V 6. Et teoretisk eksempel på hvordan seleksjonen virker når de mest ønskede individer er intermediære med omsyn til et større antall gener. Om en utbytning av a med A vil øke eller minske verdien av hvert individ avhenger av hyppigheten av de andre gener.
Etter LUSH 1945.

I dette tilfelle kan vi ikke tale om en faktor som øker hurtigheten. Det blir bare en faktor som øker beinlengda. Om vi velger dyr etter hurtigheten, vil det føre til at vi selekterer for genet hos kortbeinte dyr, men mot den hos langbeinte dyr. Dette vil automatisk føre til at heterozygoter blir foretrukket i et større antall enn homozygoter.

Seleksjonen bringer ikke fram store framskritt i disse tilfelle. Men seleksjonen er nødvendig for å opprettholde den framgang som blir gjort av seleksjonen, og den må fortsette stadig.

Den generelle effekt av genesamspill er å redusere effekten av seleksjonen, men på den annen side virker den til at seleksjonen er nødvendig for å opprettholde den standard som er oppnådd. Det er ikke tvil om at mange eksteriøre trekk hos våre husdyr er gitt av genesamspill. Vi vet at det har vært drevet sterkt utvalg for eksteriør i lange tider, men likevel fins det en sterkt variasjon i eksteriøret, selv blant de beste besetninger, og det er nødvendig å opprettholde en sterk seleksjon for at eksteriøret ikke skal gå tilbake.

De forskjellige former av samspill mellom genene er tallrike og så vekslende at det er uråd å lage noen klassifisering av dem. Det resultat som viser seg for oss ved seleksjon av en karakter som er bestemt av mange faktorer i heterozygot tilstand, kan være en type på disse former. Det er som regel ikke klart for oppdretteren at seleksjon i dette tilfelle foretrekker heterozygoten. Det eneste han er klar over, er at for en slik karakter er både pluss- og minus-avvikere ikke ønskelige.

Når seleksjonen blir foretatt for en slik karakter, vil oppdretteren merke at seleksjonen forbedret kvaliteten sterkt i første generasjon. Prosenten av ønskede dyr gikk sterkt oppover, og særlig prosent av de meget dårlige gikk sterkt nedover. Men han vil få erfare at etter første generasjon vil seleksjonen ha liten effekt til å øke prosent av gode dyr ytterligere, og han må fortsette med å selektere skarpt for å beholde det gode resultat av første generasjon. Det vil se ut for ham som om det fantes en medfødt egenskap hos besetningen hans til å "degenerere", og at det meste av hans arbeid og anstrengelser ble oppslukt i kampen mot denne tendens til degenerasjon.

En slik erfaring er gjort av så mange oppdrettere at bare av den grunn er det rimelig å anta at mange karakterer som bestemmer idealtypen av en husdyrrase er genetisk intermediære i mange faktorpar, selv om de ikke gir inntrykk av dette ved en enkel genetisk analyse.

Når en skal bedømme oppdretternes klage over at stadig seleksjon er nødvendig også for å holde ved like de allerede oppnådde framskritt, må en være klar over at det fins psykologiske feilkilder. En vanlig oppdretter vil sedvanligvis gjøre sin sammenlikning mellom selekterte foreldre og i k k e - s e l e k t e r t avkom. Alle effekter av dominans, genesamspill og miljø vil for den vanlige oppdretter stå som et bevis for hans tro at det er en naturlig tendens til degenerasjon i hele hans besetning. Han har oftest bygget hele sin avl på det grunnlag at seleksjonen vil gi stadig framgang, og skuffelsen han opplever gjør derfor stort inntrykk på ham.

Den vanlige praktiske oppdretter har sjelden høve til å se resultater av skarpt utvalg av de d å r l i g s t e typer. Det viser seg nemlig ved eksperimenter med seleksjon at etter den første generasjon er oftest framgangen i den ene retning like langsom som i den andre. De som begynner utvalg av de dårligste, vil altså lett få det inntrykk at det er en medfødt tendens hos dyra til å gi avkom som er bedre enn foreldrene.

Etter det vi vet om fysiologien med omsyn til funksjon og form hos dyra, er det rimelig å anta at mange av de gener som bestemmer de enkelte anatomiske former av knokkel-lengde, form og levendevekt, ofte kan ha en additiv eller tilnærmet additiv effekt. Det er likeså rimelig at kompliserte fysiologiske karakterer, som mjølkeproduksjon, god konstitusjon, god evne til å utnytte føret, hurtighet, god fruktbarhet og andre, er avhengig av en viss balanse mellom de anatomiske og fysiologiske enkeltkarakterer for å kunne vise maksimal ytelse. Vi vet at f.eks. en god mjølkeproduksjon er avhengig av en hel rekke av funksjoner. Om vi bare betrakter fordøyelsen, er den avhengig av evnen til å tygge, av størrelsen av fordøyelsesorganene, av funksjonen hos mange kjertler, av oppsugingsevnen i tarmveggen, av tarmperistaltikken og av kapasiteten av sirkulasjonsorganene og av at alle disse organer arbeider harmonisk.

Om dette er riktig, så vil det ofte hende at seleksjon for maksimal produksjon av de økonomiske viktige karakterer i virkeligheten blir en seleksjon for en balansert tilstand, eller med andre ord en intermediær tilstand av fordøyelseskanal, hjerte og lunge. (Som en rent mekanisk illustrasjon skal nevnes at det minste bensinforbruk pr. mil blir ikke opp-

nådd hverken ved den størst mulige hastighet eller ved den lågest mulige. Det fins for hver maskin en midlere hastighet som gir det mest økonomiske bensinforbruk).

De som bedømmer husdyr, legger ofte stor vekt på det de kaller harmoni i eksteriør, og når det gjelder avdrått, legger de mer vekt på fettproduksjon enn på mjølk alene eller fettprosent alene, og dette er i virkeligheten mer berettiget enn å ta omsyn til hver enkelt karakter med den forutsetning at hvert gen vil alltid virke enten gunstig eller ugunstig, likegyldig hvilken kombinasjon de kommer sammen med.

Et godt eksempel på en slik "balansert" karakter er ryggspekktykkelsen hos fete-svin av bacontypen. Disse blir slaktet ved en levendevekt av ca. 90 kg, og slaktevekta er 66-69 kg. På disse slakt bør den midlere ryggspekktykkelse være 31-33 mm for å gi beste kvalitet. Et mål på 30 og lågere og over 35 er en feil hos slaktet. Et gen som øker tykkelsen med 1 mm vil være ønskelig, dersom de andre gener gir 30 mm, mens det samme gen i en genotype som ellers gir 35 mm, ville være meget uønsket. Den midlere effekt av et slikt gen ville være null i en bestand hvis midlere genotype lå omkring 31-33 mm. Hele genets individuelle effekt ville være en samspillseffekt, og en seleksjon ville hverken øke eller minske genets hyppighet.

Om den samme gen ble innført i en populasjon hvis midlere genotype ga en tykkelse på f.eks. 38 mm, ville genet vise seg meget uønsket, og verknaden ville i omlag alle tilfelle være additiv med omsyn til sin verknad på poeng-tallet for ryggspekk. I dette tilfelle ville seleksjonen føre til å redusere hyppigheten av genet.

Blant de mange ting som antyder at en intermediær karakter blir foretrukket er blant annet 1) at det blir lagt stor vekt på symmetri og proporsjoner hos dyret, 2) at det fins fysiologiske og mekaniske regresjoner mellom storleiken av de enkelte deler og delenes funksjon, 3) mange av de kjemiske reaksjoner i stoffskiftet har en viss terskelverdi, enten funksjonerer de som de skal, eller virker de ikke. Men hos mange funksjoner er det antakelig en streng lineær regresjon mellom antall gener og resultat.

Sannsynligvis er det også mange karakterer der regresjonen av ønskeverdighet på genotypen ikke er lineær, men har form av en kurve med synkende utbytte. Men ofte er vel kurveformen så svak at en gjør ingen feil i å gå ut fra at den er lineær. Seleksjon vil i et slikt tilfelle kunne gå for seg med bra resultat i en lang tid, inntil en har forandret

hele populasjonen i så sterk grad at en forandring i genefrekvensen ikke har noen verknad på fenotypen i den ønskede retning.

Nå vil det nødvendigvis også forekomme tilfelle der den intermediære form er langt mindre ønskelig enn begge ekstreme typer. Som eksempel kan nevnes at her fins strøk der spesialisert kjøttproduksjon er meget lønnende, og i samme strøk under visse forhold kan en spesialisert mjølkeproduksjon være like lønnsom. I disse strøk vil en intermediær type være lite lønnende for eieren måtte i tilfelle ha fullt utstyr og arbeidere både for mjølkeproduksjon og for kjøttproduksjon. Her ville de ekstreme typer være de beste. En stor mjølkeproduksjon hos kjøttrasene er lite ønskelige. Er det mer mjølk enn kalven orker å suge, vil det bare føre til jursykdom.

Også for storleiken av ridehester vil det vise seg liknende top- per i ønskeverdighet. Det er bruk for en liten hest som kan brukes til ridehest for barn under 15 år, og det er også bruk for gode ridehester som er store og kraftige nok til å bære en fullvoksen mann, men det er ingen etterspørsel etter en hest som i storleik ligger midt mellom disse. Også her vil en kryssing mellom de to raser ha liten salgsverdi som ridehest.

Om vi kunne måle genehyppigheten hos en slik karakter, vil det ikke være så vanskelig å finne fram til de genotyper som er ønskelige og de som ikke er ønskelige, men som regel må vi arbeide i blinde på dette område,

Det er nærmest umulig å kjenne tilstrekkelig til forekomsten av alle gener, deres verknad på fysiologi og samspill med miljø, til å vite nøyaktig alle topper av ønskelighet og alle mellomliggende partier av mindre ønskelige typer.

Om ønskverdigheten beror på genetisk variasjon hos to eller flere karakterer, blir saken enda mer komplisert. Det eneste sikre vi vet er at seleksjonen vil føre hurtig til den nærmest liggende topp av ønskelighet, selv om denne ikke er så høy, men er ikke i stand til å føre over et gap av mindreverdige typer og over i den genehyppighet som gir maksimal gunstig fenotype. Bare tilfeldige fordelte gener, som egentlig går på tvers av seleksjon, vil da kunne føre betydelig framover. Innavl vil kunne være verdiful i disse tilfelle.

I slike kompliserte tilfelle vil det forekomme at gener som i seg selv har liten effekt, når de kommer sammen vil kunne oppvise et ekstremt gunstig resultat på fenotypen. Det kan ofte vise seg overraskende gode

resultater av foreldre som ellers ikke er bra. De vil i så fall oppnå resultater som er langt bedre enn det som kan nåes av seleksjon alene, særlig om karakteren er bestemt av mer enn 3-4 gener, som hver for seg har ugustig effekt.

Da husdyrrasene har vært under seleksjon lenge, må en vente at de fleste viktige karakterer alt er kommet i en eller annen topp. Det er bare når seleksjonen for en ny retning er i sin begynnelse at en kan vente noen hurtig framgang.

Da idealene forandrer seg etter hvert som f.eks. de økonomiske betingelser forandrer seg, så vil en topp som er ønsket, skifte over til en lite ønsket karakter. Dette vil igjen tillate muligheter for en rask framgang ved seleksjon. Slikt skifte i vurdering av ønskelige eksteriøre karakterer er antagelig ofte så langsomme at dette betyr lite. Men vurderingen av de økonomiske verdifulle karakterer skifter ofte raskt. Det har vi mange eksempler på under siste krig. Det har på enkelte gårder skjedd stort skifte i vurdering av forholdet mellom mjølkeproduksjon, fettproduksjon og kjøttproduksjon. Slike forandringer virker til å slippe løs stengslene for seleksjoner og gir den nye muligheter å arbeide med.

5. S e l e k s j o n a v h e t e r o z y g o t e r .

Mange karakterer er gitt av gener i heterozygot tilstand. Den skimlete farge hos korthorn og blue albion er typiske eksempler. Seleksjon av skimlete korthorn ville føre til forholdet 1 rød : 2 skimlete : 1 kvit. Med noen få unntakelser på grunn av modifierende gener, ville det være mulig å produsere 100 % skimlete ved å parre kvite med røde, men dette ville bare gjelde første generasjon. I den neste generasjon ville bare skimler stå til rådighet. Preferanse for heterozygotene ville føre til at verdien av h i den ^{juv. nr. 62}foran angitte formel ^(V. 1)for ~~A~~ vil bli negativ. En seleksjon som foretrekker heterozygotene vil føre populasjonen over i likevektstilstand der hyppigheten av genkombinasjonen Aa er gitt av

$$q \ Aa = \frac{1-h}{1-2h} \quad (V\ 4)$$

der h er negativ og har som maksimal-verdi -1 . Det foreligger en undersøkelse over dette av SEWALL WRIGHT (1945) for fargene i korthorn.

Materialet omfatter 6000 stambokførte dyr fra Amerika og Storbritannia. Det viste seg at skimlet var mest foretrukket, deretter kom rødt

h u m seleksjon hos f.eks.

I herafstedt forekommer den æccennede gun for
overgørelse. Gregory har prøvet i fælges stoff
1960? at heliozyge sin kasse en bred kasse
fami om var frukturket i aalsubvalget
ved utskillingen af dette fite til spredning
af karaktæren.

og minst likt var kvitt. Prosentatsen var 47,6 % rødt, 43,8 % skimlet og 8,6 % kvitt. Når skimlet, tross den lille prosent av kvitt, likevel var nesten så høg som rødt, må nødvendigvis skimlet være mest ettertraktet.

Om det forekommer ofte at heterozygotene blir foretrukket for homozygotene, kjenner vi lite til. Vi kjenner bare noen få tilfeller. Men vi har til gjengjeld heterosisproblemet, som det nå vanlig er antatt skyldes heterozygot tilstand av ett eller flere genepar. Det er meget sannsynlig at dette er riktig, og i så fall burde produksjonen av bruksdyr bygge langt sterkere på dette enn det tidligere har vært gjort. Dette er alt gjort i maisavl, og i bruksdyravl av fjørfe og svin har det alt nådd en stor utbredning med gode resultater. I framtida må vi sannsynligvis legge langt større vekt på heterozygoter enn det tidligere har vært gjort.

Når vi skal bygge avlen på heterozygotene, vil det føre automatisk til en øking av frekvensen av letale gener. Sannsynligvis har også den tidligere drevne kryssingsavl ført til at letale gener er så hyppige som de er. Om den recessive letale gen også har en dominant verknad, som f.eks. de korte bein hos dexterfeet, vil det føre til at recessive letale gen blir foretrukket i utvalget. Om den letale gen har en dominant verdifull effekt, som gjør at heterozygotene har 1 % fordel i utvalget framfor homozygotene, vil hyppigheten av den letale gen nå likevekt med 0,01 i stedet for ved 0,001. Nesten 2 % av alle individer ville føre faktoren, og vi ville få utspaltet en letal blant 10.000 fødte.

Om fordelingen over homozygotene var 5 %, ville likevektspunktet for den letale gen være ved 1/21, og omlag 9 % av alle dyr ville føre den letale gen, og omlag 1 av 484 fødte ville ikke være levedyktige.

Disse tall kan gi muligheter til å forklare hvorfor en karakter som hypoplasi i storfe kan ha spredt seg som den har gjort i svensk fjellrase. ERIKSSON (1943) har jo også antydnet at den høge fettprosent hos de hunlige hypoplaster har antakelig ført til seleksjon av hypoplaster.

Seleksjonen kan i visse tilfelle være avhengig av genhyppigheten. Har vi bruk for noen få dyr til visse formål, mens et overskudd av disse dyr ville virke skadelig, får vi en seleksjon som virker til å foretrekke heterozygoter. Disse tilfelle er sjeldne og lite utforsket, men de spiller uten tvil en rolle i f.eks. den moderne svineavl. Krava til avlsdyra er nemlig ikke de samme som krava til slakt. Avlsdyra skal ha en mer robust bygning, kraftigere lemmer og sterkere bustlag enn det vi ønsker på slaktedyra. Men vi har ikke bruk for mer enn ca. 5 % til avlsdyr.

Dette forhold fører til en viss preferanse for heterozygoter til avlsdyr. Seleksjonen vil forøvrig rette seg etter hyppigheten av genene. Er det stor hyppighet av gener for beste slaktekvalitet, vil det skje en seleksjon i retning av avlsdyr, og er det stor hyppighet av gener for den mer robuste bygning hos avlsdyra, vil seleksjonen skje i retning av god slaktekvalitet. Dette vil altså medføre at både storleik og for-tegn hos s og h vil delvis være avhengig av genehyppigheten. Rygg-spektykkelsen hos slaktesvin hører sannsynligvis til denne type.

6. K j ø n n s b u n d e n a r v o g k o p l i n g .

Seleksjonen er langt mer effektiv hos det heterogame kjønn enn hos det homogame, fordi den forstyrrende effekt av dominans er borte. Det heterogame kjønn viser gametforholdet med omsyn til de kjønnsbundne gener direkte.

Om det opptrer kopling, fører det til reduksjon av antallet av nye kombinasjoner. Kopling gjør det vanskelig å få nye ønskede kombinasjoner, men gjør det også lettere å fastholde de allerede eksisterende kombinasjoner under arbeidet med å addere nye faktorer. Kopling virker stabiliserende.

Om vi tenker oss et tilfelle der det ikke forekom crossing-over, ville hvert kromosom oppføre seg som et stort gen med mangesidig verknad. Noen av disse verknader ville være gunstige, andre ugunstige, og det ville være meget sjelden om begge kromosomer av ett par ville ha samme selektive verdi. Kromosomene ville være som en serie av multiple alleler. Med en generell tendens til dominans hos de gunstige verknader, ville seleksjonen favorisere heterozygotene og tendere mot en likevektstilstand som beholdt alle kromosomer med dominant gunstig effekt. Etter hvert som mutasjoner forekom, ville denne likevektstilstand forandre seg. Om vi forutsetter crossing-over, vil likevektstilstanden forandre seg i enda sterkere grad.

Crossing-over vil stadig føre til at genene kommer i nye kombinasjoner, og den vil øke utbyttet av seleksjonen.

Om kopling fins, vil det føre til at fordelingen av genene vil avvike sterkt fra det vi kaller normal fordeling. Om populasjonen er stor nok, så innavl har intet omfang av betydning, vil nettoresultatet bli at avkommet fra selekterte foreldre vil være mindre variable enn om det forekom ikke-koplede gener. Kopling gir grunn til å bruke kryss-

sing i et par generasjoner etter den første kryssing, før en begynner å selektere for de gunstige karakterer. En gjør dette for å gi høve til overkryssinger, før seleksjonen begynner.

Om en selekterer for slike tilfelle, der den intermediære er mer ønskelig enn ekstremene, vil kopling spille en aktiv rolle i å holde pro-senten av ønskede avkom noe høyere enn den ellers ville ha vært.

7. K a r a k t e r e n e r b e s t e m t a v m a n g e f a k t o r e r .

Er karakteren bestemt av mange faktorpar, som alle har samme effekt, er spredningen større enn for ett par. Om vi sammenlikner med v a r i - a n s b r e d d e og s t a n d a r d a v v i k e l s e når karakteren er bestemt av ett par, vil vi, når karakteren er bestemt av n par, finne at disse to karakteristikk er henholdsvis $2n$ større og $2nq(1-q)$ større enn ved ett par. Om den ideelle type var bestemt av mer enn 3-4 par, vil homozygoter for alle gener være uhyre sjeldne. Når genehyppigheten for alle gener er ca. 0,5 har populasjonen en normal fordeling. Etter hvert som seleksjonen virker, blir det flere og flere av de positive ge-ner, mens fordelingen blir mer og mer skjev.

Dette går fram av fig. V 7.

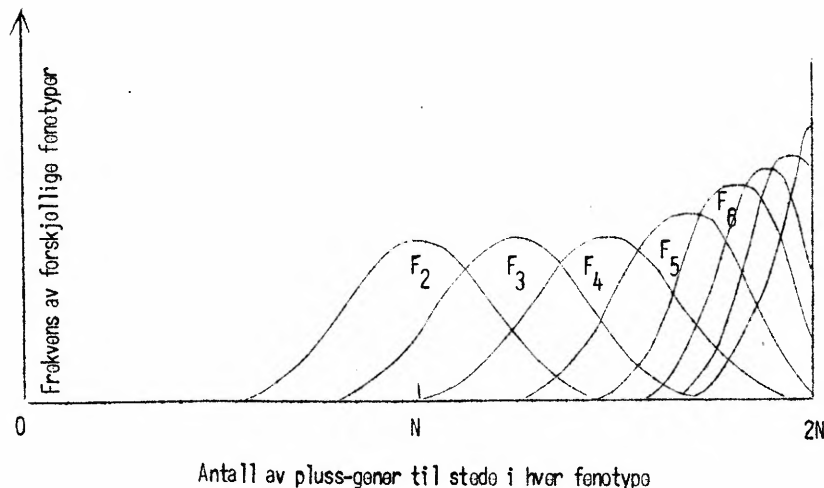


Fig. V 7. Fordelingen av fenotyper i hver generasjon ved streng seleksjon for en karakter bestemt av mange gener med additiv verk-nad, ubetydelig dominans og intet genesamspill. Kurvene viser fordelingen av hver generasjon fra n gunstige gener til $2n$. Selv etter 9 generasjoner fins framleis en stor spredning, men fordelingen er blitt typisk skjev. Etter LUSH 1945.

Figuren er tegnet under forutsetning av at seleksjonen er intens og at ytre forhold har liten verknad. Under vanlige forhold vil forandringen fra generasjon til generasjon være liten. Som antall av faktorpar (n) øker, vil Δq for hvert gen synke, men da resultatet gjelder effekten av mange gener, vil forandringen i populasjonens middelsverdi være uforandret, da denne proporsjonal med $2n\Delta q$, der Δq gjelder forandringen for hvert gen.

Det må anmerkes at forandringen i standardavvikelse og i homozygoti for hele populasjonen er mindre og langsommere, når det er mange gener, men for den vanlige oppdretter er forskjellen denne at er karakteren bestemt av mange gener, vil seleksjonen kunne føres lengre og med færre store tilbakeslag enn når karakteren er bestemt av få genepar.

Vi kan som regel gå ut fra at noen gener har stor og andre har liten effekt. Dette virker til at variasjonen forholder seg som om antall av genepar var noe mindre enn det virkelige antall, og forandringen for hvert gen (Δq) vil i begynnelsen være større for genene med stor effekt enn for dem med liten effekt. Seleksjonen vil for gener med stor effekt nokså snart virke til at hyppigheten av disse vil være så stor at forandringen blir liten, og følgelig vil hele populasjonen nokså snart oppføre seg som om hele karakteren var bestemt av mange gener med liten effekt av hver.

8. S e l e k s j o n a v m a n g e k a r a k t e r e r s a m t i d i g.

Det store antall av karakterer som fins hos husdyra, har ofte et komplisert samspill, og husdyroppdretteren må velge mange samtidig. Enkelte av dem er uavhengig av de andre. Andre har positiv korrelasjon med enkelte eller flere av de andre, slik at seleksjon for den ene bringer med seg en liten forbedring også av disse. Men er korrelasjonen svak mellom dem, vil en seleksjon for x føre med seg en langt mindre effektiv forbedring av y , enn om en kunne selektere for y alene.

Andre trekk kan ha negativ korrelasjon. Dette gjør det vanskeligere å selektere for begge på en gang enn å selektere for hver enkelt.

Enkelte karakterer er langt mer viktig enn andre. Dette må det tas omsyn til ved vurderingen av karakterene. En plussverdi hos en karakter av stor betydning må tillegges langt større vekt enn en tilsvarende minusverdi i en karakter av liten økonomisk betydning, når det gjelder å beholde eller utrangere et dyr. Når en skal ta omsyn til flere faktorer

ved utvalget, fører det til en senking av intensiteten i seleksjonen for hver av dem. Men denne vanskelighet kan vi ikke komme forbi, så lenge hver av karakterene har en viss verknad på den idealtypen som er stilt opp enten av oppdretteren eller kjøperen. Ved oppstilling av indeks for seleksjoner må en derfor ta med de fleste karakterer og la dem ha vekt etter sin økonomiske betydning.

Utvalg kan gjøres i det minste etter tre forskjellige måter.

1. Den første som skal nevnes er kalt *t a n d e m - m e t o d e n*. Det er å velge for en karakter om gangen inntil denne er forbedret så langt som ønskelig. Deretter for den andre, og seinere for den tredje karakter, inntil alle er forbedret så meget som ønskelig.
2. Den andre metoden er å stille opp minimumskrav for hver karakter og utrangere alle som ikke holder minimumskrava for hver karakter, likegyldig hvor gode de er for andre karakterer.
3. Den tredje er å lage et seleksjonsindeks (*poeng-sum-metoden*) for alle karakterer ved å summere et tallmessig uttrykk for hver karakter. De som får den lågeste sum blir utrangert.

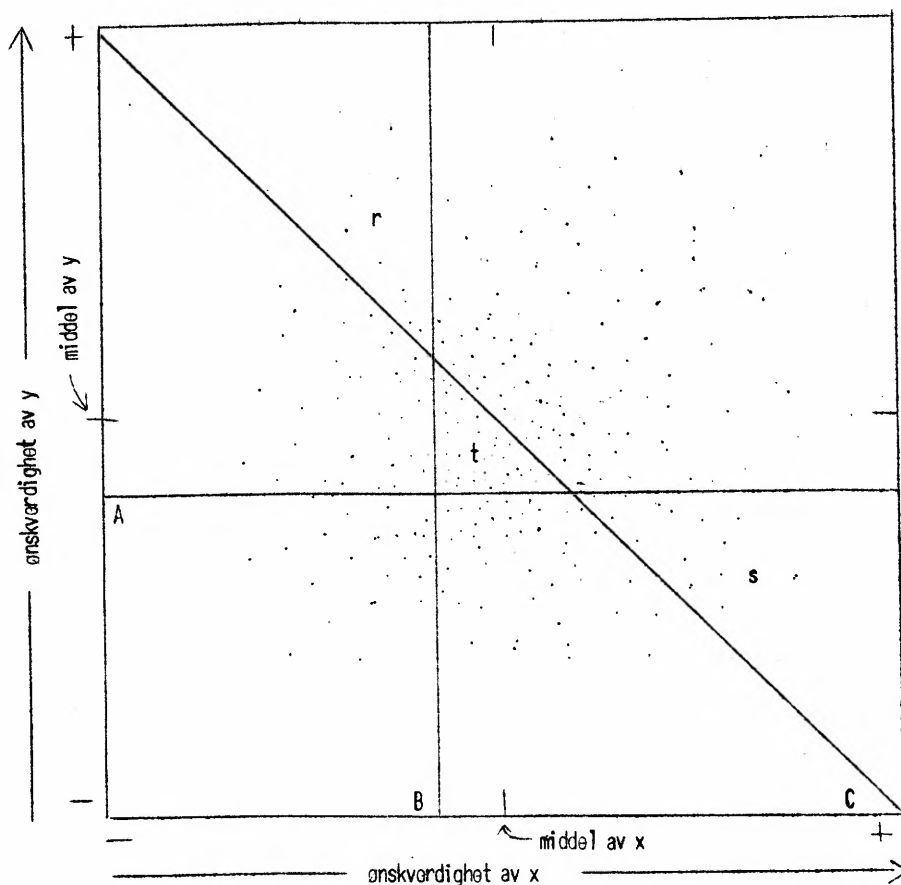


Fig. V 8. Figur som viser utrangering etter poeng-sum er bedre enn etter minimumskrav for hver karakter. Etter minimumskrav ville arealet s og r bli utrangert. Det er forutsatt at halvdelen må beholdes og at x og y ikke er korrelert. A og B gir minimumsgrensene, mens C angir grensen ved seleksjonsindeks.

HAZEL og LUSH (1942) har en teoretisk undersøkelse av de tre metodene.

Den minst effektive metode var tandem-metoden, dvs. å velge for en karakter om gangen. Den er minst effektiv, selv om en antar at forbedringen av den første karakter ikke går tapt ved seleksjonen for de andre, og at en og samme gen ikke har verknad på flere karakterer. Det er den lange tida det tar, som er det uheldige. En oppnår en meget stor forbedring av hver enkelt karakter, men når en skal finne den samlede framgang for hver generasjon, må en dele framgangen for hver karakter med det samlede antall generasjoner for hele prosessen, og da blir resultatet for dårlig når en sammenlikner med de to andre metoder. I det enkle tilfelle, der en i alt arbeider med n karakterer, som er uav-

hengig av hverandre og alle har samme økonomiske betydning, så vil framgangen pr. generasjon bare bli $1/n$ av den framgang en får i de generasjoner da vedkommende karakter er det eneste mål for seleksjonen. I dette tilfelle vil utvalg etter et seleksjonsindeks være \sqrt{n} ganger så effektiv som tandem-metoden.

Se litt av filen til tandem-metoden
Se nedover neste side

Selestjonsindeks (metode nr. 3) er mer effektiv enn metoden med å velge ved å utrangere alle under en viss minimumsverdi for hver karakter (metode nr. 2), fordi seleksjonsindeks tillater en usedvanlig høg verdi for den ene karakter ved å erstatte en mangel i en annen karakter. Ser vi på hver enkelt karakter, er seleksjonsindeks ikke så effektiv. Om vi sammenlikner med seleksjon for hver karakter, er seleksjonsindeks bare $\frac{1}{\sqrt{n}}$ så intens for den enkelte karakter som seleksjon for hver enkelt karakter (tandem-metoden) når vi arbeider med n uavhengige karakterer.

(metode 2)

Bruker vi metoden med minimumskrav for hver karakter og w er den brøkdelen av populasjonen som må settes på til avl for å holde bestanden ved like, så kan vi, når det gjelder en eneste karakter, selektere de beste for vedkommende karakter så langt nedover inntil de utgjør brøkdelen w av hele populasjonen.

Skal vi velge samtidig for 2 eller flere karakterer, kan vi likevel ikke sette på flere enn brøkdelen w i alt. Og for å få nok av dyr som holder mål, må vi sette ned krava til hver karakter i en sterk grad. En kan regne at for å velge ut brøkdelen w , må vi for hver karakter sette ned minimumskrava, slik at de utvalgte utgjør brøkdelen $\frac{n}{\sqrt{w}}$ av alle (n er antall karakterer). Har vi altfor mange karakterer å ta omsyn til, kan vi ikke stille noen minimumskrav i det hele, men må velge blant hele populasjonen.

For å ta et eksempel nevnes kroppslengde og beinkvalitet hos svin. Vi går da ut fra at disse ikke er korrelert, og at vi normalt må sette på 10 % av dyra for å holde bestanden ved like. Velger vi bare etter kroppslengda, kan vi velge ut 10 % blant dem som har den beste kroppslengde og velger vi bare etter beinkvalitet, kan vi velge de beste 10 % med omsyn til beinkvalitet, men i hele populasjonen er det bare 1 % som har både kroppslengde og beinkvalitet i den $1/10$ av bestanden når vi ser på hver karakter for seg. Om vi skal legge like stor vekt på begge karakterer, må vi velge blant de $\sqrt{1/10}=0,32$ som er lengst og de 32 % som har best beinkvalitet for å få de 10 % som er best i begge karakterer.

Om en også tar fleske kvaliteten med blant de selekterte karakterer,

og om kvaliteten ikke er korrelert med de to andre, må vi stille ned krav til å velge blant de beste $\sqrt[3]{1/10} = 0,46$ og for 4 karakterer til 56 %.

Om det er positiv korrelasjon, så synker ikke effekten så sterkt som disse tall viser, men om det fins negativ korrelasjon, faller de til gjengjeld enda raskere.

Her ligger i virkeligheten den største fare som oppstår ved å velge etter karakterer som har liten økonomisk betydning. Om en trekker slike karakterer med i seleksjonen, vil de virke like sterkt til å svekke effekten som de andre karakterer, og de vil ikke bidra på noen måte til å gjøre dyret mer verdifullt.

En hører så ofte diskusjoner om en skal velge etter type eller etter produksjonen. Denne diskusjon har ikke til grunn at det er en antagonisme mellom type og produksjon. Det er meget sjelden en kan påvise negative korrelasjoner mellom type og avdrått. Den viktigste uheldige verknad ligger i at jo flere karakterer en skal ta omsyn til, jo svakere blir seleksjonen. Men vi bør her også være merksam på de tilfelle da det foreligger positiv korrelasjon mellom type og produksjon. Dette er i hvert fall sikkert i kjøttproduksjon, og der kan vi ikke velge etter annet enn typen og avstamning, for avdrått kan bare bestemmes på dyr som er slaktet. Også når det gjelder mjølkeproduksjon, er det visse karakterer som i hvert fall er korrelert med mjølkeproduksjon, blant annet jurutviklingen og storleiken. Det en må være på vakt overfor, er å legge for stor vekt på slike karakterer som har uvesentlig betydning.

Dersom vi ønsker at seleksjonsmetoden skal gi maksimal effekt for alle karakterer, så er minimumsmål (slik som de er gitt ved stambokføringen) ikke så effektiv som bruken av seleksjonsindeks. Men disse minimumsmål har en fordel under visse forhold, for metoden tillater at en kan velge tidlig for en karakter som viser seg i ung alder - uten å vente på alle de andre, som kommer ved seinere alder. En kan forøvrig oppnå samme effekt ved seleksjonsindeks ved å utrangere de verste forholdsvis tidlig, og vente med de mer usikre og tvilsomme tilfelle til alle karakterer er fullt utviklet, og så selektere etter indeks. Både poengsum og minimumskrav øker i effektivitet ved økende antall karakterer og intensitet av utvalget.

For karakterer med sterk negativ korrelasjon som f.eks. ullfinhet og fiberstyrke er poengsum ubrukbar, fordi den gjør alle like. I slike tilfelle er minimumskrav å foretrekke.

Bu ei utvalgt for skinnbødd. + iakttevel. og kløve hos opolsan. for ei en skinnbødd av skinn skinn ved. for ei utvalgt for poengsum av fettprodukt og mjølkeprodukt hos for seg forvinner for seg.

Den gode verknad av seleksjonsindeks bygger selvsagt på at det er mulig å lage en god og effektiv indeks. Dette er vanskelig, da det er meget sjelden at to eller flere karakterer har samme økonomiske betydning, og en må bestemme vekta av dem, før en kan lage indeksen. Det burde legges mer arbeid på dette enn det har vært gjort. Til slutt skal framheves at legger en sterk vekt på en enkelt karakter, blir seleksjonseffekten på de andre sterkt redusert.

9. S e l e k s j o n e t t e r a v s t a m m i n g o g f e n o t y p e .

Med omsyn til utvalgssystem har LUSH (1947) Amer.Nat.vol.81, klarlagt den teoretiske side av et viktig spørsmål om avlssystem. Han har der behandlet de tre viktigste og ofte omdiskuterte seleksjonssystemer:

- a. Etter fenotype uten omsyn til avstamning (masseutvalg).
- b. Etter familiens gjennomsnitt uten omsyn til de enkelte dyr.
- c. Etter en kombinasjon av både fenotype og familiemiddel.

Hvilke system som var best var i hovedsaken bestemt for det første av r , som er den relative del av variansen av genetisk variasjon mellom familiegjennomsnittene i forhold til total genetisk variasjon, og for det andre av t , som er den relative del av variansen av fenotypisk variasjon mellom familiegjennomsnittene i forhold til den totale fenotypiske variasjon, og for det tredje av antallet i hver familie.

Utvalg av hele familier vil gi mindre framgang enn masseutvalg dersom t er så stor som r^2 . En må merke seg at utvalg etter familier er mest effektivt dersom det er liten fenotypisk korrelasjon mellom medlemmene av familien, dvs. når t er liten. Dette går imot den vanlige og overflatiske oppfatning at utvalg etter avstamning er bare brukbar dersom det er stor fenotypisk likhet mellom medlemmene av familiene.

Antallet i familien spiller en stor rolle. Jo større antall i hver familie, jo større verknad blir det av familieutvalg. Dette forklarer hvorfor planteavlere bruker dette utvalg med godt resultat, mens husdyrfolk ofte med god grunn legger liten vekt på dette utvalg. Har vi nemlig bare ett eller to dyr i hver familie - for å ta grensetilfellet - så vil familieutvalg bli omlag det samme som masseutvalg.

Er genotypisk og fenotypisk intraklassekorrelasjon omlag like stor (omlag 0,5) er det liten forskjell på de tre utvalgsmetoder, men

under alle forhold er en kombinasjon av fenotype og familiemiddel i det minste like god som de andre.

Masseutvalg er ofte mer effektivt enn familieutvalg og er oftest like godt som kombinasjonsutvalg, hvis det ikke er stor forskjell på den genotypiske og fenotypiske korrelasjon. Innavl vil øke noe effekten av familieutvalg.

10. Effektiviteten av seleksjonen.

I det foregående er behandlet hvordan seleksjonen virker under de forskjellige genetiske forhold ved en gitt seleksjonsstyrke (s) som er gitt av genefrekvensen. Her skal behandles de forhold som virker på styrken av seleksjonen.

Effektiviteten av seleksjonen avhenger av tre faktorer:

Nøyaktigheten av utvalget (h^2).

Intensiteten av utvalget (w og i).

Intervallet mellom hver generasjon (l).

*w = prosent som må på
ikke
i = seleksjonsstyrken*

a. Nøyaktigheten av utvalget.

Den er gitt av korrelasjonen mellom fenotype og genotype, dvs. av arvbarheten (heritability) av vedkommende karakter. Denne er det gjort nærmere rede for i avsnittet om arvbarhet. Den er vanligvis målt ved h , som er korrelasjonen mellom genotype og fenotype, men vi har mer bruk for h^2 , som er en determinasjonskoeffisient for h . Storleiken av h^2 vil variere med karakteren. Den vil også variere sterkt for samme karakter mellom de forskjellige populasjoner i forhold til utvalget og avlsmetoden som har vært brukt tidligere. Ved sterkt utvalg, og særlig ved innavl, vil verdien av h^2 være låg. Den vil også være høyere jo sikrere den er bestemt. Blir den beregnet på middel av flere år pr. ku og flere kull pr. purke, er den høyere enn om den er beregnet på bare ett år eller ett kull av hvert dyr.

Som prøve på beregning av h^2 når det gjelder mjølkeavdrått og noen andre karakterer hos kyr, skal gjengis tall fra JOHANSSON for S.R.B. og fra BERGE for raukoller. Andre eksempler fins i avsnitt III.

Tabell V 5. Arvbarhet (heritability) av avdrått og enkelte andre karakterer hos mjølkefe. Etter JOHANSSON (1949) for S. R. B. og BERGE (1949) for raukoller.

| | Arvbarhet ($h^2 = 2r_{MD}$) | | | | | |
|---|-------------------------------|--------|---------|-------------|--------------|---------------|
| | Mjølke | Fett % | M. fett | Utholdenhet | Gjeldperiode | Kalv. interv. |
| <u>JOHANSSON 1. lakt.</u> | | | | | | |
| Besetn. med høg avkastn. | - | 0,70 | 0,36 | 0,22 | 0,32 | 0,10 |
| " " låg " | - | 0,50 | 0,24 | - | - | - |
| <u>BERGE (middel av 2-4 år pr. ku).</u> | | | | | | |
| Regresjonsanal. samme far | 0,34 | 0,66 | 0,44 | - | - | - |
| Grupp. etter abs. ytelse hos mødre | 0,46 | 0,65 | 0,61 | - | - | - |
| Korrigert for bestn. middel | 0,16 | 0,57 | 0,30 | - | - | - |
| Avvik for bestn. middel | 0,01 | 0,60 | 0,11 | - | - | - |

Tabell V 6. Standardavvikelse og middeltall for raukoller. I alt 14 økser med 673 par av døtre-mødre med 3,1 år pr. dyr hos døtre og 4,0 pr. mor. Etter BERGE (1949).

| | Mjølke kg | Fett % | M. fett kg. | Var. |
|---|-----------|--------|-------------|------|
| Total standardav. (alderskorr.) | 880 | 0,318 | 39,0 | 30,0 |
| Middel av hver ku, alderskorr. (døtre). | 728 | 0,280 | 33,8 | 26,0 |
| Innen kyr (alderskorr.) | - | 0,178 | - | - |
| Diff. i bestn. middel (døtre-mødre) 673 par | 323 | 0,062 | 14,8 | |
| Middelavdrått i alderskorr. døtre | 3160 | 4,12 | 130,0 | |
| " " mødre | 3298 | 4,10 | 135,2 | |
| Variasjonskoeff. middel | 27,2% | 7,7% | 30,0% | |

b. I n t e n s i t e t e n a v u t v a l g e t .

Det mest brukbare mål for seleksjonen i praksis er differansen mellom middel av avlsdyr og middel av den generasjon de hører til. Denne differens er kalt seleksjonsstyrken eller seleksjonsdifferensiell og er betegnet med i . Den er først og fremst bestemt av fruktbarheten.

Dersom fruktbarheten er så liten at alt avkom må settes på for å holde bestanden oppe i antall, kan det ikke bli seleksjon. Nå er fruktbarheten hos våre husdyr svært forskjellige, og følgelig blir seleksjonsstyrken varierende etter dyrearten. Prosenten av påsatte dyr er betegnet med w . Innen arten er det stor forskjell mellom kjønnene. En har bruk for langt flere hundyr enn handyr, og da ca. 50 % av avkommet er handyr, fører det til at det blir lite høve til seleksjon mellom hundyra. Dette er særlig sjenerende for storfe, sau og hest, som har relativt liten fruktbarhet. Etter LUSH (1945) skal gjengis en tabell over det prosentiske antall som må påsettes for å holde bestanden på konstant antall.

Tabell V 7. Sannsynlige minimumstall (w) av påsatte dyr for å holde en bestand på konstant antall. Etter LUSH, Beregnet for amerikanske forhold.

| | Prosent av avkommet påsatt | |
|--------------------|----------------------------|---------------------|
| | Hunner | Hanner |
| Hester | 35 - 45 % | 2 - 4 % |
| Storfe, kjøttraser | 40 - 50 % | 3 - 5 % |
| " , mjølkeraser | 50 - 65 % | 4 - 6 % |
| Sauer | 45 - 55 % | 2 - 4 % |
| Svin | 10 - 15 % | 1 - 2 % |
| Høns | 10 - 15 % | $\frac{1}{2}$ - 2 % |

De nevnte tall er minimumstall for å holde bestanden ved like i antall og tillater ikke seleksjon etter annet enn avstamningen. De fleste verdifulle karakterer kan først vise seg etterat dyra har nådd kjønnsmoden alder, og når det gjelder mjølk og eggproduksjon, viser de seg først en tid seinere. Skal en kunne få seleksjon etter disse karakterer, må en drette opp en betydelig større prosent enn den anførte i tabellen. De tall som er ført opp for handyra, er beregnet for amerikanske forhold. Besetningene er langt større enn her i Skandinavia, og de kan derfor bruke et mindre antall hanner. Skulle tallene passe for norske forhold, måtte antakelig prosenten for hanner fordobles. Ved bruk av kunstig sædoverføring kan en nok redusere antall handyr, men samtidig stilles større krav til utvalget, og antall påsatte avlsdyr blir ikke noe vesentlig mindre.

For handyr er seleksjonen ikke så effektiv som talla gir uttrykk for. Handyroppdrett - særlig av okser og hingster - blir som regel drevet av noen få besetninger, og i disse blir påsatt de fleste handyr. Dette reduserer verknaden. For oksekalvene har en dessuten den vanskelighet at når det gjelder avdrått, må en selektere etter ytelsen hos oksenes mødre. Dette reduserer effekten hos døtrene til 1/4 av et direkte utvalg etter avdrått.

For å gi et inntrykk av seleksjonsstyrken hos mjølkefe, har jeg beregnet avdrått hos kyr som hadde døtre sammenliknet med kyrnes besetningsmiddel. Materialet er 14 avkomsundersøkte raukollokser. Det er beregnet for oksenes mødre og for mødrene til oksenes døtre. Dessuten er døtrenes middel og besetningsmiddel angitt. Døtrene er så vidt mulig uselektert.

Resultatet er gjengitt i tabell:

Tabell V 8. Avdrått og seleksjonsstyrke (i) hos mødrene til 14 avkomsundersøkte raukollokser i 1948 og til mødrene av oksenes døtre. (Alderskorrigert).

| | Mjølkk kg. | Fett % | M.fett kg. |
|---------------------------|---------------|-----------|---------------|
| Oksenes mødre, middel | 4384 | 4,248 | 186,3 |
| " " , besetn.middel | 3015 | 4,037 | 121,9 |
| Seleksjonsstyrke (i) | 1369 | 0,211 | 64,4 |
| Mødrene til oksenes døtre | 3400 | 4,0762 | 138,76 |
| " " " " , besetn.middel | 3095 | 4,0199 | 124,63 |
| Seleksjonsstyrke (i) | 305 | 0,0563 | 14,13 |
| Døtrenes middel | 3150 | 4,0699 | 128,44 |
| " besetning.middel | 2988 | 4,0467 | 121,34 |
| Effekten av seleksjonen | 162 | 0,0232 | 7,10 |

Seleksjonen er over 4 ganger sterkere for oksemødre enn for okse-døtrenes mødre. Men da seleksjonen for oksene ligger en generasjon bakfor, synker effekten til omlag samme verdi som for kyrne. Det skal anmerkes at besetningsmidelet er beregnet for alle dyr i besetningen. Det er beregnet over samme år som mødre og døtre, men dekker ikke helt samme generasjon. Alle eldre dyr er også med i besetningsmiddel. Besetnings-

middel er derfor antakelig litt lågere enn det skulle være, men forskjellen er antakelig liten.

Seleksjonsstyrken (i) er i grunnen meget komplisert og er bestemt av prosenten som må settes på for hver generasjon (w) og av standardavvikelsen i fenotypen av vedkommende karakter. Om en kjenner ~~prosenten~~ ^{proporsjonen} som må settes på (w) og kjenner fenotypenes standardavvikelse (σ), kan en regne seg til den maksimale storleik av seleksjonsstyrken (i). ^{Da}
i felles med funksjonen av $(1-w)$ og σ . $i \leq f(1-w) \cdot \sigma$ $f = \text{funksjonen}$
$$i \leq \sigma (1-w)$$

En vil aldri i praksis oppnå så høge verdier som denne beregning vil vise. Om en kjenner populasjonsmiddel (M) og middel av avlsdyrene (A) kan en finne brukbar verdi for i etter følgende:

$$i = A - M$$
$$i \text{ (relativ)} = \frac{A - M}{\sigma}$$

Se forøvrig LUSH (1953).

e. I n t e r v a l l e t m e l l o m g e n e r a s j o n e n e .

Intervallet mellom generasjonene har stor betydning ved vurderingen av seleksjonseffekten. Det varierer med dyrearten. Det kan best defineres som den midlere alder av foreldrene, når deres avkom er født og betegnet med l . Intervallet er som regel forskjellig for de to kjønn. Ved en fullstendig undersøkelse får vi derfor 4 forskjellige tall å arbeide med, men som regel kan en ta gjennomsnitt av disse. Er generasjonsintervallet langt, betyr det at livslengden hos avlsdyra er god, men det fører til en reduksjon av seleksjonseffekten, idet effekten pr. år blir lågere. Skal en lang levetid hos avlsdyra føre med seg fordeler, må de være tilsvarende høgt selekterte. En lang levetid uten noen sterk seleksjon av avlsdyra, er direkte skadelig for framgangen i husdyravlen.

Fra LUSH (1945) skal gjengis den midlere alder av foreldrene når avkommet blir født.

Tabell V 9. Generasjonsinterval. Etter LUSH (1945).

| | Midlere alder av far og mor |
|--------------------|--------------------------------|
| Hester | 10 - 13 år |
| Storfe, kjøttraser | 4 $\frac{1}{2}$ - 5 " |
| " , mjølkeraser | 4 - 4 $\frac{1}{2}$ " |
| Sauer | 4.- 4 $\frac{1}{2}$ " |
| Svin | ca. 2 $\frac{1}{2}$ " |
| Høns | " 1 $\frac{1}{2}$ " |

For svenske husdyrslag har JOHANSSON (1949) beregnet intervallet, og hans resultater skal gjengis:

Tabell V 10. Generasjonsinterval hos svenske husdyr. JOHANSSON (1949).

| | Far- avkom | Mor- avkom | Mid- del |
|------------|---------------|---------------|-------------|
| Hester, år | 9,5 | 8,9 | 9,3 |
| Storfe, " | 4,6 | 6,0 | 5,3 |
| Sauer, " | 3,6 | 4,3 | 3,9 |
| Svin, " | 2,4 | 3,0 | 2,7 |

Med unntak av hesten blir hundyra brukt lenger i avlen enn handyra. Hos storfe er intervallet 1,4 år kortere for oksene enn for kyrne. For storfe i Norge har tidligere generasjonsintervallet for hundyr vært større enn i Sverige. Ifølge MIDTLID og BERGE (1950) var intervallet mellom mor og datter 7,2 år i stambøker av raukoll. En hovedoppgave av GRIMSTAD (1954) over raukoller stambokførte omkring 1950 viste følgende interval:

Tabell V 11. Generasjonsinterval hos raukoll stambokført omkring 1950. GRIMSTAD (1954).

| | Sønn | Datter | Middel |
|---------|------|--------|--------|
| Far, år | 5,4 | 4,6 | 5,0 |
| Mer, " | 7,6 | 6,6 | 7,1 |

Den midlere alder av kyrne var 6,1 år. For ikke-stambokførte dyr er intervallet dels lenger og dels kortere enn for stambokførte.

Ved hjelp av de tre nevnte faktorer kan en stille opp formel for effekten av seleksjonen. Den kan beregnes pr. generasjon og pr. år.

Seleksjonseffekten pr. generasjon er produktet av heritabiliteten (h^2) seleksjonsstyrken (i) .

$$\text{Seleksjonseffekt pr. generasjon} = h^2 \cdot i = \Delta g \quad (\text{V } 5)$$

Seleksjonseffekten pr. år finnes ved å dele med generasjonsintervallet (l) .

$$\text{Seleksjonseffekt pr. år} = \frac{h^2 \cdot i}{l} = \Delta a \quad (\text{V } 6)$$

Det sees lett at, om generasjonsintervallet fordobles, må seleksjonsstyrken være dobbelt så stor for å gi samme seleksjonseffekt pr. år.

11. B e r e g n i n g a v s e l e k s j o n s i n d e k s .

Prinsippene for beregning av seleksjonsindeks bygger på teorien om multipel regresjon. Det gjelder å finne den sannsynligste verdi for en avhengig (dependent) ukjent storleik, som vi kan kalle *avlsverdi*. Som grunnlag for beregning må vi bruke to eller flere kjente uavhengige storleiker, som kan måles eller poengsettes. Den ukjente storleik er dyrets genetiske verdi (vi kan kalle det *avlsverdi*), som dyret har når vi betrakter hele det genetiske anlegg som en sum. Det hele genetiske anlegg kjenner vi ikke, og det vi kan arbeide med er dyrets genetiske fortrinn eller genetiske mangel, når vi sammenlikner dyret med de andre vi har i bestanden.

Den samlede verdi av hele individets genotype kan vi heller ikke undersøke, fordi vi bare kan undersøke de gener som viser variasjon, og en hel del av genebestanden er forholdsvis stabil hos dyra. Det gjelder særlig de gener som er absolutt livsviktige for dyret. Av disse kan vi bare undersøke noen få. Dette gjelder de såkalte letale faktorer, som i grunnen bare utgjør en liten del av de livsviktige gener.

Av den samlede genebestand kan vi bare undersøke direkte de gener som bestemmer den additive arv, og denne blir bestemt av h^2 (heritability). Den teoretiske verdi for h er korrelasjonen mellom fenotype og genotype.

Den storleik vi bestemmer er h^2 , og den er egentlig en determinasjonskoeff. for bestemmelse av h . Vi bestemmer vanlig h^2 ved korrelasjonen mellom foreldre og avkom. Om vi har bestemt regresjonen mellom f.eks. døtre på avkom med samme far, er h^2 det doble av koeffisienten.

Det som vi kan bestemme er egentlig forholdet $\frac{\sigma_G^2}{\sigma_0^2}$

dvs. den additive arv, og vi burde vel kanskje heller kalle koeffisienten for g^2 , men for praktisk bruk spiller denne forskjell i definisjon en mindre rolle.

Hensikten med å lage seleksjonsindeks er å finne et utvalgssystem som gir maksimum framgang blant avkommet. Prinsippene for indeksene er å bruke teorien om multipel regresjon, og ved hjelp av denne å beregne den ukjente variable (avlsverdien) fra de kjente regresjoner. Den ukjente storleik er dyrets samlede genetiske verdi, når en tar omsyn til både de dårlige og de gode sider dyret har. For særlig viktige karakterer bør en foreta et utvalg før en bruker utvalgsindeks.

Skal det konstrueres et seleksjonsindeks bør en kjenne følgende størrelser:

1. Den midlere mengde med hvilken en gitt variasjon i vedkommende karakter virkelig øker eller minsker den samlede genetiske verdi av dyrets samlede karakter. Dette kan vi kalle betydningen av vedkommende karakter.
2. Arvbarheten (heritability) av hver karakter. Denne har betydning fordi den angir hvor stor brøkdel av fenotypens variasjon vi kan vente å finne hos avkommet. Er arvbarheten $1/4$, og ei ku ligger 1 000 kg over bestandens middel, kan vi bare regne at døtrene ligger 250 kg over middel, dersom døtrenes far er av samme kvalitet som mødrene.
3. Genetiske korrelasjoner mellom vedkommende karakter og alle de andre karakterer. En må vite om gener som virker på én karakter også har positiv eller negativ verknad på de andre karakterer. Det betyr at seleksjon for en gitt karakter vil enten hjelpe eller hindre seleksjonen for de andre i en sterkere grad enn om de hadde vært uavhengig av de andre.

4. Fenotypiske korrelasjoner mellom karakterer. Disse vil opptre om samme miljø har positiv eller negativ verknad på flere karakterer. Dette fører til at enkelte karakterer kan være nyttige, utelukkende fordi de gir opplysning om at miljø har hatt en verknad på de mer viktige karakterer. Er ei ku særst feit, så gir det opplysning om at foringen har vært rikelig, sjøl om ikke avdråtten er så stor.

Som eksempel på en kvantitativ bestemmelse av den relative betydning av hver karakter skal nevnes at WINTERS (The Empire Jour. of Exp. Agr. 8: 259-68, 1940) har beregnet at under de gitte prisforhold var ett kg ull verdt 3,4 kg av lammekjøtt. Dette forhold er ikke konstant og det må beregnes eller vurderes for hver karakter etter som prisforhold og driftsforhold forandrer seg.

Arvbarheten (heritability), bestemmes lettest ved å fordoble intrasireregresjonen av døtre på mødre. Dette forlanger flere hundre par for å gi sikre resultater. Men sjøl med 10-20 par kan en få resultater som gir rettleiing.

Den genetiske korrelasjon mellom to karakterer hos samme dyr kan måles ved å notere begge karakterer hos et stort antall par av sterkt beslektede dyr, og beregne korrelasjonen mellom x i det ene par med y hos det andre par. Dette forlanger et stort antall dyr, og resultatet har stor sannsynlig feil.

Det er som regel dette tall en mangler ved oppstilling av indekser.

Den fenotypiske korrelasjon kan bestemmes lettere ved å korrelere to karakterer hos det samme dyr og seinere redusere tallet med den genetiske korrelasjon.

Ved oppstilling av indeks må en prøve å trekke med i beregningen de faktorer som er vesentlige. I de seinere år er det gjort en del forsøk på å lage seleksjonsindeks.

Den beste med omsyn til teoretisk grunnlag er laget ved Iowa College of Agriculture av L.N. HAZEL (1943) i Genetics, vol. 28: 476 - 490, over utvalg blant avlssvin. Forsøksstasjonen arbeide med følgende karakterer for utvalg av avlsgriser:

I = indeks for seleksjon.

W = vekten av 180 dager.

S = kvalitetsklasse for salg som slakt.

P = produktiviteten hos moren (antall griser)

\bar{W} = kulletts midlere vekt ved 180 dager.

\bar{S} = " " kvalitetsklasse.

Forsøksstasjonen laget først et indeks ved hjelp av den økonomiske betydning av de enkelte karakterer og den observerte fenotypiske korrelasjon mellom dem. Dette ga resultatet

$$I = \frac{W}{3} + S + P + 0,303\bar{W} + 1,667\bar{S} \quad (V 7)$$

HAZEL's arbeid med de følgende års resultater ga følgende resultat:

$$I' = 0,3 W - 0,5 S + 0,5 P + 0,27 \bar{W} + 0,605 \bar{S} \quad (V 8)$$

De to indekser er vesentlig forskjellig ved at fortegnet er byttet for kvalitetsklassen for det enkelte dyr. De to indekser illustrerer meget godt de vanskeligheter en har å kjempe med ved utvalg av svin. De dyr som viser de beste resultater i slaktekvalitet er ikke de beste som avlsdyr.

En kan si det slik at i et kull bør en velge det dyr som ikke har god slaktekvalitet selv, men det skal tilhøre et kull som i middel viser god slaktekvalitet. Vekten ved 180 dager er positiv i begge tilfelle, og viser at tilveksten er av vesentlig betydning, og er kanskje den viktigste av alle karakterer.

Det var liten forskjell i effektiviteten på de to indekser. Om vi går ut fra at effektiviteten var e_n , dersom vi kjente hele det genetiske anlegg hos de dyr vi valgte, så ville det første indeks på forsøksstasjonen ha verdien 0,364, mens HAZEL's indeks ville ha verdien 0,404.

Det skal anmerkes at HAZEL's indeks krever så mange omfattende og kompliserte beregninger før det kan stilles opp, at en ikke kan vente at metoden skal få noen større praktisk anvendelse. Forskjellen i effekt var så liten at det ikke innbyr til bruk dersom en må omberegne koeffisienten for nye forhold.

DICKERSON (1947) har vist at der er negativ genetisk korrelasjon mellom rask fettavleiring hos grisene og gode morsegenskaper hos purkene.

Som en konsekvens av dette kan en hevde at det er lønnende å bruke purker med gode morsegenskaper (god mjølkeytelse m.v.) til råde av en linje med god evne til å legge på seg fett. Dette passer også med HAZEL's indeks.

For kjøttproduksjon på storfe vil det være bedre å pare kyr med en viss mjølkeproduksjon med okser av typisk utpreget kjøtttype, da kyr av utpreget kjøtttype ofte har for lite mjølk til en rask vekst hos kalvene.

SKJERVOLD og ØDEGÅRD (1959) har for svin utarbeidet et seleksjonsindeks, som tar hensyn både til fenotypen og til aner og søsken.

Det ligger nær å forsøke seg på å beregne et tilsvarende indeks for utvalg etter avdrått i mjølkefe, der en kunne ta omsyn til mjølkemengde, feittprosent, kg mjølkefeitt, kjøttmengde og forutnyttelse i det samme indeks. Så vidt jeg kan forstå, er dette ikke praktisk, både fordi beregningsarbeidet er så omfattende, og fordi vi må regne med mange usikkert bestemte faktorer og til dels negative korrelasjoner. Vi bør prøve å løse saken på enklere måter, sjøl om metodene ikke er feilfri.

Vi har bruk for indeks som omfatter virkningen av hver enkelt eller summen av følgende faktorer:

Anene.

Slektinger i sideledd.

Egen avdrått.

Avkommets avdrått.

Med sikkert indeks etter avkom er de andre unødvendige.

Vi må regne produksjonen i avvikelse fra besetningen, og om besetningen er liten i avvikelse fra distriktets middel, og for handyr i avvikelse fra middel av de besetninger den er brukt. På grunnlag av dette kan vi stille opp enkle indekser ved hjelp av tallet for arvbarhet (heritability).

a. E t t e r a n e n e : Seleksjon etter avvikelsen hos far (S) og mor (M):

$$I_1 = \frac{Sh^2}{2} + \frac{Mh^2}{2} \quad (V 9)$$

b. E t t e r e g e n a v d r å t t: Seleksjon etter avvikelsen i egen produksjon, der A er individet:

$$I_2 = Ah^2 \quad (V 10)$$

c. E t t e r a v k o m m e t :

Denne indeks har fått stor vekt ved at avkomsundersøkelser blir foretatt i stort antall i de seinere år. Men de usikre beregningsformler har hemmet arbeidet. BONNIER (1946), BERGE (1946) og JOHANSSON (1949 og 1951) har behandlet spørsmålet. For å belyse forholdet skal gjengis et skjema over forbindelseslinjene mellom foreldre og avkom under forutsetning av at antall avkom er så stort som 15-20 stk., så vi kan regne at middel av fenotypen hos avkommet tilsvarer avkommets genotype. For mødrene kan vi derimot ikke regne med dette, da mødrene som regel er selektert.

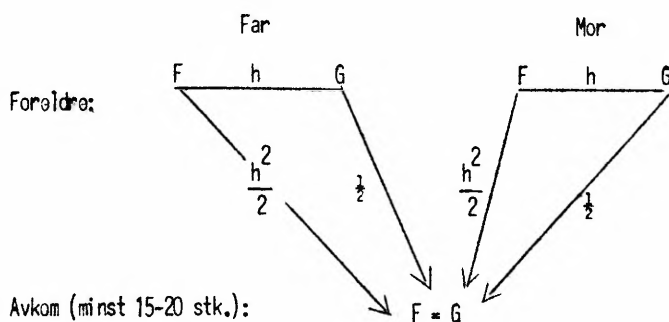


Fig. V 9. Diagram over forholdet mellom foreldre og avkom regnet i avvikelse fra besetningsmiddel under forutsetning av minst 15-20 avkom, og følgelig er blant avkommet fenotypen tilnærmet lik genotypen

$$\text{Genotype} = G, \quad \text{fenotype} = F.$$

Vi kan stille opp følgende formel for avkommet der far er S, mor M og avkom D.

$$\frac{S_G + M_F h^2}{2} = D$$

$$\frac{S_G}{2} + \frac{M_F h^2}{2} = D$$

Følgelig kan vi finne farens avlsverdi:

$$I_3 = S_G = 2D - h^2 M_F \quad (V 11)$$

Denne formel har vist seg meget brukbar, om antall mødre er minst 15 - 20 og om vi regner avdråttene i avvikelse fra middel av de besetninger hvor oxen har døtre. Den viser at morens fenotype spiller en mindre rolle enn en tidligere har regnet med i disse indekser. Det er først når heritability er så stor at den nærmer seg en at mødrene får noen

avkommet blir så stort som i de fleste andre
vesentlig betydning. ~~Om avkommet er halv søsken er feilen betydelig mindre enn om slektkapet er større. Størst er feilen ved halv søsken.~~
hele søsken. Om avkommet er halv søsken gir de ikke rettledning, da i såfall kan resultatet like gjerne skyldes moren som faren. Det er antall mødre som gir frihetsgraden.

d. Etter slektinger i sideledd:

Et tilnærmet uttrykk for avlsverdien får en av middel av fullsøsken, men feilen på det beregnede tall er stort og reduseres lite ved større antall fullsøsken.

Middel av halv søsken kan også brukes, men heller ikke i dette tilfelle reduseres feilen noe større ved stigende antall halv søsken. Middeltallet blir i begge tilfelle sikrere ved stigende antall, mens den største feil er differensen mellom dyrets avlsverdi og avlsverdien for middel av søsken og halv søsken og denne feil blir lite redusert ved stigende antall. Den absolutte høyde av middeltallene er ofte et godt uttrykk for avlsverdien.

12. P r ø v e p å s e l e k s j o n .

Som prøve på seleksjonens verknad skal refereres et forsøk av BERGE (1944) på å øke antall av ryggvirvler hos svin for å gi et lengre slakt. Hvirvelantallet ble bestemt ved røntgenfoto av de nyfødte grisene. Ribber og presakrale hvirvler ble talt opp, dvs. hals-, bryst- og lendehvirvler. Det normale antall er 28 stk., men våre svineraser viser variasjon fra 27 - 30. Det ble valt ut avlsdyr med høgt antall hvirvler.

Karakteren var klart arvelig med intermediær nedarving og et sannsynligvis stort antall faktorer. Arvbarheten (h^2) var omkring 0,773, dvs. når hvirveltallet øket hos begge foreldre med e_n , økte avkommet sitt hvirveltall med 0,773.

Tabell V 12. De årlige resultater av seleksjonen fra 1933 til 1941

| År | Antall fødte griser | Midlere hvirveltall |
|---------------|---------------------|---------------------|
| 1933 | 414 | 28,04 |
| 1934 | 603 | 28,14 |
| 1935 | 797 | 28,30 |
| 1936 | 682 | 28,55 |
| 1937 | 516 | 28,68 |
| 1938 | 583 | 28,80 |
| 1939 | 690 | 28,83 |
| 1940 | 381 | 29,05 |
| 1941 | 262 | 28,92 |
| Sum og middel | 4928 | 28.56 |

Tabell V 13. Hvirveltall hos avkommet etter de forskjellige paringer.

| Foreldre | n | Avkom middel | σ |
|----------|------|-----------------|----------|
| 27 x 27 | 87 | 27,3 | 0,47 |
| 27 x 28 | 173 | 27,8 | 0,49 |
| 27 x 29 | 163 | 28,1 | 0,54 |
| 27 x 30 | 20 | 28,1 | 0,44 |
| 28 x 28 | 355 | 28,0 | 0,39 |
| 28 x 29 | 1568 | 28,5 | 0,53 |
| 28 x 30 | 75 | 29,0 | 0,40 |
| 29 x 29 | 1860 | 28,8 | 0,44 |
| 29 x 30 | 451 | 29,2 | 0,55 |
| 30 x 30 | 32 | 29,6 | 0,50 |

Da nedarvingen var lik hos de to kjønn, ble også den midlere fenotype hos foreldrene beregnet for hver paring, og avkommet ble undersøkt. Dette gjengis i tabell.

Tabell V 14. Hvirveltall hos avkommet gruppert etter foreldrenes midlere hvirveltall.

| Foreldrenes midlere fenotype | Avkom | |
|------------------------------------|--------|---------------------|
| | Antall | Midlere fenotype |
| 27,0 | 87 | 27,32 |
| 27,5 | 173 | 27,77 |
| 28,0 | 518 | 28,05 |
| 28,5 | 1588 | 28,45 |
| 29,0 | 1935 | 28,84 |
| 29,5 | 451 | 29,16 |
| 30,0 | 32 | 29,56 |

På grunn av seleksjonen var det en korrelasjon mellom foreldrenes fenotyper på 0,301. Dette hadde en stor verknad på regresjonen av avkom på foreldre, som danner grunnlag for arvbarheten (h^2). Beregnet uten omsyn til korrelasjonen mellom foreldrene, var arvbarheten nær 100 %, men ved reduksjon for denne korrelasjon var $h^2 = 0,773$.

B

Dette tilfelle er et godt eksempel på hvordan seleksjonen virker ved intermediær nedarving for en karakter der det ikke tidligere har vært foretatt noen seleksjon av betydning.

B. P A R I N G S S Y S T E M :
(avlsmetoder, utvalgsmetoder) :

INNLEDNING.

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

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

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

Det aller f ø r s t e og rent f o r e l ø p i g e utvalg av avlsdyr blir gjort ved avvenningen, og må foretas uten annet kjennskap til dyret enn til dets eget utseende og til dets aner og slektninger. Foring og stell av dyr som skal brukes i avlen, bør være annerledes enn for fetesvin. Vi må ved denne alder sette på mange flere av begge kjønn enn de som skal bli egentlige avlsdyr, og foreta det nødvendige utvalg blant dem seinere under vekstperioden. (Om det nødvendige antall, se under Seleksjon). Det forekommer ofte at dyr som ser bra ut som unger, ikke utvikler seg som de skal. Det kan være på grunn av sjukdom eller andre årsaker. Med 6 kull som det midlere antall i purkas levetid og 8 avvente

griser pr. kull med en halvpart av purkegriser, skulle det teoretisk være nok å sette på en purkegris av 24 (ca. 4 %) for å holde bestanden ved like. Men en ville ikke da ha høve til å drive det minste utvalg seinere, og besetningens kvalitet ville bli jevnt over dårlig. Vil en ha en god besetning med godt eksteriør, bør en ved avvenningen sette på 3 ganger så mange, dvs. 10-12 % av alle fødte purkegriser. Er det midlere antall av kull pr. purke mindre enn 6, bør det settes på tilsvarende flere.

Av råner bør det ifølge DICKERSON og HAZEL (1944), ved avvenningen settes på 8-10 ganger så mange som en ønsker å beholde til eget bruk eller til salg. Av råner er det ikke bruk for så mange. En har derfor høve til å bruke sterkere utvalg, og en bør bruke det sterke utvalg, dersom en ønsker dyr av første klasse.

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

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

Et tredje utvalg kan vi gjennomføre blant dyr, som alt tidligere er tatt i bruk i avlen og som har gitt resultater av sitt avkom. Det blir et utvalg av høyere kvalitet og må gjennomføres en generasjon seinere enn de første utvalgene. Dette utvalg bygger på materialet fra det egentlige utvalg og kommer ikke utenom dette. Det kan regnes som en fortsettelse av de tidligere utvalg. Utvalg etter avkomsbedømmelse er et typisk eksempel, men kan også bli aktuelt om det først utvalgte avlsdyr ikke utvikler seg så godt eller ikke viser så gode ytelser som en hadde ventet. Dette utvalg er mer effektivt enn de første utvalgene, men det har bare en begrenset anvendelse og det forutsetter at en har rikelig tilgang på avlsmaterialet. I mange tilfelle er det vanskelig å gjennomføre og ofte kan det gjennomføres bare i begrenset omfang. Skal nemlig dette utvalg brukes i større grad, må en i første omgang ta i bruk i avlen et meget større antall dyr enn det som ellers hadde vært nødvendig. Følgelig må en enten sette på flere ungdyr, eller også må en sette ned kravene når en velger dyr til første

paring. Den naturlige fruktbarhet og lengden av brukstiden til et avlsdyr setter skarpe grenser for hvor langt utvalget kan drives. Hver av foreldrene må byttes mot et nytt innsatt dyr om antallet skal holdes ved like. En annen ulempe er at dette utvalg ligger en generasjon seinere enn de første utvalgene, og en del av det en vinner i sikkerhet, taper en i tid. Regner en ut forbedringene pr. generasjon, blir gevinstene redusert en god del.

Paringsystemene har størst betydning når det gjelder karakterer som viser kvantitativ nedarving og der en ikke kan bestemme genotypen etter dyrets utseende. Disse karakterer er de fleste av de økonomisk viktige karakterer hos husdyr. Som regel kan vi ikke velge bare etter en karakter. Vi må velge etter flere samtidig. Dette nedsetter effekten av utvalget noe.

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

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

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

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

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

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

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

VI. UTVALG ETTER FENOTYPER ALENE.

1. K v a l i t a t i v e k a r a k t e r e r .

Prinsippene for utvalg må rette seg etter nedarvingsmåten. Om karakterene vi ønsker er bestemt av gener som manifesterer seg fullstendig er fenotypene i de fleste tilfelle et sikkert uttrykk for genotypene.

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

D o m i n a n t e k a r a k t e r e r . Vi må velge ut dominanttypen. Da vi i dette høve ikke kan skille mellom homo- og heterozygoter, vil det føre til at vi må foreta utvalg i mange generasjoner før bestanden er ren.

R e c e s s i v e k a r a k t e r e r . I dette tilfelle er oppgaven lett. Dyr som viser karakteren, er genotypisk rene og gir ved paring med hverandre bare rent avkom.

I n t e r m e d i æ r e k a r a k t e r e r . Ved intermediær arv adderer genene sin verknad. Dersom begge allelomorfer er til stede, viser de større verknad enn når bare én er til stede. Utvalg er særlig effektivt ved intermediær arv. Ved karakterer som er bestemt av mange faktorer med blandet arv, er det særlig den porsjon som er bestemt av intermediær arv, som kan nyttiggjøres ved utvalg.

Ved intermediær arv har vi også de tilfelle da karakteren bare viser seg hos dyr som genotypisk er heterozygoter for et eller flere faktorpar. I dette høve får vi ikke mer enn høgst 50 % av den ønskede type ved renavl. Vi får 100 % av den ønskede type bare ved paring av dyr som sjøl ikke har karakteren. Typen kan ikke bli "ren". For denne type av arv har utvalg ingen effekt.

K j ø n n s b u n d e n n e d a r v i n g . Ved denne form for arv er karakteren genotypisk ren hos det heterogametiske kjønn, men forekommer bare i enkel dosis. Hos det homogametiske kjønn må utvalget foretas som nevnt for de andre nedarvingsmåter.

K j ø n n s b e g r e n s e t n e d a r v i n g . Disse karakterer kommer bare til syne hos det ene kjønn, men genene føres av begge kjønn. Til denne gruppe hører både de primære og sekundære kjønnskarakterer. Her vil utvalget støte på store vansker, da karakteren bare kan måles hos det ene kjønn. Flere viktige karakterer som f.eks. mjølkeevne

og morsegenskaper, hører hit. Den kjønnskilnad som viser seg i slaktekvalitet, hører også hit. For disse karakterer er det vanskelig å gjennomføre en eksakt arveanalyse. De er dessuten ofte sterkt påvirket av ytre forhold både slike som lar seg eliminere og slike som ikke lar seg eliminere.

Her er vi tvunget til å bruke hjelpemetoder for å gjøre utvalget mer effektivt. De fleste hjelpemidler f.eks. avkomsundersøkelser er utarbeidet for disse karakterer.

2. K a r a k t e r e r m e d k v a n t i t a t i v a r v .

Vi kjenner i mange høve ikke nedarvingsmåten for de karakterer som vi velger ut. Dette er en av årsakene til at det har vært vanskelig å skaffe framgang. Det har vært vanskelig å konstatere om det i det hele fins arvelig variasjon, og i hvilken grad ytre forhold virker inn. Dersom vedkommende karakter kommer fram ved et samspill mellom flere gener, er det som regel meget vanskelig å finne nedarvingsforholdet. Eksteriør hos husdyra kommer vel inn under denne gruppe. Disse karakterer pleier en å samle i gruppen kvantitativ arv.

Når nedarvingsmåten er ukjent, må vi oftest stole på at utvalg i det lange løp vil vise framgang, dersom karakteren i det hele viser variasjon med omsyn til arvelige anlegg i vedkommende besetning. Vi må velge etter dyrets egne prestasjoner, etter aner, slektninger og avkom. Blant karakterer som hører hit, er både fruktbarhet, vekstenergi og andre viktige egenskaper. Som eksempel på effektivt utvalg etter egne prestasjoner må nevnes den engelske fullblods hest.

Dette utvalg etter fenotypen alene uten andre hjelpemidler for utvalget blir i planteavlens kalt *m a s s e u t v a l g* og har ofte vært stillet opp som helt underlegent overfor andre utvalgsmetoder som f.eks. utvalg etter avkomsbedømmelse. I grunnen er skilnaden ikke stor, når det gjelder husdyravl. Skilnaden ligger mer i graden enn i metoden. Spørsmålet om hvilken metode er best, er mer et spørsmål om hvor store omkostninger de to metoder krever. I planteavlens kan en lettvinnt og billig skaffe relativt stort antall avkom på kort tid. I husdyravlens er det sterkt begrenset antall avkom og oppdrettet tar lang tid. Det er heller ikke mulig å skifte besetning på samme lettvinnte måten som å skifte såkorn. Utvalg etter fenotypen alene vil derfor alltid få en plass i husdyravlens. Den vesentligste fordel er det korte intervall av genera-

sjonene. Mye av fordelene ved avkomsbedømmelse forsvinner ved den lange generasjonen den medfører.

For karakterer med stor mutasjons-hyppighet er utvalg etter fenotypen å foretrekke framfor de andre metoder med unntak av avkomsbedømmelse. Undersøkelse av aner og slektninger i sideledd er bortkastet når det gjelder å påvise mutasjoner.

VII. UTVALG ETTER SLEKTSKAP.

1. R e n a v l .

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

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

2. I n n a v l (slektskapsavl).

Om innavl og hvordan den måles henvises til avsnittet i den generelle del av populasjonsgenetikken. Her skal bare nevnes de spesielle forhold for hver dyreart.

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

G n a g e r e har ofte vært brukt som forsøksobjekt. Mest kjent er marsvinsforsøkene fra Beltsville, U. S. A. En har der fått en tilbakegang for alle innavlede linjer.

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

S t o r f e ser ut for å tåle innavlen mindre enn g n a g e r - n e . Et forsøk fra U. S. A. med Holstein Friesian begynte 1912 og har vært på Beltsville forsøksgård til det siste. Formålet var å bygge en besetning på en eneste okse. En beretning om forsøket er gitt av WOODWARD og GRAVES (1946, U.S.Dept. of Agr.Tech.Bul. 927). De konstaterte en nedgang i levedyktighet, tilvekst, produksjon og fruktbarhet. Nedgangen var sterkere enn stigningen i innavlskoeffisienten. De hevdet at husdyravlerne ikke bør bruke innavl som gir høyere koeffisient enn 25 %. Eksteriøret hos de innavlede dyr var ikke godt.

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

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

S v i n har ofte vært brukt som objekt. Fra de seinere år må nevnes de amerikanske forsøkene referert av DICKERSON og medarb. (1954). De fleste av dem som har vært offentliggjort har gitt dårlige gjennomsnittsresultat. Det har lyktes å nå en høy innavlsprosent i noen få tilfelle,

men det har vært på bekostning av veksthastighet og levedyktighet. I boka Svinavl (BERGE 1949) er nevnt resultater fra Svineforedlingsstasjonen. Blant praktikerne har det i lange tider vært vanlig å drive rasekryssing for å produsere bruksdyr. Dette har sikkert hatt solide erfaringer som grunnlag.

S a u e r har ikke ofte vært prøvd i egentlige innavlsforsøk, men de observasjoner som fins, antyder at også sauene er meget utsatt for innavlsdepresjoner. For sauer har det gjennom lange tider vært vanlig å utnytte heterosis i avlen ved å bruke rasekryssing for å produsere bruksdyr.

F j ø r f e ser det ut for tåler innavlen dårligere enn andre husdyr. De mange forsøk som har vært gjort, viser omtrent alle en nedgang for de økonomisk viktige egenskaper. Det er særlig klekkingsprosenten som har gått nedover, og oppverpingsalderen er blitt høgre. En får mindre egg første året. Et forsøk av WARREN (1930) viser at F_1 mellom to rene raser i visse tilfelle kan vise heterosisverknad. Kyllingdødeligheten hos F_1 var mindre enn halvparten av foreldrerasesenes. WARREN anbefaler rasekryssing, da den medfører store fordeler ved små utgifter, men hevder at en må undersøke nøye hvilke kryssinger som gir best resultat. Ikke alle kryssinger er like heldige.

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

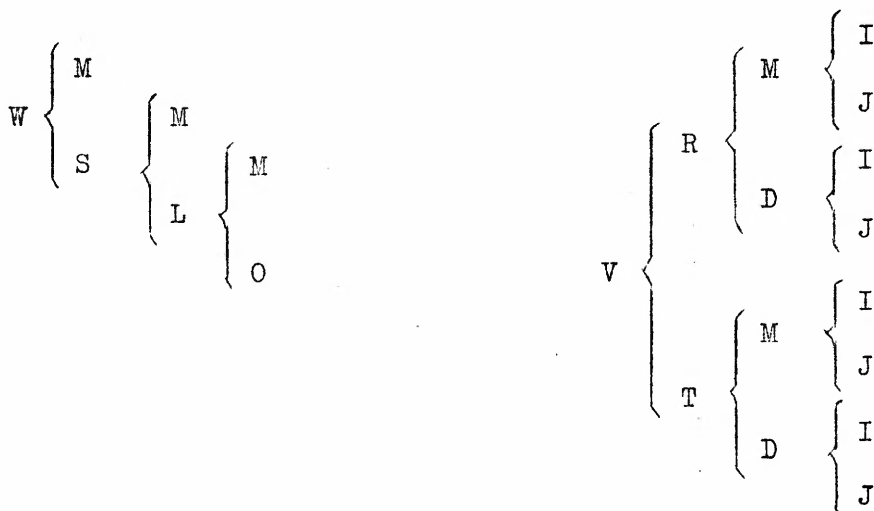
De svakere former for innavl vil være heldigere, da de ikke medfører så sterk depresjon. Skal innavl brukes, må det helst være under kyndig ledelse, og avlen må drives av folk som har råd til å ta de tap innavlen fører med seg. i form av mindre-verdige dyr.

3. Linjeavl og slektinger i sideledd.

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

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

Som eksempel settes et par fingerte anetavler.



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

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

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

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

Aner og slektninger i sideledd kan gi verdifulle opplysninger om de avlsdyr vi velger oss. Kjenner vi ytelsen hos anene, kan vi med en viss grad av sikkerhet ha en mening om ytelsen hos vedkommende dyr. Men vi må ikke legge for stor vekt på anene. Dette gjelder særlig aner som

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

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

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

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

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

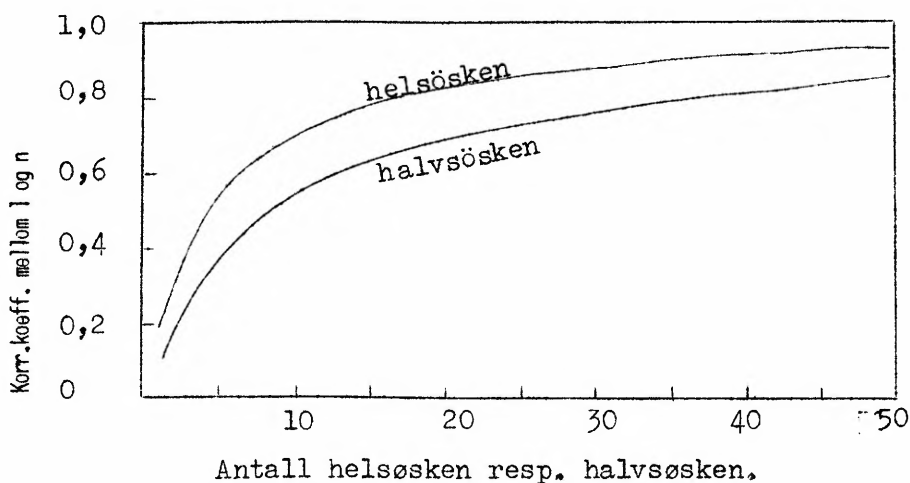


Fig. VII 1. Effektiviteten av helsøsken sammenliknet med halvsøsken som
mål for probandens avlsverdi ved stigende antall. Beregnet
som korrelasjon mellom ett og n individer ved $h^2 = 0,40$.

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

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

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

σ^2 er den samlede variasjon.

Korrelasjonen mellom fullsøsken er ifølge FISHER:

$$r = \frac{1}{2} \left[\frac{\sigma_g^2}{\sigma^2} + \frac{1}{2} \frac{\sigma_e^2}{\sigma^2} \right] \quad (\text{VII } 2)$$

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

Etter GOWEN skal gjengis korrelasjoner mellom mjølkemengde hos slektninger.

| | <u>Korrelasjonskoeff.</u> |
|-------------------------|---------------------------|
| To år samme ku | 0,67 |
| Fullsøstre | 0,55 \pm 0,027 |
| Mor og datter | 0,50 \pm 0,021 |
| Halvsøstre, samme mor | 0,38 \pm 0,033 |
| Halvsøstre, samme far | 0,36 \pm 0,015 |
| Bestemor og daterdatter | 0,31 \pm 0,047 |
| Bestemor og sønnedatter | 0,26 \pm 0,038 |

Fullsøstre gir et ganske godt uttrykk for det arvelige anlegg hos et dyr. Morens avdrått gir sikre slutninger om døtrene. Halvsøstre er som ventet betydelig usikrere. Ved slike undersøkelser må en ikke foreta seleksjon. Alle fullsøstre må være i det beregnede gjennomsnitt.

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

Utvalg etter slektninger i sideledd blir også brukt, og under visse forhold kan det være meget effektivt. Nære slektninger som fullsøs-

ken og halvsøsken kan gi gode opplysninger, men for slektninger som ligger lenger borte er det altfor usikkert.

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

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

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

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

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

Dersom vi kjente genene hos hver av foreldrene fullstendig, hva vi for øvrig ikke ofte gjør, ville likevel korrelasjonen mellom nedarvingen til en av foreldrene og nedarvingen hos et avkom være + 0,50, mens den samme korrelasjon mellom avkom og middel av begge foreldre ville være + 0,71. Dette er beregnet under forutsetning av at det fins flere heterozygote faktorpar hos foreldrene. Dersom stammene er innavlet, eller på annen måte er blitt homozygote for flere faktorpar, vil korrelasjonen bli mindre, og vil være null i en stamme, som er homozygot for alle gener.

Korrelasjonen mellom nedarvingen hos en av foreldrene og den gjennomsnittlige nedarving hos avkommet nærmer seg ifølge LUSH + 1,0 ved stigende antall avkom etter formelen der n er antall avkom:

$$\sqrt{\frac{n}{n+3}} \quad (\text{VII } 3)$$

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

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

$$\sqrt{\frac{n}{n+1}} \quad (\text{VII } 4)$$

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

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

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

For de karakterer som er bestemt både av arv og av ytre kår, vil GALTON's lov ofte gi et godt uttrykk for verknaden av anene. Ifølge denne er forventningsverdien av et dyr på grunnlag av kjennskapet til en av foreldrene lik halvparten av den kjente av foreldrene plus halvparten av rasens middel. På grunnlag av en av besteforeldrene er det en fjerdedel av denne og $3/4$ av rasens middel osv.

Denne lov passer i sine hovedtrekk med visse reservasjoner. Dersom karakteren det gjelder, ikke i sin helhet er bestemt av arv, blir brøkdelen mindre. Videre forutsetter loven at det ikke har skjedd noe

bestemt utvalg ved planleggingen av paringene. Denne forutsetning holder meget sjelden i praksis.

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

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

| | |
|-----------------------------------|-------|
| Kullsøsken | 0,339 |
| Fullsøsken, ikke kullsøsken | 0,202 |
| Halvsøsken, samme mor | 0,132 |
| Halvsøsken, samme far | 0,051 |

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

Korrelasjoner og regresjoner mellom slektninger i uselektert materialet hvor r_G er slektskapskoeffisienten.

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

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

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

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

Forutsatt $h^2 = 1/2$.

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

Tabell VII 1. Korrelasjoner og regresjoner mellom foreldre og avkom for hvirvelantall hos svin (etter BERGE 1944).

| y | x | σ_y | σ_x | r | Regresjonskoeff. | |
|---------|--------------------|------------|------------|------|------------------|--------|
| | | | | | y på x | x på y |
| 1 avkom | far | 0,62 | 0,62 | 0,49 | 0,49 | 0,49 |
| " | mor | 0,62 | 0,69 | 0,53 | 0,48 | 0,58 |
| 1 avkom | middel av foreldre | 0,62 | 0,53 | 0,63 | 0,73 | 0,53 |
| 1 avkom | like foreldre | 0,59 | 0,52 | 0,68 | 0,77 | 0,60 |
| far | mor | 0,62 | 0,69 | 0,30 | 0,27 | 0,33 |

4. K r y s s i n g s a v l .

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

a. K o m b i n a s j o n s k r y s s i n g .

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

I hesteavlen er mange raser blitt dannet av blodshester krysset

med tyngre typer.

I saueavlen foregår stadig nye rasedannelser på denne måten. Dalasau og rygjasau er døme fra vårt eget land.

b. G j e n n o m f ø r t k r y s s i n g .

(Kontinuerlig tilbakekryssing).

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

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

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

c. B r u k s k r y s s i n g . .

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

For å unngå systematiske avvikelser i differansen mellom resiproke kryssinger kan en av de følgende 2 måter brukes:

1). Det kan brukes like mange handyr av rase A som hundyr av rase B, dvs. hvert handyr brukes bare til ett hundyr. Handyr og hundyr må velges ut etter like prinsipper. Den resiproke kryssing utføres også. F_1 sammenliknes med sine mødre.

2). Av rasen A og B velges av hver rase et gitt antall hundyr og et handyr som er halvbror til handyrene. Handyret av rasen A pares med hundyra av rase B og handyret av B pares med hundyra fra A. På denne måte er det tilnærmet genetisk likhet mellom de resiproke kryssinger. F_1 ^{kan} sammenliknes med sine mødre og mødrenes søstre.

Antallet må være så stort at eventuelle gjelddyr og forskjell i levedyktighet vil bli jevnt fordelt i gruppene. Det må minst være 100 dyr i hver gruppe.

Den svake innavl som renavlen fører med seg, vil tjene til å spalte bestanden i grupper av forskjellige genotyper. En rasekryssing vil ofte føre til en reduksjon av variasjonen i F_1 . En får derfor mer ensartede dyr. Om en parer kryssingsdyra med hverandre, vil en få større spredning enn tidligere og mer ujevne dyr. Dette bør derfor ikke brukes; men hundyra av F_1 er ofte gode mødre og er overlegne overfor foreldrerasesne. En bruker derfor ofte hundyr av kryssinger og parer dem med handyr av de rene raser.

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

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

Etter framgangsmåten kan en dele brukskryssingen i flere grupper.

aa. I n g e n k r y s s i n g s d y r b r u k e s i a v l e n .

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

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

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

I svineavlen og fjørfeavlen er også brukskryssing av denne type vanlig.

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

Som eksempel på heterosisverknad ved kryssing av to nærstående raser kan nevnes, at ifølge JOHANSSON (1939) viste sammenslåingen av svensk ayrshire med rødbrødig svensk boskap (RSB) en viss heterosisverknad. De prosentiske avdråttstall skal gjengis.

| | Ayrshire | RSB | F_1 |
|---------------|----------|-------|-------|
| Mjølkeavdrått | 100 | 102,8 | 107,5 |
| Fettprosent | 100 | 96,6 | 99,3 |
| Mjølkefett | 100 | 100,0 | 105,4 |

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

| | Yorkshire purker | | Landrase purker | |
|-----------------------------------|------------------|--------------|-----------------|--------------|
| | Renavl | F_1 -avkom | Renavl | F_1 -avkom |
| Lev.fødte pr. kull | 10,2 | 11,3 | 9,2 | 10,9 |
| Fødselsvekt kg | 1,09 | 1,09 | 1,32 | 1,27 |
| Antall pr.kull ved 8 uker | 7,7 | 9,4 | 7,4 | 8,5 |
| Antall i dager ved 90 kg lev.vekt | 195 | 185 | 183 | 182 |
| F.e.pr.kg tilvekst 20-90 kg | 3,40 | 3,28 | 3,34 | 3,29 |

bb. H a n d y r r e n r a s e t , h u n d y r h y b r i d e r .

Som nevnt er ofte F_1 -dyr gode mødre. Dette kan utnyttes i avlen på flere måter. En måte som lenge har vært i bruk i sauavlen er å krysse

F_1 -hundyret med en tredje rase for å produsere slakt. Søyer som er avkom etter kryssing av sjeviotsøyer med border leicesterværer blir i Skottland beholdt som avlsdyr og blir kryssset med værer av suffolk-rasen for å produsere slaktelam. Disse lam vokser godt og gir god slaktekvalitet og bra jevn ull. En liknende framgangsmåte brukes med F_1 -søyer etter kryssingen av black face x border leicester.

Den framgangsmåte som har fått sin teoretiske utforming og største bruk i de seinere år, er dels den såkalte "criss cross" og dels trerase og firerasekryssingen.

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

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

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

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

For sau er ifølge NICHOLS (1947) "criss-cross" blitt brukt systematisk i merinoavlen i Australia ved kryssingen av lincolnværer med merinosøyer. Merinoværer har ullfinheten 64-70's. Lincoln har 36's.

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

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

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

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

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

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

Fire-rase-kryssing kan gjennomføres på flere måter. Det kan her også bli tale om å pare to F_1 -dyr fra to forskjellige rasekryssinger.

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

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

cc. Handyra hybrid, hundyr renraset,

Denne form er bl.a. brukt i svineavlen i enkelte områder i U.S.A. Det er dannet store besetninger som selger hybrid-råner av forskjellig avstamning. Kjøperne oppgir hvilke besetninger de har og får råner som antas å passe for vedkommende besetning. Denne form for avl har vist gode resultater og er drevet av selskap som ellers selger hybridkyllinger. Brukt i flere generasjoner vil etterhånden også hundyra bli hybrider, dersom ikke disse blir produsert ved en spesiell renavl.

dd. Hybrider av begge kjønn brukes til avlsdyr.

Den forannevnte form for kryssingsavl vil som regel ha lett for å gå over i denne type av kryssingsavl. Om valg av avlsdyr er tilfeldig vil det ofte gi dårlig resultat. Men om særlig handyra blir valgt med plan, kan også denne form gi gode bruksdyr.

Breeding methods grouped according to the parents' breed, relationship and inbreeding. (Navnene er ofte brukt, men er ikke offisielt vedtatt. Klasserensner m.h.t. sløktskap og innavl er satt skjønsmessig.)

Rab = coefficient of relationship.

Fa, Fb = Inbreeding coefficient.

| Groups of breeding methods | Parents | | | | Name of | |
|--|--------------|------------|------------|----------------------|---------------------|--------------------------|
| | Relationship | | Inbreeding | | Breeding method | Offspring |
| | Rab. % min. | Fa. % min. | Fb. % min. | | | |
| A. <u>Pure breeding (within breed)</u> | | | | | | |
| Inbreeding | 12,5 | 0 | 0 | Inbreeding | Inbred | |
| " " | 50 | 0 | 0 | Closebreeding | Closebred | |
| Crosses within breeds | 0 | 6,25 | 6,25 | Linecrossing | Linecross | |
| " " | 0 | 6,25 | 0 | Top linecrossing | Top linecross | |
| " " | 0 | 0 | 0 | Outcrossing | Outcross | |
| " between families | 0 | 0 | 0 | Top crossing | Top cross | |
| Phenotype selection | ? | ? | ? | Select. within breed | Selected pure bred | |
| At random | ? | ? | ? | Random within breed | Random pure bred | |
| B. <u>Crossbreeding (between breeds A, B, C, etc.)</u> | | | | | | |
| Back crosses | 0 | ? | ? | Backcrossing | Backcross | |
| " " | 12,5 | ? | ? | Inbreeding backcross | Inbred backcross | |
| " " | 0 | ? | ? | Alternat. backcross | Alternat. backcross | 2-breeds, 3-breeds, etc. |
| " " | 0 | ? | ? | Continuat. backcross | Graded | 1., 2., 3., degree, etc. |
| Crossbreed F ₁ only | 0 | 0 | 0 | Crossbreeding | Crossbred hybrids | |
| " " | 0 | 6,25 | 0 | Top crossbreeding | Top crossbred | |
| " " | 0 | 6,25 | 6,25 | Incross breeding | Incrossbred | |
| " " | 0 | 0 | 0 | Double hybrids | Double hybrid | |
| Phenotype selection | ? | ? | ? | Select. betw. breeds | Selected crossbred | |
| At random | ? | ? | ? | Random betw. breeds | Random crossbred | Kombinasjonskryssing |
| C. <u>Species crosses</u> | - | - | - | Species crossing | Species cross | |

M

VIII. UTVALG ETTER AVKOMSBEDØMMELSE.

1. P r o b l e m s t i l l i n g .

Utvalg etter avkomsbedømmelse er ^{en form for} et gjentatt utvalg. Først må en velge dyr etter fenotypen og senere etter avkommet.

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

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

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

Den andre praktiske vansken består i det forhold at avkommet har fått en halvpart av sine arvelige anlegg fra den andre av foreldre- ne. Da vi heller ikke kjenner det arvelige anlegg hos denne, vet vi i hvert enkelt tilfelle ikke om en eventuelt framtreddende god eller dårlig karakter hos et avkom kommer fra den ene eller den andre av foreldrene. Denne vansken prøver vi å komme over på flere måter. Den ene er å skaffe oss så vidt mulig fullstendig kjennskap til den andre av foreldrenes genetiske utstyr, og så slutte at avkommet ligger i

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

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

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

En annen praktisk vanske er at alt avkom ved en slik undersøkelse nødvendigvis må være født på omlag samme tid og følgelig utsatt for omlag de samme ytre forhold. Dersom disse ytre forhold fører til at resultatet hos avkommet blir for godteller for dårlig, vil dette føre til at denne systematiske feil vil bli tilskrevet arv fra det handyr som skal prøves. Dette er den sterkeste feilkilde, og det fins ingen

framgangsmåte som helt ut kan fjerne den. Det eneste en kan gjøre, er å undersøke hvor sterkt disse ytre forhold har virket, og prøve å eliminere deres verknad. Feilen blir bare ubetydelig redusert ved stigende antall avkom.

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

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

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

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

Feilen under b blir bare ubetydelig redusert av stigende antall, og da den blir fordoblet ved beregningen, er det klart at denne er den alvorligste. Det er også en liknende feil til stede ved bestemmelsen av mødrenes produksjon, men denne er mindre, da mødrene nødven-

digvis har gitt sine ytelser spredd over et større tidsrom. Det er også en annen systematisk feil ved mødrenes middel, og denne blir heller ikke eliminert ved stigende antall. Den skriver seg fra det forhold at mødrene er mer eller mindre sterkt selektert, mens deres avkom er uselektert. I godt ledede besetninger er denne seleksjonsfeil ganske stor, og fører til at farens beregnede verdi blir mindre enn den er i virkeligheten. Denne feil virker på alle beregnede handyr og fører andrer ikke sammenlikningen mellom flere handyr. *forulmett alle mindre v utelate*

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

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

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

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

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

2. H e n s y n t a s t i l f e n o t y p e n a v a v k o m m e t s m ø d r e .

a. K v a l i t a t i v e k a r a k t e r e r .

En avkomsundersøkelse for kvalitative karakterer som manifesterer seg fullstendig er som regel bare nødvendig for å påvise eventuell homozygoti hos avlsdyr som mistenkes for å føre heterozygotisk recessive arveanlegg. Med den store hyppighet som arvelige recessive defekter har blant husdyra er det ofte grunn til å foreta en prøve. Prinsippet for en slik prøve er å pare handyret som skal undersøkes med hundyr som gir størst sannsynlighet for utspaltede recessiver dersom handyret er heterozygot.

Flere metoder kan brukes.

1. P a r i n g t i l r e c e s s i v t y p e n i t i l f e l l e faktoren ikke er letal og heller ikke hindrer dyret fra å få avkom. Denne metode krever minst antall avkom før en har en brukbar sikkerhet.

2. P a r i n g t i l k j e n t h e t e r o z y g o t . Denne metode er også bra effektiv, og som første metode er det likegyldig om antall avkom er etter samme eller flere hundyr.

3. F a r - d a t t e r p a r i n g har vært anbefalt. Den gir en noenlunde sikker analyse av samtlige recessive arveanlegg, men krever lang tid og er kostbar.

4. P a r i n g t i l a v k o m a v s i k k e r h e t e r o z y g o t o g p a r i n g t i l h a l v s ø s t r e gir samme sannsynlighet for utspalting av eventuell recessiver som far-datter-paring og kan gjennomføres i første generasjon, men gir ikke så fullstendig analyse som denne.

Paring til helsøstre gir i fleste tilfelle samme resultat som paring til halvsøstre. I de to sistnevnte metoder er resultatet forskjellig om avkommet er fra ett og samme hundyr eller fra flere.

Strengt tatt er sannsynligheten for at et gitt handyr er ~~bærer~~ *bærer* av en recessiv faktor også avhengig av opprinnelsen. Om det stammer fra AA x Aa er sannsynligheten mindre enn om det stammer fra Aa x Aa. Men dette problem er vanskelig å trekke inn i beregningen, da vi som regel mangler opplysninger.

Forholdet mellom effektiviteten av de nevnte metoder kan vises ved noen data, der n er antall avkom.

| Paring til | Forholdstall | Sikkerhet ved 10 avkom |
|--------------------|-----------------------|------------------------|
| recessiv type | $1 + (\frac{1}{2})^n$ | 0,999 |
| sikker heterozygot | $1 + (\frac{3}{4})^n$ | 0,947 |
| far-datter par. | $1 + (\frac{7}{8})^n$ | 0,792 |

Om detaljer henvises til spesial-arbeider. *se bl. boken til Tuff. h.*

b. K v a n t i t a t i v a r v .

Ved kvantitativ arv og særlig når manifesteringen er kjønnsbegrenset er avkomsundersøkelse mer nødvendig enn ellers. De fleste tilsikter ved undersøkelsen å finne en *a v l s v e r d i* for handyret, når en kjenner fenotypen hos avkommet og avkommets mødre. De bygger på den forutsetning at middel av avkommets fenotype representerer "genotypen" hos avkommet og at middel av mødrenes fenotype til en viss grad representerer "genotypen" hos mødrene. Brukbarheten av formlene er følgelig helt avhengig av om disse forutsetninger holder stikk.

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

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

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

$$z = 2y - x \quad (\text{VIII } 1)$$

Samme formel kan også skrives:

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

Denne form viser klart at differansen mellom døtre og mødre bestemmer i det vesentligste den funne avlsverdi. Følgelig må den beregnede fenotype hos avkom og mødre være sammenliknbar, dvs. erhvervet under samme ytre forhold. Når det gjelder mjølkeavdrått er det sjelden dette holder stikk. En må eliminere både alderens verknad og verknaden av forskjellig miljø, skal formelen gi brukbare resultater. En må kor-

rigere for seleksjon blant mødrene og en må ha flere år pr. dyr.

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

$$z = 2y - h^2 x + A \quad (\text{VIII } 2)$$

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

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

Om en beregner avvikelser fra middel av hver enkelt besetning, kan det gi årsak til feil ved at en derved eliminerer den arvelige forskjell mellom besetninger, og denne kan være stor, dersom besetningene er små. I utlandet med større besetninger og der oxen vanligvis blir brukt i en eneste besetning, vil det nødvendigvis bli avvikelser innen besetningen en må bruke. Her i landet er det særlig lagsokser som blir avkomsundersøkt og disse blir brukt i mange besetninger med relativt få dyr i hver. En kan da trekke besetningsmidlets avvik fra distrikts- eller rasemiddel inn i beregningen med en spesiell verdi for arvbarheten av denne forskjell. Som regel er denne mindre enn innen besetninger. Denne korreksjon har vært prøvt under visse forhold.

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

En må i det hele sørge for at avdråttstalla er sammenliknbare, dersom en vil sammenlikne flere forskjellige okser. Avdråttene må være gitt under noenlunde samme forhold. Skal en bruke koeffisienten for arvbarhet (h^2) under beregningen, må en sørge for at også denne er funnet for et tilsvarende materiale, som det avkomsundersøkelsen omfatter

$$I = \frac{(D-B)2b + (B-C)\frac{2}{B} + R}{R} \cdot 100$$

og tilsvarer det antall år pr. dyr som er brukt.

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

Indeks er meget brukt til å vurdere oksene i seminavlenn. Oftest er de angitt som prosent av middel og varierer følgelig omkring 100. I 1960 er følgende brukt ved avkomsundersøkelser i Norge.

$$I = \frac{\frac{(D - B)}{(B - D)} 2b + \frac{(B - R)}{(R - B)} h_B^2}{R}}{R} \cdot 100$$

All avdrått i 4 % målemjolk.

R = rasemiddel.

B = besetn.middel (justert for antall).

D = dattermiddel.

b = regresjonskoeff. av avkom på framtidig avkom (avh. av antall avkom).

h_B^2 = arvbarhet av besetn.middel (= 0,1).

En prøve på beregning av midlere avlsverdi er utført av BERGE (1944) over hvirvelantall hos svin. I dette tilfelle har begge kjønn fenotype og avlsverdien kan sammenliknes med den virkelige fenotype hos faren. I dette tilfelle hadde miljøet ingen verknad. Arvbarheten var likevel ikke 100 %, men var ganske høg med h^2 lik 0,773. Der var ganske sterk seleksjon både for handyr og hundyr med sterk korrelasjon mellom foreldrene.

Tabell VIII 1. Prøve på beregning av avlsverdi (genotype). Materiale fra BERGE (1944) over nedarving av hvirveltall hos svin.

| | Presakrale hvirvler hos faren. | | | | Gj.sn. |
|-------------------------------|--------------------------------|-------|-------|-------|--------|
| | 27 | 28 | 29 | 30 | |
| <i>gjennomsnittstall:</i> | | | | | 28,84 |
| Mødrenes midlere fenotype (x) | 27,81 | 28,31 | 28,61 | 28,85 | 28,55 |
| Avkommets " " (y) | 27,69 | 28,17 | 28,67 | 29,15 | 28,59 |
| Avkom etter like fenotyper | 27,32 | 28,03 | 28,83 | 29,56 | - |
| <u>Indeks: (avslverdi)</u> | | | | | |
| $z = 2y - h^2 x + A$ | 27,39 | 27,99 | 28,73 | 29,51 | 28,62 |
| intermediært indeks | 27,57 | 28,03 | 28,73 | 29,45 | 28,63 |

I formelen for avlsverdi er A middel av alt avkom. Det fremgår av tabellen at for dyr, som ligger omkring rasens middel, er det ganske likegyldig hvilken av formlene vi velger. Det er de ekstreme

varianter som viser sterkt utslag for beregningsformlene. Det beste av dem er gitt av formelen for z . Denne gir minst feil når vi går ut fra at middel av avkom etter paring av like fenotyper (gjengitt i 3. linje) er det riktige uttrykk for genotypen (avlsverdien).

c. D i a l l e l e o g p o l y a l l e l e (flersidig) k r y s -
s i n g e r .

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

Denne avkomsprøve ble først brukt av dansken Johs. SCHMIDT (1919) med ørret. Han brukte to hanner (diallel). Navnet diallel kryssing har metoden fått seinere. Metoden har vært brukt av flere, bl.a. TUFF og BERGE (1936). En teoretisk behandling av denne prøvemethode er gitt av DICKINSON og JINKS (1956) i Genetics.

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

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

Plan for diallel kryssing.

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

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

$$\frac{1}{2} S - \frac{1}{2} T = m_s - m_t \quad (\text{VIII } 3)$$

Følgelig gjelder:

$$S - T = 2(m_s - m_t) \quad (\text{VIII } 4)$$

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

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

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

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

For tre handyr blir det følgende skjema:

Polyallel kryssing med tre handyr og 6 grupper av hundyr.

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

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

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

Brukt for mjølkefe er formålet med kryssingen å produsere døtre som seinere skal kontrolleres. For å få nok døtre, må paringer foretas til mange hundyr, og det vil lett bli sterkt vekslende antall døtre i hver gruppe.

Metoden passer best for dyr med stort antall avkom og der prøven ikke tar for lang tid.

3. Avkomets middel som mål for foreldrenes genotype.

I de senere år har det blitt hevdet med full rett at det midlere resultat av avkommet kan under visse forhold være like godt eller ofte bedre mål for farens genotype enn om en trekker mødrenes fenotype inn i beregningen. Avkomsprøver av denne type er blitt utviklet i mange former og det er blant disse vi finner de metoder som er mest brukt i den praktiske husdyravl.

a. Avkomsprøvestasjoner for mjølkefe.

En form av avkomsprøve som har vakt stor interesse ble startet i Danmark i 1945. Hensikten var å prøve oksene brukt ved kunstig sædovertføring. Tjue døtre fra hver okse ble samlet på særlige stasjoner. Det ble valgt ut døtre som ventet sin første kalv mellom 1. oktober og 15. november og som skulle være fra 27 til 33 måneder gamle ved kalvingen. De ble foret etter en særlig plan. Forsøkslaboratoriet, som leder arbeidet, leier en assistent til å utføre all kontroll av mjølka og av foret. Den samlede avdråttsmengde i de første 304 dager etter kalvingen er mål for avlsverdien hos oksene. Samlet på en slik stasjon er det godt høve til å sammenlikne også andre karakterer enn avdrått. Systemet forutsetter at avkommets mødre er "random sample".

Metoden er blitt prøvet også i andre land deriblant Norge og det viste seg til dels stor forskjell mellom oksene, sjøl om de var blitt utvalgt blant de som skulle være spisser innen sin rase. Det kan nevnes at på avkomsprøvestasjonen på Hafslund for raukoll-foreningen i 1955-56 ble prøvet 4 okser og den dårligste viste et middel av døtrene på 818 kg mindre mjølk enn den beste. Resultat for alle 4 gjengis nedenfor:

Tabell VIII 2. Døtrenes middel på avkomsprøvestasjonen på Hafslund for raukoll 1955-56.

| Okse | Antall døtre | Mjølk kg | Fett % |
|------|--------------|----------|--------|
| A | 16 | 2276 | 4,44 |
| B | 15 | 3094 | 4,26 |
| C | 15 | 3004 | 4,24 |
| D | 15 | 2467 | 4,26 |

Året etter ble prøvet 3 okser. Da var forskjellen mellom beste og dårligste 1211 kg. Den beste viste et dattermiddel på 3266 kg og dårligste 2055 kg.

Resultatet viser at prøvene er nødvendige sjøl i gamle og selekterte raser. Variasjonskoeff. mellom de 7 okser var for de 2 årene 15,6%.

Fordelen ved metoden er at den kan avsluttes ved 5-års alderen av oxsen.

Som mangel må nevnes at den er ganske kostbar, særlig om en må betale leie for dyra.

b. Avkomsprøve mjølkefe, Hedmarkssystemet.

For å finne en mindre kostbar metode ble det ved Institutt for husdyravl utformet en type der døtrene blir stående hos sine eiere og alle data blir innsamlet av særlig ansatte assistenter. Det ble startet på Hedmark om høsten 1955 i samarbeid med avlsforeningen for NRF.

Mjolk og fett blir kontrollert i det ordinære fjøsregnskap. I tillegg blir det tatt analyse også av eggekviteinnholdet. Mjølkingsegenskapene blir notert for hver ku. Eksteriør og andre karakterer blir beskrevet og dyrene blir målt. Særlig nøye blir juret og spenene beskrevet, men temperament, helse og appetitt blir også notert. Styrken av brunsten blir anført.

Blant fordelene må nevnes:

1. Kostnaden er bare ca. 20 % av kostnader ved stasjon.
2. En kan prøve samtlige døtre i området og unngår seleksjon.
3. En kan ofte sammenlikne døtrene med sine mødre.
4. Døtrene kan prøves i flere år.

De viktigste manglene er følgende:

1. Døtrene får varierende foring og stell.
2. Lengre intervall mellom kontrollene.
3. Samlet på stasjoner får en raskere oversikt over gruppen.

En beretning om 1. år er gitt av SKJERVOLD og SANDVIK (1959).

Blir også ang (1963) at en må særlig legge stor vekt på utnyttlingskarakterene som det kriterium som er mest nytt. Det fins enkelte okser som med sin vækstevne og mjølkemengde til sine døtre og fins anlegg for videre gjennomføring.

c. Avkomsprøver for kjøttproduksjon
i mjølkefe.

Siden høsten 1954 har det vært avkomsprøvestasjoner for kjøttproduksjon hos ungfø i Norge. Prøven bygger på at ved mjølkeproduksjon blir det mange overflødig oksekalver hos dem som ikke driver oppdrett av avlsokser. Ved prøven blir oksekalver etter de mest brukte insemineringsokser innkjøpt og samlet i en særlig stasjon. For å få samme alder ble det valgt kalver født 27. september til 6. november. For hver okse ble brukt 8 kalver. De blir foret og stelt etter en spesiell plan og slaktet dels ved $1\frac{1}{2}$ og dels ved 2 års alder. Skrottene blir undersøkt både med hensyn til muskler og knokler.

Prøven ble gjort på eksperimentell basis, og ble gjennomført i samarbeide med avlsforeningene for rødkoller, NRF og telemarkfe ledet av Institutt for husdyravl. En beretning er gitt av SKJERVOLD (1958). Det har vært prøvet 10-21 okser hvert år.

Resultatene viste store forskjeller i tilvekst og i slaktekvalitet både mellom og innen rasene.

d. Avkomsprøve for svin.

Disse har vært i bruk lenge og er kalt avkastningskontroll for svin. Der er for tiden 2 typer av dem:

aa. Et gitt antall av kullet kontrollert.

Denne metode tok til i Danmark alt i 1899 og har senere spredd seg til andre land. Det har bredt seg mest i Danmark og er hovedårsaken til den gode kvalitet av de danske svineraser. Det har også fått stort omfang i de andre skandinaviske land og flere andre land.

Ved denne metode velges 4 dyr (2 purker og 2 galter) fra kull der en ønsker å kontrollere de arvelige karakterer hos foreldrene. Ved en vekt av 17 - 18 kg blir de 4 griser sendt til en prøvestasjon, der alle blir foret etter en særlig plan både med hensyn til mengde og sammensetning av foret. Etter en forberedelse blir de satt inn i forsøket ved 20 kg lev.vekt og blir her i landet foret til de er omkring 90 kg. lev vekt da de blir slaktet. Skrottene blir veiet, målt og poengsatt.

Gjennomsnittet av de fire blir tatt som uttrykk for de arvelige karakterer som fantes hos foreldrene. Skal det være et mål for farens

genotype, må der være flere grupper fra forskjellige mødre.

Resultatene for hver gruppe blir publisert så snart som mulig for å lette innkjøp av avlsdyr.

Resultatene har vært inngående analysert flere ganger. Sist av KING (1955).

Metoden medfører små kostnader og krever ikke lang tid, som regel ca. 1/2 år fra grisene er født. Resultatene kan foreligge da rånene er 1½ år.

En av manglene er at de 4 valgte griser ikke alltid representerer kulletts gjennomsnitt. Men denne feilkilde er ikke så stor, da bestemmelsen om at det skal være 2 av hvert kjønn og ikke større vektforskjell enn 4 kg mellom dem, vil medføre at de nødvendigvis ikke kan avvike meget fra kulletts midlere vekt. Enkelte land har valgt bare 2 griser (1 galte og 1 purke) fra hvert kull. Rent statistisk er dette fullt forsvarlig om den frigjorte plass blir brukt til å prøve flere handyr, men denne form vil altfor lett føre til at de valgte dyr blir de beste i kullet.

Til metodens feilkilde må en nevne at oppdretterne kan bruke særdeles snau foring i tiden oppover til grisene blir sendt til kontroll og i så fall vil de vise langt raskere tilvekst 20-90 kg enn andre. Videre må det nevnes at styrken av foringen bestemmer spekktykkelsen og en liten avvikelse fra forstyrke-planen gir store utslag.

bb. H e l e k u l l e t k o n t r o l l e r t .

I de siste årene er det her i landet forsøksvis opprettet stasjoner for avkomsprøver, der hele kullet blir prøvet. ~~Den ene er på Nordvi, Stange. Den andre er ved Statens foredlingsstasjon for svin, Landbrukshøgskolen.~~ De er begge planlagt og ledet av Institutt for husdyravl. Kapasiteten er godt og vel 2000 griser pr. år.

Kontrolltiden er også her fra 20 til 90 kg lev.vekt og tilvekst, forforbruk, ryggspekk og slaktekvalitet forøvrig blir undersøkt. Et indeks blir brukt ved utvalg av avlsdyr, da de beste dyr fra beste kull blir beholdt som avlsdyr og rånegrise blir ikke kastret før det er klart at de ikke skal brukes til avl. På Nordvi blir rånene foret sammen med purkegrisene. På Ås blir rånene foret individuelt og forforbruk for hver enkelt blir kontrollert. På levende dyr blir spekket målt med ultralyd. Ved utvalg av avlsdyr fra kontrollerte kull, bruker en individuelle tall for tilvekst og eksteriør, mens en bruker kull-

gjennomsnitt for slaktekvalitet og forforbruk. Et beregnet uttrykk for morens og bestemødrenes fruktbarhet blir addert til indeks.

Stasjonene har enda ikke virket så lenge at en sammelikning med andre metoder er mulig.

e. Avkomsprøvestasjon for sau.

islandsk
Sauavl har tidligere for det meste vært drevet som brukskryssing kombinert med renavl for å skaffe materiale for kryssingene. Det største arbeid har vært lagt på seleksjon for kjøttkvalitet og ullkvalitet. Noen forskning vedrørende de egentlige avlsmetoder har det vært lite av. *Her i landet har avlsarbeidet vært renavl innen rasen,*

Ved Institutt for husdyravl er det utarbeidet et prøvesystem som sannsynligvis har store muligheter i sauavlen. Prøvene startet i 1956 på fylkesgården Tesdal i Etne ledet av Institutt for husdyravl. Hver av de utvalgte unge værene blir parett med 15 søyer valgt ut for å være noenlunde like, og avkommet blir underkastet en nøye undersøkelse både med hensyn til slaktet og ulla. Senere er kommet med en prøvestasjon på sauavlsgården Tjøtta og en på sau- og geitavlslagets gård Tveiter i Asker. På de tre stasjoner ble det høsten 1959 satt i gang prøvegrupper for 26 værer.

Lammene blir veiet om våren og høsten. Om sommeren er de på fjellbeite. Alle værlam blir slaktet og det blir foretatt bedømmelse og en del målinger av skrotten. Ulla blir undersøkt mikroskopisk. Søyelammene blir brukt i gruppene i de følgende årene og kan da brukes til å vurdere værens anlegg for mjølkemengde og fruktbarhet. Regelmessig veiing av lammene i de første 8 uker blir utført for å gi en viss opplysning om mjølkemengde hos mødrene.

Denne form for avkomsprøve vil uten tvil være et effektivt middel til framgang, særlig fordi det har vært gjort lite på dette område tidligere. En beretning om første året er utarbeidet av SKJERVOLD og GJEDREM (1958).

Det skal nevnes at Island i de siste årene har tatt opp samme prøvesystem under ledelse av statskonsulent HALLDOR PÅLSSON.

f. Avkomsprøver i fjørfeavl.

aa. Avkom etter bestemte hanner.

Den vanlige avkomsundersøkelse i hønseavl har foregått ved at grupper på 10 unghøner alle etter samme hane og etter flere høner

blir sendt til en særlig kontrollstasjon der det er foretatt kontroll av formengde og eggmengde fra oktober og vanligvis i 11 - 11 $\frac{1}{2}$ måned. Resultatene blir brukt som mål for hønens arvelige anlegg. Regler for utrangering og for framgangsmåte i tilfelle sykdom varierer noe og dette kan gi årsak til langt større variasjon enn den som skyldes de arvelige anlegg. De haner som får sitt avkom prøvet, er valgt ut blant dem som en antar er av beste kvalitet.

Dette system har vært i bruk i Sverige og Danmark, der de i de senere år har hatt planer om å sende daggamle kyllinger i stedet for unghøner, for å få en viss kontroll over levedyktighet og helse under oppveksten. Systemet har også vært i bruk i andre land, men ikke hos oss.

bb. K o n t r o l l a v e g g m e n g d e o g a v l e v e d y k -
t i g h e t h o s h ø n s .

(Random sample egg-laying test).

Ved den vanlige avkomsprøve hos høns er det tatt lite hensyn til levedyktighet og sunnhetstilstand og dette medfører store feil, da en forskjellig sterk utrangering av syke dyr vil være årsak til store vekslinger i de publiserte middeltall. Dette er av større betydning i hønseavlen enn for de andre husdyr, da utrangering og stor dødelighet ofte er en sterk belastning for økonomien.

I U.S.A. er det i de siste årene utformet en metode som kombinerer prøve for eggmengde med prøve for levedyktighet og er langt bedre enn de som er brukt tidligere. Den er kalt "random sample egg-laying test". Den foregår ved at en inspektør samler inn 200-300 ruge-egg fra de besetninger som tilhører kontrollorganisasjonen. Det er ingen spørsmål om foreldre og aner. Eggene blir klekket i maskin og de første 50 levende hønekyllinger blir tatt ut fra hver besetning. Alle grupper vokser opp på kontrollstasjonen. Når eggleggingen begynner blir antall og vekt av eggene kontrollert til 500 dager etter klekkingen.

Ved oppgjør av resultatene er det gruppens samlede mengde av egg som teller. Det blir ikke tatt hensyn til antall av høns som fullfører prøven. Grunnlaget er de 50 hønekyllinger som utgjorde starten. Døde høns verper iallfall ingen egg ~~er ordteket som gir grunnlag for prøven.~~ *sies de som har utarbeidet metoden.*

Det viste seg at resultatene gjentok seg fra år til år og ofte ble besetningen, som stod høgst i den vanlige kontroll, stående langt nede i rekken i denne prøven.

Denne prøve står i en særklasse ved at det ikke blir spurt om anene, men det er likevel en avkomsprøve. Eieren av besetningen må i egen interesse holde rede på avstamningen.

Denne metode passer særlig godt i U. S. A. der det meste av klekkingen foregår i store bedrifter, som selger millioner av nyklekkede kyllinger årlig, *og den*

~~Metoden har ikke vært prøvet i Europa, men den fortjener sin plass foran de vanlige metoder. En redegjørelse om metoden er gitt av NORDSKOG og KEMPTHORNE (1959). Den har vært foreslått~~
utført flere steder i Europa.

IX. UTVALG ETTER KOMBINASJON AV DE FOREGÅENDE METODER.

Som regel brukes ingen av de nevnte metodene. Særlig ved utvalg etter avkomsbedømmelse må nødvendigvis et utvalg etter fenotypen foregå før avkomsbedømmelsen blir satt i gang. Ofte blir det satt minimumskrav til en eller annen viktig karakter før avkomsprøven starter. Dette blir gjort med hensikt for å begrense variasjonen for en viktig karakter. Et par avlsmetoder utformet i de siste årene i U. S. A. og som forøvrig skiller seg også på andre måter fra de nevnte skal nevnes. De er utformet for fjørfeavl og har til hensikt å finne dyr som gir best avkom etter visse kryssinger, dvs. for å finne den maksimale heterosis. Metoden blir først brukt i avlen av hybrid mais og er senere tilpasset fjørfeavl av BELL (1952).

Recurrent selection (gjentatt utvalg).

Denne ble først utformet og til denne holdt stasjonen en spesiell ren-avlet prøvelinje. Dyr fra denne ble krysset med en linje som spaltet sterkt etter en foregående kryssing. Haner av prøvelinjen som viste best avkom ved kryssingen ble krysset med hører av kryssingslinjen som viste høyeste ytelse.

Recurrent reciprocal selection (gjentatt gjensidig utvalg).

Denne ble utviklet senere ved å bruke to spaltende linjer og sløfke den renavlede prøvelinje, som viste seg å være altfor dyr i drift. Haner fra den ene spaltende linjen blir krysset med hører fra den andre spaltende linje og avlsdyr blir valgt blant haner som viser best avkom ved kryssing og hører som viser høyest ytelse ved kryssingen.

Disse to metodene er altfor kompliserte for den praktiske husdyravl og vil sannsynligvis bare bli brukt for forsøksstasjoner. De representerer et skritt i et område som hittil har vært vist liten oppmerksomhet innenfor avlslæren. Det er mulig at problemene kan løses ved enklere og rimeligere metoder.

X. SIKKERHETEN AV AVKOMSPRØVENE.

De forskjellige metoder har til dels komplisert virkning og er ikke lett å klarlegge i detaljer. Blant arbeidene skal nevnes NORDSKOG (1959).

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

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

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

1. Flere målinger av samme karakter.

Sikkerheten ved stigende antall kontrollår pr. ku avhenger i første grad av korrelasjonen mellom åra når alderens verknad er eliminert. Denne korrelasjon (r) kan finnes enten som intraklassekorrelasjoner eller ved en vanlig korrelasjonsberegning mellom to år. ^{enhelte år hos samme dyr.} Storleiken av r varierer med materialet. Innen en ensartet besetning er den liten. Vanlig varierer den fra 0,3 til 0,6 for mjølkemengde og er litt høyere for fettprosenten. Den blir kalt koeffisient for reproduserbarhet (repeatability) og gjelder for ett år pr. dyr. r måler ulikheten mellom kyrne og $(1-r)$ er et mål på variasjonen innen kyr.

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

$$v_n = \left(r + \frac{1-r}{n}\right) v_1 \quad (X1)$$

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

$$p_n = \frac{n}{nr + 1 - r} \quad (X2)$$

Denne formel er meget brukt ved beregningen av sikkerhet og av seleksjonseffekt. Om utviklingen av formelen henvises til BERGE (1934): Om spredningen til et gjennomsnittstall av lexiske rekker.

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

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

$$r_n = \frac{nr}{nr + 1 - r} \quad \text{r.p. } p_n \quad (X 3)$$

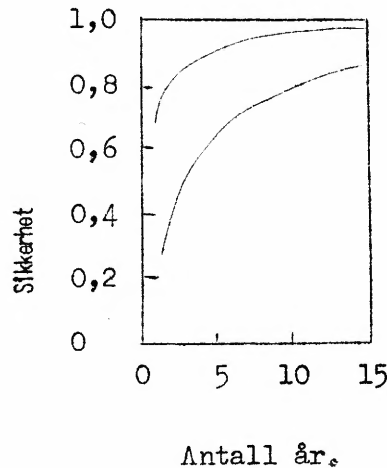


Fig. X 1. Sikkerheten ved stigende år pr. dyr ved $h_1^2 = 0,30$ og $h_1^2 = 0,70$. Beregnet etter $\frac{nr}{nr + 1 - r}$

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

Dyrets produksjonsevne = \bar{x}

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

Besetningens midlere avdrått = A

$$\bar{x} = r.p_n(\bar{x}_n - A) + A \quad (X 4)$$

Arvbarhetskoeffisienten (h^2) er alltid noe mindre enn r , sannsynligvis omkring 0,1 mindre enn r . Arvbarheten av et middeltall av n

år (h_n^2) er gitt av p_n og h^2 , der h^2 er bestemt for ett år.

$$h_n^2 = h^2 \cdot p_n \quad (X 5)$$

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

$$h_n^2 (\bar{x}_n - A) + A \quad (X 6)$$

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

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

$$\text{Relativt seleksjons-resultat pr. generasjon} = h^2 \sqrt{p_n}$$

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

Tabell X 1.

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

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

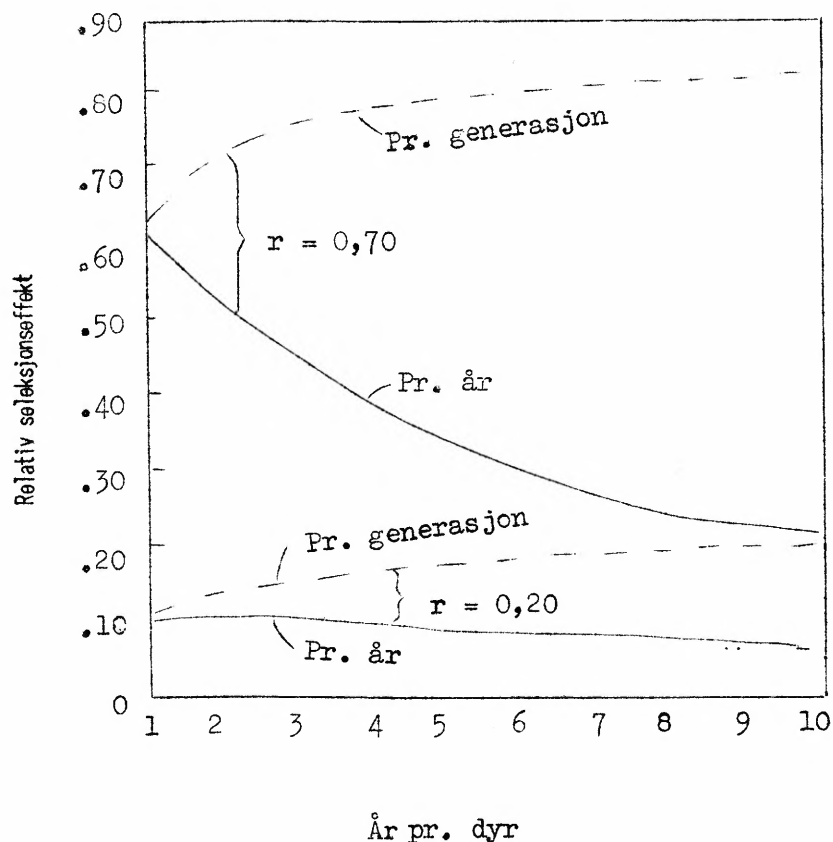


Fig. X 2. Relativ seleksjonseffekt ved stigende antall år pr. dyr for karakterer med høg og låg reproduserbarhet (r). (Se tabellen.)

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

2. V a r i e r e n d e a n t a l l a v k o m o g m ø d r e .

På samme måte som en beregner reproduserbarheten (r) av avdråttten for hvert dyr, kan en beregne reproduserbarheten blant avkommet til

et handyr. Det kan beregnes enten som intraklassekorrelasjon eller som korrelasjon mellom første og andre avkom, mellom de to første og de to neste avkom osv.

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

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

$$b = \frac{N 0,25 h^2}{1+(N-1)0,25h^2} \quad (X 7)$$

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

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

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

Først må en beregne arvbarheten ved 2 år etter $\frac{2 h^2}{1+(2-1)h^2}$ Deretter må en bruke det funne tall for h^2 i beregningsformelen $\frac{N \frac{1}{2} h^2}{1+(n-1)\frac{1}{2} h^2} = h^2 \frac{N}{n}$,

der n er antall avkom med samme far. Resultatet er gjengitt i figur.

Sikkerheten er proporsjonal med $\frac{2}{N}$.

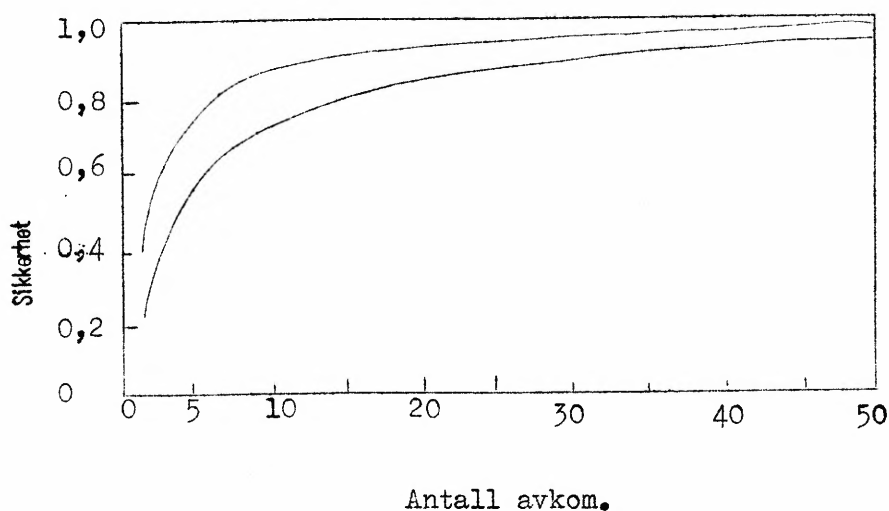


Fig. X 3. Sikkerheten ved stigende antall avkom med to års avdrått hver ved låg h^2 ($h_1^2 = 0,30$), ($h_2^2 = 0,46$) og høg h^2 ($h_1^2 = 0,7$), ($h_2^2 = 0,825$). For stigende antall avkom. Beregnet etter
$$\frac{N^2 \cdot \frac{1}{2} h_2^2}{1+(N-1)\frac{1}{2} h_2^2}$$

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

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

Er mødrene sterkt i slekt, f.eks. fullsøstre, er middeltallet usikrere når det gjelder å bedømme farens avlsverdi. Antallet burde reduseres i forhold til korrelasjonen mellom dem.

Dersom antall avkom hos hvert hundyr varierer, som det særlig er tilfelle hos svin, byr beregningen på nye problem. Variasjonsana-

lysen kan være til hjelp. Etter BERGE (1937) kan en dele den relative spredning på følgende måte:

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

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

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

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

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

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

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

k = antall fullsøsken

n = " mødre

f = " fedre

K = midlere spredning av fullsøsken

F = midlere spredning av halvsøsken på farsiden

M = midlere spredning av halvsøsken på morsiden

En beregner spredningene for hele materialet og feilens kvadrat fins etter følgende:

$$\begin{aligned} \text{fullsøsken} &= \frac{K}{k} = V_1 \\ \text{samme far, } n \text{ mødre} &= \frac{F}{n} + \frac{K}{nk} = V_2 \\ f \text{ fedre, } n \text{ mødre} &= \frac{M}{f} + \frac{F}{fn} + \frac{K}{fnk} = V_3 \end{aligned}$$

Differansen (d) mellom to middeltall blir vanlig bedømt statistisk ved å beregne t-verdien, som fins i de fleste større håndbøker i statistikk.

Denne t-verdi er forholdet mellom differansen (d) og den tilhørende feil. Feilen fins av de foran angivne formler.

Verdien av t er følgende:

$$t = \frac{d}{\sqrt{2v}} \quad (X 8)$$

Når en avleser sikkerheten av differansen i tabeller over t-verdier, må en huske at antall frihetsgrader er summen av frihetsgrader for de to grupper som skal sammenliknes. Når det gjelder grupper der det inngår flere mødre og der det inngår både flere mødre og flere fedre og antall avkom av hver er større enn en, burde antall frihetsgrader reduseres noe. En burde heller bruke vektalla (p_n) som det er gjort rede for under avsnittet om antall målinger av samme karakter.

En må være merksam på at feilberegningen bare gjelder når middeltalla er noenlunde fri for grove systematiske feil.

XI. SJELDNERE BRUKTE AVLSMETODER.

1. Promiskuosavl.

Når paringene blir utført av en gruppe av handyr uten noen særlig kontroll er paterniteten alltid usikker. Denne avlsmetode har aldri hatt noen høy stjerne innen husdyravlen, men er brukt på visse områder. Er det tegn til dårlig fruktbarhet blant handyrene er det avgjort en større sikkerhet for avkom ved å bruke paring til flere handyr.

Avlsmetoden ble brukt planmessig av prof. WINTERS i Minnesota ved dannelsen av rasen Minn.no. 1 og no. 2. Han satte 10 råner til hver purkeflokk på 60 dyr. Årsaken var sannsynligvis den sterkt reduserte fruktbarheten i de innavlede linjene.

Metoden er farlig å bruke dersom det gjelder flere karakterer, da de handyr som gir mest avkom, vil dominere avlen fullstendig, sjøl om de forøvrig er av dårlig kvalitet.

2. Artskryssinger.

Dette er en gammel og anerkjent metode når det gjelder bruksdyravl av hest og esel. Vanskeligheten er først og fremst at hybride-
ne oftest er sterile eller har sterkt nedsatt fruktbarhet. Mange arter av husdyr og de nærmeste ville slektinger er så nærstående at hybridene er fullt fruktbare. I Asia er kryssinger av forskjellige arter av BOS vanlige blant husdyra.

En ny interesse har disse kryssinger fått etter mendelismens gjennombrudd. Mange arter viser fullstendig resistens mot mange smittsomme sykdommer, som ellers kan være helt ødeleggende for husdyrholdet. Det er nå særlig i U. S. A. i gang kryssinger for å overføre resistensen hos zebu til vårt tamfe.

Resistensen er visstnok så komplisert at det ikke har lyktes å overføre den i sin helhet, men enkelte kryssinger viser en meget høy resistens. Santa Gertrudis Cattle i Texas er et eksempel på det som er oppnådd i denne retning. En meget interessant oversikt over mulighetene på dette område er gitt av F. B. HUTT (1958) i boken "Genetic Resistance to Disease in Domestic Animals", U. S. A.

For å gjøre seg nytte av slike kryssinger kreves et kjennskap til hvilke kryssinger som er mulige. Til dette formål fins boken A. P. GRAY (1954). Mammalian Hybrids, England.

Litteratur.

- BELL, A. E. and coworkers, 1952: Systems of breeding designed to utilize heterosis in the domestic fowl. Poultry Science, Vol. 31:11-22.
- BERGE, S., 1940: Om intraklassekorrelasjonen. N.J.F. 1940:1-24.
- BERGE, S., 1944: Genetiske undersøkelser av hvirveltallet hos svin, Meld. Norges Landbrukshøgskole, 24:1-68.
- BERGE, S., 1946: Avkomsbedømmelsens metodikk. Internordisk husdjurskonferanse. N.J.F.
- BERGE, S., 1953: Relativ verdi av mjølk, mjølkefett og kjøtt. Buskap og avdrått, 1953. nr. 2.
- BONNIER, G., 1946: The sire index. Acta Agr. Suec. Vol. 1.
- BOWMAN, J. C., 1959: Selection for heterosis. Anim. Breed. Abstr. 27:261-273.
- CROW, J. F. 1952: Dominance and overdominance. Heterosis. Iowa.
- DICKERSON, G.E. and coworkers, 1954: Evaluation of selection in developing inbred lines of Swine, N.C.R.P. No. 38. May 1954.
- DICKINSON and JINKS, 1956: A generalised analysis of diallel crosses. Genetics, Vol. 41:65-78.
- DONALD, H.P., 1955: Controlled heterozygosity in livestock, Proc. Roy. Soc. B. 144:192-203.
- FREDEEN, H. T., 1956: Inbreeding and swine improvement. Anim. Breed. Abstr. 24:317-326.
- GRAY, A.P., 1954: Mammalian hybrids, England.
- HAZEL, L.N., 1943: The genetic basis for constructing selection indexes, Genetics, 28:476-490.
- HAZEL, L.N. and LUSH, J.L., 1943: The efficiency of three methods of selection. J.Hered. 33:393-399.
- HULL, F. H. 1945: Recurrent selection for specific combining ability in corn. Journ.Amer.Soc. Agron., Vol. 37:134-145.
- HUTT, F. B., 1958: Genetic resistance to disease in domestic animals.
- JOHANSSON, I., 1949: Production traits in dairy cattle and their improvement by selection. V.Inter.Cong. Zoot., s. 273-280.
- JOHANSSON, I., 1951: EAAP. - Kongress, Utrecht 1951.
- KING, J. W. B., 1955: The use of testing stations for pig improvement. Animal Breeding Abstracts. Vol. 23:347-356.

- LUSH, J.L., 1946: Chance as a cause of changes in gene frequency within pure breeds of livestock. Amer.Nat. 80:318-342.
- LUSH, J.L., 1947: Family merit and individual merit as bases for selection. Amer. Nat., 81:241-261 og 362-379.
- LUSH, J.L., 1949: Proc. VIII. Inter.Cong.Genet. s. 356-375.
- LUSH, J.L., 1953: Proc. IX. Inter.Cong.Genet.
- MIDTLID, S. og BERGE, S., 1950: Arvelig del av variasjonen hos østlandske raukoller. Meld. Norges Landbrukshøgskole, 30:115-148.
- NORDSKOG, A. W. and KEMPTHORNE, O. 1959: Importance of genotypeenvironment interactions in Random Sample Poultry Test. Biometrical Genetics, 159-168.
- NORDSKOG, A. W., 1959: Note om optimum group size for progeny tests. Biometrics, 15:513-517.
- Pirchner, Franz. 1964: Populationsgenetik in der Tierzucht. Parey.*
- SKJERVOLD, H., 1958: Registrering av kjøttproduksjonsegenskaper hos storfe. Meld. Norges Landbrukshøgskole, 1958, Nr. 10, 143 pp.
- SKJERVOLD, H. og GJEDREM, T., 1958: Utvidet avkomsgransking i saueavlen. Tidsskrift for det norske Landbruk. Vol. 65:49-62.
- SKJERVOLD, H. and SANDVIK, Ø., 1959: The Hedmark system for progeny testing of dairy bulls with special reference to artificial insemination. Emp.Jour.Exper.Agr.Vol. 27:59-66.
- SKJERVOLD, H. og ØDEGÅRD, A.J., 1959: Seleksjonsindeks for kombinert fenotypetest, familie- og aneseleksjon hos svin. Tidsskr.f.d.n. Landbruk.
- TUFF, P. und BERGE, S., 1936: Vererbung der Wirbelanzahl und der Körperlänge beim Schwein. Zeitsch. f. Züchtung, Reihe B. Vol. 35:213-238.
- WRIGHT, S., 1921: Systems of mating. Genetics, 6:111-178.
- WRIGHT, S., 1931: Evolution in Medelsism populations, Genetics, 16:97-159.
- WRIGHT, S., 1932: The roles of mutation in breeding crossbreeding and selection in evolution. Proc. Sixth. Inter. Cong. Genet. 1:356-366.
- WRIGHT, S., 1934: The methods of path coefficients. Ann. Math. Statist. 5:161-215.

Lærebøker.

- FALCONER, D., 1960: Introduction to quantitative genetics. Edinburgh.
- HAMMOND - JOHANSSON - HARING og medarb.: Handbuch der Tierzüchtung. Parey, Hamburg.
- Bind 1. Biologische Grundlagen der tierischen Leistungen. 1958.
- Bind 2. Haustiergenetik. 1959.
- Bind 3. Rassenkunde (under trykn.)

KEMPTHORNE, O., 1957: An introduction to genetic statistic. New York
og London.

LERNER, J. M., 1950: Population genetics and animal improvement.
Cambridge.

LI, C. C., 1955: Population Genetics. Chicago.

LUSH, J.L., 1945: Animal breeding plans. Ames, Iowa.

RILEY, H.P., 1948: Genetics and cytogenetics. New York.

ZORN, W. og medarb. 1958: Tierzuchtungslehre. Stuttgart.

*Ferrell C. G., 1960? Techniques and procedures in
Animal Production Research, Bulletin of
Amer. Soc. Anim. Prod.*

