

Landbrugsministeriet

Statens Husdyrbrugsforsøg



Arveligt-miljøbetininget vekselvirkning



03 JULI 1990



Per Jonsson

676

Beretning

Foulum 1990

STATENS HUSDYRBRUGSFORSØG

Foulum, Postboks 39, 8830 Tjele. Telf.: 86 65 25 00

Statens Husdyrbrugsforsøg, oprettet 1883, er en institution under Landbrugsministeriet.

Institutionens mål er gennem forskning vedrørende avl, ernæring og miljø m.v. at øge den biologiske viden på husdyrbrugsområdet samt at udvikle nye metoder og ny teknik til fremme af dansk husdyrbrug.

Forskningen finansieres over statsbudgettet suppleret med bevillinger fra statslige og private fonde og landbrugets organisationer. Institutionen består af følgende afdelinger:

Dyrefysiologi og biokemi
Forsøg med kvæg og får
Forsøg med svin og heste

Forsøg med fjerkræ og kaniner
Forsøg med pelsdyr
Landbrugsdrift

Administration

NATIONAL INSTITUTE OF ANIMAL SCIENCE

Foulum, Postboks 39, 8830 Tjele, Denmark

Telephone: +45 86 65 25 00

The National Institute of Animal Science was founded 1883 and is a governmental research institute under the Ministry of Agriculture.

The aim of the institute is to investigate genetical, nutritional and environmental factors in farm animal production and to develop new methods and technology for the promotion of animal husbandry in Denmark.

The institute is financed by the State budget supplemented by grants from governmental, agricultural and private foundations.

The institute consists of the following departments:

Animal Physiology and Biochemistry
Research in Cattle and Sheep
Research in Pigs and Horses

Research in Poultry and Rabbits
Research in Fur Animals
Farm Management

Administration

Per Jonsson

Arveligt-miljøbetiget vekselvirkning

**Den sociale rangfølge hos svin
og dens relation til den
arveligt-miljøbetigede vekselvirkning**

*Social ranking in pigs and its relation
to genotype by environment interaction*

With English summary and subtitles

Manuskriptet afleveret maj 1990

INDHOLDSFORTEGNELSE

	Side
FORORD	5
SAMMENDRAG	6
SUMMARY	10
1. OVERSIGT OG INDFØRING	15
1.1 Rangfølgen i evolutionen	15
1.2 Den arveligt-miljøbetingede vekselvirkning	16
1.3 Undersøgelse om tilstedeværelsen af en genetisk-miljøbetinget vekselvirkning	20
1.4 Den genetiske korrelation mellem de to køn under deres afprøvning	23
1.5 Den genetisk-miljøbetingede vekselvirkning efter afprøvningssystemets ændring	25
1.6 Forbedringen af fodrings- og adfærdsmiljøer inden for gruppefodringsregiet	28
2. NOGLE ADFÆRDSEGENSKABERS INTRAKLASSEKORRELATIONER OG ADDITIVE GENVIRKNING	30
3. DEN SOCIALE RANGFØLGE	32
3.1 Undersøgelsens stratificering	32
3.2 Fodringsregi	34
3.3 Analysestruktur	34
4. YDRE FAKTORER, DER PÅVIRKER SVINETS SOCIALE RANGFØLGE INDEN FOR OPVÆKSTSTIEN	39
4.1 Grisens vægt ved indsættelsen i opvækststien	39
4.2 Andre metriske egenskabers indvirken på svinets rangfølge i opvækststien	42
4.3 Stifællers fødselsdato	46
4.4 Sogrises alder ved deres første brunst	48

	Side
5. ANDRE FAKTORER, DER VIRKEDE PÅ NOGLE PÅ AVLSFORSØGS-STATIONEN REGISTREREDE EGENSKABER	50
5.1 Indavlsstigningen inden for besætningslinierne	50
5.2 Homozygotistigningens betydning for fordelingen af avlsforsøgsstationens additive genvirkning	51
5.3 Årstider	53
5.4 Forskel i alder og forskel mellem de to opvækststalde...	54
6. FÆNOTYPPENS OPDELING	59
6.1 Forskel mellem køn	59
6.2 Den additive genetiske sammenhæng mellem nogle metriske egenskabers fænotypiske præstation hos ornegrise og sogrise	59
6.3 Den additive genvirkning og den maternelle miljøeffekt	62
7. KOVARIANS MED ANDRE EGENSKABER	67
7.1 Sammenhænge hos ornegrise og sogrise	67
7.2 Sammenhænge med ornelugten	74
8. DEN SOCIALE RANGFØLGES KØNSFORSKEL I VARIANSEN OG RANGFØLGENS PERSPEKTIV I SELEKTIONSARBEJDET	76
8.1 Den genetiske korrelation mellem to miljøer og dens modpol	76
8.2 Den genetiske korrelation mellem to miljøer og dens middelfejl	77
8.3 Forskel mellem ornegrise og sogrise i deres fænotypiske varians hos seks egenskaber	78
8.4 Kovariansen mellem den sociale rangfølge og den daglige tilvækst hos halvtreds far-afkomsgupper	81
8.5 Selektionsindeks med og uden den sociale rangstatus	84
9. KONKLUSION	88
10. LITTERATUR	93
11. ORDLISTE	98

FORORD

Beretningen omhandler resultater af det forsøgsarbejde, der er udført på afdelingens svineavlsforsøgsstation "Tylstrup" i årene 1980-1984.

Cand. scient. Mette Hagelsø har rangfølgebedømt ialt 390 første-gangskuld med 1431 ornegrise og 1494 sogrise ved en vægt af 70-80 kg.

Forsøgsbesætningens daglige pasning, løbende kontrolarbejde og døgnvise overvågning blev udført af overassistent Erik Bach og assistent Irma Bach. Det daglige arbejde i besætningen blev udført af medhjælperne Svend Søgaard og Holger Pedersen.

Lic.agro. Jens N. Jørgensen takkes for hjælp ved oprettelsen af databasen "Svineavlsforsøgsstationen Tylstrup" på N.E.U.C.C., Lundtofte, Kongens Lyngby, og programmeringsarbejdet i forbindelse med denne. Cand. mag. Anne-Mette Svenstrup takkes for den omhyggeligt udførte indtastning af datamaterialet.

Adfærdsforskningen hos vore husdyr er en disciplin, der næppe går længere tilbage end et kvart århundrede. Husdyrproducenten har gjort sine egne iagttagelser i sit avlsarbejde og ved røgtningen af sine dyr. På trods af stor viden om dyrs adfærd har han ikke haft mulighed for at analysere sammenhængen mellem virkningen af dyrenes adfærd og deres produktionsegenskaber.

Formålet med det gennemførte rangfølgeprojekt har været at få belyst virkningsfaktorerne bagved rangfølgen, herunder hvor meget rangfølgen i grunden betyder for et slagtesvins trivsel i opvækstperioden, og om denne adfærdsvirkning har skadelig virkning på selektionsarbejdet for de produktionsvigtige egenskaber. Denne beretning belyser disse spørgsmål.

Manuskriptet er renskrevet og klargjort til trykning af assistent Rita Eiland.

København, december 1989

Henning Staun

SAMMENDRAG

Den sociale rangfølge har siden evolutionen - og i særlig grad under denne - spillet og spiller stadig en afgørende rolle i arternes udvikling både inden for plante- og inden for dyreverdenen, idet dens drivende kraft var og er dominansadfærden. Den sociale rangfølges virkningsaspekter omtales. Ved flokdyrs emigrering fra miljø til miljø opstår vekselvirkningsmønstre af dominansadfærd, der resulterer i nye rangfølgehierarkier. Sådanne hierarkinydannelser var/er resultatet af vekselspillet af fænotypers arveligt betingede ageren over for det til enhver tid eksisterende miljø, disse fænotyper udsættes/udsættes for inden for vekslende økologiske nicher.

Den arveligt-miljøbetingede vekselvirknings betydning for den praktiske husdyrproduktions udvikling gennemgås, herunder Sewall Wrights påpegning af sammenhængen mellem et dyrs genotype og dyrets fænotypiske reaktion over for det under dets eksistens til enhver tid optrædende miljø.

D.S. Falconer udviklede den genetiske korrelation mellem fænotypers præstation i to forskellige miljøer ved hjælp af et path-diagramsystem (retningsdiagramsystem) og fremsatte sin tese om, at selektion af husdyr skal ske i relation til deres produktionsmiljø fremover. Alan Robertson viste på basis af den randomiserede statistiske variansanalysemodel den genetiske korrelations tilstedeværelse i varianskomponenten for den arveligt-miljøbetingede vekselvirkning. Med det formål at undgå antagonistisk arvelig-miljøbetinget vekselvirkning i den til enhver tid aktuelle husdyrproduktion fremover argumenterede han for dens minimale størrelse.

Den genetiske korrelation mellem de to køns fænotypiske præstationer i svineproduktionen under deres forsøgsmæssige afprøvnings er vist på basis af den blandede statistiske model, da virkningen fra ornegrisene og sogrisene er fikseret. Nogle adfærdsegenskabsers intraklassekorrelationer og additive genvirkning fra litteraturen diskuteres.

Projektets samlede dyremateriale på svineavlsforsøgsstationen Tylstrup 1980-84 og projektets tidsforløb er opført i tabel 4.2. Kun førstegangskuld fra gylte blev anvendt. To eksempler på afstammingsmæssig stratificering til beregningen af skøn for varians- og kovarianskomponenter for den sociale rangfølge og de øvrige mere traditionelle på forsøgsstationen registrerede metriske egenskaber er

givet i tabel 4.1. Den sociale rangfølges forsøgsmodel og projektets statistiske analyseringsmodel er gennemgået. Skøn for ydre faktorerers virkning på den sociale rangfølge og den sociale rangfølges virkning på en række egenskaber er diskuteret og vist i tabel 4.3 og figurerne 4.1 og 4.2. Effekten af stifællers fødselsdato som korrektionsfaktor for grisens rangstatus intra opvækststi ved dens kønsmodenhed sammenlignes med regressionseffekten fra stiindsættelsesvægten, og datamassen for den sociale rangfølge ved kønsmodenhed intra sti blev justeret for begge køn sammen til ens fødselsdato fælles for alle individer på tværs af stier hørende til deres forældres parringsblok. Denne justering reducerede den sociale rangfølges fænotypiske varians med 5,9 pct. for hele materialet.

Virkningen af indavl, slægtskab, årstider og gruppestørrelse på den sociale rangfølge gennemgås. Sammenhængen mellem sogrisenes alder ved første brunst og deres sociale rangfølge, deres foderstyrke pr. dag, deres foderforbrug pr. kg tilvækst, deres daglige tilvækst og forholdet mellem deres langrygmuskelareal og deres sidespæk er vist.

Kønsforskellen i de målte slagteekvalitetsegenskaber diskuteres og påvises også i regressionsfunktionen for enkelte egenskaber i figurerne 4.1 og 4.2. Denne kønsforskel i regressionsfunktionen har ikke gentaget sig på grundlag af enkelttyrdata, der f.eks. er gengivet i tabel 4.3 (hele datamassen, fire år eller generationer).

Den i afsnit 1.4 anførte formel anvendtes for at beregne den genetiske korrelation mellem de to køn i deres præstationer for syv egenskaber inklusive den sociale rangfølge intra sti. Den genetiske korrelation mellem de to køns reaktion over for en fremprovokeret rangorden intra sti i en trugfodringssituation, hvert køn for sig, var $r_g(♂♂) = 0,52 \pm 0,16$; $0,001 < P < 0,002$. Der er således antagonistisk vekselvirkning mellem ornegrise og sogrise i deres rangstatusformering under de specielle opstaldnings- og stiindsættelsesforhold, som vist i figur 3.1, sektion 3.3. Det besluttedes derfor, at analysere datamassen med hensyn til populationsparameterskøn for hvert køn for sig.

Heritabiliteterne og den materielle miljøeffekt opnåede traditionelle skøn ens store hos begge køn for vægtene ved fødsel, ved tre- og ved syvugers alderen (fravæning), ved indsættelsen i opvækststien, for den daglige tilvækst i opvækststien og for forholdet mellem langrygmuskelarealet og sidespækmålet bagved det sidste ribben ved skanning ved 90 kg levendevægt. Heritabiliteten for den

sociale rangstatus intra opvækststien ved kønsmodenhed ved ca. 80 kg levendevægt var hos begge køn signifikant forskellig fra nul på basis af skønnenes middelfejl, hos ornegrisene $0,002 \leq P \leq 0,01$ og hos sogrisene $0,02 \leq P \leq 0,05$ (tabel 6.2). Skønt sogrisenes heritabilitetsskøn opnåede en værdi, der var 45 pct. lavere end ornegrisenes intra de samme fædre, viste t-værdien for heritabiliteternes forskel kun sandsynligheden $0,2 \leq P \leq 0,4$. Denne manglende signifikans korresponderer med den manglende signifikans fundet mellem de to køns fænotypiske varianser (tabel 8.1) og må skyldes materialets begrænsede antal frihedsgrader for fædre.

Den manglende signifikante forskel fra 1 for den genetiske korrelation mellem de to køns rangstatus ved deres kønsmodenhed intra sti korresponderer med den signifikante varianskomponent for vekselvirkning mellem de to køn inden for deres fædre for den sociale rangfølge (tabel 6.1). Den bastante forskel mellem de to køns populationsparameterskøn for den additive genvirkning for deres sociale rangstatus, når stiadskilt - sammen med den mere vigende signifikans hos sogrisene - formodes at skyldes stinaboeffekt (figur 3.1). En sådan stinabovirkning kan udvirke en så markant nedgang i far-varienskomponenten for sogriseafkommet, som vist i tabel 6.2, fordi den sociale rangorden er en i klasseenheder pointsbedømt egenskab, der er psykisk påvirkelig gennem fædres halvsøskendevarienskomponent for det pågældende køn.

En middelgris i rangklassen "dominant adfærd" intra sti med 60-80 kg levendevægt har i en fodringssituation ingen fordel i sin rangstatus på grund af sin fødselsvægt, men begge køn vil nedarve en moderat, vigende adfærd til næste generation i kraft af deres fødselsvægt ($P \leq 0,05$ og $P \leq 0,001$). Stigende vækstintensitet fra tre ugers alderen til stiindsættelsen og stigende vækstintensitet intra opvækststi både øger fænotypiske og også nedarver aggressiviteten hos begge køn, hvorimod forholdet mellem langrygmuskelareal og side-spæktykkelsen hos begge køn både fænotypisk og genotypisk vil neutralisere tilvækstens selektive virkning mod øget dominant adfærd og styrke den vigende moderate eftergivenhed (tabellerne 7.1, 7.2 og 7.3).

I kapitel 8 er vist modeleksempler for begge køn med inkludering og ved undladelse af inkludering af den sociale rangfølge intra sti i selektionsindekset ved konstant selektionsintensitet. I kapitel 9 er givet tre eksempler på den korrelative selektionsvirkning på

populationens aggressions-dominant/vigende-eftergivenhedsforhold ved enkeltegenskabsselektion og konstant selektionsintensitet.

Disse indirekte korrelative selektionseffekter kan imidlertid påvirkes i selektionsindeksselektionen ved kombineret og vægtning af egenskaber.

SUMMARY

Since the evolution - and especially during it - the social ranking plays, and is still playing, a considerable role in the development of the species within the different floras and faunas of our globe. The motive power always was and always is the dominant behaviour. The different aspects of effects on the social ranking order are discussed. When gregarious animals migrate from environment to environment, patterns of interaction of dominant behaviour are established, resulting into new ranking hierarchies. Such new formations of hierarchies were/are the result of the interplay of genetic action of phenotypes upon the environment at any time existing, which those phenotypes were/are exposed to within the changing ecological niches.

Some of the literature about the significance of the genetic-environmental interaction upon the development of the animal husbandry is reported on, beginning with Sewall Wright's pointing out the relationship between the genotype of an animal and its phenotypic reaction towards that environment, the animal will be exposed to at any time during its life time.

D.S. Falconer developed his genetic correlation between the performances of phenotypes in two different environments by means of his path diagram system. He illustrated this type of genetic correlation by means of his thesis on selection of domestic animals in relation to their future production environment. Alan Robertson showed on the basis of the completely randomised statistical model the presence of the genetic correlation within the variance component of the group by environment interaction. For that purpose, to avoid antagonistic group by environment interactions in domestic animal production, he reasoned for a minimum magnitude of that correlation.

The genetic correlation between the phenotypic performances of the two sexes in domestic pig production during their experimental test is shown on the basis of the statistical mixed model, as the effect of boar pigs and gilts are fixed (sections 1.4 and 6.2). The intra class correlations and the additive gene action for some behaviour characteristics are shown from the literature and discussed (section 2).

The total number of individuals within the project 1980-1984 at

the pig breeding research station Tylstrup, northern Jutland, DK, and its time table is given in table 4.2. As the purpose for the experimental herd was breeding and selection, no castration of neither male nor female animals was undertaken. The strategy of penning and the order of pen sequences within the two growing houses is shown in table 4.1 and figure 3.1. The birthdates of litters and the numbers of litters and animals produced within the sequence of mating blocks are shown in table 4.2. Only first litters from gilts were utilized.

The two examples given in table 4.1 illustrate the confounding made on purpose for the individual with its full sibs and half sibs placed across a number of pens and, therefore, the effect of stratification. Stratifying five to nine different full sib and half sib families within pens had the purpose to estimate variance and covariance components for the social ranking order of the penmates at sexual maturity within pens side by side with the other recorded metric characters. The standard number of individuals within pen is given in table 4.1 and figures 4.1 and 4.2.

Estimates of the effect of factors affecting the social ranking order and the ability of itself to influence the other recorded characters are shown in table 4.3 and figures 4.1 and 4.2. The effect of the birthdate of penmates within growing pens on their ranking within pen at sexual maturity is compared with the effect of regression from the live weight at penning (table 5.5), and it was decided to adjust the social ranking order data to equal birthdate for all litters across pens and to correct for growing house differences, which were the same as mating block differences within generations. This adjustment reduced the phenotypic variance of the social ranking data by 5.9 pct. (table 5.5).

The aspects of inbreeding (table 5.1), relationship (table 5.2), season (table 5.4) and group size (given in tabular form at page 56) to the most unbiased estimation of the effect of the social ranking order are given. The strength of connection between the social rank status of the gilt inside pen and her age at her first heat is given in table 4.5, including the relation to daily feed, feed efficiency, growth rate and the m. longissimus dorsi area - side fat thickness ratio.

The sex differences in the metrical character means for carcass quality in pigs are given (table 7.2 and 7.3) and are also shown in a few regression functions in figures 4.1 and 4.2, regressions on class

means. These sex differences in the significance of regression coefficients were not repeated in the analyses of data from single animals, given for example in table 4.3 (the entire material 1980-1984, four years, i.e. generations).

The variance component for the interaction between groups and two environments based on Alan Robertson's mixed statistical model (Robertson, 1959; sex effect fixed) was utilized to estimate the correlation between the two sexes in pig production in their performance in seven characteristics including the social ranking order (formula in section 1.4). The social ranking order obtained the second to lowest, however strong significant, genetic correlation between the two sexes in their reaction upon the provoked ranking order within pens in a trough feeding situation ($r_g(\delta\delta, \text{♀♀}) = 0,52 \pm 0,16$; $0.001 \leq P \leq 0.002$; table 6.1). This means that the genetic connexion of the social ranking order inside pen between the two sexes, sexes pen-separated (figure 3.1), in a trough feeding situation is statistically strong significant different from unity, which again refers to the strongly significant antagonistical interaction found between boar pigs and gilts in their formation of rank status under those special housing conditions given as shown in figure 3.1, section 3.3. Based on the results referred to above it was decided to analyse the data material for the estimation of population parameters for each sex separately.

Because of the hierarchical structure requirement for minimum numbers within subclass numbers, the number of individuals in each sex was reduced to from that given in table 4.2, section 4.1, to that given in tabular form in section 6.3 at page 64), including the degrees of freedom and the k_1 -values for the causation groupings.

The estimates of heritabilities and maternal environmental effects were traditional as reported elsewhere, of equal size in both sexes (table 6.2, section 6.3). Those included weight characteristics as birth weight, weight at three weeks, at seven weeks (weaning), and weight at penning into growth pen. Further, the daily weight gain within growth pen and the ratio between the m. longissimus dorsi area and the sidefat thickness, both behind the last rib at scanning at 90 kg live weight, obtained traditional population parameter estimates.

The heritability estimate for the social rank status inside the growing pen at sexual maturity of the pig at about 80 kg live weight was in both sexes significant different from zero based on the

standard errors of their estimates (table 6.2).

Though the females within the same sires obtained a heritability estimate for the social ranking order being 45 percent lower than that in the boar pigs, the t-value for the difference between those two estimates showed only a probability of $0.2 \leq P \leq 0.4$. This lacking significance corresponds with that obtained for the difference between the phenotypic variances of the two sexes (table 8.1). This might be due to the limited number of degrees of freedom for sires.

The lacking significant difference from unity for the genetic correlation between the ranking order characteristics in the two sexes corresponds with the significant variance component for the interaction between the two sexes within sires in that same character (table 6.1).

The substantial difference between the two sexes in their additive gene action for the social ranking order, boar pigs and gilts penned separately, however alternating with each other in the same growing house (figure 3.1) - together with the rather declining significance on the parameter estimates of the gilts - is supposed to be due to neighbouring effect between pens (figure 3.1). Such a neighbouring effect is able to bring about such a substantial decline in the sires' half sib variance component for the gilts, as shown in table 6.2, because the characteristic "the social ranking order" is a character classified into classes. These class points are able to be influenced psychically, as in the present investigation, through the sire-half sib variance component for the specific sex in question, or otherwise.

An average pig in the rank class "dominant behaviour" within pen at the live weight of 60-80 kgs does not have any advantage in its rank status in its feeding situation because of its birthweight. Both sexes, however, inherit a moderate submissive avoiding behaviour to the next generation due to their birthweight ($P \leq 0.005$ and $P \leq 0.001$). Increasing growth intensity from their three weeks weight up to their weight at penning and increasing growth intensity intra the growing pen will in both sexes phenotypically increase and inherit to the next generation aggressiveness and dominant behaviour. The m. longissimus dorsi area - sidefat thickness ratio, however, is neutralizing the selective effect of the growth rate against increasing dominant behaviour and strengthening the subdominant avoidance behaviour (table 7.1, 7.2 and 7.3).

Table 8.3, for boar pigs, and table 8.4, for gilts, give three fictive examples on index selection in pig breeding when including and when not including the effect of social ranking in the index at a selection intensity of 1. In chapter 9 are given three examples of correlative selection response on the aggressiveness-dominant/submissive-avoidance development in a population when practicing single trait selection and at a constant selection intensity.

These indirect responses from correlative selection effects, however, might be influenced by proper combining and weighting of the characters included.

1. OVERSIGT OG INDFØRING

Den sociale rangfølge inden for plante- og dyreverdenen var den evolutionære igangsætter inden for den geologiske periode eocæn i tertiærtiden halvtreds millioner år før vor tidsregning. Eos var den græske gudinde for morgenrøden. Denne periode fulgte efter den ældste af de fem geologiske perioder inden for tertiærtiden, paleocæn. Palaios er græsk og betyder ældgammel. Paleocæn er beregnet til at være påbegyndt femoghalvtreds millioner år før vor tidsregning. Inden for perioden paleocæn var der voldsom vulkansk aktivitet på vor klode, og foldebjergkæderne dannedes, hvorimod der inden for den efterfølgende periode eocæn var geologisk rolige periodetrin, så arterne kunne differentiere sig, og deres udvikling - der sædvanligvis benævnes evolutionen - kunne tage sin begyndelse.

1.1 Rangfølgen i evolutionen

Den sociale rangfølges drivende kraft i evolutionen var - og er stadig - dominansadfærden, der af englænderen Charles Darwin er beskrevet som "arternes kamp for deres eksistens, og den naturlige selektions virkning på udskillelsen (differentieringen) af og udviklingen hos disse ("the struggle for existence of the species and its bearing on natural selection", Darwin, 1859, kapitlerne III og IV).

Mønstre af dominansadfærd hos flokdyrene har vist sig at have været den mekanisme, der mest sandsynlig har været drivkraften i artsdannelserne. Inden for de enkelte geologiske periodetrins miljømæssige vilkår blev den intense aggressivitet inden for og mellem flokdyrgrupper omdirigeret og spredt, når konkurrencekonflikter opstod ved okkupering af livsnødvendige økologiske nicher. Disse var geografiske områder med fyldestgørende naturlige eksistens- og ernæringsforhold. Arter blev udskilt og adskilt fra hverandre. (F.eks. McBride, 1958; Siegel, 1975).

Inden for sammenhængende flokdyrbestande af samme art kan den sociale rangfølge have resulteret i vekselvirkningsmønstre af dominansadfærd mellem gruppemedlemmer, og disse vekselvirkninger kan igen have været stærkt påvirket af gruppens reaktion over for det specielle miljø, inden for hvilket en given rangfølgehierarki er blevet etableret. Ændres miljøet, kan individernes indbyrdes rangfølge ændres, men ikke nødvendigvis. Disse mønstre af vekselvirkninger mellem og inden for gruppers dominansadfærd har været en

betydningsfuld faktor i den naturlige selektions udvikling.

Adfærdsreaktioner mellem dyr er fænotypiske handlinger forårsaget af tilpasningsegenskaber hos det enkelte individ og derfor resulterer i reaktioner - positive eller negative - mellem den enkelte gruppes medlemmer og mellem de grupper, der kommer i kontakt med hverandre. Disse adfærdsreaktioner blev/bliver nedarvet fra generation til generation efter samme princip som f.eks. intelligens, en med disse reaktioner stærkt beslægtet egenskab. Adfærdsreaktioner nedarves i kraft af deres relative additive genvirkning eller heritabilitet og kan i nedarvningsgrad sammenlignes med dyrets eller menneskets forskellige morfologiske egenskaber. Uden denne nedarvning ville hverken adfærdsreaktionerne eller en hvilken som helst morfologisk egenskab have haft indflydelse på arternes udvikling, og evolutionen ville ikke have eksisteret.

Tilpasningsegenskaber, adaptationsegenskaber, med deres netværk af indbyrdes korrelerede adfærdsrelationer kan opfattes som selektionsindeks med deres additive genvirkning. Deres heritabiliteter med disses genfrekvenser og indbyrdes genetiske korrelationer var/er tilpasset det givne miljø og derfor i forskellig grad miljøpåvirkelige. Derfor forårsagede vekselvirkningsmønstre i dominansadfærd i væsentlig grad evolutionær udvikling hos arterne, afhængig af det etablerede økologiske nichemiljø. Disse økologisk påvirkede genetisk-miljøbetingede kræfter virkede gennem hele evolutionen i millioner af år og virker fremdeles fremover under menneskets indflydelse.

Foruden at have vekselvirket med miljøetablerede økologiske niches gennem millioner af år og været underkastet mest tilfældig, men også målrettet parring (like to like mating), blev der blandt arternes individer praktiseret mest naturlig og meget senere - ved overgang til yngre stenalder - menneskets målrettede selektion. Den sociale rangfølge var altid involveret i denne selektion som en dominerende egenskab og har forårsaget en afgørende virkning på arternes udvikling gennem vor klodes evolution.

1.2 Den arveligt-miljøbetingede vekselvirkning

Wright (1939) havde observeret, at sammenhængen mellem et dyrs genotype og dyrets reaktion over for det til enhver tid optrædende miljø ikke givetvis eller altid var lineær, d.v.s. additivt virkende. Han foreslog, at produktionsøkonomisk vigtige husdyrracer burde selektionsforædles i afgrænsede, tilstrækkeligt store økologiske

enklaver med det formål at undgå produktionshæmmende arveligt betingede vekselvirkninger. Disse, havde han iagttaget, hindrede husdyr i at udnytte deres medfødte arveligt betingede ydeevne efter forventning, når disse blev flyttet til anderledes virkende miljø. En sådan vekselvirkning ændrer den genetisk betingede rangfølge hos afkommet (Jonsson, 1959; Pirchner, 1969).

Haldane (1946) var den første til at adskille de forskellige typer af genetisk-miljøbetinget vekselvirkning. Han diskuterede, hvorvidt genotyperne havde veldefinerede forskelle i tilpasningsevne, efter at genotyperne blev udsat for differentierede ydre kår. Han diskuterede disse forhold både inden for den praktiske husdyravl og blandt befolkningsgrupper af forskellig etnisk oprindelse i forskellige globale miljøer, f.eks. hvid befolkningspræstation sammenlignet med farvet befolkningspræstation.

Hammond (1947) fremførte den tese, at en egenskab under selektion bør selekteres under miljømæssige forhold, der lader denne egenskab komme til fuldstændig udfoldelse. Efter at egenskaben således var selekteret henimod optimal præstation i dette gunstige miljø, skulle egenskaben yde optimalt i et hvilket som helst andet miljø, forudsat at alle andre egenskaber, der er nødvendige i det andet miljø, også er tilstede i dyret. Over for denne tese hævdede Falconer og Latyszewski (1952), at Hammond (1947) kun kunne have ret under forudsætning af, at der ikke eksisterede en genotype-miljøbetinget vekselvirkning, d.v.s. forudsat en fuldstændig additiv model. Forfatterne understregede desuden, at selektionen yderligere ville optimeres i det gunstige miljø, fordi et sådant miljø ville være i stand til at nedbringe de tilfældige påvirkninger, d.v.s. fejlvariationen. Denne svækker korrelationen mellem genotypen og fænotypen.

Falconer og Latyszewski (1952) selekterede for kropsvægt hos mus inden for to samtidige, paralleltløbende linier, der var etablerede ved samkrydsning af to gange to ved hjælp af bror x søster parring gennem mange generationer stærkt indavlede men indbyrdes ubeslægtede linier, som således hver måtte anses for befriet for letalgener. De to F_1 -generationer blev derefter krydset reciprok, så der opnåedes at etablere en stikprøvepopulation, der kunne sidestilles med en afgrænset storfamilie af helsøskende. I denne generation blev der opnået fyldestgørende genetisk udspaltning, så selektionen for den valgte egenskab kropsvægt ved 6 ugers alderen blev påbegyndt, efter at populationen var delt i to halvdele med 100 dyr i hver linie.

Begge linier blev fodret med de sædvanligt anvendte rottepilller med kontrolleret normalt næringsindhold, men den ene linie blev fodret ad libitum, hvorimod den anden linies daglige foder blev reduceret til 75 pct. sammenlignet med den første linies. Efter selektion for kropsvægt ved seks uger i syv generationer blev de to fodringsmiljøer byttet mellem linierne for at iagttage liniernes reaktion i deres nye uprøvede fodringsstyrkemiljø.

Som forventet var vægtøgelsen i de første syv generationer størst i linien med fuldt foder, men korrelationen mellem genotype og fænotype inden for samme dyr ($\sqrt{h^2}$) var størst i linien med det 25 pct. reducerede daglige foder.

Dette forhold kunne godt skyldes, at tilfældige fænotypiske vægtudsving i 6 ugers vægten var indsnævret blandt dyrene i bestanden med det reducerede foder grundet stresseffekten fra den begrænsede fodring. Den realiserede heritabilitet i de to linier var efter syv generationers selektion (Falconer & Latyszewski, 1952) henholdsvis:

De realiserede heritabiliteter i de to fodringsmiljøer

Heritabilitet

Inden for linien med fuldt dagligt foder : 19,7±6,1

Inden for linien med det daglige foder

begrænset til 75 pct.

: 29,1±12,7

Hammonds (1947) tese hævder, at det "dårlige" miljø forårsager, at den genetiske varians alene reduceres, og derfor svækkes heritabiliteten og dermed den additive genvirkning inden for bestanden (selektionslinierne) ensidigt. Selektionsvirkningen på egenskaber ville så være mindre i det "dårlige" miljø sammenlignet med det "optimale" miljø. Falconers og Latyszewskis (1952) resultater viste et fra Hammond (1947) klart afvigende resultat.

Begrænsningen af det daglige foder til 75 procent af foderstyrken reducerede den additiv genetiske varians med 45 procent - en næsten halvering -, men variansen for de permanente miljøpåvirkninger blev reduceret med 66 procent. Dette afstedkom, som vist, en additiv genvirkning, der var 10 procent stærkere end heritabiliteten i det optimale miljø. Resultatet var derefter, at selektionsvirkningen på vægtøgelsen inden for det begrænsede fodringsmiljø reduceredes med 21 pct. Det må også understreges, at i linien med det reducerede daglige foder blev dyrene holdt individuelt, hvilket var den eneste måde at gennemføre projektet på grundet den nødvendige fodringskontrol. Dette udelukkede rangorden- og dominansadfærdsinteraktioner, en væsentlig

faktor for den relative additive genvirknings stigning inden for linien med det daglige foder reduceret til 75 pct. normal foderstyrke (Jonsson, 1959).

Virkningen af foderstyrkemiljøombytningen på selektionseffekten inden for de to linier efter tyvende generations selektion var i åbenlys modsætning til Hammonds (1947) miljøtilpasningstese. Når de to linier blev fodret med fuld foderstyrke, udviklede de sig så godt som ens under selektionen. Selektteredes der derimod for øget vækstenergi pr. tidsenhed inden for to divergerende foderstyrkeniveauer, selekteredes der på to distinkt fra hinanden afvigende egenskaber styret af hver sin genetiske baggrund. Det faktum, at vækst blev øget efter tyvende generation i linien med det begrænsede daglige foder og ikke i linien med normal daglig foderstyrke kunne kun forklares ved, at foderudnyttelsen pr. vægtenhed var blevet genetisk forbedret i linien med den begrænsede foderstyrke, og forfatterne mente, at det mere drejede sig om en bedre udnyttelse af energistofskiftet end om udnyttelsen af proteinstofskiftet. Det begrænsede foder indeholdt tilstrækkeligt protein til opnåelse af normal vækst, såfremt alt proteinet havde været til rådighed for vækst, og at protein til vedligeholdelse ikke havde været nødvendigt (Falconer & Latyszewski, 1952).

Falconer og Latyszewski (1952) konkluderede, at når husdyr opdrættes på et begrænset fodringsmiljø (non-ad-libitum, restricted feeding), vil deres afkom reagere positivt på fortsat selektion under samme fodringsregi, hvorimod fuld, normal fodringsstyrke ikke vil have nogen positiv virkning.

Falconer (1952, 1961) konkluderede yderligere fra sine selektionsforsøg under differentieret fodringsmiljø, at 1. selektion hos husdyr bør praktiseres i det miljø, under hvilket de selekterede dyr skal producere fremover, men 2. såfremt de selekterede dyr skal producere inden for et antal forskellige miljøer, må selektionen foretages inden for de mindst gunstige ydre kår.

Disse grundlæggende avlsprincipper har nu i generationer nydt almindelig international anerkendelse, også inden for oversøiske udviklingsprojekter, da oparbejdelsen af antagonistiske skadevirkninger for oversøiske avlsprojekter grundet udvikling af genotype-miljøbetinget vekselvirkning kan være yderst kostbare for modtagerlandet.

McBride (1958) gav en ekstensiv litteraturgennemgang af den

genetisk-miljøbetingede vekselvirkning hos husdyr og diskuterende indgående dens konsekvenser inden for husdyravlen.

1.3 Undersøgelse om tilstedeværelsen af en genetisk-miljøbetinget vekselvirkning

En genetisk-miljøbetinget vekselvirkning er tilstede, såfremt de fænotypiske forskelle mellem præstationerne fra to eller flere genotyper er reelt forskellige fra miljø til miljø. Genotyper varierer i deres tilpasningsevne til forskellige økologiske niches således, at deres rangorden ændres fra miljø til miljø (Lush, 1960). Falconer (1952, 1961) udviklede denne problemstilling derhen, at forudsat at genotyperne præsterer inden for kun to forskellige miljøenklaver, drejer det sig om en vekselvirkning mellem deres fænotypiske præstationer, og den kan udtrykkes statistisk. Derfor burde genotypers præstation i to forskellige miljøer blive udtrykt som den genetiske korrelation mellem disses fænotypiske præstationer i disse to miljøer ved hjælp af et retningskoefficientsystem, som vist af Wright (1921, 1934). Robertson (1959) udviklede denne problemstilling videre ved at understrege nul-hypotesens utilstrækkelighed i den statistiske variansanalyse ved kun at statuere signifikansen for en varianskomponent for en mulig vekselvirkning mellem genotyper i to forskellige miljøer. Fra de forventede varianser og kovarianser inden for og mellem to hypotetiske miljøer for en "mellem grupper" og "inden for grupper" additiv model udviklede Robertson (1959) den genetiske korrelation mellem genotypernes fænotypiske præstationer og udviklede yderligere stikprøvevariansen, d.v.s. middelfejlen, for denne type af genetiske korrelationer under forudsætning af optimal stikprøvestruktur med variansen σ^2 og middellig med μ (0,1).

Dickerson (1962) udviklede metoder til korrektion for fejlvirkningen fra genetisk-miljøbetingede vekselvirkninger på selektionsprojekter, og Yamada (1962) udviklede formler til beregning af skøn for den genetiske korrelation mellem genotypers fænotypiske præstation inden for flere end to miljøsituationer og under vilkår for både den randomiserede og den blandede statistiske model. Yamada (1962) behandlede det komplekse problem af variansernes homogenitet i de forskellige miljøsituationer og disses heritabiliteters lighed og sammenlignelighed grundet eventuel uens selektionseffekt fra miljø til miljø. Dette problem er ubetinget nødvendigt for bedømmelsen af

genotypers rangfølge fra miljøsituation til miljøsituation.

Fernando et al. (1984) gennemgik kritisk Yamadas (1962) statistiske model og mente at påvise det ukorrekte i at beregne skøn for genetiske kovarianser, med mindre egenskaberne har identiske additiv genetiske varianser og identiske fejlvarianser. Yamada et al. (1988) gendrev denne kritik ved at vise, at den statistiske model for parameterskøn mellem genotype x miljøbetinget vekselvirkning og den genetiske korrelation for den samme egenskab i to (eller flere) miljøer ikke fordrer balancerede datasæt, d.v.s. datasæt med ens antal observationer i undergrupperne. Dette var også vist af Robertson (1959).

De danske sammenlignende forsøg med svin fra forskellige avlscentre blev oprettet, fordi den fynske avlsledelse i begyndelsen af det første tiår af dette århundrede ønskede kontinuitet i sammenligningen af afkomsprøverne efter de kårede avlsdyr, men man erkendte også risikoen for en sammenkædning af hjemstedets gårdmiljø med afkomsgruppens forsøgsresultater. Dette initiativ resulterede i oprettelsen af verdens første afkomsprøvestation for svin, Elsesminde, i 1907 (Beck, 1910). Hensynet til årstidspåvirkning på tilvækst og foderforbrug bevirkede, at afprøvningsresultaterne blev publiceret også kvartalsvis (Jonsson, 1954). Altså en erkendelse af tilstedeværelsen af genotype x miljøbetinget vekselvirkning.

Efter 47 år med afprøvning af afkomsgrupper af fire kuldsøskende i gruppesti med gruppefodring indførte forsøgsledelsen individuel fodring i enkeltsti på nyoprettede stationer. Tilvækst, foderforbrug og slagte kvalitet blev sammenlignet mellem de to systemer (Jonsson, 1956, 1959). Antal udsatte dyr faldt ved overgang til individuel afprøvning. En ændring af rangfølgen for tilvækst, foderforbrug og slagte kvalitet hos de til avl udvalgte avlsdyr blev ikke påvist, og afprøvningssystemet med individuel fodring af afprøvningsprobanderne i enkeltstier forbedrede de enkelte slagte kvalitetsegenskaber hos svin af Dansk Landrace reelt i løbet af den tredje fjerdedel af dette århundrede med indtil flere additiv genetiske standardafvigelser. Imidlertid praktiseredes selektion af fremtidige avlsdyr blandt probanderne stadig i et beskyttet (individuelt) miljø, fordi det var forsøgsledelsens formål ved denne miljøbeskyttelse af afprøvningsregiet at neddæmpe de tilfældige måle- og andre forsøgsfejl påvirkninger på afprøvningsresultaterne. Derved fremtrådte forskellene mellem de afprøvede familier mere tydeligt (Clausen & Nørtøft

Thomsen, 1953).

For at undersøge, hvorvidt en genetisk-miljøbetinget vekselvirkning kunne påvises mellem disse to forskellige afprøvningssystemer, blev en række vekselvirkningsundersøgelser gennemført.

Der indledtes med et 2^3 -faktorielt vekselvirkningsforsøg mellem de to danske svineracer, svin af dansk landrace og det danske sortbrogede svin. Faktorerne var de to køn, galte og sogrise, de to racer og de to fodringsregier kornfodring (byggrutning med protein-tilskud og mineralstoftilskud) som standardafprøvning sammenlignet med grovfoder (sukkerroesnitter med proteintilskud og mineralstoftilskud) som et eksempel på afprøvningen under de unormale fodringsforhold under anden verdenskrig (Bilag til Forsøgslaboratoriets Efterårsmøde, 1945).

Dyrematerialet bestod af seksten forældreafkomsgrupper (dobbel-forsøgshold à fire kuldbrodre, galte, og fire kuldsøstre fra hver af de to racer), blokket over 1. byggrutning og protein- og mineralstofblanding og 2. sukkerroesnitter og protein- og mineralstofblanding (Bilag til Forsøgslaboratoriets Efterårsmøde, 1945).

På basis af dyrematerialets udvælgelse er det berettiget at anse materialet som en tilfældig stikprøve. Den genetiske korrelation inden for de to racer og de to køn mellem de parvise præstationer af helsøskende i hver sit fodringsmiljø var for vækstintensiteten $r_G = +0,93$ og for rygspæktykkelsen $r_G = 0,993$ (Jonsson, 1959).

Da forældreafkomsgrupperne krydsede de to fodringsmiljøer, blev disse korrelationsskøn mellem helsøskendepræstationer i hver sit fodringsmiljø baseret på varianskomponenterne for kuldsøskende-effekten og for individeffekten i henhold til Falconer (1952) og Mason og Robertson (1956).

King (1963) opbyggede tre genotyper ved at lade en stærkt indavlet orne fra hver af de tre britiske racer Large White, British Landrace og Wessex Saddleback løbe et antal Large White søer og fandt ikke nogen statistisk sikret genotype x miljøbetinget vekselvirkning hos egenskaberne vækstintensitet, foderforbrug pr. kg tilvækst og slagtekalitetsegenskaber. Ollivier (1966) afkomsprøvede sytten orner af én af de tre franske racer Fransk Large White, Normand og Piétrain under staldforhold med individuel opstaldning og fodring og under opvækst i åben fold med gruppefodring. Han fandt ingen genotype-miljøbetinget vekselvirkning hos de prøvede racer for vækstintensitet og slagtekalitetsmål med undtagelse af Normand racens tilvækst.

Nitzsche og Schönmath (1971) afprøvede høj og lav fodringsintensitet på Deutsches Veredeltes Landschwein blokket over 210 hele kuld fra 13 avlsorner i begge fodringsmiljøer. Statistisk sikrede vekselvirkningskomponenter blev fundet for afprøvede slagte kvalitets-egenskaber med undtagelse af kropslængden og et metrisk mål for skinkens form og fylde. Varianskomponenten for vekselvirkning fandtes signifikant, når den genetiske korrelation mellem de afprøvede orners genotyper var $r_G \leq 0,8$, hvilket er i overensstemmelse med Jonsson (1971). Da disse to tyske forfattere erkendte vigtigheden af den genetisk-miljøbetingede vekselvirknings antagonistiske indflydelse på heritabiliteterne for de egenskaber, der indgik i de til selektionsindekset valgte egenskaber i det nationale selektionsprogram i DDR, blev det besluttet at udvide det nationale DDR-svineavlsprogram med "random sample field tests" efter britisk mønster. Forfatterne understregede vigtigheden af at kontrollere og følge de til avl selekterede orners genetisk betingede rangfølge på de store produktionskooperativer med deres store sobesætninger, der i den periode kunne beløbe sig til 6000 søer på de største kooperativer (Nitzsche & Schönmath, 1971). Sobesætningsstørrelsen blev i løbet af 1970erne reguleret ned til 3000 på de store landbrugsproduktionskooperativer grundet vanskelighederne ved at mestre sygdomsproblemerne inden for de store sobesætninger, når disse oversteg 3000 søer (Šhiler, 1983).

1.4 Den genetiske korrelation mellem de to køn under deres afprøvning

Fredeen (1954) ønskede at undersøge, hvorvidt det var muligt i selektionsprogrammer at nøjes med afprøvning af det ene køn og viste ved modelsimulering, at den maksimale avlsfremgang blev opnået ved kun at afprøve handyr fra orners afkomsgrupper. Smith og Ross (1965) påviste imidlertid, at ved kun at afprøve det ene køn ville der uvægerligt i løbet af få generationer blive opbygget en antagonistisk køn x far-afkomsgruppevekselvirkning, der ville forhale den generelle avlsfremgang i populationen.

McGloughlin (1968) undersøgte orneafkomsgruppe x køn vekselvirkningen på fjorten orneafkomsgrupper, hvor far-afkomsprøvegrupperne var placeret i hver af to afkomsprøvestationer repræsenteret ved begge køn og alle hjemsteder. Der blev registreret vækstintensitet, slagtekropklassificering, kropslængde og bovspæk. Da variansandelen for stationseffekten ikke var statistisk sikret forskellig fra nul, blev den statistiske analyse gennemført inden for de to afkoms-

prøvestationer. Varianskomponenten for fædre var stærk signifikant for alle fire egenskaber, hvilket er af stor betydning i et selektionsprogram.

Far x køn vekselvirkningsvarianskomponenten var imidlertid ikke statistisk sikret for nogen af de fire egenskaber, og skønnet for den genetiske korrelation mellem de to køn for de fire egenskaber blev beregnet ved hjælp af formlen (Eisen & Legates, 1966):

$$r_{G(\text{han} \times \text{hun})} = \frac{\sigma_G^2 - \frac{1}{2}\sigma_{GS}^2}{\sigma_G^2 + \frac{1}{2}\sigma_{GS}^2},$$

når σ_G^2 er varianskomponenten for far og σ_{GS}^2 er varianskomponenten for vekselvirkningen mellem fædre og køn. De genetiske korrelationskøns middelfejl blev beregnet efter Robertson (1959).

Disse fire egenskaber, der er af økonomisk betydning for den irske svineproduktion, havde hver et genetisk korrelationskøn mellem de to køn, der ikke afveg statistisk sikret fra én; disse korrelationers middelfejl var mindre end en sjettedel af deres parameterskøn. Der bestod derfor ingen risiko for, at en kønsdimorfisme kunne oparbejdes, når afprøvningen af potentielle avlsorner blev baseret kun på det ene køn, så en avlsorner x køn-vekselvirkning kunne oparbejdes i den irske svineavl, der var i stand til at dæmpe avlsfremgangen inden for landets eliteavl (McGloughlin, 1968).

Falconer (1952, 1983) udviklede tesen, at når en egenskab måles i to forskellige miljøer, må egenskaben opfattes og behandles som to forskellige egenskaber. Da kønseffekten i den statistiske model er en fikseret effekt, fordi den er genetisk anlagt som et enten/eller kriterium (med hormonalt styrede overgange), kan de to køn inden for svineavlen imidlertid anses som to særskilte miljøer (Jonsson, 1959; McGloughlin, 1968). Ud fra dette synspunkt beregnede Jonsson (1971) derfor skøn for far - køn vekselvirkningen for syv slagte kvalitets-egenskaber, af disse fem egenskaber, der blev målt metrisk. De pointbedømte egenskaber var points for kødfarve og points for skinkens form og størrelse. Jonsson (1971) benyttede sammensætningen af varianskomponenten for den genetisk-miljøbetingede vekselvirkning, som angivet af Robertson (1959, statistisk blandet model).

$$\sigma_{GE}^2 = \frac{(\sigma_{G1}^2 - \sigma_{G2}^2)^2}{2} + \sigma_{G1} \times \sigma_{G2} \times (1-r_G),$$

og udviklede derfra den genetiske korrelation mellem de to køn inden for en given egenskab (Jonsson, 1971):

$$\hat{r}_{G(køn_1 \times køn_2)} = \frac{\hat{\sigma}_{far(køn_1)}^2 + \hat{\sigma}_{far(køn_2)}^2 - 2\hat{\chi}_{far \times køn}^2}{2\hat{\sigma}_{far(køn_1)} \times \hat{\sigma}_{far(køn_2)}}.$$

Overensstemmende med McGloughlin's (1968) undersøgelser afveg ingen af de syv skøn for den oven for angivne genetiske korrelation mellem de to køn statistisk sikret fra én (Jonsson, 1971). Dette betød, at ingen antagonistisk køn x genotype vekselvirkning ville have været i stand til at forhale avlsfremgangen inden for elite-avlssektoren af svin af Dansk Landrace, såfremt svineafkomsprøverne var blevet baseret på afprøvning af blot det ene køn; en forventet genetisk betinget rangorden for orner selekteret kun på grundlag af det ene køn ville ikke afvige fra en genetisk betinget rangorden baseret på afprøvningen af begge køn.

1.5 Den genetisk-miljøbetingede vekselvirkning efter afprøvnings-systemets ændring

For at forbedre afprøvningsmiljøet for de sammenlignende forsøg og gøre dets påvirkning på afprøvningsresultaterne mere ensartet, blev det danske system i 1950-51 ændret fra gruppefodring og opstaldning af helsøskendehold à to sogrise og to galte på de fem gamle afprøvningsstationer til individuel fodring og opstaldning i enkeltstier på tre nyanlagte afprøvningsstationer. I tabel 1.1 er tre gængse afprøvningsegenskabers reaktion over for de to afprøvnings-systemer anført (Jonsson, 1959).

Afkomsgruppernes far-komponent, d.v.s. varianskomponenten for skønnet for den additive genvirkning hos hver af de undersøgte tre egenskaber, repræsenteret ved begge køn, ændredes ikke mere ved overgangen fra det ene afprøvningssystem til det næste, end hvad der kunne forventes at ligge inden for afprøvningsholdenes variationsbredde og den eventuelle selektionseffekt på afprøvningshold (for-søgshold). Middel for kroplængden ændredes slet ikke, men ændredes i

Tabel 1.1 Sammenligning mellem gruppefodring og -opstaldning og individuel fodring og opstaldning. Tre egenskaber fra de sammenlignende forsøg med svin fra statsanerkendte avlscentre
 Table 1.1 Comparison between group feeding and management and individual feeding and management. Three characters from the Danish Progeny Testing Service

Egenskaber	Gruppefodring og -opstaldning 1948-49					Individuel fodring og -opstaldning 1951-55				
	1256 galte		1335 sogrise			2998 galte		2998 sogrise		
	middel	h ²	middel	h ²		middel	h ²	middel	h ²	
Daglig tilvækst, g	685	0,32	670	0,16		668	0,76	679	0,48	
Rygspætkkelse, cm	3,52	0,46	3,24	0,65		3,47	0,56	3,22	0,44	
Kroplængde, cm	93	0,39	94	0,44		93	0,60	94	0,36	

Varianskomponenter	Daglig tilvækst				Rygspætkkelse				Kroplængde			
	Galte	Pct.	Sogrise	Pct.	Galte	Pct.	Sogrise	Pct.	Galte	Pct.	Sogrise	Pct.
<u>Gruppefodring og -opstaldning</u>												
Farkomponent	288	9	127	5	0,015	13	0,014	18	0,48	11	0,49	12
Helsøskendekomp.	2856	89	2896	101	0,092	82	0,052	69	2,8	64	2,6	66
<u>Individuel fodring og -opstaldning</u>												
Farkomponent	220	24	140	15	0,017	18	0,010	14	0,76	18	0,44	11
Helsøskendekomp.	580	64	648	69	0,059	60	0,050	67	2,8	69	2,6	67

k-værdier for variansanalysens forventede middeldkvadrater

Gruppefodret og -opstaldet, galte: $k_1 = 1,9$, $k_2 = 2,5$; sogrise: $k_1 = 2,0$, $k_2 = 2,7$

Individuel fodret og -opstaldet, galte og sogrise: $k_1 = 2,0$, $k_2 = 2,5$

de efterfølgende generationer, da baconsidens længde blev en mere vigtig handelsfaktor i baconeksporten. Hos den daglige tilvækst ændredes helsøskendevarianskomponenten inden for forsøgshold dramatisk efter ændring af sti- og fodringsmiljøet. Det skal understreges, at fodersammensætningen og foderstyrken var ens i begge miljøer.

For tilvækstens middeltal blev en tydelig køn x opstaldnings- og fodringsystem miljøbetinget vekselvirkning blotlagt, skønt forskellen mellem de to køns daglige tilvækst på tværs af opstaldnings- og fodringsmiljø kun var to gram hurtigere tilvækst hos galtene, og forskellen mellem de to fodringsystem- og opstaldningsmiljøer kun var fire gram hurtigere tilvækst i gruppefodrings- og opstaldningsmiljøet (tabel 1.1). Reduktionen i variansen for forskellen mellem helsøskende må for begge køn skyldes fjernelsen af det altid eksisterende naturlige vekselvirkningsmønster mellem flokdyr inden for enkeltstierne, som det er blevet diskuteret af McBride (1958, 1959) og McBride et al. (1964).

En vægtig grund til at ændre afprøvningsmiljøet for svineafkomsprøverne i landet var den erfaring, at konkurrenceeffekten fra de aggressive stikammerater af begge køn påvirkede forsøgsresultaterne sammenlignet med, efter at denne konkurrenceeffekt var neutraliseret. Virkningen på forsøgsresultaterne kom som oftest fra galtene, hvilket fremgår af deres 15 gram hurtigere tilvækst under gruppefodringsregi i forhold til deres kuldøstre i samme sti (tabel 1.1). De mere aggressive galte tog foder fra deres mere underdanige stikammerater af begge køn og fik således adgang til at vokse hurtigere og lægge mere fedt på kroppen. Det sidste må opfattes som en korrelativ miljøbetinget sidevirkning.

Denne situation blev ændret under det individuelle fodrings- og opstaldningsmiljø, da galtene faldt elleve gram tilvækst tilbage i forhold til deres kuldøstre (tabel 1.1). Resultatet var, at galtenes intra helsøskende- (sti-) varians for både deres daglige tilvækst og for deres rygspæktykkelse formindskedes dramatisk, henholdsvis fra 2856 (89 pct.) til 580 (64 pct.) for tilvæksten og fra 0,092 (82 pct.) til 0,059 (60 pct.) for rygspæktykkelsen, eller henholdsvis en fjerdedel og en femtedel af totalvariationen i de to egenskaber hos de afprøvede galte (tabel 1.1).

En sådan virkning følges også i egenskabernes heritabilitetsforskelle fra det ene fodrings- og opstaldningssystem til det andet. Heritabilitetsskøn er yderst følsomme over for stikprøvevariation i populationens, her svineavlscentrenes, forældremateriale, fordi heritabiliteter er populationsparametre. Resultaterne i tabel 1.1 viser dog, hvor stærk en funktion en heritabilitet er af det miljø, den skal repræsentere. Derfor er de tre egenskabers heritabilitetsskøn inden for begge opstaldnings- og fodringsmiljøer medtaget i tabel 1.1.

1.6 Forbedringen af fodrings- og adfærdsmiljøer inden for gruppefod-ringsregiet

Spørgsmålet, der trænger sig på, er, hvorvidt de femten gram tilvækstforøgelse og denne øgelses korrelerede sidevirkninger hos galtene, som forårsagedes af deres intra-sti aggressivitet, er den pris, der skal betales for at undgå indhegningseffekten, der uvægerligt følger med praktisering af individuel fodring og opstaldning af den simple årsag, at individuel opstaldning ikke er en normal tilværelsesform for nogen dyreart. Specielt påvirker individuel opstaldning af enkeltdyr dyrets adfærdsmønster psykologisk (Siegel, 1975), da alle dyrearter inden for kredsen af husdyr er flokdyr. Dette er indgående diskuteret af McBride (1964) hos fjerkræ. Bortset fra de psykologisk-antagonistiske bivirkninger på individet er det populationsgenetiske problem hos vore husdyr, at individuel fodring i enkeltstier er basis for heritabilitetsskøn, der afviger statistisk signifikant fra heritabilitetsskøn, der er beregnet på data fra samme dyreart, men som holdes under mere naturlige forhold, der nærmer sig flokdyrsituationen (tabel 1.1 og Falconer, 1952). Denne kendsgerning kan afgjort cementere antagonistiske genetisk-miljøbetingede vekselvirkninger indenfor globale udviklingsprojekter, og disse kan være uhyre bekostelige (Falconer, 1983). Heritabilitetsskønnene i tabel 1.1 giver ikke svar på disse problemer, da forventet selektionsfremgang under differentierede miljøbetingelser ikke medgik i de her behandlede problemstillinger.

Hansen et al. (1982) undersøgte adfærden hos svin inden for to forskellige selvfodringsmiljøer og fandt i stier med kun et selvfodringsaggregat, og når kun én gris ad gangen havde adgang til selvfodringen, en konkurrencesituation, der opstår grundet den socialt

dirigerede fodringsadfærd. Den dominerende gris i en stis adfærdshierarki tager fordel af denne situation på bekostning af de lavere rangerede grise. Dette resulterer i, at dyrene hver især udvikler aggression, der påvirker deres ædeadfærd og vægtøgelse fuldstændig i henhold til deres individuelle rang inden for den givne floksituation.

I stier med flere foderautomater vil ædeaktiviteten og tilvæksten være uafhængig af dyrenes rangorden, men i forskellig grad i henhold til fodringsaggregaternes tilbud til dyrene, og dette bevirker, at intrastivariansen for tilvæksten vil være signifikant mindre, end den vil være i stier med kun én foderautomat (Hansen et al., 1982).

McBride et al. (1964) understreger det faktum, at brugen af individuel opstaldning inden for svineafkomsprojekter ikke givetvis er fordelagtigt netop grundet disse sociale miljøvirkninger på dyrene. Svineafkomsprøveprojekter vil altid være yderst vigtige grundet deres evne til at påvise, hvorvidt genetisk-miljøbetingede vekselvirkninger er under udvikling i selektionsprogrammer. Afprøvningsprojekter burde altid praktiseres under gruppefodringsregi, da de sociale miljøvekselvirkninger er yderst nødvendige for flokdyrenes socialt etiske velfærd.

2 NOGLE ADFÆRDSEGENSKABERS INTRAKLASSEKORRELATIONER OG ADDITIVE GENVIRKNING

Trods den logiske sammenhæng mellem adfærdsegenskaber og metriske egenskaber - grundet deres fælles påvirkelighed af arv og miljø - er deres kombinerings i et fælles fagområde først ved at etablere sig i det tyvende århundredes anden halvdel. Dette forhold er overraskende, da de fleste adfærdsegenskaber er konstitutionsegenskaber med deres naturlige fænotypiske variationsbredde (Siegel, 1975). De vil derfor nøjagtigt som metrisk målbare egenskaber i naturen have deres normale fordeling, som måske ikke altid er erkendbar, men som ved klasseinddeling eller pointsbedømmelse vil have deres variationsstatistiske model og derfor lade sig underkaste en variationsstatistisk analyse.

Fuller og Thompson (1960) f.eks. nævner, at i en uensartet, heterogen bestand af laboratorierotter, hvor dyrene jo i udstrakt grad vil parre sig frit, vil der forventes etableret statistisk signifikante heritabiliteter for rotters aktivitetsegenskaber, da der i udstrakt grad vil være etableret halvsøskendefamilier. Derimod ville heritabiliteterne for samme egenskaber nærme sig nul i en stærkt indavlet rottekoloni, skønt rotternes aktivitet ville være lige så variabel.

Et andet eksempel henter Fuller og Thompson (1960) fra hunden som eksempel på en dyreart, der i årtusinder har været under menneskets domesticeringsindflydelse. Hunden er således i årtusinder blevet dresseret for både adfærdsegenskaber og for fysiske egenskaber som hurtighed i løb og adræthed. De adfærdsmæssige egenskaber har derimod ikke altid været præcist specificeret. Grundlaget for selektion mellem hunde som individer har afgjort aldrig været kontrollerede adfærds- og fysiske prøver, men nærmere skønsbedømmelser. Her skal fra Fuller og Thompson (1960) gengives nogle intraracekorrelationer fra nyere tid fra kontrollerede dressurprøver, hvor hundene fra fem racer blev opdrættet under standardiserede forhold og ensartet prøvet. Intraklassekorrelationernes størrelse skyldes den relative forskel mellem de fem undersøgte hunderacer. Arvens vægt (heritabilitets størrelse) er forskellig fra egenskab til egenskab, men den er for nogle egenskaber af afgørende betydning for artens opretholdelse. Den samme analyse demonstrerede også, hvordan kuldsøskende reagerer ens over for miljøbelastninger. Med strammere miljøkontrol, d.v.s. opdræt af ikke-søskende sammen i stedet for

opdræt af kuldssøskende sammen, ville skønnene for heritabiliteterne (intraklassekorrelationerne) måske have været lidt højere.

Metrisk målt egenskab	Intraklassekorrelationer, der skyldes raceforskelle inden for fem racer
--------------------------	---

Lydighed mod snor:

vægringer på første dag	0,54
vægringer på 6.-10. dag	0,52

<u>Hurtighed i løb:</u>	0,38
-------------------------	------

Rumororientering:

6. prøve	0,05
12. prøve	0,25

Ændring i hjerteslagsfrekvens:

ved at person betræder rum	0,25
ved høj lyd	0,07

Skelnen mellem situationer:

korrekte svar i 64 prøver	0,00
---------------------------	------

<u>Reaktionsevne:</u> løftning af halen	0,40
---	------

Efter Fuller og Thomsen (1960)

Siegel (1960) fandt et heritabilitetsskøn (realiseret heritabilitet ved selektionsmetode) på $h^2 = 0,6$ for aggresivitet hos fjerkræ.

Ehrman og Parsons (1976) anfører i forordet til deres lærebog for biologi- og psykologistuderende, at adfærdsgenetikken som fagområde må siges at være påbegyndt så tidligt som 1869 af Francis Galton (Galton, 1869) med hans bog om genialitetens nedarvning. Dette korresponderede med, at adfærdsegenskaber - og dermed deres genetik - spillede en afgørende rolle i arternes udvikling gennem evolutionen. Darwin (1859, 1868) diskuterede således allerede i midten af forrige århundrede adfærd hos dyrearter ret indgående.

I forordet til den først publicerede deciderede lærebog om adfærdsgenetik siger Fuller og Thompson (1960) om bogens anvendelse, at den først og fremmest er beregnet for biologi- og psykologistuderende. Efter opremsning af andre fagområder, der burde interessere sig for adfærdsgenetikken, slutter de med den kuriøse sætning, at selv husdyravlsfolk måtte kunne finde materiale af interesse inden for deres virke, da selektion for adfærdsegenskaber tit er en vigtig

del inden for et selektionsprojekt.

Dette turde understreges, da genetisk-miljøbetingede kovarianser og interaktioner altid har eksisteret inden for avlsprojekter mellem adfærds karakteristika og produktionsvigtige egenskaber.

3 DEN SOCIALE RANGFØLGE

Det er naturligt at rubricere den sociale rangfølge under adfærdsgenetikken, da evolutionen med sine miljøændringer har påvirket arternes adfærd gennem deres sociale rangfølge med dens dominansvirkning. Den sociale rangfølge har - i lighed med arternes øvrige metriske egenskaber - reageret over for disse påvirkninger og ved egenskabernes indbyrdes vekselspil genpåvirket disse i den naturlige selektion i kraft af sin egen regressionseffekt.

Derfor har den sociale rangfølge ligesom alle andre metriske egenskaber sin egen fænotypiske variation samt kovariationer med de øvrige egenskaber. Variations- og kovariationskomponenterne er opdelt i komponenter for den additive genvirkning med sin populationsgenetiske parameter heritabiliteten og de miljøbetingede komponenter med deres egne intraklassekorrelationer.

3.1 Undersøgelsens stratificering

Referencebesætningen for svin af Dansk Landrace på avlsforsøgsstationen for svin i Tylstrup med sin miljøkontrol og sin lukkede liniestruktur (Jonsson & Bach, 1983) var ideel til en forsøgsmæssig undersøgelse af den sociale rangfølges fænotypiske adfærdseffekt på individerne og adfærdens kovarianser med individets øvrige på forsøgsstationen registrerede egenskaber intra sti.

I 1974 blev avlsforsøgsstationens besætning på 100 søer delt i de to selektionslinier og de to kontrollinier. Grundet den givne staldkapacitet og minimaliseringen af generationslængden, der altid var et år, blev der altid kun produceret et kuld pr. forsøgsso (avlssø). Besætningens et hundrede hunde til avl blev delt i fem parringsblokke pr. år (generation) med tilstræbt tyve søer i hver parringsblok, som vist for hele perioden i tabel 4.2. Inden for hver af de fem parringsblokke var alle fire selektionslinier systematisk repræsenteret på tværs af parringsblokkene, så linierne gennem deres turnus blev ligeligt påvirket af stationens årstidsvirkning.

Dette resulterede i, at tilstræbt tyve førstelægskuld fra en given parringsblok faldt efter otte fædre pr. repræsenteret linie. Ialt indgik der således pr. generation, d.v.s. år, 40 fædre. Da alle avlsorner blev selekteret intra og mellem kuld med skyldig hensyntagen til minimalisering af indavlsstigningen (Kimura & Crow, 1963; Jonsson & Bach, 1983), blev ingen ornegris kastreret, idet der også blev gennemført et ornelugtprojekt inden for samme besætning og inden for de samme generationer (Jonsson et al., 1981).

Alt afkom tilhørende en af de fem parringsblokke (på årsbasis à hver tyve kuld, der blev faret i en af de to faringsstalde) blev fordelt i en af de to opvækststalde (alt ind, alt ud princip, figur 3.1). Svinene blev vejet hver fjortende dag fra indsættelsen i opvækststien til $90 \pm 2\frac{1}{2}$ kg afgangsvægt. Den sociale rang blev bestemt inden for hver sti i den respektive opvækststald i løbet af den respektive uges fire dage, når svinene i opvækststalden havde en levendevægt på ca. 70 kg.

Rangfølgebestemmelsen af en sådan tyvekulds parringsblok blev derfor påbegyndt en tirsdag morgen efter den foregående nats faste og uden tildeling af vand. Rangbedømmelsen blev derefter gentaget hver af de følgende to dage og kontrolleret for stabilitet den afsluttende fredag. En undersøgelse ved projektets begyndelse havde konstateret en fænotypisk korrelation inden for stier og parringsblokke mellem den sociale rangfølge under fodringen umiddelbart efter indsættelsen i stien, og den sociale rangfølge under fodringen ved 70 kg levendevægt på $r_{\text{fænotype}}$ fluktuerende fra 0,4 til 0,9 (frihedsgrader intra sti svingende fra 3 til 7). Disse sammenhængssvingninger mellem de to tidspunkter for fodringsrangbedømmelsen intra sti skyldes svinenes individuelt divergerende evne til at finde deres stabile rangplacering i stifællesskabet under den specielle fodringssituation under overvågning. Rangplaceringen under fodringssituationen antages at være afsluttet ved kønsmodenhed. Den har på dette tidspunkt også mest interesse i selektionshenseende ved sin sammenhæng med de andre metriske egenskaber, der blev målt på det levende svin.

Disse egenskaber var den daglige tilvækst, arealet af den lange rygmuskel og sidespækmålet, der alle blev korrigeret for forskelle mellem de to opvækststalde og - da året fyldte disse to stalde fem gange (tabel 4.2) - tildels også årstidsvirkningerne (G.L.M.-proceduren).

3.2 Fodringsregi

Da fodringsregiet på stationen var gruppefodring med en foderstyrke i henhold til vægtøgelsen i den forløbne to ugers periode, var det ikke muligt at registrere grisens individuelle daglige foder og dens foderforbrug intra sti. Grisene blev fodret ved hjælp af motordrevene fodringsanlæg to gange dagligt i henhold til den forudregistrerede fjortendages vægtøgelse, men hver stis ration blev korregeret i henhold til stiens "middelappetit" (semi ad libitum fodring).

I den uge, fodringsocialrangfølgen blev bedømt, blev svinene frataget natfoderet og natvandning forud for hver af de fire dages bedømmelsesprocedure. Det automatiske vandingsanlæg var standset indtil bedømmelsesdagens respektive opvækststald var færdigbedømt ved anvendelse af den specielle stivise håndfodringsmetode.

3.3 Analysestruktur

Fodringsadfærdssammenhænge intra sti med et antal af syv til ni stimedlemmer er komplekse. Grisens sociale status ved den endelige rangplacering i stien er et punkt på stiens etablerede dominanshierarkis abscisse. Det fremgår af det ovenfor anførte og af Hansen et al. (1982) samt Hagelsø (1983), at det etablerede dominanshierarki langt fra altid er ensrettet eller lineær. Dette forhold vil svække den sociale rangfølges regressionseffekt eller i hvert fald variere dennes virkning på de øvrige registrerede metriske egenskaber. At etablere heritabilitetsskønnet for stiens dominanshierarki på én stis fodringsadfærdsmønster under et semi ad libitum regi ville derfor resultere i et meget tvivlsomt populationsparameterskøn. Ved imidlertid at sammenfatte alle stiers dominanshierarki for hvert køn for sig for hele perioden og regressionsskønnene af en given metrisk egenskab på de sociale rangfølgeklasser inden for hvert køns rangbedømte stier skulle et uhildet centralt regressionsskøn og centrale skøn for de øvrige efterforskede populationsparametre være opnåeligt.

Det fremgår af det ovenanførte, at i kraft af dens regressions-effekt på de andre registrerede metriske egenskaber er den sociale rangfølge den uafhængigt variable i de forskellige regressionskomplekser med de øvrige metriske egenskaber. Men grundet disse komplekse forhold ved etableringen af en stis dominanshierarki er afstanden mellem socialrangklasserne ikke altid ens. Det er de heller ikke i praksis. De i det følgende diskutererede parameterskøn, som alle

selvfølgelig også virker i praksis, er baseret på middelskønnene fra 178 af 200 stier med 1262 ornegrise, og 181 af 200 stier med 1312 sogrise (se figurerne 4.1 og 4.2). Dette skulle retfærdiggøre anvendelsen af middelfodringsrangfølgen inden for henholdsvis de 178 ~~af~~ -stier og de 181 ~~af~~ -stier til middelabscisseklassesafstandene i regressionsrelationerne med de øvrige metrisk registrerede egenskaber, eller som ordinatværdier i de relationer, hvor den sociale fodringsrangfølge ved grisens omtrentlige 70 kg levendevægt i opvækststien er påvirket af relationer hos kuldmoderen i fare- og fravænningsstien under kuldproduktionen. For disse relationer er der beregnet skøn, der er diskuteret i det følgende.

Da den sociale rangordens fordeling grundet disse oven for diskuteret forhold langt fra er normal, må der ved den statistiske analyse foretages en transformering af rangdatamassen. McBride et al. (1964) transformeret deres rangklassedata til de såkaldte rankits ved hjælp af Fishers og Yates (1957) tabelværk. I det her foreliggende danske materiale for rangfølgen intra sti er stien opfattet som en miljøenhed, inden for hvilken adfærdskomplekset fandt sted.

Derfor blev i det foreliggende datamateriale fodringsrangværdierne for stifællernes sociale status i lighed med de øvrige metriske egenskaber beregnet som afvigelser fra deres respektive parringsbloks middelfrang som middel for disse 20 kuld (tabel 4.2). Denne afvigelsesberegning transformerer både den sociale rangs værdier, men også de andre registrerede metriske egenskaber til middeltallet nul og variansen lig med $\sigma^2_{\text{parringsblok}(i)}$. Dette betyder, at den sociale fodringsrangorden er erkendt som en metrisk egenskab med ϵ_{ijklmn} uafhængigt fordelt med dets fordeling $N(0, \sigma^2)$.

Denne justering var retfærdiggjort gennem følgende stratificering. En parringsbloks fravænnede afkom på tyve søers førstelægskuld å gennemsnitlig fire ornegrise og fire sogrise var i antal tilpasset stationskapaciteten, idet hver af de to opvækststalder har to stirækker med ti stier i hver række, hver sti rummende otte svin af samme køn (figur 3.1). En parringsbloks fravænnede tyvekulds afkom fyldte altid den ene nyrensedede opvækststald. På grund af nødvendigheden af at undgå en unødvendig stor spredning i en parringsbloks indsættelsesvægte i opvækststierne blev en parringsblok altid delt i to fareblokundergrupper i henhold til kuldenes fødselsdatoer, som vist i tabel 4.2.

Opvækststald 6

Opvækststald 5

Halm- magasin			Sti- nummer	Halm- magasin		
Gang		Gang				
61	♀ ♀	♂ ♂	59	21	♀ ♀	♂ ♂
63	♂ ♂	♀ ♀	57	23	♂ ♂	♀ ♀
65	♀ ♀	♂ ♂	55	25	♀ ♀	♂ ♂
67	♂ ♂	♀ ♀	53	27	♂ ♂	♀ ♀
69	♀ ♀	♂ ♂	51	29	♀ ♀	♂ ♂
71	♂ ♂	♀ ♀	49	31	♂ ♂	♀ ♀
73	♀ ♀	♂ ♂	47	33	♀ ♀	♂ ♂
75	♂ ♂	♀ ♀	45	35	♂ ♂	♀ ♀
77	♀ ♀	♂ ♂	43	37	♀ ♀	♂ ♂
79	♂ ♂	♀ ♀	41	39	♂ ♂	♀ ♀
Forbindelsesgang						

Figur 3.1 Tylstrup avlsforsøgsstation,
to sektioner for opvækst

Afkommet fra en given ti-kulds fareblokundergruppe blev systematisk stratificeret inden for den nyrensedede opvækststal, således at der inden for hver sti aldrig fandtes helsøskende - med meget få uundgåelige undtagelser (tabel 4.1).

Da stationens kapacitet var et hundrede gyltekuld delt i fem parringsblokke à tyve hundyr, var det nødvendigt for etableringen af tilstrækkeligt uhildede skøn for genetiske og miljøbetingede parametre gennemsnitligt at producere $2\frac{1}{2}$ gyltekuld pr. far. Dette blev gennemført i henhold til tabellerne 7.1, 7.2 og 7.3. Der tilstræbtes derfor otte minimumbeslægtede fædre til kuldproduktionen inden for en parringsblok à tyve gyltekuld fra mindst beslægtede mødre. Dette bevirkede, at inden for en generation var antallet af stier med afkom fra fem med hinanden minimumbeslægtede fædre mest hyppig, men et mindre antal stier havde seks, syv og otte fædres afkom repræsenteret (eksempel vist i tabel 4.1).

Det skal her understreges, at de parameterskøn for den sociale rangstatus og dennes relationer til de få andre metriske egenskaber, det var muligt at registrere på denne forsøgsstation, refererer til de specifikke miljømæssige forhold, der rådede i forsøgsstationens to faringsstalde og to opvækststalde med deres specifikke semi-ad-libitum fodrings- og stimilmiljø.

Denne forsøgsstations miljøforhold er imidlertid i overensstemmelse med de sædvanlige miljømæssige retningslinier og forhold, der råder i svineproduktionen. Derfor er de parameterskøn for den sociale rangorden og de øvrige målte metriske egenskaber samt deres indbyrdes fænotypiske, miljømæssige og additiv genetiske sammenhænge repræsentative for almindelig produktionspraksis inden for svineproduktionen og kan anvendes inden for denne. For at undgå, at der i den praktiske svineproduktion udvikler sig en antagonistisk genetisk-miljøbetinget vekselvirkning, er det af stor betydning, at de miljømæssige forhold inden for stier, under hvilke stifællerne danner deres specifikke sociale hierarki under netop den givne fodringskonkurrencesituation, ikke er standardiseret mere, end hvad der er almindelig praksis.

Sammenfattende skal anføres, at årsagsfaktorerne ved grisenes rangordenformering inden for opvækststien er komplekse. Dette hierarki er igen forårsaget af spektret af sociale adfærdsvekselvirkninger mellem stifællerne i nøjagtig den aktuelle sti-fodringsituation. Ændres den, ændres også spektret af adfærdsvekselvirkninger.

Hvordan det enkelte dyr reagerer over for sine egne stifæller har også en kompleks årsagsbaggrund, hvis faktorer var virkende med forskellig vægt inden for hvert afsnit af svinets opvækstperiode fra individ til individ: a. det individuelle svins livshistorie ved dets konception i moderens bør som zygote, zygotens placering i moderens bør, fosterets udvikling frem til faring og pattegrisens placering på moderens patterækker efter faring og frem til fravænning samt grisens placering i opvækststien; b. de miljømæssige årsagsfaktorer inden for opvækststien, der igen vil præge de individuelle stifæller forskelligt, fordi hver stifælle har sin egen individuelle opvæksthistorie indtil indplaceringen i denne opvækststi (opvækstkonditionering). Alle disse årsagsfaktorer har deres egen specifikke genetiske baggrund.

4 YDRE FAKTORER, DER PÅVIRKER SVINET'S SOCIALE RANGFØLGE INDEN FOR OPVÆKSTSTIEN

Rækken af sociale samspil blandt svin i en gruppesituation er et vekselspil af en serie sociale adfærdsvekselvirkninger. De forskellige adfærdskomponentsammenhænge mellem svin, der etablerer rangfølgen mellem en gruppe stifæller af en given størrelse, er beskrevet af Hagelsø (1983). Vigtige og virksomme miljøbetingede faktorer, der påvirker stiens gruppesituation, er det generelle stimilmiljø, fodringsregiet og flokkens størrelse og sammensætning og dens mulige ændring gennem dyrenes vækstperiode. Som vigtige sociale indbyrdes påvirkningskomponenter mellem flokdyr diskuterer Hagelsø (1983) adfærdsaspekter, der spænder fra gensidig genkendelse og accept til voldsom angrebslyst og kampiver.

I det følgende skal nogle miljøbetingede faktorerers indflydelse på den sociale rangfølge under grisens opvækst diskuteres.

4.1 Grisens vægt ved indsættelsen i opvækststien

De grise, der tilhørte samme parringsblok, blev stratificeret ind i deres stier, så snart det sidste kuld i parringsblokken var fravænet. Tabellerne 4.1 og 4.2 skitserer dette.

Da de indbyrdes vekselvirkninger mellem stifællerne inden for opvækststien dannede grundlaget for optimering af et uhildet variationsstatistisk hierarkisk skøn for varians- og kovarianskomponenterne for de metriske egenskabers additive genvirkning og deres maternelle effekt, blev grisene indsat i stierne inden for opvækststaldene, som vist i eksemplet i tabel 4.1 for stierne nr. 79 og nr. 41. Grisenes afstammingsstratificering af fædre og mødre startede altid i opvækststaldenes stier nærmest forbindelsesgangen, stierne 1 & 39 og 41 & 79, figur 3.1. Afstammingsstratificeringen var optimeret således, at mindst fem fædres og mindst syv mødres afkom var stifæller (tabel 4.1), men frekvensen af seks fædres afkom og syv fædres afkom som stifæller var stor.

Tabel 4.1 Eksempel på afstammingsstratificeringen af stifallers fædre og mødre.
 Stald 6, opvækststald
 Table 4.1 Example of blocking penmates by their sires and their dams. Stable 6,
 growing house

Grisens		Nummer for grisenes		Kuldenes fødsels-	Grisens		Nummer for grisenes		Kuldenes
nr.	vægt, kg	mor	far	dato	nr.	vægt, kg	mor	far	fødsels-
3	18	54	694	8/4	4	18	54	694	8/4
9	23	96	787	8/4	12	21	96	787	8/4
18	25	78	603	8/4	32	20	3	795	9/4
27	18	3	795	9/4	42	22	69	797	9/4
38	20	69	797	9/4	57	20	129	877	11/4
49	19	129	877	11/4	84	20	23	603	14/4
81	24	23	603	14/4	110	22	46	603	17/4
107	22	46	603	17/4	134	23	30	603	19/4

otte seks
 forsk. forsk.
mødre fædre

otte seks
 forsk. forsk.
mødre fædre

Sti nr. 79, ornegrise

Gns.vgt.ved indsættelse = $21,1 \pm 0,97$ kg
 s for indsættelsesvægt = 2,74 kg
 Variationskoeff. for inds.vgt.,pct.=13,0
 Forskel mellem tungeste og letteste
 gris ved inds. = 7 kg

Sti nr. 41, sogrise

Gns.vgt.ved indsættelse = $20,8 \pm 0,56$ kg
 s for indsættelsesvægt = 1,58 kg
 Variationskoeff.for inds.vgt.,pct.=7,6
 Forskel mellem tungeste og letteste
 gris ved inds. = 5 kg

Tabel 4.2 Fødselsfordelingen og antal dyr ved stiindsætningen inden for de tyve parringsblokke med deres ialt fyrre fareblokundergrupper, 1980-1984
 Table 4.2 Birthdates and number of animals at penning within the twenty mating-blocks with their forty farrowing block subgroups, 1980-1984

Genera- tionsår	Parrings- bloknummer	Antal kuld	Kuldenes		Antal kuld	Kuldenes	
			fødselsdato	antal		fødselsdato	antal
1980-81	4-1	10	27/2-13/3	35/37	10	13/3-18/4	40/35
43 fædre med	4-2	10	21/5-29/5	36/48	10	30/5-20/6	36/50
2,4 første- gangskuld	4-3	10	1/8-7/8	28/41	10	8/8-23/9	32/31
pr. far	4-4	11	23/9-1/10	39/50	11	1/10-22/10	40/35
	4-5	10	14/12-26/12	39/41	10	26/12-12/1	44/37
1981-82	5-1	10	20/3-7/4	33/37	10	7/4-23/4	28/32
40 fædre med	5-2	10	3/6-15/6	41/40	10	18/6-23/6	33/26
2,5 første- gangskuld	5-3	10	22/8-4/9	36/38	10	4/9-22/9	43/36
pr. far	5-4	10	5/11-20/11	35/36	9	20/11-16/12	32/45
	5-5	10	21/1-30/1	45/30	10	30/1-12/3	42/33
1982-83	6-1	10	8/1-15/4	41/45	10	16/4-29/4	39/43
42 fædre med	6-2	9	23/6-11/7	28/32	9	26/6-21/7	37/37
2,3 første- gangskuld	6-3	10	5/9-22/9	34/43	10	24/9-22/10	24/45
pr. far	6-4	10	28/3-7/4	40/47	10	5/4-27/4	28/38
	6-5	10	27/5-6/6	39/33	9	8/6-6/7	45/42
1983-84	7-1	10	12/8-23/8	43/40	9	19/8-15/9	38/36
42 fædre med	7-2	9	2/11-18/11	25/27	7	22/11-12/12	23/27
2,2 første- gangskuld	7-3	8	12/1-23/1	39/30	9	22/1-6/2	36/38
pr. far	7-4	10	20/3-24/3	32/38	10	25/3-22/4	35/25
	7-5	11	4/6-15/6	32/30	9	15/6-26/6	36/40
20 parringsblokke		20 fareblokundergrupper med 720 orner og 763 sogrise			20 fareblokundergrupper med 711 orner og 731 sogrise		

I alt 390 førstegangskuld med 1431 orner og 1494 sogrise eller 7,5 første-kuldsgrise af begge køn ved stiindsættelsen ved 8 ugers alderen

Grundet fødsels- og fravænningsdatoens indflydelse på svinets sociale rangfølgestatus samt på svinets øvrige på forsøgssationen målte egenskaber blev alle disse egenskaber sammen med den sociale rangfølgestatus neutraliseret for indflydelsen fra (forskellene mellem) de fire forsøgsårs parringsblokke (LSM-procedure)

Owing to the effect on the social ranking order of the pig and on all the other recorded traits at the breeding experiment station by birth- and farrowing dates, all these characters including the social ranking order, were neutralized from the influence by (differences between) the mating-blocks within the four years by means of LSM-procedure.

Ved indsættelsen af de fravænnede grise i opvækststierne i staldene 5 og 6 blev det tilstræbt, at middelindsættelsesvægten blev

22 kg (to stieksempler vist i tabel 4.1), idet vækstperioden for beregning af svinenes individuelle daglige tilvækst i opvækststien var fra 25 kg til 90 kg levendevægt, og der således var en mindre forberedelsesperiode inden begyndelsen af den registrerede vækstperiode. Som det fremgår af indsættelseseksemplerne i stierne 79 og 41, tabel 4.1, blev der taget så meget hensyn som muligt til stifællernes individuelle forældrestratificering og samtidig tilstræbt mindst mulig varians for stifællers indsættelsesvægt. Af figur 3.1 og tabel 4.1 fremgår, at otte grise af samme køn, så fjernt beslægtet som muligt, var stifæller, og sogrise vekslede systematisk med ornegrise i de to opvækststaldes fire stirækker. På denne måde blev sogrisenes brunst forhalet, måske grundet trynekontakt med ornegrisene fra de to nabostier. Hver opvækststald rummede således dyrene fra en parringsblok med tyve kuld fra tilstræbt otte fædre med maksimalt 160 stykker afkom.

4.2 Andre metriske egenskabers indvirken på svinets rangfølge i opvækststien

Som følge af forældrestratificeringen var frekvensen af helsøskende blandt stifæller lav, og antallet af far-halvsøskendegrupper, repræsenteret i opvækststien, var mest typisk seks, som det fremgår af tabel 4.1. Grundet denne forældresystematik ved stiindsættelsen var vægtforskellen mellem den mindste og den største gris ret stor, mest typisk 6-7 kg levendevægt, nogle enkelte gange større. Tabel 4.1 demonstrerer forskellen i den relative variation i indsættelsesvægten mellem opvækststierne.

På grund af disse forhold havde stifællernes indsættelsesvægt en statistisk reel og i praksis almengyldig virkning på stifællernes sociale rangfølge ved omkring 70 kg levendevægt. Dette var diskuteret af Jonsson (1985), og i tabel 4.3 er anført de fænotypiske sammenhænge mellem den sociale rangfølge ved 65-80 kg levendevægt og de på forsøgsstationen registrerede metriske egenskaber fra grisens fødsel til dens afgang til avl eller slagtning.

Den stærke regressionsvirkning af grisens indsættelsesvægt i opvækststien på dens sociale rangklasse i stien ved 65-80 kg levendevægt må forstås således, at i svinets sociale rangplacering i opvækststien, når den når 65-80 kg levendevægt, indgår i mere eller mindre stærk grad ved sammenkædning en komponent fra stiindsættelsesvægten, som igen i stærkere eller svagere grad er påvirket af

Tabel 4.3 Sammenhæng mellem den sociale rangfølge ved svinets 65 kg - 80 kg levendevægt og nogle andre af dens registrerede egenskaber i dens vækstperiode

Table 4.3 Relationship between the social ranking order in pigs from 65 kg to 80 kg live weight and some other recorded characteristics in the pigs' growth period

Fænotypiske korrelationer mellem:

	Middel	s	Social rang- følge	Vægt ved 3 uger	Vægt ved 7 uger	Ind- sætt.- vægt	Fænotypiske regressionser på:
<u>777 ornegrise, 1980-84</u>							
Vægt v. fødsel,kg	1,47	0,19	-0,003	+ 0,52	+0,45	+0,24	b _{rangf./vgt.7} = -0,16 rangklasse; $P \leq 0,01$
Vægt v. tre uger,kg	5,71	0,71	-0,106	-	+0,65	+0,39	b _{rangf./vgt.ind.} = -0,07 rangklasse; $P \leq 0,01$
Vægt v. 7-uger (frav.),kg	14,0	1,61	-0,116	-	-	+0,57	b _{tilv./rangf.} = -4,7g dgl.tilvækst; $P \leq 0,01$
Vægt v. stiindsættelse,kg	22,4	4,07	-0,126	-	-	-	b _{5 -andr./rangf.} = -0,090 µg pr.g fedt; $P \leq 0,01$
Dgl.tilv.,25-90kg lev.v.g	676	55	-0,191	+0,014	+0,08	+0,07	b _{rangf./tilv.} = -0,008 rangklasse; $P \leq 0,01$
Soc. rang i stien,kl.enh.	4,36	2,24					b _{rangf./5 -andr.} = -0,94 rangklasse; $P \leq 0,01$
Kun hos orner: 5α-androst.i							
ornefedt, beregn. regres-	0,83	0,69	-0,29	+0,030	+0,02	+0,093	
sionsskøn(Jonsson et al.,							
1981)							

	Middel	s	Social rang- følge	Vægt ved 3 uger	Vægt ved 7 uger	Ind- sætt.- vægt	Fænotypiske regressionser på:
<u>823 sogrise, 1980-84</u>							
Vægt v. fødsel, kg	1,42	0,26	-0,04	+0,52	0,42	+0,24	b _{rangf./vgt.7} = -0,13; $P \leq 0,01$
Vægt v. tre uger, kg	5,59	0,97	-0,04	-	0,62	+0,37	b _{rangf./vgt.ind.} = -0,09; $P \leq 0,01$
Vægt v. 7-uger(frav.),kg	13,6	2,40	-0,14	-	-	+0,62	b _{tilv./rangf.} = -5,7; $P \leq 0,01$
Vægt v.stiindsættelse,kg	21,9	3,95	-0,16				b _{rangf./tilv.} = -0,011; $P \leq 0,01$
Dgl.tilv.,25-90kg lev.v.g	640	52	-0,25				
Soc.rang i stien,kl.enh.	4,42	2,28					

Når $r \geq 0,88$, så $P \leq 0,05$; når $r \geq 0,12$, så $P \leq 0,01$

grisens tidligere livshistorie. Grisens vægt ved indsættelsen i opvækststien er naturnødvendigt kædet sammen med dens kulds fødselsdato.

Tabel 4.3 demonstrerer den stramme sammenhæng, der i begge køn blev fundet mellem vægten ved fødsel, ved treugersalderen og ved fravæning ved syvugersalderen. De i tabellens højre side viste fænotypiske regressioner er alle - og for begge køn - signifikant forskellige fra nul med sandsynligheden 1:100.

Regressionseffekten ved dyrenes 65-80 kg levendevægt af henholdsvis 0,16 social rangklasse hos ornegrisene og 0,13 social rangklasse hos sogrisene pr. 1 kg syvugersvægtøgelse ved fravæning viser, at disse aldersvægte inden grisenes indsættelse i opvækststien har en betydelig indflydelse på svinets rangplacering under opvæksten. Ved at regressionskorrigere de sociale rangklasser for f.eks. indsættelsesvægtens indflydelse i opvækststien ville en ukendt del af den additiv genetiske kovarians mellem indsættelsesvægt og de sociale rangklasser skæres bort. Denne korrelations fænotypiske størrelse ville der kunne beregnes skøn for ved anvendelse af partiel regressionsteknik. En anvendt korrektion ville imidlertid være biologisk ukorrekt, da den sociale rangfølges fænotypiske varians og kovarians ville blive variationsmæssig beskåret. En af grundene til, at den daglige tilvækst ikke korrigeres for levendevægt ved forsøgets slutning, er tilstedeværelsen af en ret stor genetisk kovarians mellem disse to metriske mål.

Der eksisterer en biologisk positiv sammenhæng hos ornegrise ved kønsmodenhed mellem intensiteten af deres lugtsteroid 5 α -androstenon og deres sociale rangplacering i opvækststien, hvilket må tilskrives handyrets større eller mindre grad af maskulinitet i dets adfærd. Sammenhængen mellem ornegrisens lugtintensitet i spækket og dens indsættelsesvægt ved syvugersalderen er positiv signifikant, hvilket fremgår af tabel 4.3. De regressionseffekter i tabel 4.3, der er fælles for begge køn, viser ingen forskel i fortegn mellem orne- og sogrise.

I figurerne 4.1 og 4.2 er vist for henholdsvis ornegrise og sogrise regressionseffekten for den sociale rangfølge på syvugersvægten ved indsættelsen i opvækststien, og for den daglige tilvækst på den sociale rangfølge, der for sogrisene ikke er signifikant (figur 4.2).

For ornegrisene er desuden vist den stærkt signifikante regres-

sionseffekt af μg 5 α -androstenon i deres fedt på deres sociale rangfølge, som i den praktiske svineavl har betydning ved undladelse af kastration.

Figur 4.1 Den sociale rangfølge inden for den valgte standardstørrelse af otte grise: ornegrise, 1980-84

Figure 4.1 The social ranking order within the chosen standard pen size of eight pigs: boar pigs, 1980-84

Rangfølge:	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>Middel</u>
<u>1262 ornegrise inden for 178 stier, middel for de otte rangklasser</u>									

Antal dyr inden for rangstatus	147	171	162	180	164	166	148	124	
--------------------------------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	--

Klassemiddel for syvugersvægten, kg:

14,7	14,3	14,4	14,2	13,9	13,9	14,0	13,6	<u>14,13</u>
------	------	------	------	------	------	------	------	--------------

$b_{\text{rangfølge/syvugersvægten}} = -0,66 \pm 0,11$ rangklasse pr. 100 g syvugersvægt;
 $P \leq 0,001$, 6 frihedsgrader

Klassemiddel for daglig tilvækst, 25-90 kg levendevægt, g:

709	700	689	688	680	686	680	661	<u>687</u>
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------------

$b_{\text{daglig tilvækst/rangfølge}} = -5,4 \pm 0,91$ g daglig tilvækst pr. 1 rangklasse;
 $P \leq 0,001$, 6 frihedsgrader

5 α -androstenon i ornefedt, μg pr. g fedt.regressionsskønnet(Jonsson et al.,1981)

0,98	0,88	0,75	0,66	0,70	0,61	0,58	0,51	<u>0,709</u>
------	------	------	------	------	------	------	------	--------------

$b_{\mu\text{g } 5\alpha\text{-androstenon i ornefedt/rangfølge}} = -0,062 \pm 0,0074 \mu\text{g}$

5 α -androstenon pr. 1 rangklasse, $P \leq 0,001$, 6 frihedsgrader

Figur 4.2 Den sociale rangfølge inden for den valgte standardstistørrelse af otte grise: sogrise, 1980-84

Figure 4.2 The social ranking order within the chosen standard pen size of eight pigs: gilts, 1980-84

Rangfølge	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>Middel</u>
<u>1312 sogrise inden for 181 stier, middel for de otte rangklasser</u>									
Antal dyr inden for rangstatus	162	173	168	179	187	167	155	121	
<u>Klassemiddel for syvugersvægten, kg:</u>									
	14,6	13,9	13,7	13,8	13,6	13,7	13,8	13,8	<u>13,86</u>
^b rangfølge/syvugersvægten = -0,46±0,26 rangklasse pr. 100 g syvugersvægt; 0,05 < P < 0,10, 6 frihedsgrader									
<u>Klassemiddel for daglig tilvækst, 25-90 kg levendevægt, g:</u>									
	668	661	649	647	651	638	634	623	<u>646</u>
^b daglig tilvækst/rangfølge = -5,7±0,67 g ; P < 0,01, 6 frihedsgrader									

4.3 Stifællers fødselsdato

En alternativ regulering til ensstilling af svinene indbyrdes over for deres sociale rangplacering intra sti ville være - sammen med de øvrige analyserede metriske egenskaber - at regressionskorrigere for kuldenes forskelle i fødselsdato a. inden for parringsblokke à tyve kuld eller b. inden for fareblokundergrupper à ti kuld eller c. ingen regressionsudjævning (tabel 4.4).

Tabel 4.4 Helsøskende- og halvsøskendeintraklassekorrelationer for den sociale rangklasseformering inden for 120 stier med ornegrise, 1980-83

Table 4.4 Full and half sib intraclass correlations of the social ranking within 120 pens of boar pigs. 1980-83

755 ornegrise, afkom fra 219 kuld efter 95 fædre	Regressionskorrektio n for forskelle i kuldenes fødselsdatoer		
	ingen regressions-udjævning	inden for 12 parringsblokke	inden for 24 fareblokundergrupper
Linieeffekt	0,05±0,07	0,06±0,07	0,04±0,06
Den additive genvirkning	0,47±0,18	0,42±0,18	0,33±0,18
Den materielle miljøeffekt	0,07±0,07	0,08±0,07	0,12±0,08
Fejlvarians	0,40	0,44	0,51

Materialet fra 1980-83 blev benyttet til denne prøve på søsken-deintraklassekorrelationens påvirkelighed. Der blev benyttet 24 fare-blokundergrupper fra parringsblokkene 4-1 - 6-2 (tabel 4.2).

Af tabel 4.4 fremgår, at gruppen "parringsblok" - med sin belægning på tyve kuld - blev kontrasteret med gruppen "fareblokundergruppe" - med sin belægning på ti kuld (se strukturen i tabel 4.2). De for forskel i kuldenes fødselsdato ensrettede rangdata blev analyseret som afvigelser fra deres respektive gruppemiddel, dels "parrings-blokmiddel" og dels "fareblokundergruppemiddel". Forskellene mellem opvækststaldene 5 og 6 (figur 3.1) blev derved samtidig neutraliseret, idet G.L.M.-proceduren blev anvendt. Dyrematerialet i en given opvækststald blev indsluset fra sin respektive "parringsblok", der tømte sin respektive farestald med sine tilstræbte tyve kuld og fyldte en helt nyrenset opvækststald.

Derved fremkom intraklassekorrelationsforskellene, der er vist i tabel 4.4. Fædrenes halv søskendekorrelation hos de 755 ornegrise formindskedes fra $0,47 \pm 0,18$, ingen korrektion, over $0,42 \pm 0,18$ ved en G.L.M.-udjævning inden for gruppestørrelsen tyvekulds parringsblok til $0,33 \pm 0,18$, G.L.M.-udjævning inden for gruppestørrelsen ti kulds fareblokundergruppe. G.L.M.-udjævningen inden for årets fem parringsblokke à tyve kuld ansås for forsvarligt, da sammenligningen med intraklassekorrelationen $0,47 \pm 0,18$ for "ingen udjævning" kun viste en nedgang i heritabilitetsskønnet fra 0,47 til 0,42 med samme middelfejl. Skønnene for linieeffekt og kuldets miljøpåvirkelighed var upåvirket og med samme middelfejl. Fejlvariansen steg med fire procent.

Her skal forelægges den hypotese, at forskellen mellem de to heritabilitetsskøn, $h^2 = 0,47$ og $h^2 = 0,33$ i tabel 4.4, skyldes sammenkædningen af far-halv søskendegruppernes og -helsøskendegruppernes fødselsdatoer med disse kulds fravænningsvægt, der jo i tabel 4.3 har demonstreret en statistisk stærk signifikant korrelativ virkning på svinenes rangstatus inden for opvækststien. Gyltene, der dannede parringsblokke med standardstørrelsen tyve kuld (tabel 4.2), blev inden for hver parringsblok tilstræbt løbet af otte orner, idet der anvendtes parringssystemet "maximum avoidance of inbreeding" (Kimura & Crow, 1963). Dette bevirkede, at enhver af fareblokundergrupperne systematisk blev stratificeret henover en af de fire opvækststaldstirækker (figur 3.1), da alle stier i hver af de to opvækststalde blev stratificeret med afkom fra mindst fem, men for det meste seks fædre, da opvækststier fyldt op med kuldsøskende var

sjældne, hvilket er demonstreret i tabel 4.1.

Sådanne stier, der var placeret nordligst i stirækkerne (figur 3.1), bestod overvejende af overskydende kuldsøskende (opsamlingsstier) og indgik ikke i den statistiske analyse. Som følge af, at antallet af fædre inden for parringsgrupperingerne i de allerfleste tilfælde var otte, blev der etableret en vis overlapning med far-halvsøskendefamilier mellem til hinanden stødende nabofareblokundergrupper. Denne statistiske skævhed blev undgået med grupperingen "parringsblokke", men også reguleret ved hjælp af G.L.M.-proceduren.

Middelforskellen mellem kuldenes fødselsdatoer inden for parringsgrupperne var 18 dage. Da antallet af fædre til løbning af gyltene i hver parringsblok altid var otte, var middelantallet af far-halvsøskendefamilier inden for fareblokundergrupperne tæt på fire halvsøskendefamilier. Dette muliggjorde stratificeringen, der er illustreret i tabel 4.1.

4.4 Sogrises alder ved deres første brunst

I generationsåret 1982-83 blev 97 sogrise aldersbestemt inden for parringsblokkene 6-1, 6-2, 6-3 og 6-4 ved deres første brunst. På avlsforsøgsstationen var der gjort den iagttagelse, at kuldsøstre til orner med stærkere libido havde tidligere brunst, og ornegrise med stærkere libido havde højere rang.

Alderen ved første brunst blev derfor sat i relation til sogrisenes daglige foder, deres foderforbrug pr. kg tilvækst, deres daglige tilvækst, deres sociale rangfølge i opvækststien og forholdet mellem deres lange rygmuskelareal og deres sidespækmål bag ved deres sidste ribben. Det daglige foder og foderforbruget pr. kg tilvækst var det kun muligt at beregne for den respektive sogris som dens stis samlede foder delt med antallet af stifællerne.

Tabel 4.5 Relationen mellem alderen ved første brunst og fem andre egenskaber hos 97 sogrise. Parringsblokkene 6-1, 6-2, 6-3 og 6-4. 1982-83, fænotypiske korrelationer.

Table 4.5 Relation between 97 gilts' age at their first heat and five others of their measureable characteristics. Mating-blocks 6-1, 6-2, 6-3 and 6-4. 1982-83, phenotypic correlations

97 sogrise, 1982-83 95 frihedsgrader	Alder ved første brunst	Foderenheder pr. dag	Foderenheder pr.kg tilvækst	Daglig tilvækst	Areal af lange rygmuskel /sidespækmål
Social rangstatus	+0,03	+0,38	+0,32	- 0,16	+0,22
Alder ved første brunst	-	-0,10	-0,07	-0,003	+0,21
Foderenheder pr. dag	-	-	-	- 0,38	-
Foderenheder pr.kg tilvækst	-	+0,70	-	- 0,88	-

Når $r_{\text{fænotype}} = | 0,21 |$, $P < 0,05$; når $r_{\text{fænotype}} = | 0,27 |$, $P < 0,01$

Den biologiske sammenhæng af interesse er korrelationen mellem sogrisens alder ved første brunst og dens rangstatus, og avlsforsøgsstationens iagttagelse blev bekræftet, at med meget svagt stigende alder ved første brunst steg sogrisenes numeriske rangstatusværdi, hvilket betyder, at sogrisens rangstatus i opvækststien er vigende. Imidlertid er den registrerede fænotypiske sammenhæng særdeles svag; i praksis i opvækststien faldt rangstatus med 0,002 klasseenhed med en dags stigning i alder ved sogrisens første brunst.

Med stigende alder ved første brunst faldt foderforbruget pr. dag, foderforbruget pr. kg tilvækst og tilvæksten pr. dag. Som det fremgår af tabel 4.5, er disse tre sammenhænge langt fra signifikansgrænsen for $P < 0,05$. Den fænotypiske sammenhæng mellem alder ved første brunst og forholdet mellem areal af den lange rygmuskel og sidespækmålet nåede netop signifikansgrænsen $P < 0,05$.

At dette materiale for de 97 sogrise var en tilnærmelsesvis central stikprøve fra populationen, viser de tre nederste fænotypiske sammenhænge: den daglige tilvækst med foderenheder pr. dag og med foderenheder pr. kg tilvækst samt foderenheder pr. kg tilvækst med foderenheder pr. dag. Disse sammenhænge ligger tilnærmelsesvis nær deres forventningsværdier for moderpopulationen.

5 ANDRE FAKTORER, DER VIRKEDE PÅ NOGLE PÅ AVLSFORSØGSSTATIONEN REGISTREREDE EGENSKABER

5.1 Indavlsstigningen inden for besætningslinierne

For at nedbringe indavlsstigningen mest mulig inden for avlsforsøgsstationens kontrollinie og stabilisere den mod ukontrollabel genetisk drift blev dens far:mor-forhold sat til 1:1. Derfor bestod avlsforsøgsstationens halvsøskendefamiliemateriale udelukkende af selektionslinierne 1.2, 2.1 og 2.2, idet linien 1.1, der aldrig havde færre end tyve fædre og tyve mødre, var besætningens kontrollinie. (Jonsson & Bach, 1983).

Indavlsstigningen inden for kontrollinien ville derfor i ingen af dens generationer forventes at overstige $dF = 1/2N_e = 1/16$ mødre + $1/16$ fædre = $1/(16 \times 20) + 1/(16 \times 20) = 0,0063$ eller 0,6 pct. under tilfældig parring (f.eks. Lush, 1948).

Selektionslinierne bestod hver især aldrig af færre antal mødre end 25 gylte og aldrig af færre antal fædre end otte orner. Indavlsstigningen inden for en selektionslinie ville derfor i ingen af dens generationer forventes at overstige $dF = 1/2N_e = 1/16 \times \text{mødre} + 1/16 \times \text{fædre} = 1/(16 \times 25) + 1/(16 \times 8) = 0,0103$ eller 1 pct. Disse i antal forældre ekstremt begrænsede liniestørrelser optrådte imidlertid yderst sjældent.

For at nedbringe indavlsstigningen inden for de numerisk forholdsvis små avlslinier anvendtes den systematisk cirkulære løbeplan med parring af fjernest beslægtede avlsdyr inden for hver af de fire lukkede linier, som beskrevet af Kimura og Crow (1963).

Indavlsstatus for de statsanerkendte svineavlscentre var ved etableringen af avlsforsøgsbesætningen 1974-75 (besætningens generation -2, Jonsson & Bach, 1983), nået til 14,0 pct. indavl, når generation nul sættes ved oprettelsen af de statsanerkendte svineavlscentre år 1896 med $F = 0$ (Årsberetning om Det kgl. danske Landhusholdningsselskabs virksomhed 1896-97, 1897). Denne stigning er beregnet ud fra den empirisk fundne indavl 1934-1959 (Jonsson, 1960, 1965). Sættes avlsforsøgsbesætningens indavl ved dens etablering 1974 (dens generation -2, Jonsson & Bach, 1983) til $F = 0$, var den empirisk fundne indavl inden for besætningen i generation 4 (1980-81) fundet til $F = 4,3$ pct. (Jørgensen, 1987), og ved avlsforsøgsbesætningens generation 7 (1983-84) var indavlsstatus fundet til $F = 7,0$ pct. Middelindavlsstigningen pr. generation intra avlslinierne var

derfor empirisk fundet til $F/\text{generation} = 0,9$ pct. stigning i avlsforsøgsbesætningens homozygotigrad (Jørgensen, 1988), og stigningen holdt sig inden for forventningen.

Tabel 5.1 Indavlsstigningen i den genetisk lukkede avlsbesætning på avlsforsøgsstationen. Besætningens første otte år

Table 5.1 Increase in homozygosity within the genetically closed breeding herds at the breeding research station. The first eight years of the herds' history

Forældre til indkøbte dyr på 100 anerkendte avlscentre	Antal		Gns. ind- avlskoeff. procent		Indavls- stigning pr.gene- ration	
	ube- slægte- de for- ældre	beslæg- tede foræl- drepar	beslægt. foræl- drepar	besæt- ningen total	for- ven- tet	empi- risk
Generationerne 1971-73	659	4	$2,0 \pm 0,4$	$0,01 \pm 0,006$	0	
Generation -2: 1974-75	366	34	$2,3 \pm 0,1$	$0,20 \pm 0,04$	+ 0,34	+ 1,99
Generation -1: 1975-76	536	269	$1,0 \pm 0,1$	$0,34 \pm 0,03$	+ 0,34	+ 0,14
Generation 0: 1976-77	297	677	$1,2 \pm 0,1$	$0,82 \pm 0,1$	+ 0,34	+ 0,48
Generation 1: 1977-78	42	772	$0,90 \pm 0,1$	$0,85 \pm 0,1$	+ 0,34	+ 0,03

5.2 Homozygotistigningens betydning for fordelingen af avlsforsøgsstationens additive genvirkning

Homozygotistigningen er negligeret ved beregningen af den additiv genetiske varians for de forskellige metriske egenskaber, da en sådan moderat stigning i homozygotigrad ikke er fundet at have målbar virkning på registrerede metriske slagtekvallitetsegenskaber (f.eks. Hansson & Belić, 1967).

Proceduren "maksimal undgåelse af indavlsstigning" (Kimura & Crow, 1963) blev nøje overholdt ved anvendelsen af den cirkulære løbeplan ved parringen af avlsdyr. Derfor blev beregningen af den additiv genetiske varians og beregningen af det maternelle kuld miljø samt linieeffekten udført i henhold til modellen beskrevet af Jonsson (1965). Avlslinierne på forsøgsstationen var lukkede, men i undtagelsestilfælde blev ved problemer med et handyr en substitut sluset ind i vedkommende linie fra kontrollinien. Slægtskabet inden for og mellem avlslinierne kan derfor i princippet, men ikke empirisk, side-stilles med slægtskabsforholdene i kredsen af anerkendte svine-avlscentre. Slægtskabskoefficienten for den additiv genetiske varians har derved fået en størrelse, der er tilpasset de aktuelle forhold inden for dansk svineproduktion. Dette er vist i tabellerne 5.2 og 5.3 (Jonsson, 1965).

Tabel 5.2 Skøn for den relative fordeling af den additiv genetiske varians inden for avlsforsøgsbesætningen
 Table 5.2 Estimation of the relative distribution of the additive genetic variance within the breeding experiment herd

<u>Årsagskomponentens variationsområde</u>			
Mellem avlslinier	$\text{kov}_{(\text{ikke-søskende})}$	$= 1/4(0,02626 + 0,17507) = 0,0503$	
Mellem fædre inden for samme linie	$\text{kov}_{(\text{halvsøskende})} - \text{kov}_{(\text{ikke-søskende})}$	$= 1/4(1 - 0,02626)$	$= 0,2434$
" mødre parret med samme far inden for samme linie	$\text{kov}_{(\text{helsøskende})} - \text{kov}_{(\text{halvsøskende})}$	$= 1/4(1 - 0,17507)$	$= 0,2062$
" kuldsøskende af samme køn	$1 + r_{\varphi\delta} - \text{kov}_{(\text{helsøskende})}$	$= (1 + 0 - 0,5)$	$= 0,5000$
			1,0000

Tabel 5.3 Beregning af skøn for de fire årsagskomponenter (V_i), hvis sum er den fænotypiske varians inden for avlsforsøgsbesætningen
 Table 5.3 Method used for estimating the four causation components (V_i), which sum to the total phenotypic variance within the mean relationship situation of the breeding experiment herd

$V_{\text{linie}} = 0,0503$	$V_{\text{add.genv.}} + V_{\text{liniemiljø}} ;$	$V_{\text{liniemiljø}} = V_{\text{linie}} - (0,2068 V_{\text{far}})$
$V_{\text{far}} = 0,2434$	$V_{\text{add.genv.}} ;$	$V_{\text{add.genv.}} = 4,1079 V_{\text{far}}$
$V_{\text{kuld}} = 0,2062$	$V_{\text{add.genv.}} + V_{\text{kuldmiljø}} ;$	$V_{\text{kuldmiljø}} = V_{\text{kuld}} - (0,8472 V_{\text{far}})$
$V_{\text{intra kuld}} = 0,5000$	$V_{\text{add.genv.}} + V_{\text{individuel rest}} ;$	$V_{\text{individuel rest}} = V_{\text{intra kuld}} - (2,0539 V_{\text{far}})$
$V_{\text{fænotype}}$		$V_{\text{fænotype}}$

5.3 Årstider

Avlsforsøgsstationen var konstrueret således, at de registrerede egenskaber viste en dæmpet årstidsrytme. For at afprøve sæson-svingningerne, blev de fire første års afvigelser fra generations-middel beregnet for de tre traditionelle produktionsegenskaber, den daglige tilvækst, sidespækmålet og den lange rygmuskels tværsnits-areal bagved det sidste ribben. Deres afvigelseskonstanter er vist i tabel 5.4. Ialt indgik i denne periode 2983 individer af begge køn med gennemført normal vækstperiode. Årsrytmen i de tre sæson-svingninger var undersøgt for månederne november-februar, marts-juni og juli-oktober. Udsvingene var betydelige.

Avlsforsøgsstationens kapacitet er et hundrede moderdyr og fyrrer faderdyr og deres afkom, med plads til få dyrs udsving. Besætningens størrelse var derfor begrænset. En forsvarlig randomisering af avlsværdierne, der medgik til afvigelseskonstanterne a_1 , ville derfor næppe være tilfældet, og en ukendt del af den respektive egenskabs additive genvirkning ville derfor være indeholdt i disse a_1 -korrektionskonstanter og derved frataget de respektive egenskabers additive genvirkning. Grundet denne sammenkædning med avlsværdieffekterne, der er umulige at adskille fra de miljøbestemte sæsonkonstanter, blev en korrektion for årstidseffekt ikke udført.

Tabel 5.4 Årets rytme målt på de tre traditionelle metriske egenskaber. 1976-1980, begge køn
Table 5.4 Seasonal variation within year as measured on the three traditional metrical traits. 1976-1980, both sexes

Konstanter for årsrytme:			a_1		a_2		a_3	
Generation/år	$N_{\text{år}}$	n_{a_1}	1/11-28/2	n_{a_1}	1/3-30/6	n_{a_1}	1/7-31/10	
Dagl. 0 : 1976-77	<u>750</u>	<u>217</u>	- 2,090	<u>352</u>	+ 4,039	<u>181</u>	- 1,949	
til- 1 : 1977-78	<u>749</u>	<u>208</u>	- 6,992	<u>280</u>	- 6,467	<u>261</u>	+ 13,459	
vækst 2 : 1978-79	<u>740</u>	<u>251</u>	- 7,136	<u>283</u>	+ 18,757	<u>206</u>	- 11,621	
3 : 1979-80	<u>744</u>	<u>204</u>	+ 5,580	<u>203</u>	- 22,118	<u>337</u>	+ 16,538	
I alt individer: <u>2983</u>								
Side- 0 : samme			- 0,532		+ 0,441		+ 0,091	
spæk- 1 : periode			+ 0,155		+ 0,023		- 0,179	
mål 2 :			- 0,335		+ 0,2396		+ 0,0958	
3 :			+ 0,858		- 0,673		- 0,1845	
Den								
lange 0 : samme			+ 0,160		- 0,344		+ 0,503	
rygmu- 1 : periode			- 0,0006		- 0,557		+ 0,558	
skels 2 :			+ 0,170		+ 0,302		- 0,472	
areal 3 :			+ 0,667		+ 0,285		- 0,952	
$\sum_{i=1}^3 a_i(\text{intra generation}) = \underline{0,000}$								

5.4 Forskel i alder og forskel mellem de to opvækststalde

Da der hos flokdyr, især inden for afgrænset opvækstareal (opvækststi), naturnødvendigt vil dannes social rangfølge, særlig om adkomst til foderet, ønskede McBride et al. (1964) denne rangfølges virkning på væksten som vigtig produktionsegenskab kvantificeret. Disse forfattere stillede derfor deres spørgsmål modsat det i det foreliggende arbejde, idet de ønskede stiindsættelsesvægtens og den sociale rangfølges partielle regressionseffekt belyst på grisens vækst i stien inden for en given periode. Stiindsættelsesvægten og vækst i perioden blev derfor anset som to af flere uafhængige variable, der virker på en produktionsegenskab.

Ollivier (1981) gør opmærksom på, at da der ønskes beregnet populationsgenetiske skøn for en række produktionsvigtige egenskaber,

f.eks. social rangstatus, daglig tilvækst, 5 α -androgenon etc., alle på intra sti-basis, bør disse korrigeres for stiindsættelsesvægtens indflydelse. Webb (1982) advarer mod den sociale rangstatus' korrektion for stibegyndelsesvægtens effekt, såfremt den sociale rang delvis er en funktion af svinets vægt i al almindelighed og dermed stibegyndelsesvægten. Det er vanskeligt at beskrive den sociale rang ved en given afgangsvægt korrigeret for stibegyndelsesvægtens virkning, da en sådan situation ikke forekommer i produktionspraksis. Beregningsmæssigt vil en korrektion for stibegyndelsesvægt fjerne en ukendt grad af den sociale rangfølges additiv genetiske varians (Webb, 1982).

For at afprøve regressionseffektens størrelse på den sociale rangbedømmelses fænotypiske varians blev der udført tre prøvekorrigeringsprocedurer for materialet 1980-82. Resultaterne er vist i tabel 5.5.

Tabel 5.5 Den kvadrerede multiple korrelationskoefficient, R^2 , efter korrektion til a. middellevendevægt ved rangbedømmelsen, ornegrise, b. middellevendevægt ved rangbedømmelsen, sogrise, c. middellevendevægt ved stiindsættelsen og d. middelalder i dage ved rangbedømmelsen (ens fødselsdato)

Table 5.5 The squared multiple correlationcoefficient, R^2 , after adjusting to a. mean live weight at rank status, males, b. mean live weight at rank status, females, c. mean live weight at penning, and d. mean age in days at ranking (equal birth date for all litters)

G.L.M.-procedure intra parringsblokke:

den multiple determinationskoefficient

R^2

Korrigerig af 1331 orners sociale rangstatusklasser til middelvægt 69,4 $\pm$ 0,16 kg ved rangbedømmelsen; regressionseffekt

= 0,181

a. Korrigerig af 1388 sogrises sociale rangstatusklasser til middelvægt 63,5 $\pm$ 0,17 kg ved rangbedømmelsen; regressionseffekt

= 0,164

Korrigerig af 1331 orners sociale rangstatusklasser b. til middelstiindsættelsesvægt 23,9 kg, når rangmiddel var 4,40 klasser, og intercepts for inds.vgt. var 27,4 kg og for rang var 4,48 klasser; regressionseffekt

= 0,380

Korrigerig af 1331 orners sociale rangstatusklasser til middelfødselsdato, d.v.s. middelalder, og derefter som afvigelser fra deres respektive parringsblokmiddel af tilstræbt tyve søers førstegangskuld; regressionseffekt

= 0,059

En regressionskorrektur af rangbedømmelsens fænotypiske varians til materialets middellevendevægt ved rangbedømmelsen, middelscanningsvægten, reducerede den fænotypiske varians med henholdsvis 18 pct. hos ornegrisene og 16 pct. hos sogrisene, 2 pct. mindre hos sogrisene grundet deres lidt lavere regressionskoefficient. Denne noget drastiske reduktion af variansen for rangbedømmelsen skyldes, at svinets vægt, og derfor også dets størrelse, har en ret stor andel i dets sociale rangstatus. Det vil derfor være fejlagtigt at korrigere denne regressionsandel. Den fænotypiske varians, som indbefatter også den additiv genetiske varians, vil derved blive reduceret i henhold til størrelsen af den fænotypiske korrelation mellem social rang og levendevægt ved tidspunktet for denne rangbedømmelse eller et tidspunkt ikke langt derfra..

Samme problemstilling foreligger ved korrektionen af svinets sociale rangstatus til materialets middelstiindsættelsesvægt. Denne middelstiindsættelsesvægt var for perioden 1980-82 23,9 kg levendevægt hos ornerne (tabel 5.5). En sådan regressionskorrektur havde hos de 1331 orner en effekt på 38 pct. af den sociale rangfølges fænotypiske varians og blev derfor ikke gennemført grundet stiindsættelsesvægtens additiv genetiske samvariation med svinets rangstatus ved kønsmodenhed.

Den biologisk mest logiske korrigering må derfor være en regressionsjustering af individerne til samme fødselsdato, d.v.s. middelalder i dage. Individets alder ved et givet tidspunkt giver et udtryk for individets udvikling i dets metrisk målte egenskaber, men også individets reaktion over for en bedømmelse, som en rangstatusbedømmelse er. Regressionskorrigeringen af materialet for de 1331 orner i tabel 5.5 resulterede i en regressionseffekt på $R^2 = 0,059$. Heritabilitetsskønnene, baseret på halvsøskende- og helsøskendekorrelationer inden for 120 stier med ornegrise, resulterede i:

755 ornegrise afkom efter 219 kuld fra 95 fædre	Ingen korrek- tion	Justering til ens fødselsdato	
		inden for tyve parringsblokke	inden for fyrre fareblokunder- grupper
Den additive gen- virkning, pct.	47 ±18	42 ±18	33 ±18
Det maternelle miljø, pct.	7 ±7	8 ±7	12 ±8

Da der altid vil være miljøforskelle mellem tidspunkterne, når sådanne rangbedømmelser er foretaget, blev rangdataerne analyseret som afvigelser fra deres respektive parringsblokmiddel af tilstræbt tyve kuld.

I det oprindelige datasæt (tabel 4.2) blev svinenes sociale rangstatus justeret til ens fødselsdato, d.v.s. middelalder i dage intra den respektive parringsblok ved en given uges rangbedømmelses sidste dag, der altid var en fredag. En aldersjustering på den sociale rangfølge er en biologisk mere korrekt justering på svinets psykiske status end en vægtkorrektion. Et individs alder er et udtryk for dets psykiske og fysiske udvikling, og dyret har en given vægt ved denne alder som funktion af sin udvikling. Ved denne justering transformeredes rangstatusmaterialet også nærmere normalitet i lighed med McBride et al.'s (1964) procedure.

Grundet de to opvækststaldes varierende virkning på de metriske egenskaber, og da en given opvækststald altid rummede en given tyvekuldsparringsblok, blev den daglige tilvækst, den lange rygmuskels areal og sidespækmålet, korrigeret for deres respektive opvækststaldefekt ved anvendelse af G.L.M.-proceduren og videreanalyseret som afvigelser fra deres respektive parringsblokmiddel af tilstræbt tyve kuld.

Dyrematerialet fra en given parringsblok af tilstræbt tyve kuld (tabel 4.2) i en af opvækststaldene, stald 6 eller 5 (figur 3.1), blev rangstatusbedømt i løbet af en uge i dagene tirsdag til fredag, når denne parringsbloks individer nåede en middellevendevægt af ca. 77 kg, d.v.s. med en variationsbredde fra ca. 65 kg til ca. 80 kg med få dyr med de ekstreme vægte. Alderen ved rangstatuskonstateringen intra sti blev derfor sat ved fredagsdatoen i den givne uge, når stiernes rangfordeling for pågældende parringsbloks dyremateriale i den pågældende opvækststald var konfirmeret. Et individs alder ved dets sociale rangstatus intra sti var derfor alderen i dage på denne fredag. Dyrematerialets rangbedømmelsespoints intra sti fra 1 til 8 (i enkelte tilfælde 6, 7 eller 9) blev således justeret for forskelle i fødselsdato inden for de tyve parringsblokke af tilstræbt tyve kuld (tabel 4.2) og videreanalyseret som afvigelser fra deres respektive parringsblokmiddel, som også var deres opvækststaldmiddel.

Den lange rygmuskels areal bag ved det sidste ribben og sidespækets tykkelse var forinden blevet regressionskorrigeret til middel-

scanningsvægt intra dyrenes respektive parringsblok (G.L.M.-procedure).

Udjævningen ved hjælp af G.L.M.-metoden af virkningen fra kuldenes fødselsdatoforskelle inden for parringsblokgrupperingerne og udjævning af opvækststi-, d.v.s. parringsblok- og tildels også årstidsforskelle (tabel 5.4), fjernede således virkningen fra kuldenes forskel i alder og virkningen fra de andre nævnte faktorer på svine- nes sociale rangfølge intra opvækststierne ikke blot inden for hver generation, men også mellem generationerne (mellem årene). Dette bevirkede, at der kunne beregnes tilnærmelsesvis statistisk uhildede skøn for kuldenes helsøskendevarianskomponenter og fædrenes halv søskendevarianskomponenter.

6 FÆNOTYPENS OPDELING

6.1 Forskel mellem køn

En veldokumenteret forskel findes mellem de to køn i alle metriske egenskaber, f.eks. for den daglige tilvækst, den lange rygmuskels areal og sidespækmålet. I regressionsanalysen i afsnit 4.2 er vist en signifikant forskel mellem regressionsfunktionerne hos ornegrise og sogrise for disse funktioners styrke på syvugersvægten forud for indsættelsen i opvækststien og for den daglige tilvækst (figurerne 4.1 og 4.2). Denne forskel mellem regressionskoefficienterne kan skyldes biologiske årsager (Jonsson, 1965).

6.2 Den additiv genetiske sammenhæng mellem nogle metriske egenskabers fænotypiske præstation hos ornegrise og sogrise

Falconer (1952) forklarer vekselvirkningen mellem arv og miljø for en given egenskab således, at såfremt denne egenskabs genotyper kun optræder i to forskellige miljøer, kan vekselvirkningen udtrykkes gennem den genetiske korrelation mellem de fænotypiske præstationer i disse to miljøer ved et path-coefficient-system. Robertson (1959) udviklede denne tese videre, idet han understregede det utilstrækkelige ved konstatering af vekselvirkning blot at teste signifikansen af dens varianskomponent ved benyttelsen af nul-hypotesen. Robertson (1959) argumenterede for beregning af et udtryk til vurdering, hvorvidt en sådan vekselvirkning har en biologisk mening. Robertson (1959) anbefaler variansanalysen til beregning af skøn for vekselvirkningen mellem fænotyper ordnet intra deres familier og repræsenteret i begge miljøer. I varianskomponenten for vekselvirkningen er den genetiske korrelation mellem præstationerne i de to miljøer indeholdt, og skøn for dens størrelse kan således beregnes (f.eks. Jonsson, 1971).

For at få et enkelt udtryk for sammenhængen mellem ornegrise og sogrise hos de undersøgte metriske egenskaber, blev den fænotypiske korrelation beregnet mellem de to køns halvsvøskende-least-squares' - middeltal for seks metriske egenskaber (produkt-moment-korrelationer, 48 frihedsgrader) og gav følgende resultat:

Produkt-moment-korrelation mellem ornegrises og sogrises halvsøskende-least-squares' middeltal

$r_{\frac{1}{2}\text{søsk.middel}}$		$r_{\frac{1}{2}\text{søsk.middel}}$
Vægt ved fødsel = 0,70	Gns.daglig tilvækst	= 0,66
Vægt ved tre uger = 0,60	Lange rygm. areal/sidesp. tykk.	= 0,04
Vægt ved 7 uger = 0,78	Social rangorden	= 0,38

For 48 frihedsgrader: $P \leq 0,05$ for $r = 0,28$ og $P \leq 0,01$ for $r = 0,36$

Kemphorne (1957) benævner en sådan korrelation mellem egenskabers middelværdier et "ruskomsnusk" (hogde-podge) af et mål for sammenhæng mellem væsentlige parameterskøn, fordi den observerede produkt-moment-korrelation, foruden varians- og kovarianskomponenterne for de to egenskabers årsagsfaktorer, også indeholder tilfældighedernes to fejlvarianser og -kovarianser.

Den laveste produkt-moment-korrelation mellem de to køns halvsøskende-least-squares'-middeltal fandtes hos forholdet mellem den lange rygmuskels tværsnitsareal og sidespæktykkelsen, d.v.s. $r_{\frac{1}{2}\text{søsk.middel}} = 0,04$. Denne lave, insignifikante værdi må tilskrives den signifikante varianskomponent for vekselvirkningen mellem fædre og de samme fædres afkom af begge køn (tabel 6.1). Egenskabens genetiske korrelation mellem fædres ornegriseafkom og sogriseafkom var tilsvarende lav, $r_{G(\delta\delta \times \varphi\varphi)} = 0,417 \pm 0,22$ ($0,05 \leq P \leq 0,10$, ikke signifikant forskellig fra nul).

Den næstlaveste produkt-moment-korrelation var $r_{\frac{1}{2}\text{søsk.middel}} = 0,38$ mellem fædrenes L.S. middel for deres ornegriseafkom og deres sogriseafkom for deres sociale rangstatus i deres respektive stier separeret fra hinanden blandt ubeslægtede stifæller. Af tabel 6.1 fremgår, at den sociale rangfølges additiv genetiske korrelation mellem stiseparerede ornegrise og sogrise er fundet til $r_{\text{genv.}(\delta\delta \cdot \varphi\varphi)} = 0,52 \pm 0,16$. Denne korrelative sammenhæng er i henhold til sin middelfejl stærkt signifikant forskellig fra nul ($0,001 \leq P \leq 0,002$). Dens styrke må udlægges således, at der vitterligt er fundet signifikant additiv genetisk samhörighed mellem ornegrises og sogrises opførsel i en floksituation, her testet i et fodringsadfærdsmiljø, der har en logisk biologisk basis, da helsøskende er halvtreds procent beslægtede. Kvadreres denne genetiske korrelation ($r_{\text{genv.}\delta\delta \cdot \varphi\varphi, \text{rangfølge}}^2 = 0,266$), og udtrykkes sammenhængen procentuelt, er i dette materiale og med begge køn stiadskilt kun syvogtyve procent af det ene køns totale fænotypiske variation i den sociale rangfølge i en fodringssituation med

Tabel 6.1 Den additiv genetiske korrelation mellem ornegrise og sogrise hos syv metriske egenskaber

Table 6.1 The additive genetic correlation between boar pigs and gilts in seven metric traits

	Intraklasse- korrelation inden for <u>fædrene:</u>	Varianskomponent for vekselvirkning mellem de to køn <u>og deres fædre</u>	Additiv genetisk korrelation mellem de to <u>køn intra fædre</u>
	^t halvsøsk.(♂&♀)		Formel, se afsnit 1.4
			<u>P</u>
<u>1980-84, 68 fædre</u>			
Social rangfølge intra sti	0,1035	0,0125	0,515±0,16; 0,001 ≤ 0,002
<u>1980-83, 51 fædre</u>			
Vægt ved fødsel	0,136	0,000047	1,002±0,12; 0,0005≤0,001
Vægt ved tre uger	0,018	0,0043	0,769±0,97; 0,4≤0,6
Vægt ved syv uger	0,098	-0,0661	1,006±0,18; 0,0005≤0,001
Daglig tilvækst	0,110	-47,8	1,006±0,16; 0,0005≤0,001
Lange rygm.areal/sidesp.	0,121	1,190	0,417±0,22; 0,05≤0,10
Selektionsindeks:dagl.tilv., lange rygm.areal & sidespæk	0,045	10,64	0,696±0,42; 0,05≤0,10

k_i-koefficienter for de respektive varianskomponenter 1980-84: da egenskaberne var inddelt i grupper grundet forskellig regressionsjustering, f.eks. 3,76 kuld; 2,44 kuld x køn; 10,14 far (kønnene adskilt); 22,38 far (kønnene samlet); 10,82 far x køn

trugfodring af ubeslægtede svin af samme køn og ved kønsmodenhed direkte lineært korrelativt forbundet med det andet. Basis for denne sammenhæng er, at de to køn er halvtreds procent beslægtet. De øvrige prøvede egenskaber i tabel 6.1 viste en lignende stærk additiv genetisk samvariation mellem de to køn med undtagelse af de to sammensatte egenskaber for graden af kødfylden. Tabel 6.1 demonstrerer tydeligt, at den additivt genetiske korrelation mellem ornegrise og sogrise giver et mere præcist udtryk for de to køns samhørighed hos en given egenskab end denne egenskabs intraklassekorrelation mellem halvsøskende til trods for, at far-variationskomponenten indgår i begge udtryks beregning. Tabellen demonstrerer også, at når skønnet for variationskomponenten for vekselvirkning mellem de to køn er nul, er den genetiske korrelation mellem de to køn lig med én (Robertson, 1959). Dette er tilfældet for fødselsvægten. De negative variationskomponenter for vekselvirkningen skyldes stikprøvevariation grundet det begrænsede antal frihedsgrader, da r^2 i biologien ikke kan overstige et hundrede procent.

Biologisk interessant ville den additiv genetiske korrelation mellem ornegrise og sogrise være med de to køn som stifæller. Dette er imidlertid praktisk urealistisk grundet den uønskede bedækning ved kønsmodenhed.

Resultaterne i tabellerne 4.4 og 6.1 var således årsagen til, at den materielle miljøeffekt og den additive genvirkning blev analyseret for de to køn adskilt.

6.3 Den additive genvirkning og den materielle miljøeffekt

Datamaterialets bruttomængde for perioden 1980-84 er vist i tabel 4.2. I henhold til resultaterne i sektionerne 6.1 og 6.2 blev materialet videreanalyseret adskilt for ornegrise og sogrise. Materialet for den sociale rangfølge blev justeret til ens fødselsdato intra de respektive parringsblokke (d.v.s. de respektive staldsektioner for opvækst) og derefter videreanalyseret som afvigelser fra deres respektive staldsektionsmiddel (d.v.s. parringsblokmiddel).

Da afkommet inden for en given parringsblok med tyve kuld gennem hele vækstperioden efter fravænnning var fordelt i de tyve stier i en af de to opvækststalder, blev alle øvrige metriske egenskaber for tilvækst, vægt ved en given alder, arealet af den lange rygmuskel og

Tabel 6.2 Den additive genvirkning og den maternelle effekt
 Table 6.2 The additive gene action and the maternal effect

<u>Fire generationer:</u> <u>intra selektions-</u> <u>linier, 1980-84</u>	<u>I procent:</u>	<u>51 fædres ornegriseafkom</u>		<u>51 fædres sogriseafkom</u>	
		<u>add.genvirkn.</u>	<u>maternel effekt</u>	<u>add.genvirkn.</u>	<u>maternel effekt</u>
Social rangfølge, intra sti ved 60-70 kg levendevægt		46,5±15,7	10,9± 7,9	25,7±11,7	9,9± 7,6
Vægt ved fødsel		10,6± 7,5	21,7±11,5	21,1±10,6	26,8±12,9
Vægt ved tre uger		0	45,3±15,8	0	34,3±14,5
Vægt ved syv uger		4,6± 4,9	41,6±15,6	20,7±10,5	32,4±14,2
Vægt ved indsættelse i sti		61,1±17,9	46,1±15,9	68,9±19,2	20,4±12,6
Daglig tilvækst		23,7± 8,2	11,7± 8,2	36,8±14,0	5,0± 6,4
Lange rygmuskelareal		21,2±10,6	6,9± 6,7	22,3±10,9	2,7± 1,8
Sidespæktykkelse		38,2±14,2	2,8± 5,8	34,7±13,6	10,6± 7,8
Lange rygm./sidespæktykk.		38,7±14,3	1,9± 5,7	39,7±14,5	2,9± 5,9
Indeks: dgl.tilv.,lange rygm.areal & sidespæk		18,1± 9,8	9,7± 7,6	13,9± 8,6	6,1± 6,5
Ornelugtstoffet 5 α -androst- non i ornespæk		80,5±20,6	-5,1± 6,2	-	-
Ornelugtstoffet 5 α -androst- non kombineret med panelbe- dømmelse: indeks		62,0±18,1	4,5 6,1	-	-

k₁-koefficienter for de respektive varianskomponenter

	<u>Ornegrise</u>	<u>Sogrise</u>
for liniekomponenten	204,7	202,7
for farkomponenten	14,6; 11,9	14,5; 11,8
for kuldkomponenten	4,47; 4,12; 3,78	4,49; 4,19; 3,65

sidespækmålet også analyseret videre som afvigelser fra det respektive staldsektionsmiddel for opvækst (G.L.M.-procedure) (se tabel 5.5 for reduktion i totalvariansen).

De metriske egenskaber blev videreanalyseret som afvigelser fra deres respektive parringsblokmiddel og ikke som afvigelser fra deres respektive fareblokundergruppemiddel (se tabel 4.4) som følge af de i denne tabel viste resultater for halv- og helsøskendekorrelationerne for deres additive genvirkning og den maternelle miljøeffekt hos den sociale rangfølge inden for 120 stier med ornegrise.

Ved at stille betingelsen, at fædrene inden for de tre linier skulle stille afkom fra mindst to mødre med mindst to ornegrise og to sogrise i kullet, opnåede materialet følgende struktur for hvert køn for sig:

Ornegriseafkom

	Frihedsgrader	k_1 -konstanter for de forventede middeldkvadrater		
		Årsagsgruppering: Linie	Far	Mor
Individer	616-1 = 615			
Selektionslinier	3-1 = 2	$k_6=205$	$k_5=14,6$	$k_3=4,48$
Fædre/linier	51-3 = 48		$k_4=11,9$	$k_2=4,12$
Mødre/fædre	158-51 = 107			$k_1=3,78$
Individer/kuld	616-158= 458			

Sogriseafkom

	Frihedsgrader	k_1 -konstanter for de forventede middeldkvadrater		
		Årsagsgruppering: Linie	Far	Mor
Individer	609-1 = 608			
Selektionslinier	3-1 = 2	$k_6=203$	$k_5=14,5$	$k_3=4,49$
Fædre/linier	51-3 = 48		$k_4=11,8$	$k_2=4,19$
Mødre/fædre	159-51 = 108			$k_1=3,65$
Individer/kuld	609-159= 450			

Af tabel 6.2 fremgår, at heritabilitetsskønnet for den sociale rangstatus intra sti med ornegrisene og sogrisene stiadskilt viste stor forskel mellem de to køn:

Den sociale rangstatus intra sti, kønnene stiadskilt

Afkom efter 51 fædre

	<u>Ornegrise</u>	<u>Sogrise</u>
Heritabilitet, pct.	$46,5 \pm 15,7$	$25,7 \pm 11,7$
Moderens maternelle miljøvirkning, pct.	$10,9 \pm 7,9$	$9,9 \pm 7,6$

Heritabilitetsskønnet for rangstatus intra sti var signifikant hos begge køn på basis af skønnenes middelfejl, hos ornegriseafkommet med sandsynligheden $0,002 \leq P \leq 0,01$ og hos sogriseafkommet med sandsynligheden $0,02 \leq P \leq 0,05$. Skønt sogrisesenes heritabilitetsskøn opnåede en værdi, der var 45 pct. lavere end ornegrisesenes fra de samme fædre, viste t-værdien for kønsforskellen kun sandsynligheden $0,2 \leq P \leq 0,4$, der ligger langt fra signifikansgrænsen 1:20.

Manglen på signifikans for forskellen mellem de to køns heritabilitetsskøn for rangstatus skyldes materialets begrænsede omfang og dermed det begrænsede antal frihedsgrader for fædre. Forskellen mellem parameterskønnene hos de to køn viste imidlertid en så markant gentagelse, at en reel biologisk forskel mellem ornegrise og sogrise med hensyn til ekspressiviteten af deres additive genvirkning i denne egenskab må forventes at eksistere.

Der er således fundet en biologisk reel forskel mellem ornegriseafkommet og sogriseafkommet for heritabilitetsskønnet for svinets rangstatus intra sti, når kønnene er stiadskilte. Det er meget usandsynligt, at denne forskel skulle skyldes stikprøvevariation eller genetisk drift hos hunddyrene, da denne egenskab har demonstreret en statistisk signifikant additiv genetisk variation hos begge køn. Endvidere er skønnet for den maternelle miljøvirkning hos kuldene ens for rangstatus hos de to køn, og additiv genetisk og maternel miljøindflydelse hos de øvrige egenskaber demonstrerer ingen reel forskel mellem sogriseafkom og ornegriseafkom fra fælles fædre.

<u>Fædres</u>	<u>ornegriseafkom</u>	<u>sogriseafkom</u>
<u>Daglig tilvækst</u>		
Heritabilitet, pct.	23,7 ± 8,2	36,8 ± 14,0
Maternel miljøeffekt, pct.	11,7 ± 8,2	5,0 ± 6,4

Forskel mellem heritabilitetsskønnene og den maternelle miljøeffekt er påvist mellem de to køn hos den daglige tilvækst, dog ikke så drastisk som hos den sociale rangstatus (side 64 nederst).

Grundet de specielle opstaldningsforhold på forsøgsstationens to opvækststalde, hvor stier med ornegrise regelmæssigt veksler med stier med sogrise (se figur 3.1), fremlægges hypotesen, at forskellen mellem kønnene i parameterskønnet for den additive genvirkning kan skyldes den nabovirkning, der opstår ved, at sogrisesene i deres

opvækstperiode ved to stiafgrænsninger er naboer til ornegrisene i deres opvækstperiode. Dette bevirker først og fremmest, at sogrisenes kønsmodenhed forhales med op til to uger, men kunne også bevirke en undertrykkelse - eller mindskelse - af det statistiske udtryk for deres additive genvirkning på deres sociale rangstatus og således bevirke forskellen mellem de to køns heritabilitetsskøn for denne adfærdsegenskab, som har en ikke ubetydelig psykisk komponent.

7 KOVARIANS MED ANDRE EGENSKABER

Bedømmelsen af rangens statusfølge intra sti forløb - grundet sti- og trugstørrelsen - fra rangklasse 1, d.v.s. den mest dominante status, til rangklasse 8, d.v.s. den mest vigende status. Derfor er alle korrelationerne i tabellerne 7.1, 7.2 og 7.3, der tilkendegiver en biologisk positiv sammenhæng mellem svinenes stigende dominans intra opvækststien og de øvrige registrerede egenskaber, negative.

7.1 Sammenhænge hos ornegrise og sogrise

Resultaterne i de tre tabeller 7.1, 7.2 og 7.3 viser, at en middelgris i rangklassen dominant adfærd ved en levendevægt på 60-85 kg i en fodringssituation ikke har fordel i sin rangstatus på grund af sin vægt ved fødsel. Hos både ornegrise (f.eks. tabel 7.2, $r_{\text{fænotype}} = +0,004$, ikke signifikant) og hos sogrisene (f.eks. tabel 7.3, $r_{\text{fænotype}} = -0,02$, ikke signifikant) er sammenhængen indifferent. Bemærkelsesværdigt er fødselsvægtens biologisk negativt additiv genetiske funktion på den sociale rangfølge ved svinets kønsmodenhed ved ca. 80 kg levendevægt. Denne sammenhæng er stærkt statistisk sikret i begge køn (hos ornegrisene: $r_{\text{gen.}} = +0,57 \pm 0,23$, $P < 0,05$, men hos sogrisene: $r_{\text{gen.}} = +0,71 \pm 0,17$, $P < 0,001$). Disse to genetisk stærke sammenhænge kan næppe skyldes stikprøvevariation, da begge køn følges ad. De to genetiske korrelationer betyder i selektionshenseende, at ensidigt udvalg til avl for næste generation på basis af høj fødselsvægt ikke blot bidrager til modereret adfærd i stisituationen, men har indflydelse på racernes generelle aggressivitetsniveau i vigende retning.

Allerede treugersvægten influerer ornegrisens sociale adfærd ved kønsmodenhed i biologisk positiv dominerende retning (negativ funktion) til trods for den udviklingsmæssigt store afstand fra ornens kønsmodenhed, der indtræder ved omkring 80 kg levendevægt ($P < 0,05$ i tabellerne 7.1 og 7.2). Stigende vægte under diegivningsperioden, d.v.s. vægtene ved treugers og ved syvugers alderen (fravænnings), og endvidere vægten ved indsættelsen i opvækststien, bidrager fænotypisk til både ornegrisens og sogrisens dominante adfærd blandt stifæller. Sammenhængen er dog hos begge køn lidt mere markeret ved de højere aldre ved syv uger og ved stiindsættelsen ($P < 0,01$, tabellerne 7.2 og 7.3).

Tabel 7.1 Fænotypisk og genetisk sammenhæng mellem den sociale rangfølge (dominans-eftergivenhedsvekselspil) og nogle produktionsegenskaber, indbefattet 5 α -androstenonstyrken (ornelugten) i ornespæk

Table 7.1 Phenotypic and genetic relationship between social ranking (dominance-subordinance relationship interplays) and some production characters including 5 α -androstenone (boar taint)

<u>Fire generationer</u> <u>intra selektions-</u> <u>linier, 1980-84</u>	<u>Korrelationer</u> <u>Frihedsgrader:</u>	<u>Ornegrise</u>	
		intra kuldmiljø: fænotypisk 458	intra fædres halvsøsk.grupper: additiv genetisk 48
<u>Social rangfølge</u>	x vgt.ved fødsel	+0,04 ikke sign.	+0,57 $\pm$ 0,23; P<0,05
intra sti ved	x vgt.ved 3 uger	-0,09 P<0,05	0
60-70 kg levende-	x vgt.ved 7 uger	-0,03 ikke sign.	-0,28 $\pm$ 0,22; 0,2<P<0,4
vægt	x vgt.v.stiinds.	-0,03 ikke sign.	-0,22 $\pm$ 0,068; 0,002<P 0,01
	x dgl.tilvækst	-0,16 P<0,01	-0,60 $\pm$ 0,18; P<0,001
	x langrygm.areal	-0,04 ikke sign.	-0,104 $\pm$ 0,11; 0,2<P<0,4
	x sidespæktykk.	-0,11 P<0,05	-0,49 $\pm$ 0,19; 0,01<P<0,05
	x langrygm.areal /sidespæktykk.	+0,09 P<0,05	+0,40 $\pm$ 0,057; P<0,001
	x indeks:dgl.tilv., langrygm.areal & sidespæktykk.	-0,08 ikke sign.	-0,11 $\pm$ 0,13; 0,4<P<0,6
	x ornelugtstoffet 5 α -androst.i spæk, regr.skøn: μ g pr. g spæk	0,05 ikke sign.	-0,59 $\pm$ 0,135; P<0,001
	x 5 α -androst. i ornesp.,regressions- skøn: μ g pr. g spæk x 5 α -andr.pr.g spæk		
	counts per minute(cpm)	-0,93 P<0,001	-0,96 $\pm$ 0,013; P<0,001

k_i-koefficienterne for de respektive varianskomponenter

	<u>Ornegrise</u>	<u>Sogrise</u>
For liniekomponenten	204,7	202,7
For farkomponenten	14,6; 11,9	14,5; 11,8
For kuldkomponenten	4,47; 4,12; 3,78	4,49; 4,19; 3,65

		<u>Sogrise</u>	
<u>Fire generationer:</u>	<u>Korrelationer</u>	intra kuldmiljø: <u>fænotypisk</u>	intra fædres halvsøsk.grupper: <u>additiv genetisk</u>
<u>intra selektions-</u> <u>linier, 1980-84</u>	<u>Frihedsgrader:</u>	<u>450</u>	<u>48</u>
<u>Social rangfølge</u>	x vgt.ved fødsel	-0,08 ikke sign.	+0,71 ± 0,17; $P \leq 0,001$
intra sti ved	x vgt.ved 3 uger	-0,05 ikke sign.	0
60-70 kg levende-	x vgt. ved 7 uger	-0,09 $P \leq 0,05$	+0,27 ± 0,27; ikke sign.
vægt	x vgt.v. stiinds.	-0,11 $P \leq 0,05$	+0,15 ± 0,089; $0,05 \leq P \leq 0,10$
	x dgl.tilvækst	-0,27 $P \leq 0,01$	-0,26 ± 0,27; $0,2 \leq P \leq 0,4$
	x langrygm.areal	+0,05 ikke sign.	+0,84 ± 0,05; $P \leq 0,001$
	x sidespæktykk.	-0,04 ikke sign.	-0,41 ± 0,24; $0,05 \leq P \leq 0,10$
	x langrygm.areal		
	/sidespæktykk.	+0,06 ikke sign.	+0,60 ± 0,07; $P \leq 0,001$
	x indeks: dgl.tilv.,		
	langrygm.areal		
	& sidespæktykk.	-0,09 $P \leq 0,05$	+0,83 ± 0,07; $P \leq 0,001$

Ornegrise

Når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,092$, så $P \leq 0,05$; når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,122$, så $P \leq 0,01$

Sogrise

Når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,093$, så $P \leq 0,05$; når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,120$, så $P \leq 0,01$

Tabel 7.2 120 fænotypiske korrelationer mellem seksten metriske egenskaber hos 789 ornegrise, afkom efter 68 fædre, hvoraf sytten fædre med irregulært antal individer i deres afkomsgrupper

Table 7.2 120 phenotypic correlations between sixteen metric traits in 789 boar pigs, progeny from 68 sires, among them seventeen sires with irregular numbers of individuals in their progeny groups

789 ornegrise, 1980-84 Egenskaber med deres numre	Middel- tal	Egenskabsnumre				
		1	2	3	4	5
Indsættelsesvægt i sti	1 22,4 kg	1,00				
<u>Social rangfølge</u>	2 4,32 pts.	-0,16				
Daglig tilvækst	3 684 g	+0,07	-0,20			
Areal af lange rygmuskel	4 35,2 cm ²	-0,01	0	-0,05		
Sidespæktykkelse	5 12,9 mm	+0,11	-0,21	0,16	-0,04	
Ornelugtindeks ¹⁾	6 112 pts.	+0,13	-0,28	-0,02	+0,03	+0,46
Ornelugt, cpm, kodet ²⁾	7 59 cpm 5α-					
	andr.niv.	-0,13	+0,29	-0,003	-0,05	-0,46
Androstenonskøn ³⁾	8 0,71μg 5α-androstenon					
	/g ornefedt	+0,06	-0,25	-0,03	-0,01	+0,38
Ornelugt:panelmiddel ⁴⁾	9 1,35 pts.	+0,10	-0,15	-0,07	-0,02	+0,30
Indeks for tilv.& kødfylde	10 102,03 pts.	-0,03	+0,003	+0,47	+0,64	-0,51
Vægt ved fødsel	11 1,21 kg	+0,29	+0,004	+0,04	+0,02	-0,15
Vægt ved tre uger	12 5,66 kg	+0,42	-0,08	+0,03	+0,05	-0,07
Ved ved syv uger	13 14,0 kg	+0,61	-0,13	+0,09	+0,02	+0,03
Foderenh.pr.kg tilv. ⁵⁾	14 2,99 f.e.	-0,20	+0,38	-0,81	+0,04	-0,19
Foderenh. pr. dag ⁶⁾	15 2,04 f.e.	-0,24	+0,37	-0,21	0	-0,14
Langrygm.areal/sidespækmål	16 2,73	-0,10	+0,20	-0,16	+0,41	-0,92

1) 2) 3) & 4): se Jonsson et al. (1981); 5) & 6): korrelation mellem stimiddeltal

Når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,73$, så $P \leq 0,05$; når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,095$, så $P \leq 0,01$

Egenskabsnumre

6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
---	---	---	---	----	----	----	----	----	----

-0,93

+0,65 -0,72

+0,74 -0,48 +0,36

-0,26 +0,24 -0,20 -0,24

-0,10 +0,09 -0,12 -0,11 +0,12

-0,08 +0,06 -0,09 -0,06 +0,09 +0,53

+0,01 -0,02 -0,04 -0,02 +0,04 +0,47 +0,67

-0,04 +0,06 -0,09 +0,03 -0,35 -0,07 -0,08 -0,23

-0,10 +0,10 -0,10 -0,05 -0,04 -0,06 -0,09 -0,22 +0,64

-0,40 +0,40 -0,34 -0,28 +0,70 +0,14 +0,08 -0,02 +0,19 +0,13

Tabel 7.3 66 Fænotypiske korrelationer mellem tolv metriske egenskaber hos 780 sogrise, afkom efter 68 fædre, hvoraf sytten fædre med irregulært antal individer i deres afkomsgrupper

Table 7.3 66 Phenotypic correlations between twelve metric traits in 780 gilts, progeny from 68 sires, among them seventeen sires with irregular number of individuals in their progeny groups

780 sogrise, 1980-84		Middel- tal	Egenskabsnumre										
<u>Egenskaber med deres numre</u>			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Indsættelsesvægt	1	22,36 kg	1,00										
<u>Social rangfølge</u>	2	4,41 pts.	-0,20										
Daglig tilvækst	3	646 g	-0,03	-0,21									
Areal af lang.rygm.	4	36,2 cm²	-0,06	+0,09	-0,09								
Sidespæktykkelse	5	13,0 mm	-0,002	-0,10	+0,10	-0,16							
Indeks for tilv. & kødf.	6	102 pts.	-0,06	+0,02	+0,36	+0,67	-0,66						
Vægt ved fødsel	7	1,19 kg	+0,27	-0,02	+0,09	-0,02	-0,12	+0,10					
Vægt ved tre uger	8	5,64 kg	+0,38	-0,04	+0,02	+0,01	-0,15	+0,11	+0,51				
Vægt ved syv uger	9	13,8 kg	+0,63	-0,14	+0,06	+0,01	-0,03	+0,04	+0,44	+0,64			
Fodrenh.pr.kg tilv. ¹⁾	10	3,19 f.e.	-0,17	+0,37	-0,82	+0,07	-0,08	-0,29	-0,13	-0,10	-0,21		
Foderenh.pr.dag ²⁾	11	2,06 f.e.	-0,33	+0,40	-0,23	+0,03	-0,02	-0,07	-0,13	-0,17	-0,30	+0,73	
Langrygm.areal/sidesptk.	12	2,78	-0,02	+0,13	-0,12	+0,50	-0,93	+0,80	+0,11	+0,13	+0,03	+0,10	+0,04

1) & 2): korrelation mellem stimiddeltal

Når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,0734$, så $P \leq 0,05$; når $r_{\text{fænotype}} \geq 0,096$, så $P \leq 0,01$

Det samme billede med signifikant biologisk positiv sammenhæng gør sig gældende i samvariationen mellem den sociale rangstatus intra sti og den daglige tilvækst i opvækststien fra 25 kg til 90 kg levendevægt. Der blev demonstreret en signifikant fænotypisk biologisk positiv sammenhæng hos begge køn ($P \leq 0,01$, tabellerne 7,2 og 7,3), og hos ornegrisene er den additive genetisk biologisk positive sammenhæng fundet stærk statistisk sikret (tabel 7,1, $P \leq 0,001$).

Arealet af den lange rygmuskel bag ved svinets sidste ribben har en fænotypisk indifferent sammenhæng med dyrets sociale adfærd i opvækststien hos begge køn (tabellerne 7.1, 7.2 og 7,3). Mens den additiv genetiske kovarians mellem de to egenskaber hos ornegrisene ligeledes er insignifikant ($0,2 \leq P \leq 0,4$, tabel 7.1), demonstrerede sogrisene en statistisk stærk sikret additiv genetisk korrelation mellem den lange rygmuskels areal og den sociale rangfølge ($P \leq 0,001$). Dette må skyldes, at forholdet mellem den lange rygmuskels areal og sidespæktykkelsen, begge i den overskårne side, additiv genetisk er stærk statistisk sikret hos begge køn ($P \leq 0,001$), og den fænotypiske sammenhæng mellem sidespækmålet og forholdet mellem disse to egenskaber er meget stærkt korreleret ($r_{\text{fænotype}} = -0,93$, autokorrelation).

Pedersen (1964) fandt ved totalopskæring i kg kød, fedt og knogler (dissektion) af 320 galte og sogrise af Dansk Landrace slagtet ved baconvægt, at næst efter points for kødfylde i den overskårne baconside bagved det sidste ribben (fænotypiske korrelationer: $r_{\text{galte}} = +0,72$ og $r_{\text{sogrise}} = +0,73$) var sidespækmålet, ligeledes i den overskårne baconside bagved svinets sidste ribben, det enkeltmål, der i et korrelationssystem stærkest beskrev svinets procent kød i hele dets baconside. Den fænotypiske sammenhæng mellem procent kød og sidespækmålet i den overskårne side var hos galtene $r_{\text{fænotype}} = -0,71$ og hos sogrisene $r_{\text{fænotype}} = -0,68$, lidt lavere hos sogrisene grundet deres mindre fedningsgrad. Han fandt således, at $100 \cdot (0,695^2) = 48,3$ procent af pct. kød i hele baconsiden blev beskrevet af enkeltmålet sidespæk.

I tabellerne 7.2, og 7.3 er demonstreret en entydig signifikant biologisk positiv sammenhæng mellem den sociale rangfølge intra sti hos begge køn og deres sidespæktykkelse ($P \leq 0,01$). Den additiv genetiske sammenhæng fandtes signifikant hos ornegrisene ($P \leq 0,05$), men ikke hos sogrisene. Derimod stabiliserer forholdet mellem den lange rygmuskels areal og sidespækmålet både den fænotypiske og den additivt

genetiske relation til den sociale rangfølge, idet en del af den tilfældige variation hos de to metriske egenskaber neutraliseres ved at tage forholdet imellem dem (tabellerne 7.1, 7.2 og 7.3). Specielt den additivt genetiske sammenhæng opnåede stærk biologisk negativ signifikans hos begge køn mod dominant aggressivitet ($P \leq 0,001$, tabel 7.1).

Relationerne viser, at øget tilvækst og stigende fedningsgrad beskrevet af sidespækmålet øger dominansaktiviteten og dermed aggressiviteten fænotypisk både hos ornegrisene og hos sogrisene, og den additivt genetiske sammenhæng er statistisk sikret hos ornegrisene i sidespækkets relation med den sociale rangfølge ($P \leq 0,05$, tabel 7.1). Endvidere viser tabellerne 7.1, 7.2 og 7.3, at forholdet mellem den lange rygmuskels areal og sidespækmålet vender fortegnet i relation til dominansadfærden intra sti signifikant, også additivt genetisk hos begge køn (tabel 7.1). En selektion mod øget kødfylde vil derfor neutralisere tilvækstens selektive virkning mod øget dominant adfærd intra sti (tabel 7.1).

Med stigende muskel-sidespækforhold, d.v.s. øget kødfylde, falder dominansadfærden og aggressiviteten intra sti, og svinet bliver generelt mere rolig, vigende og som flokdyr mere socialt bevidst.

De selektive aggressionsmønstre i opvækstperioden kan således styres ved hensigtsmæssige selektionsindeks i nationale selektionsprogrammer.

7.2 Sammenhænge med ornelugten

Et kvantitativt biokemisk-analytisk mål for steroidet 5 α -androstenon, der er hovedansvarlig for "ornelugten" i de ukastrerede handyr, blev udviklet af blandt andre Wismer-Pedersen (1970), Andresen (1974) og Claus (1974). En "hurtigmetode" til biokemisk bestemmelse af dette lugtstofsteroid i ornegrisenes spæk blev publiceret af Andresen (1979), og dens fænotypiske sammenhæng med den klassiske basismetode blev, inden den på avlsforsøgsstationen blev anvendt som rutinemetode til bestemmelsen af lugtstyrken i ornespæk, bestemt til:

$$r_{\log_{10} \mu\text{g } 5\alpha\text{-andr./g fedt} \times \text{tælling pr. minut RIA } 5\alpha\text{-andr. (cpm)}} = -0,95, \\ \text{begge dele i samme spækprøve}$$

som er negativ (Jonsson et al., 1981). Grunden til den logaritmiske transformering af de biokemiske værdier for den uafhængige variable "µg 5α-androstenon pr. g fedt" var at tvinge dens funktion med cpm-værdierne for det radioaktiverede 5α-androstenon fra dens krumlinearitet til en retlinet funktion (Andresen, 1979 & Jonsson et al., 1981).

Dens fænotypiske og additiv genetiske kovarians med ornegrisens dominansadfærd intra sti er fundet biologisk stærkt signifikant positiv (negativt fortegn på grund af den numerisk omvendte rangskala, $P \leq 0,001$, tabel 7.1). Dette kvantitative udtryk for styrken af "ornelugt" bør derfor som cpm-tælling fra scintillatoren indgå som selektionskriterium i forbindelse med avlsmålet (selektionsindekset), da cpm-tællingen er en højst effektiv, pålidelig og hurtig analyseringsmetode og derfor praktisk anvendelig i et nationalt avlsarbejde.

Det vil avlsmæssigt være mest effektivt at lade cpm-tællingen indgå som selektionskriterium for sig i avlsarbejdet ved en trinselektion, inden handyrene gives fri til bedækning, enten for sig eller som et ornelugtindeks, da deres to heritabilitetsskøn har en tilstrækkelig statistisk sikret signifikans (tabel 6.2). Trinselektion vil være mest effektiv og praktisk grundet scintillatorapparatets nødvendighed for central placering, og trinselektionens åbenlyst selektionsmæssige fordel i praksis.

Det bør tages i betragtning, at selektion for mere end én egenskab samtidig - forudsat der praktiseres ens selektionsintensitet på egenskaberne, og at de er ukorrelerede - reducerer automatisk avlsfremgangen for hver af de implicerede n egenskaber, der indgår i indekset, med $1/\sqrt{n}$ af den avlsfremgang, der ville være opnået, såfremt der var blevet selekteret udelukkende på én egenskab (Hazel & Lush, 1942).

8 DEN SOCIALE RANGFØLGES KØNSFORSKEL I VARIANSEN OG RANGFØLGENS PERSPEKTIV I SELEKTIONSARBEJDET

8.1 Den genetiske korrelation mellem to miljøer og dens modpol

Den genetisk-miljøbetingede vekselvirkning har gennem hele evolutionen været den drivende kraft i vor klodes udvikling, og den sociale rangfølge har spillet en afgørende rolle i arternes differentiering. Konkurrerende fænotyper blev i økologisk vanskelige miljø-nicher tvunget til at danne rang, og denne rangerings overlevelsesrate var under meget vekslende miljøvilkår i mere eller mindre grad arveligt bestemt.

Wright (1939) var den første, der i populationsgenetisk sammenhæng gjorde opmærksom på det faktum, at sammenhængen mellem husdyrenes genotyper og deres produktionsvilkår ikke nødvendigvis er lineær. Hans forslag, at husdyr i avlsarbejdet burde fremselekteres og udvikles i tilstrækkeligt store og for produktionsmiljøet formålstjenlige økologiske enklaver, havde vanskeligheder med at finde gehør i de vestlige industrilande med stor husdyrproduktion. De hældede til Hammonds (1947) tese, der ud fra sine fåreopdrætningsforsøg hævdede, at egenskaber under selektion uanset produktionsmiljøets niveau altid krævede et optimalt miljø, så deres ydeevne var sikret. Deroverfor hævdede Falconer og Latyszewski (1952) ud fra deres selektionsforsøg med mus i to foderstyrkemiljøer, at Hammonds (1947) tese kun er korrekt under selektionsvilkår uden tilstedeværelse af genotype-miljøbetinget vekselvirkning.

Falconer (1952, 1961) konkluderede på grundlag af sine erfaringer med selektionsvirkningen i differentieret foderstyrkemiljø med reciprok foderstyrketilbud efter en række generationers selektion i de respektive miljøer, at selektion bør praktiseres i det miljø, i hvilket de selekterede dyr skal producere. Såfremt de selekterede dyr skal producere i et antal forskellige miljøer, bør selektion for forbedring af produktionsegenskaber foretages i det ringeste miljø for derved at stabilisere fænotypen mod miljøstress. Falconer (1952) bidrog til en væsentlig klargøring af vekselvirkningsproblemet ved at understrege, at ved tilsidesættelse af problemet genotype-miljøbetinget vekselvirkning i husdyrproduktionen ændres fænotypernes produktionsrangfølge mellem miljøerne, hvilket kan afstedkomme katastrofale følger i udviklingslande, der modtager projekter fra

industri- eller donorlande (Falconer, 1983). Denne ændring i rangfølgen fremlagde han som modpol til den genetiske korrelation mellem fænotypers præstationer i to forskellige miljøer og præsenterede den som et pathdiagram-system (retningsdiagram) (Falconer, 1952).

8.2 Den genetiske korrelation mellem to miljøer og dens middelfejl

Robertson (1959) udviklede den genetiske korrelation mellem fænotypiske præstationer inden for to forskellige miljøer fra den hierarkiske variansanalyse ud fra det faktum, at $r_g(\text{miljø 1} \times \text{miljø 2})$ er indeholdt i den hierarkiske variansanalyses middeldkvadrater både for "mellem grupper" og for "gruppe x egenskab" vekselvirkningen, når denne type variansanalyses totalvarians bliver opdelt i "mellem grupper", "gruppe x egenskab vekselvirkning" og "inden for grupper og egenskaber". Det forventede middeldkvadrat for påvisning af en genetisk-miljøbetinget vekselvirkning af fænotypers præstation i to miljøer (randomiseret model) er:

$$\frac{\sigma_{w1}^2 + \sigma_{w2}^2}{2} + \frac{n}{2} [(\sigma_{b1} - \sigma_{b2})^2 + 2\sigma_{b1} \sigma_{b2}(1-r_g)],$$

og det forventede middeldkvadrat for fejlvariansen er (randomiseret model):

$$\frac{\sigma_{w1}^2 + \sigma_{w2}^2}{2}.$$

Robertson (1959) fremhæver, at en påvisning af en genetisk x miljøbetinget vekselvirkning mellem fænotypiske præstationer i to miljøer ved anvendelsen af variansanalysemetoden er mere følsom over for r_g 's afvigelse fra 1 end over for ændringer i de to miljøers varianser, da størrelsen $(1-r_g(\text{miljø 1} \times \text{miljø 2}))$ indgår i de to miljøers vekselvirkningsmiddeldkvadrat. En variansanalyse vil imidlertid ikke beskrive denne type vekselvirkningsfølger kvantitativt, men påpeger kun dens eksistens ved hjælp af nulhypotesen.

For at stabilisere denne type genetiske korrelationers biologiske betydning udviklede Robertson (1959) dens middelfejl ved at udnytte variansen, der skyldes den gennemsnitlige fænotypiske virkning inden for de to miljøer. Testningen af vekselvirkningsmiddeldkvadratets nulhypotese, d.v.s. prøvelsen af vekselvirkningens reelle tilstedeværelse,

værelse, giver nu den genetiske korrelationskoefficients signifikans. Det betydningsfulde er derefter, at stikprøvevariansen kan beregnes for dette skøn for mål for samhörighed, og en mere eksakt statuering kan gives for, hvorvidt denne vekselvirkning har biologisk betydning (mening) ud over, at den er statistisk reelt tilstede.

Hvor meget må den genetiske korrelation mellem fænotypers præstation i to forskellige miljøer afvige fra 1, førend denne afvigelse får biologisk betydning for husdyrproduktionen? Robertson (1959) foreslår, at en størrelse omkring 0,8 med en middelfejl på 0,2 vil gøre en forsøgsmæssig efterprøvning af nulhypotesen for vekselvirkningsmiddelkvadratet unødvendig.

8.3 Forskel mellem ornegrise og sogrise i deres fænotypiske varians hos seks egenskaber

I sin gennemgang af de to modpol-parametre, den genetisk-miljøbetingede vekselvirkning inden for to miljøer kontra den genetiske korrelation mellem fænotypiske præstationer i to miljøer, understreger Robertson (1959), at to helt forskellige biologiske forhold kan gøre sig gældende. Dels kan variansen "mellem grupper" (f.eks. halvsøskendefamilier) være forskellig i de to miljøer, d.v.s. der kan tales om heritabiliteters forskel i størrelse fra miljø til miljø. Dels kan "gruppernes sande rangfølge" være forskellig i de to miljøer, og det sidstnævnte udsagn førte til Falconers (1952) definition af den genetiske korrelation mellem fænotypers præstation inden for to miljøer.

I den type genetisk korrelation, som er anvendt her, er de to miljøer de to køn, idet "køn" her er defineret som en fikseret virkning på egenskabernes fænotypiske præstationer (afsnit 6.2). I tabel 8.1 er gengivet prøve på forskellen mellem ornegrises og sogrises fænotypiske varians for seks egenskaber, idet det har biologisk interesse at teste, hvorvidt disse varianser er reelt forskellige fra hinanden mellem kønnene. Anvendelsen af t-testen på forskellen mellem to middeltal er mere udsagnsgivende, når de to middeltals varianser ikke er reelt forskellige fra hinanden, men disse kan vægtes gennem deres antal, og desuden bør variansforskellen underbygges statistisk.

Linder (1951) udviklede en metode til prøvelse af forskellen mellem to standardafvigelser for samme egenskab, idet han efter sædvane gik ud fra tesen, at n_1 og n_2 værdierne er gensidigt uaf-

Tabel 8.1 Prøvelse for forskellen mellem ornegrise og sogrise i deres fænotypiske varians. Seks egenskaber, 1980-84
 Table 8.1 Test for the difference between boar pigs and gilts in their phenotypic variance. Six characters, 1980-84

Egenskaber	<u>777 ornegrise</u>		<u>823 sogrise</u>		<u>Forskel mellem</u>		$u = \frac{100 \times \sigma_{\text{forskel}}^2}{\sigma_{\text{777}}^2 + \sigma_{\text{823}}^2}$		Sandsynlighed
	middel- s_{777}		middel- s_{823}		<u>deres standard-</u>		$s_{\text{777}}^2 - s_{\text{823}}^2$		for tilfældig
	tal		tal		<u>afvigelser</u>		$\sigma_{\text{forskel}}^2$		forskel:
					$ s_{\text{777}}^2 - s_{\text{823}}^2 \sigma_{\text{forskel}}^2$				P
Vægt ved fødsel,kg	1,21	0,19	1,19	0,26	0,07	0,0078	8,944	0,65	$\leq 0,001$; sign.
Vægt ved tre uger,kg	5,66	0,71	5,64	0,97	0,26	0,0299	8,686	0,53	$\leq 0,001$; sign.
Vægt ved syv uger,kg	14,0	1,61	13,8	2,40	0,79	0,0719	10,989	0,52	$\leq 0,001$; sign.
Vægt ved indsættelse									
i sti, kg	22,40	4,07	22,36	3,95	0,12	0,142	0,8456	0,63	$\leq 0,39 \leq P \leq 0,40$;ej sign.
Daglig tilvækst, g	684	55	646	52	3	1,894	1,583	0,28	$\leq 0,11 \leq P \leq 0,12$;ej sign.
Social rangfølge intra									
sti, klassepoints	4,32	2,24	4,41	2,28	0,04	0,0799	0,5005	1,83	$0,61 \leq P \leq 0,62$;ej sign.

hængige. Derfor tilhører parameterskønnet for forskellen mellem de to standardafvigelser, u , en moderpopulation, der er normalt fordelt med middelværdi nul og variansen 1, og u , der er angivet i tabel 8.1, er derfor prøvet i tabellen for normalfordelingen (Fisher & Yates, 1957), og de seks egenskabsers signifikans i deres forskel mellem deres standardafvigelser er vist i tabel 8.1.

Forskellen mellem standardafvigelserne for ornegrisene og sogrisene er stærkt signifikant for de tre egenskaber for grisens udviklingsvægt fra fødsel til fravæning ved syv ugers alderen. Dette må skyldes en reel kønsforskel i dyrenes spredning for disse vægte, idet sogrisene har en systematisk højere standardafvigelse end ornegrisene i disse tre vægtafsnit, da deres middeltal er en tendens, dog entydigt, lavere end deres kuldbrødres. I de næste tre egenskaber skifter forskellen mellem de to køns standardafvigelser fortegn, skønt signifikansen for reel forskel bortfalder.

σ^2 forskel i procent af de to køns egenskabsmiddelværdier (tabel 8.1) er måske et udtryk for sammenlignelighed for forskellen mellem de to køns fænotypiske standardafvigelser for de seks egenskaber. Derved er σ^2 forskel neutraliseret for forskellen i middeltallene mellem de seks egenskaber.

Bemærkelsesværdigt er det, at den sociale rangfølge opnåede den højeste "variationskoefficient" for denne forskel i standardafvigelserne mellem de to køn relativt til de to køns fælles middeltal. Dette må skyldes, at forskellen mellem de to køns relative fænotypiske standardafvigelse er ret stor i forhold til deres fælles middeltal, hvilket skyldes forskellen mellem de to køns additivt genetiske varians. d.v.s. varianskomponenten for fædre.

8.4 Kovariansen mellem den sociale rangfølge og den daglige tilvækst hos halvtreds far-afkomsgrupper

For at belyse kovariansen mellem rangfølgen intra sti og den daglige tilvækst blev halvtreds far-afkomsgrupper formeret kronologisk som mindstekvadratforskelle fra deres respektive parringsblokke, som vist i tabel 8.2.

I henhold til tabel 7.1 er der en numerisk éntydig negativ sammenhæng hos begge køn mellem deres daglige tilvækst intra sti fra indsættelsen til skanningsvægt og deres sociale rangstatus, idet den fænotypiske sammenhæng hos ornegrisene er $r_{\text{fænotype}} = -0,16$ ($P \leq 0,01$), d.v.s. stærkere tilvækst i stien giver for ornegrisen biologisk højere rangstatus; den additiv genetiske sammenhæng er fundet til $r_g = 0,60 \pm 0,18$ ($P \leq 0,001$), begge sammenhænge stærkt statistisk sikret hos dette køn.

Hos sogrisene er den fænotypiske sammenhæng mellem deres daglige tilvækst intra sti og deres sociale rang intra sti fundet til $r_{\text{fænotype}} = -0,27$ ($P \leq 0,01$), og den additiv genetiske sammenhæng fandtes til $r_g = -0,26 \pm 0,27$ ($0,2 \leq P \leq 0,4$). Den manglende signifikans, skønt negativ, hos dette køn i denne sammenhæng kan skyldes antagonistisk nabostivirkning fra ornegrisene på dette parameterskøn (se fig. 3.1).

Tabel 8.2 illustrerer en betydelig kovarians i begge køn med hensyn til fortegn mellem disse to metriske egenskabers afvigelser fra deres respektive parringsblokmiddel.

50 ornegriseafkomsgrupper

26 afkomsgrupper havde modsat fortegn i de to egenskaber, 19 afkomsgrupper havde ens fortegn i de to egenskaber, 5 afkomsgrupper udgik.

50 sogriseafkomsgrupper

26 afkomsgrupper havde modsat fortegn i de to egenskaber, 19 afkomsgrupper havde ens fortegn i de to egenskaber, 5 afkomsgrupper udgik.

Tabel 8.2 viser en betydelig stærkere parallelitet i de to køns overensstemmelse, end den genetiske korrelation mellem disse to egenskaber lader forvente. 14 fædre viser hos deres afkom køn x rangstatus vekselvirkning, men overensstemmelse i køn og daglig tilvækst. Fem fædre viser hos deres afkom køn x daglig tilvækst vekselvirkning, men viser fortegnsoverensstemmelse i deres to køns rangstatus.

Tabel 8.2 Halvtreds far-afkomsgrupperes mindstekvadratforskelle fra deres respektive parringsblokmiddel for henholdsvis deres rangstatus og deres daglige tilvækst, begge intra sti. 556 ornegrise og 573 sogrise 1980-1983.

Table 8.2 Least square differences for fifty sire-progeny groups from their respective mating block means for their social ranking and their daily gain, both intra pen. 556 boar pigs and 573 gilts, 1980-1983

Faderens nummer*	Ornegriseafkom			Sogriseafkom		
	afkoms- gruppe n	social rang, kl.pts.	daglig tilvækst, g	afkoms- gruppe n	social rang, kl.pts.	daglig tilvækst, g
4131	16	-1,15±0,33	+20±13	15	-0,05±0,53	+42±11
4181	8	-0,33±0,59	+57±22	11	-0,68±0,61	+63±24
4264	5	+1,24±1,01	-10±25	9	+1,01±0,77	-24±11
4282	6	+0,67±1,07	+18±17	7	+1,08±0,53	+29±22
4306	20	-1,81±0,36	+ 8±12	14	-1,10±0,40	+15±18
4384	7	+0,50±0,94	+11±12	11	-0,55±0,80	+27±13
4419	6	-1,56±0,49	- 7±25	4	-0,22±1,35	-48±20
4427	11	+0,07±0,62	+ 3±14	15	+0,89±0,67	-12±10
4431	13	-0,20±0,60	- 7±10	9	-0,80±0,75	- 3±16
4471	13	-0,38±0,78	+38±11	12	-0,64±0,68	+13±10
4520	20	+1,00±0,47	-12±11	29	-0,34±0,41	-15± 9
4533	10	+2,22±0,41	-13± 8	12	+1,15±0,74	-19±11
4558	8	-1,33±0,62	+66±16	13	-0,17±0,70	+49±17
4594	10	-0,27±0,60	+11±11	14	+0,48±0,62	+ 7±13
4626	11	+1,44±0,52	-42±19	15	+0,41±0,48	- 8±13
4668	11	-0,76±0,62	+62±16	13	-1,25±0,56	+21±18
4692	22	+0,16±0,37	+ 2±10	22	-0,12±0,37	+ 7± 8
4738	9	+0,17±0,71	-39±28	9	-1,50±0,61	-18±13
4852	5	+0,45±0,86	- 1±17	7	+2,36±0,42	-23±18
4884	10	+1,79±0,52	-45±21	9	+1,65±0,57	-23±21

* Tyve fædre fra generation fire

Faderens nummer*	Ornegriseafkom			Sogriseafkom		
	afkoms- gruppe n	social rang kl.pts.	daglig tilvækst, g	afkoms- gruppe n	social rang kl.pts.	daglig tilvækst, g
5x14	6	+1,50±0,76	+21±30	6	+1,50±0,67	+22±21
5006	18	-1,25±0,40	+41±11	6	+0,25±1,04	+36±16
5114	8	-0,22±0,69	+ 8±11	6	-0,51±0,87	-35±19
5150	8	0,00±0,99	+33±10	11	0,00±0,61	+31±18
5220	8	+0,13±0,94	-36±15	8	-0,07±0,74	+14±19
5241	7	+1,44±0,54	-20±25	9	-0,85±0,61	+10±22
5320	8	+1,24±0,57	-12±12	11	+1,52±0,47	-14±14
5380	6	-2,53±0,87	+14±19	10	-0,01±0,65	-14±17
5385	2	+2,79±1,50	+20± 3	4	+0,04±0,25	+31±25
5397	7	+0,82±0,20	-47±16	7	-0,04±0,51	-39±17
5428	2	+1,64±1,00	+10± 0	2	+2,14±0,50	-35±55
5495	17	+1,44±0,51	-21± 9	12	-0,05±0,93	- 4± 8
5541	25	-1,50±0,36	+24±10	16	+0,20±0,39	+25±10
5586	19	+0,63±0,49	+ 3±10	18	-0,02±0,56	- 8± 9
5649	2	+2,49±1,00	+42±113	2	-0,01±0,50	-35±10
5689	15	-0,26±0,38	-23±12	10	-0,21±0,71	-18±10
5753	11	-1,88±0,40	-16±11	10	-0,29±0,70	+ 2±14
5816	20	-0,20±0,44	-16±17	20	+0,45±0,51	- 6±10

* Atten fædre fra generation fem

6001	11	?	-37±18	12	?	-29±15
6060	18	-0,34±0,41	-35±16	20	-0,37±0,59	-15± 9
6088	10	+0,99±0,45	+29±14	7	-0,04±0,75	+27±13
6168	8	?	-33±11	14	?	-59±15
6201	14	?	+10±11	16	?	+19±11
6300	18	?	-51± 9	20	?	-28± 9
6603	11	-0,15±0,54	-19± 9	15	+1,39±0,34	-13± 8
6694	15	+2,75±0,39	+ 7±21	11	+1,88±0,61	-10±14
6787	24	-0,94±0,41	+10±10	22	-1,10±0,51	+10±11
6795	6	+0,13±0,80	-11±28	8	-0,83±0,89	+ 9±17
6840	4	-1,14±0,79	-11±30	5	+1,62±1,22	-15±17
6869	7	-0,10±0,53	+30±16	5	+0,33±1,02	+37±16

* Tolv fædre fra generation seks

Figurerne 4.1 og 4.2 og tabel 8.2 giver lejlighed til at beregne middeltal for ornegrise og sogrise hver for sig.

Figur 4.1: 1262 ornegrise

Rangstatusmiddel: 4,39 klassepoints

Figur 4.2: 1312 sogrise

4,36 klassepoints

Tabel 8.2: 556 ornegrise

Rangstatusmiddel: $4,31 \pm 0,56$ klassepoints

Tabel 8.2: 573 sogrise

$4,42 \pm 0,59$ klassepoints

Middeltallene viser en svag vekselvirkning mellem de to køn, hvilket skyldes uens antal i de forskellige rangstatusklasser.

Skønt rangfølgens middel intra sti er $4\frac{1}{2}$, er middeltallene i disse to store materialer ikke over 4,4 klassepoints.

8.5 Selektionsindeks med og uden den sociale status

Tabellerne 8.3 og 8.4 giver resultaterne af et modelprogram (Jørgensen, 1987) for en tænkt selektionsindeksillustration med vekslende forudsætninger for indekset for at belyse, hvor meget "den samlede avlsværdi" for det givne indeks forandres med og uden inkludering af "den sociale rangfølge intra sti" og desuden ved stigende relativ vægtning af egenskaberne med vægtfaktorerne 1, $1\frac{1}{2}$ og 2. Aktuell økonomisk vægtning blev ikke foretaget, da en sådan vægtning af egenskaberne er konjunkturbestemt og ikke ville være egnet i denne sammenhæng.

Af kødfyldebestemmende egenskaber blev valgt sidespækmålet i den overskårne baconside, fordi dette metriske mål er det enkeltmål, der næst efter den pointsbetemte egenskab "points for kødfylde i hele baconsiden" mest nøjagtigt bestemte kødmængden i den totalt dissekerede svinekrop (Pedersen, 1964).

Den standardiserede genetiske overlegenhed I - ved en tænkt standardiseret selektionsintensitet af $\bar{I} = 1$ - og standardafvigelsen for den samlede avlsværdi ligger hos sogrisene konsekvent på et højere niveau end hos ornegrisene.

Korresponderende hermed er indeksets sikkerhed, r_{IA} , en anelse stærkere hos ornegrisene, 0,95 og 0,96, grundet de lidt lavere standardafvigelser hos dette køn.

Hos ornegrisene varierer den standardiserede genetiske overlegenhed fra $I = 25$ til $I = 27$ enheder (tabel 8.3), hvorimod denne hos sogrisene i eksemplerne varierer fra $I = 30$ til $I = 59$ (tabel 8.4).

Tabel 8.3 Indeksselektion i svineavl en med hensyntagen og uden hensyntagen til den sociale rangfølge intra sti.
 Relativ økonomisk vægtning. Individprøvede ornegrise, modeleksempel
 Table 8.3 Index selection in pig breeding, considering and not considering the social ranking within pens.
 Relative economic weighting. Performance tested boar pigs, model illustration

Egenskaber i selektions- indekset	Anvendte herita- bilitets- skøn	Forudsæt- ninger i sammensat genotype	Relative- vægtfak- torer	Indekssets				Egenskabernes korrelation mellem og regression på indekset samt egenskaber- nes overlegenhed, når i=1		
				b- værdier: part.regr. koeffici- enter	sik- ker- hed: r _{IA}	stand. afvig. for samlet avlsvær- di	standar- diserede genet. overle- genhed (i=1) I	r	b	overlegen- hed:
Daglig tilvækst	0,24	ja	1	0,23				0,94	0,92	24,9
Sidespækmål	0,38	ja	1	5,00				1,02	0,05	1,44
5 α -androstenon	0,81	ja	1	23,96	0,96	28	27	0	-0,0003	-0,007
Social rangfølge	0,47	nej	1	-2,61				-	-	-
Daglig tilvækst	0,24	ja	1	0,23				0,94	0,95	24,9
Sidespækmål	0,38	ja	1	4,89				1,02	0,06	1,44
5 α -androstenon	0,81	ja	1	23,47	0,96	27	26	1,00	0,02	0,64
Social rangfølge	0,47	ja	1	-2,19				-0,60	-0,03	-0,89
Daglig tilvækst	0,24	ja	1	0,22				0,94	0,99	24,8
Sidespækmål	0,38	ja	1	4,77				1,02	0,06	1,44
5 α -androstenon	0,81	ja	1	22,98	0,95	26	25	1,00	0,03	0,64
Social rangfølge	0,47	ja	2	-1,78				-0,59	-0,03	-0,87
Daglig tilvækst	0,24	ja	1	0,26				0,92	0,89	24,3
Sidespækmål	0,38	ja	1,5	5,34	0,95	29	27	1,02	0,05	1,4
5 α -androstenon	0,81	ja	1,5	26,4				1,01	0,02	0,65

Tabel 8.4 Indeksselektion i svineavl en med hensyntagen og uden hensyntagen til den sociale rangfølge intra sti.
 Relativ økonomisk vægtning. Individprøvede sogrise, modeleksempel
 Table 8.4 Index selection in pig breeding, considering and not considering the social ranking within pens.
 Relative economic weighting. Performance tested gilts, model illustration

Egenskaber i selektions- indekset	Anvendte herita- litetets- skøn	Forudsæt- ninger i sammensat genotype	Relative vægtfak- torer	Indeksets				Egenskabernes korrelation mellem og regression på indekset samt egenskaber- nes overlegenhed, når $i=1$		
				b- værdier part.regr. koeffici- enter	sik- ker- hed r_{IA}	stand. afvig. for samlet avlsvær- di	standar- diserede genet. overle- genhed ($i=1$): I	r	b	overlegen- hed:
Daglig tilvækst	0,37	ja	1	0,36				0,92	0,95	28,3
Sidespækmål	0,35	ja	1	8,26	0,91	33	59	0,90	0,05	1,43
Social rangfølge	0,26	nej	1	0,61				-	-	-
Daglig tilvækst	0,37	ja	1	0,38				0,92	0,92	28,3
Sidespækmål	0,35	ja	2	8,38	0,90	34	31	0,91	0,05	1,44
Social rangfølge	0,26	ja	2	1,12				-0,24	-0,009	-0,27
Daglig tilvækst	0,37	ja	2	0,69				0,92	0,49	28,3
Sidespækmål	0,35	ja	1	16,03	0,92	63	57	0,90	0,02	1,43
Social rangfølge	0,26	ja	2	1,72				-0,24	-0,005	-0,28
Daglig tilvækst	0,37	ja	2	0,72				0,92	0,48	28,3
Sidespækmål	0,35	ja	2	16,43	0,91	65	59	0,90	0,02	1,43
Social rangfølge	0,26	ja	1	1,47				-0,25	-0,005	-0,28
Daglig tilvækst	0,37	ja	1	0,35				0,92	0,95	28,2
Sidespækmål	0,35	ja	1	8,2	0,91	33	30	0,90	0,05	1,43

Den sociale rangfølges negative korrelative virkning på indeksselektionen er markeret gennem den sociale rangfølges negative regressionseffekt på indekset, d.v.s. den biologisk positive regressionseffekt henimod højere rangstatus med medfølgende øget appetit og øget aggressivitet (King, 1985; Smith, 1985). Dette berettiger til den slutning, at den sociale rangfølge bør inkluderes i selektionsarbejdet. Modsat må der regnes med den selektive virkning, der kan udledes af tabel 7.1.

9 KONKLUSION

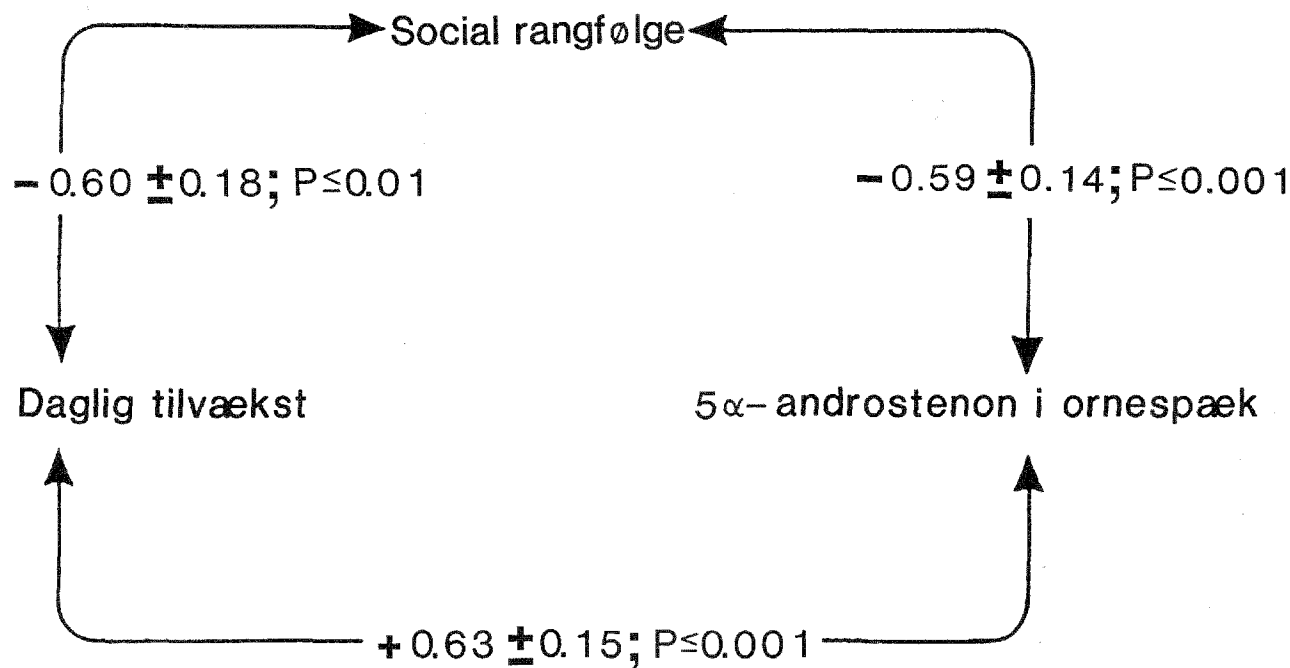
Figur 9.1 illustrerer på grundlag af 51 fædres halvsøskendeafkom hos ornegrisene den additivgenetiske sammenhæng for tre i selektionshenseende vigtige produktionsegenskaber. Den daglige tilvæksts genetiske relation, dels til den sociale rangfølge og dels til ornelugtstoffet, er valgt, fordi disse her viste tre sammenhænge er aktuelle og produktionsvigtige.

Undladelse af kastration resulterer i mere end et kg større kødindhold sammenholdt med den samme gris kastreret ved normal alder. Desuden vil den sociale rangfølge på de større produktionsenheder med deres intensive stipladsudnyttelse fremover få stigende antagonistisk indflydelse på selektionsbilledet i avlsarbejdet. Ombyttes den daglige tilvækst med forholdet lang rygmuskelareal/sidespæktykkelse, vil en selektion henimod øget kødfylde ved konstant tilvækst resultere i en selektion henimod større eftergivenhed i den sociale rangstatus i en stisituation. Den samme selektionsvirkning fås ved eneselektion mod sidespæktykkelsen, hvorimod eneselektion mod øget tilvækst resulterer i øget aggresivitet, da rangstatusvirkningen under de givne pladsforhold naturnødvendigt altid vil være til stede.

Forskellen mellem de fænotypiske varianser hos ornegrise og sogrise i deres sociale rangfølge er ikke signifikant (tabel 8.1). Dette forhold korresponderer med, at den genetiske korrelation mellem sogrisens rangstatus og ornegrisens rangstatus er signifikant forskellig fra 1; det samme forhold gør sig gældende m.h.t. deres selektionsindeks omfattende deres daglige tilvækst, arealet af deres lange rygmuskel og deres sidespækmaal (tabel 6.1). Dette korresponderer igen med, at den bastante forskel mellem de to køns heritabiliteter for deres sociale rangstatus på henholdsvis h^2 rangfølge, $\delta\delta = 0,47 \pm 0,16$ og h^2 rangfølge, $\varphi\varphi = 0,26 \pm 0,12$ ikke er statistisk sikret. En t-test på forskellen mellem disse to heritabiliteter resulterer i: $t_{\delta\delta, \varphi\varphi, \text{social rangfølge}} = 0,208/0,190 = 1,09$; $0,2 \leq P \leq 0,4$ (51+51-2 frihedsgrader). Kun hos ornegrisene blev der fundet en stærkere regressionseffekt af grisens syvugersvægt på dens rangstatus ved kønsmodenhed (figur 4.1), medens regressionseffekten af rangfølgen på den daglige tilvækst var ens hos de to køn (figurerne 4.1 og 4.2; tabel 4.3).

Den mere vigende signifikans hos sogrisene i sammenligning med ornegrisenes i begge køns populationsparameterskøn formodes at skyldes

I fædrenes ornegriseafkom blev følgende skøn for de genetiske korrelationer beregnet:



Figur 9.1 Genetiske korrelationer, ornegriseafkom efter 51 fædre

des stinaboeffekt.

Imidlertid er forskellen mellem ornegrise og sogrise i deres heritabilitetsskøn så markant (tabel 6.2 & Jonsson, 1985), at den hypotese skal fremlægges, at denne forskel har biologiske årsager og kan skyldes nabovirkningen mellem opvækststierne med stifæller af modsat køn (figur 3.1). Denne nabovirkning bevirkede endvidere en fjortendages forhaling af brunstindtræden hos sogrisene.

En sådan stinabovirkning kan udvirke en så markant nedgang i far-variationskomponenten for sogriseafkommet, som her observeret, fordi den sociale rangorden er en i klasseenheder pointsbedømt egenskab, der lader sig påvirke psykisk gennem fædrenes halvsøskendevariationskomponent for dette køn (Hill, 1989).

Den sociale rangorden intra sti kan ændres ved hjælp af manipulering. Det er demonstreret ved omgruppering af individer efter konstatering af deres rangfølge, at rangens regressionseffekt på den daglige tilvækst blev ændret (Hansen, 1977). Grisens rangstatus intra sti kan derfor anses som den uafhængigt variable i et path-koefficientsystem (retningskoefficientsystem).

Grundet gruppefodring kunne det daglige foder og foderforbruget pr. kg tilvækst ikke registreres hos det individuelle dyr i det foreliggende arbejde. Da den genetiske korrelation mellem foderindtagelse og vækst under normale forhold er positiv, er det en begrundet hypotese, at path-effekten (regressionseffekten) intra sti hos begge køn dirigeres ved svinets fodringsadfærd i henhold til dets sociale status via dets foderoptagelse, der er nødvendig for dets tilvækst og bliver registreret som dets foderforbrug. Tilvækst og foderudnyttelse påvirker grisens individuelle kød/fedt forhold. Den antagonistiske vekselvirkning mellem individers adfærd under gruppefodringsregi - specielt ved skalafodring i henhold til vægtøgelse i forudliggende vejeperioder og ved selvfodringsanlæg med begrænset fodringsplads - vil naturligvis influere grisens individuelle foderoptagelse, fordi virkningen fra stihierarkiet er øget intra sti grundet konkurrenceeffekten. Såfremt imidlertid hierarkieffekten er neutraliseret effektivt ved hjælp af selvfodringsanlæg, der tilgoder grisenes individuelle fodringspladsbehov som vist af Hansen et al. (1979), vil deres individuelle foderoptagelse, der delvis er arveligt betinget, blive udnyttet i henhold til den individuelle gris' uforstyrrede appetit, der også delvis er arveligt betinget, uden antagonistisk virkende vekselvirkninger fra stifæller.

I hvilken grad de additivt genetiske parameterskøn i tabellerne 6.2 og 7.2 er blevet influeret af fodringshierarkiske vekselvirkninger mellem stifæller er et åbent spørgsmål. Et elektronisk styret foderoptagelsesaggregat til hver stifælle, som for eksempel foreslået af Hansen et al. (1981), der kunne registrere de enkelte stifællers foderoptagelse pr. tidsenhed, ville effektivisere beregningen af regressionseffekten for den enkelte proband fra dens individuelle optagelse af dens daglige foder, over dens tilvækst pr. tidsenhed og dens relative foderforbrug indtil dyrets resulterende kød/fedt forhold. Derved ville individprøven være optimeret til en selektion, der kunne styres i henhold til svineproduktionens aktuelle formål, f.eks. på nationalt plan, og det aktuelle behov for kontrol af for eksempel kødkvalitet, sygdomsbekæmpelse m.m.

Lush (1948) og Pirchner (1969, 1979) giver biometriske eksempler på indirekte avlsmæssig fremgang på anden egenskab, skønt den ikke er under direkte selektion.

Ved samme selektionsintensitet $\bar{i}$ på to egenskaber, A og B, vil selektionsfremgangen i egenskaben B på grund af dens genetiske korrelation med egenskaben A være:

$$\Delta G(B) \cdot A / \Delta G(B) = [\bar{i} \cdot r_{G(A \cdot B)} \cdot h_A \cdot \sigma_{G(B)}] / [\bar{i} \cdot h_B \cdot \sigma_{G(B)}]$$

Den indirekte relative selektionsfremgang for en ikke-selekteret egenskab B vil derefter være, grundet dens genetiske korrelation med egenskaben A:

$\Delta G(B) \cdot A / \Delta G(B) = r_{g(A \cdot B)} \cdot h_A / h_B$, hvor h er kvadratroden af vedkommende egenskabs heritabilitet, hvilket er individprøvens korrelation mellem probandens fænotype og dens genotype eller selektionens nøjagtighed.

Tages tre tænkte men aktuelle eksempler på selektion på enkelt-egenskab, og denne egenskab har en signifikant additiv genetisk sammenhæng med den sociale rangfølge, fås i henhold til parameterskønnene i tabellerne 6.2 og 7.1, fædres ornegriseafkom:

1. Såfremt der udelukkende selekteres på forbedring af den daglige tilvækst hos ornegrisene, vil populationen af ornegriseafkom, inden for hvilken selektionen praktiseres, ændre sig til dominanssiden (reaktion henimod aggressivitet) med 43 pct. pr. enhed selektionsfremgang i daglig tilvækst af den fremgang, der ville have

været, såfremt der var selekteret direkte for biologisk høj dominans-status.

2. Såfremt der udelukkende selekteres på forholdet langrygmuskelareal/sidespækmål hos ornegrise, vil populationen af ornegrise-afkom, inden for hvilken selektionen praktiseres, ændre sig til medgørlighedssiden (formindskelse i aggressiv adfærd) med 36 pct. pr. enhed selektionsfremgang i forholdet langrygmuskelareal/sidespækmål af den fremgang, der ville have været, såfremt der var selekteret direkte imod biologisk høj rangstatus og for formindsket aggressiv adfærd.

3. Såfremt der udelukkende selekteres imod ornelugtstoffet 5α -androstenon i en population af ornegrise, vil denne population ændre sig til medgørlighedssiden (formindskelse i aggressiv adfærd) med 78 pct. pr. enhed selektionsfremgang mod ornelugtstoffet 5α -androstenon af den fremgang, der ville være praktiseret, såfremt der udelukkende var selekteret direkte imod biologisk høj rangstatus og for formindsket aggressiv adfærd.

Disse indirekte korrelative selektionseffekter kan i selektionsindeksselektionen imidlertid påvirkes ved egenskabskombinering og vægtning af de individuelle egenskaber.

10 LITTERATUR

- Andresen, Ø. 1974. Development of a radioimmunoassay for 5 α -androst-16-en-3-one in pig peripheral plasma. Acta Endocr. 76: 377-387.
- Andresen, Ø. 1979. A rapid radioimmunological evaluation of the androstenone content in boar fat. Acta vet. scand. 20: 343-350.
- Beck, N. 1910. Første beretning om sammenlignende forsøg med svin fra forskellige avlscentre. 67. Beretning fra Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskoles Laboratorium for landøkonomiske Forsøg, København. 86 pp.
- Bilag til Forsøgslaboratoriets efterårsmøde 1945, 26. oktober, København. Sammenlignende Forsøg med svin af Dansk Landrace og sort-brogede grise. 2 pp.
- Claus, R. 1974. Radioimmunoassay of 5 α -androst-16-en-3-one, steroid responsible for boar taint in adipose tissue from pigs. C.R. Acad. Sci., Paris, 278: 299-302.
- Clausen, H. & Nørtoft Thomsen, R. 1953. 40. og 41. beretning om sammenlignende forsøg med svin fra statsanerkendte avlscentre. 267. Beretning fra forsøgslaboratoriet, København. 223 pp.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle of life. John Murray, London, XIII + 605 pp.
- Darwin, C. 1868. The Variation of Animals and Plants under Domestication. Volumes I and II. John Murray, London, VIII + 411 and VIII + 486 pp.
- Dickerson, G.E. 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. Animal Production 4: 47-63.
- Ehrman, L. & Parsons, P.A. 1976. The genetics of behaviour. Sinauer Associates, inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, IIX + 390 pp.
- Eisen, E.J. & Legates, J.E. 1966. Genotype - sex interaction and the genetic correlation between the sexes for body weight in mus musculus. Genetics: 611-623.
- Falconer, D.S. 1952. The problem of environment and selection. The American Naturalist 86: 293-298.
- Falconer, D.S. 1953. Selection for large and small size in mice. J. Genet. 51: 470-501.
- Falconer, D.S. 1961. Auslesezücht in verschiedenen Umwelten. Ein Versuch mit Mäusen. In: Wissenschaftliche Grundlagen der Leistungsermittlung und Zuchtverfahren bei landwirtschaftlichen Nutztieren, Vorträge des II. Internationalen Ferienkurses für junge Tierzüchtwissenschaftler in Mariensee. Schriftenreihe des Max-Planck-Instituts für Tierzücht und Tierernährung, Sonderband 1961, 201-213.

- Falconer, D.S. 1973. Replicated selection for body weight in mice. *Genet. Res. Camb.* 22: 291-321.
- Falconer, D.S. 1983. Introduction to quantitative genetics, 2nd. edition. Longman, London and New York. IIX + 340 pp.
- Falconer, D.S. & Latyszewski, M. 1952. The environment in relation to selection for size in mice. *J. Genetics* 51: 67-80.
- Fernando, R.L., Knights, S.A. & Gianola, D. 1984. On a method of estimating the genetic correlation between characters measured in different experimental units. *Theoretical and Applied Genetics* 67: 175-178.
- Fisher, R.A. & Yates, F. 1957. Statistical tables for biological, agricultural and medical research. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Freedeen, H.T. 1954. Rate of genetic improvement in swine as influenced by the size and sex composition of test litters. *Canadian J. Agric. Sc.* 34: 121-130.
- Fuller, J.L. & Thompson, W.R. 1960. Behaviour genetics. John Wiley & Sons, inc., New York and London, IX + 395 pp.
- Galton, F. 1869. Hereditary Genius. An Inquiry into its Laws and Consequences. Macmillan & Co. Ltd., London. 1st edition 1869, 2nd edition 1892, repr. from 2nd ed. 1914. XXVII + 379 pp.
- Hagelsø, A.M. 1983. Internordic post graduate course on behaviour of farm animals, Tune, Denmark. Social and feeding behaviour in pig production systems. I. Function of social behaviour in confinement. 17 pp.
- Haldane, J.B.S. 1946. The interaction of nature and nurture. *Ann. Eugen.*, London, 13: 197-205.
- Hammond, J. 1947. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. *Biol. Rev.* 22: 195-213.
- Hansen, L.L. 1977. The stability of the dominance hierarchy in growing pigs in different environments. CIGR, Section II. Seminar on Agricultural Buildings. Behaviour studies as means in environmental research. The Agricultural University of Norway, As. Volume 1, pp. 179-187.
- Hansen, L.L., Hagelsø, A.M. & Madsen, A.K. 1979. Adfærds- og produktionsresultater hos slagtesvin, der er fodret efter ædelyst fra henholdsvis én eller flere automater. 483. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, København. 51 pp.
- Hansen, L.L., Hagelsø, A.M. & Madsen, A.K. 1982. Behavioural results and performance of bacon pigs fed "ad libitum" from one or several self-feeders. *Appl. Anim. Ethol.* 8: 307-333.
- Hansen, L.L., Hagelsø, A.M., Northeved, A., Nilsson, O., Jensen, P. & Staun, H. 1981. Electronic identification and monitoring of behavioural, physiological and performance criteria as aid to control future pig production and secure animal welfare. 32nd Ann. Meet. of EAAP, Zagreb.

- Hansson, A. & Belić, M. 1967. Inavelns inflytande på några egenskaper hos svin. Lantbrukshögskolans Meddelanden, serie A, nr. 76, husdjur 7. Uppsala. 15 pp.
- Hazel, L.N. & Lush, J.L. 1943. The efficiency of three methods of selection. Jour. Hered. 33: 393-399.
- Hill, W.G. 1989. Personlig meddelelse.
- Jonsson, P. 1954. Grisenens daglige tilvækst på de nye svineforsøgsstationer. Tidsskrift for Landøkonomi 1954, 11: 479-501.
- Jonsson, P. 1956. Fortsatte statistiske undersøgelser over grisenens daglige tilvækst samt foderforbruget pr. kg tilvækst. Tidsskrift for Landøkonomi 1955, 11 & 12: 405-429.
- Jonsson, P. 1959. I. Sammenligning mellem holdfodring og individuel fodring af svin. II. Undersøgelse vedrørende en eventuel vekselvirkning mellem arv og milieu hos svin. 313. Beretning fra forsøgslaboratoriet, Statens Husdyrbrugsudvalg, København. 32 pp.
- Jonsson, P. 1960. Undersøgelser over indavlsgraden indenfor eliteavl af Dansk Landrace. Særtryk af bilag til De samvirkende danske Andels-Svineslagteriers delegeretmøde 17. og 18. marts 1960, København. 7 pp.
- Jonsson, P. 1965. Analyse af egenskaber hos svin af Dansk Landrace med en historisk indledning. 350. Beretning fra forsøgslaboratoriet. Statens Husdyrbrugsudvalg, København. 490 pp.
- Jonsson, P. 1971. Model computation on future expectation of genetic gain. Genetic covariation between the two sexes in Danish pig progeny testing. Acta Agric. Scand. 21: 17-25.
- Jonsson, P. 1985. Gene action and maternal effects on social ranking and its relationship with production traits in pigs. Z. Tierzüchtg. Zücht. biol. 102: 208-220.
- Jonsson, P., Bachner, J.A. & Bach, E. 1981. Kønslugt hos orner af Dansk Landrace. 507. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, København. 84 pp.
- Jonsson, P. & Bach, E. 1983. Resultater fra referencebesætningen for svin af Dansk Landrace. 542. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, København. 25 pp.
- Jørgensen, J.N. 1987. Betydningen af maternal effekt for søers kuldstørrelse. Licentiatafhandling i svinets avl. Husdyrbrugsinstituttet, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København. 96+VII pp.
- Jørgensen, J.N. 1987. Personlig meddelelse.
- Kempthorne, O. 1957. An Introduction to Genetic Statistics. John Wiley & Sons, Inc. New York; Chapman & Hall, Ltd., London. XVII + 545 pp.

- Kimura, M. & Crow, J.F. 1963. On the maximum avoidance of inbreeding. *Genetical Research* 4: 399-415.
- King, J.W.B. 1963. A genotype-environment interaction experiment with bacon pigs. *Animal Production* 5, 283-288.
- King, J.W.B. 1985. Personlig meddelelse.
- Linder, A. 1951. Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Zweite Auflage. Verlag Birkhäuser, Basel. 238 pp.
- Lush, J.L. 1948. The genetics of populations. Duplikeret kompendium, Iowa State University. 381 pp.
- Lush, J.L. 1960. Genetic environmental interactions. Talk at conference of research workers in beef cattle breeding at Oklahoma State University, July 1960: 16 pp.
- Mason, I.L. & Robertson, A. 1956. The progeny testing of dairy bulls at different levels of production. *J. Agric. Sci.* 47: 367-375.
- McBride, G. 1958. The environment and animal breeding problems. *Animal Breed. Abstr.* 26: 349-358.
- McBride, G. 1959. The influence of social behaviour on experimental design in animal husbandry. *Animal Production* 1: 81-84.
- McBride, G. 1964. Social behaviour of domestic animals. II. Effect of the peck order on poultry productivity. *Animal Production* 6: 1-7.
- McBride, G., James, J.W. & Hodgens, N. 1964. Social behaviour of domestic animals. IV. Growing pigs. *Animal Production* 6: 129-139.
- McGloughlin, P. 1968. Sire by sex interactions in boar proving. *Ir. J. Agric. Res.* 7: 301-307.
- Nitzsche, G. & Schönsmuth, G. 1971. Eine experimentelle Studie über Genotyp-Umwelt-Interaktionen bei Schweinen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Math.-Nat. R.* XX: 415-429.
- Ollivier, L. 1966. Interactions entre génotype et milieu d'engraissement chez des porc de race Large White, Normande et de Piétrain. *Ann. Zootech.* 15: 171-180.
- Ollivier, L. 1981. Personlig meddelelse.
- Pedersen, O.K. 1964. Bestemmelse af svinets slagtekvallitet. Landøkonomisk Forsøgslaboratoriums efterårsmøde 21.-23. oktober, årbog 1964: 257-267 pp.
- Pirchner, F. 1964. Populationsgenetik in der Tierzucht, eine Einführung in die theoretischen Grundlagen. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. 210 pp.
- Pirchner, F. 1969. Population Genetics in Animal Breeding. W.H. Freeman and Company, San Francisco. IX + 274 pp.

- Pirchner, F. 1979. Populationsgenetik in der Tierzucht. Eine Einführung in die theoretischen Grundlagen. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. Zweite, neubearbeitete und erweiterte Auflage. 336 pp.
- Pirchner, F. 1982. Personlig meddelelse.
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15: 469-85.
- Shiler, R. 1983. Personlig meddelelse.
- Siegel, P.B. 1960. A method of evaluating aggressiveness in chickens. *Poult. Sci.* 39: 1046-1048.
- Siegel, P.B. 1975. Behavioural Genetics. In: E.S.E. Hafez (editor), *The Behaviour of Domesticated Animals*, 3rd edition. Baillière and Tindall, London, pp. 20-42.
- Smith, C. 1985. Personlig meddelelse.
- Smith, C. & Ross, G.J.S. 1965. Genetic parameters of British Landrace bacon pigs. *Animal Production* 7: 291-301.
- Webb, A.J. 1982. Personlig meddelelse.
- Wisner-Pedersen, J. 1970. Biokemiske undersøgelser af kønslugtens natur og årsager. I: Nordisk symposium vedrørende forekomsten af kønslugt hos orner. 16. og 17. marts 1970. Landøkonomisk Forsøgslaboratorium, København. 74 pp.
- Wright, S. 1921. Correlation and Causation. *J. Agric. Res.* 20: 557-585.
- Wright, S. 1934. The method of path coefficients. *Ann. Math. Statistics* 5: 161-215.
- Wright, S. 1939. Genetic principles governing the rate of progress of livestock breeding. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.*, 32nd Ann. Meeting: 18-26.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Jap. Jour. Genet.* 37: 498-509.
- Yamada, Y., Itoh, Y. & Sugimoto, I. 1988. Parametric relationships between genotype x environment interaction and genetic correlation when two environments are involved. *Theoretical and Applied Genetics* 76: 850-854.
- Årsberetning om Det kgl. danske Landhusholdningsselskabs Virksomhed 1896-97. København, 1897. Pp. 101-104.

11 ORDLISTE

List of words, used in tables, figures, tabulations and headings

Adaptation, tilpasning	= adaptation, adjustment
Adaptationsegenskaber	= adaptation characteristics
Adapteringsevne	= ability to adapt
Additiv genvirkning	= additive gene action
Additivt virkende	= additively
Adfærd	= behaviour
Adfærdsprøve	= behaviour test
Adfærdsrelationer	= behaviour relations
Afkom, afkomsprøve	= progeny, progeny test
Afprøvning, afprøvningssystem	= test, system of testing
Afstamning	= pedigree
Afstammingsstratificering	= pedigree stratifying
Alder	= age
Analysestructur	= structure of analysis
Anden, andre	= other, others
Anerkendt	= recognized
Antal	= number
Anvendt	= utilized
Areal af lange rygmuskel	= musculus longissimus dorsi area
Arv, arveligt	= inheritance, heritable, genetic
Arveligt-miljøbetingede	= genetic-environmental
vekselvirkning, den	interaction, the
Avle, at	= breed, to
Avlscenter	= elite herd
Avlsforsøgsstation	= research station for breeding
Avlsso	= breeding sow
Avlsværdi	= breeding value
Bastant, bastante	= substantial, substantials
b-værdier	= b-values
Begrænset	= limited
Beretning	= report
Beslægtet	= related
Besætning	= herd
Betræde	= enter
Betydning	= importance
Billede	= picture
Blandet model	= mixed model
Brunst	= heat
cpm	= counts per minute
Daglig, dgl.	= daily
Deres	= their
Dagligt foder	= daily feed intake
Dominansadfærd	= dominant behaviour
Dyr	= animal
Egenskab, egenskaber	= character trait, characters, traits
Enklave	= enclave, pocket

Far	=	sire, father
Fare, fareblokundergruppe	=	farrow, farrowing block sub-group
Farkomponent	=	sire component
Fedt	=	fat
Fejl, fejlvarians	=	error, error variance
Fire, fire uger	=	four, four weeks
Foder, daglig	=	feed, daily
Foderautomat	=	self feeder
Foderenhed, skandinavisk	=	feed unit, Scandinavian
Foderoptagelse	=	feed intake
Foderstyrke	=	feed level
Fodringsmiljø	=	feeding environment
Fodringsregi	=	feeding regime
Forbedring	=	improvement
Fordeling	=	distribution
Forskel	=	difference
Forudsætning(er)	=	assumption(s)
Forventet	=	expected
Forsøg	=	experiment
Forvirring, øget	=	maze, elevated
Forældre	=	parents
Fravænnet	=	weaned
Frihedsgrad(er)	=	degree(s) of freedom
Fyrre	=	forty
Fædre	=	sires, fathers
Fælle	=	mate
Fænotype	=	phenotype
Fødsel	=	birth
Fødselsdato	=	date of birth
Først	=	first
Førstegangskuld pr. far	=	sire's first litter
Galt(e)	=	castrate(s), barrow(s)
Generation, generationsår	=	generation, year of generation
Gennemsnit, gns.	=	average, ave.
Genotype	=	genotype
Genvirkning, additiv	=	gene action, additive
Grise	=	pigs (from birth to approaching maturity)
Gruppefodring, gruppefodrings-regi	=	Group feeding, group feeding regime
Halvsøskende	=	half sib(s)
Han	=	male
Helsøskende	=	full sib(s)
Hensyntagen, uden, med	=	consideration, without, with
Heritabilitet	=	heritability
Holdfodring	=	group feeding
Hos	=	with
Hun	=	female
Hurtighed i løb	=	speed of running
Hurtigmetoden	=	the rapid method
Husdyrracer	=	domestic animal breeds
Indavl	=	inbreeding
Inden for	=	intra
Inden for linien	=	within line
Indkøb	=	purchased

Indledning	=	introduction
Indsættelse i sti	=	penning
Ingen	=	no
Intra fædre	=	intra sires
Intraklassekorrelation	=	intra class correlation
Justering	=	adjustment
k_i -konstanter	=	k_i -values for estimating variance components
Klasseenhed	=	class unit
Klassemiddel	=	class mean
Kraft, kræfter	=	force, forces
Krop, kropsvægt	=	body, body weight
Kroplængde	=	body length
Kuld, kuld miljø	=	litter, litter environment
Køn, kønsforskel	=	sex, sex difference
Kønsvirkning fikseret	=	sex effect fixed
Langrygmuskelareal	=	musculus longissimus dorsi area
Levende vægt	=	live weight
Linie	=	line
Livshistorie	=	life story
Lukket	=	closed
Lyd	=	sound
Lydighed mod snor	=	leash control
Løftning af halen, reaktion med halen	=	tail carriage
Mangel	=	demerit, error
Maternel miljøeffekt, -virkning	=	maternal environmental effect
Mellem	=	between
Menneske	=	man, human
Metrisk	=	metrical
Middel(-tal)	=	mean
Middelfejl	=	standard error
Middelindsættelsesvægt	=	mean penning weight
Middelkvadrat	=	mean square
Miljø	=	environment
Miljøpåvirkelig(hed)	=	sensitive to environment, sensitivity to environment
Miljøtilpasningstese	=	thesis for environmental adaptability
Miljøændring	=	change of environment
Model, blandet, fordi kønnesens virkning fikseret	=	model mixed because sex effect fixed
Modeleksempel	=	model illustration
Mor, mødre	=	dam, mother; dams, mothers
Måling	=	measurement
μ	=	mu
Nedarvet	=	inherited
Niveau	=	level
Nuværende	=	present
Når	=	when

Orne, orner	= boar, boars
Ornegriseafkom	= boar pig progeny
Ornelugt	= boar odour, taint
Opdeling	= partitioning
Opskæring	= dissection
Opstaldning	= penning
Opvækststald	= growing house, fattening house
Opvækststi	= growing pen, fattening pen
Otte, otte uger	= eight, eight weeks
Overlegenhed	= superiority
Parringsblok	= mating block
Parringsblokmiddel	= mating block mean
Præstation	= performance
Raceforskel	= breed difference
Rang, rangfølge	= rank, ranking order
Rangklasse	= ranking class
Rangstatus	= the phenotype's own placement within the ranking order, it belongs to
Reaktionsevne	= reactivity, ability to react
Realiseret heritabilitet	= realized heritability
Referencebesætning	= reference herd, control nucleus
Ren race	= pure breed
Regressionseffekt	= effect by means of regression
Regressionskorrektion	= correction by regression
Regressionsskøn	= estimating the regression
Retningskoefficientsystem	= system of pathways
Rumorientering	= spatial orientation
Rygspæktykkelse	= back fat thickness
Rytme	= rhythm
Sammenhæng	= relationship
Sammenkædning, sammenblanding	= confounding
Samt	= and also, together with
Selektionsforædlet	= improved by selection
Selektive aggressionsmønstre i opvækstperioden	= selective aggression pattern in the growth period
Sidespæk	= side fat
Sikkerhed, reel	= significance, real
Skelne	= differentiate, discriminate
Skøn	= estimate
Skøn, beregnet	= estimated
Sogris(e), sogriseafkom	= gilt(s), gilt progeny
Stald, staldsektion	= stable, stable section
Standardafvigelse for samlet avlsværdi	= standard deviation for total, entire breeding value
Standardiserede genetiske overlegenhed ($i=1$), den Standardsti	= standardized genetic superiority, the ($i=1$) standard pen size
Sti, stistørrelse	= pen, pen size
Stifælle(r)	= pen mate(s)
Stigning	= rise
Stiindsættelse	= penning
Stikprøve, central	= random sample, unbiased
Stimiddel	= pen mean
Stof	= substance

Storfamilie	= large family
Stratificering, stratificere	= stratification, stratifying
Svin	= pig, pigs, at about maturity and onwards
Syv, syv uger	= seven, seven weeks
Så	= then
Tabel	= table
Tilfældig parring	= random mating
Tilpasningsegenskaber	= adaptation characters
Tilstedeværelse	= presence
Tilvækst	= gain
Tre, tre uger	= three, three weeks
Tyk	= thick
Tykkelse	= thickness
Tyve	= twenty
Ubeslægtet	= unrelated
Udvalg	= selection
Udvikling	= development
Udvirke	= obtain
Underdanig	= submissive
Undersøgelse	= investigation
Ved	= at
Vekselvirkning	= interaction
Vigende	= retreating
Vigtig	= important
Virkning	= effect
Vægre, vægring	= refuse, refusal
Vægt(e), Vægtfaktorer, relative	= weight(s), weight factors, relative
Vækst, vækstperiode	= growth, period of growth
Ydre kår; gunstige ydre kår	= environment; favourable environment
Æde	= eat
Ædeaktivitet	= eating activity
Ændring i hjerteslagsfrekvens	= change in heart rate
Økologisk	= ecologic
Økologisk nichemiljø	= ecologic niche environment
Økonomisk	= economical
År	= year
Årsag	= cause
Årsagsgruppering	= causation grouping
Årstid	= season of year