

Norsk landbruksforskning

Norwegian Agricultural Research

19 NOV 1990

Supplement No. 9 1990

Norsk planteforedling i
nåtid og framtid

Grunnleggende aspekter ved
planteforedling

*Present status and future
prospects of Norwegian
Plant breeding*

Basic aspects of plant breeding



Norsk institutt for skogforskning

Biblioteket

P.B. 61 - 1432 ÅS-NLH

Statens fagtjeneste for landbruket, Ås, Norge

Norwegian Agricultural Advisory Centre, Ås, Norway

NORSK LANDBRUKSFORSKING / NORWEGIAN AGRICULTURAL RESEARCH

Norsk landbruksforskning er en fortsettelse av Meldinger fra Norges landbrukshøgskole og Forskning og forsøk i landbruket og dekker et publiseringsbehov for norske forskningsresultater innenfor fagområdene: Akvakultur/*Aquaculture*, Husdyrbruk/*Animal Science*, Jordfag/*Soil Science*, Landbruksteknikk/*Agricultural Engineering and Technology*, Naturgrunnlag og miljø/*Natural Resources and Environment*, Næringsmiddelteknologi og hygiene/*Food Technology*, Plantedyrking jord- og hagebruk/*Crop Science*, Skogbruk/*Forestry*, Økonomi og samfunnsplanlegging/*Economics and Society Planning*.

Tidsskriftet har abstrakt, figur- og tabelltekster, overskrift samt nøkkelord på engelsk.

Articles published in the journal will always contain titles, abstracts, key words and figures and tables legends in English.

Ansvarlig redaktør/Managing Editor, Jan A. Breian

Fagredaktører/Subject Editors

| | | | |
|---------------|----------------|-----------------|------------------|
| Even Bratberg | Unni Dahl Gruc | Atle Kvåle | Jon Stene |
| Rolf Enge | Knut Heie | Fridtjov Sannan | Steinar Tveitnes |
| Ketil Gravir | Arne Hermansen | Trygve Skjvedal | |

Redaksjonsråd/Editorial Board

Sigmund Christensen, Norges landbrukshøgskole, Institutt for tekniske fag

Birger Halvorsen, Norsk institutt for skogforskning

Sigmund Huse, Norges landbrukshøgskole, Institutt for biologi og naturforvaltning

Ådne Håland, Særheim forskingsstasjon

Åshild Krogdahl, Institutt for akvakulturforskning

Karl Alf Løken, Norges landbrukshøgskole, Institutt for tekniske fag

Toralv Matre, Norges landbrukshøgskole, Institutt for husdyrfag

Einar Myhr, Norges landbrukshøgskole, Institutt for tekniske fag

Nils K. Nesheim, Norges landbrukshøgskole, Institutt for økonomi og samfunnsfag

Kjell Bjarte Ringøy, Norsk institutt for landbruksøkonomisk forskning

Ragnar Salte, Institutt for akvakulturforskning

Martin Sandvik, Norsk institutt for skogforskning

Hans Scvatdal, Norges landbrukshøgskole, Institutt for planfag og rettslære

Bal Ram Singh, Norges landbrukshøgskole, Institutt for jordfag

Arne Oddvar Skjelvåg, Norges landbrukshøgskole, Institutt for plantekultur

Anders Skrede, Norges landbrukshøgskole, Institutt for husdyrfag

Grete Skrede, Norsk Institutt for næringsmiddelforskning

Kjell Steinsholt, Norges landbrukshøgskole, Institutt for meieri- og næringsmiddelfag

Arne H. Strand, Norges landbrukshøgskole, Institutt for meieri- og næringsmiddelfag

Hans Staaland, Norges landbrukshøgskole, Institutt for biologi og naturforvaltning

Asbjørn Svensrud, Norges landbrukshøgskole, Institutt for skogfag

Geir Tutturen, Norges landbrukshøgskole, Institutt for tekniske fag.

Odd Vangen, Norges landbrukshøgskole, Institutt for husdyrfag

Sigbjørn Vestrheim, Norges landbrukshøgskole, Institutt for hagebruk

Kåre Årsvoll, Statens plantevern

UTGIVER/PUBLISHER

Statens fagtjeneste for landbruket/*Norwegian Agricultural Advisory Centre*, Moerveien 12, 1430 Ås, Norway. Norsk landbruksforskning/*Norwegian Agricultural Research* (ISSN 0801-5333) blir utgitt med fire hefter pr. år som utgjør et volum. Hvert hefte skal være på ca. 100 sider. Abonnementsprisen er NOK 400,- pr. år. Eventuelle supplementer vil bli sendt gratis til abonnenter, men kan bestilles separat hos utgiveren.

KORRESPONDANSE/CORRESPONDENCE

All korrespondanse av redaksjonell eller forretningsmessig karakter skal sendes til Statens fagtjeneste for landbruket/*Norwegian Agricultural Advisory Centre*.

Norsk landbruksforskning

Norwegian Agricultural Research

Supplement No. 9 1990


Norsk planteforedling i
nåtid og framtid

Grunnleggende aspekter ved
planteforedling

*Present status and future
prospects of Norwegian
Plant breeding*

Basic aspects of plant breeding

Redaktør Odd Arne Rognli



Norsk institutt for skogforskning
Bibliotek
P.B. 61 - 1432 ÅS-NLH

Statens fagtjeneste for landbruket, Ås, Norge
Norwegian Agricultural Advisory Centre, Ås, Norway



HONNØRSKRIFT

til

professor dr. agric. Knut Aastveit

Professor Knut Aastveit nådde aldersgrensa 12. desember 1988 etter 37 1/2 års teneste som forskar og lærar i landbruksvitskap, av desse 20 1/2 år som professor i genetikk og planteforedling ved Noregs landbrukshøgskole. Han la ned embetet ved utgangen av året 1988.

Knut Aastveit er fødd 12. desember 1921 i Mykland herad (nå Froland) i Aust-Agder. Foreldra var Are og Anne Aastveit. Dei budde da på garden Aastveit, som slekta har ått sidan 1704. Knut Aastveit tok agronomeksamen i 1941, eksamen artium i enkeltfag som privatist i 1947 og eksamen ved Noregs landbrukshøgskole, Jordbruksavdelinga, i 1951. Han vart straks tilsett der, først som forskingsassistent i kornforedling ved Institutt for plantekultur, og frå 1956 som vitskapleg assistent ved Institutt for genetikk og planteforedling. Det er der han sidan hadde arbeidsstaden sin, som vitskapleg assistent til 1958, høgskolestipendiat til 1961, forskingsstipendiat (NLVF) til 1966, og som førsteamanuensis til 1968. Dette året vart Knut Aastveit utnemnd til professor i genetikk og planteforedling og som styrar av instituttet.

I perioden frå høgskoleeksamen til utnemninga som professor var gjeremåla til Knut Aastveit mange og varierte. I 1952 og 1955/56 studerte han botanikk ved Universitetet i Oslo. I vårsemesteret 1953 hadde han eit tre månaders studieopphald ved Institutionen för fysiologisk botanik ved Universitetet i Stockholm, og i 1954 eit tilsvarande opphald ved Genetiska institutionen ved Universitetet i Lund og på Svalöv. Til saman stu-

derte han eitt år i Sverige. I vinterhalvåra 1958/59 og 1959/60 studerte Knut Aastveit biometrisk genetikk og statistikk ved University of Birmingham, England. Sommaren og hausten 1965 var han ved Max-Planck Institut für Züchtungsforschung, Köln, Vest-Tyskland, der studia galdt planteforedling. I tillegg til desse lengre studieopphalda i inn- og utland har Knut Aastveit teke del i fleire nasjonale, skandinaviske, europeiske og andre internasjonale kongressar, symposia og ymse slag vitskaplege møte, i somme høve som innbeden foredragshaldar. I forskinga kom professor Aastveit til å arbeida på fleire område, og ein skal her nemna einskilde drag ved denne innsatsen. I fleire høve er forsøka gjennomførte og meldingane skrivne i samarbeid med andre, og ein viser her til litteraturlista.

I tida som forskingsassistent i plantekultur skildra og klassifiserte han 24 byggsortar, og granska dessutan anding hos korn hausta til ymis tid og med ymist vassinnhald. Ein viktig del av arbeidet i denne perioden var elles granskingar av fotsjuka hos korn, og av korleis ein kunne motarbeida skadesoppane.

Alt i 1953 tok Knut Aastveit til med noko av det arbeidet som seinare skulle føra fram til den landbruksvitskaplege doktorgraden. Ut gjennom 50-åra gjorde han fleire granskingar som lekk i doktorarbeidet, og i 1961 vart avhandlinga publisert med tittelen "Studies on quantitative characters and quantitative inheritance in barley" (Meld. Norg.

LandbrHøgsk. 40 (2), 112 s.). Arbeidet handlar om det arvelege grunnlaget for økonomisk viktige eigenskapar hos bygg. Uttrykk for eigenskapane vart talfesta i omfattande markforsøk med sjølvfrødde liner av bygg, med diallele krysningar mellom slike liner, og med avkom i F_1 , F_2 , F_3 , B_1 og B_2 etter parkrysningar mellom innavla byggliner. I markforsøk såg han nærare på kor fruktbare sideblomstrane på aks hos avkom etter krysning mellom 2- og 6-rads bygg var. Han granska også verknaden av locus V-v for 2-rads - 6-rads aks på fleire kvantitative eigenskapar. I den siste delen av avhandlinga er det gitt resultat frå seleksjonsforsøk i avkom etter krysning mellom to byggsortar. Ein nemner elles at det i samband med variasjonsforsøka med innavla liner også vart gjort laboratorieforsøk. Hos to liner og avkom i F_1 etter krysning mellom dei, granska han vekstrate og assimilasjonsintensitet, og anding vart målt i spirande frø.

Avhandlinga gir viktige tilskot til kunnskapen om det genetiske grunnlaget for viktige eigenskapar hos bygg. Forfattaren utnytta både den klassiske analysen og metodar frå Birmingham-skolen til gransking av variasjon og samvariasjon i dei kvantitative karakterane. Han talfesta dessutan genetiske effektar som dominans, additivitet og samspel av ymse slag mellom gen i ulike loci. Det står stor respekt av den effektive måten dei store talmateriala er handsama på, og av den elegante måten ymse analysemetodar er utnytta på.

Doktor disputasen vart halden 14. desember 1961, og Knut Aastveit vart tildelt graden dr. agric. av Kollegiet ved NLH 21. desember 1961.

Professor Aastveit heldt fram med genetiske studiar av kvantitative karakterar hos ymse planteartar (nr. 16 i litteraturlista). Herunder kjem m.a. arbeidet med nedarving av stråstyrke hos bygg (17), analyse av forsøk med diallele krysningar (21), publikasjonen om utnytting av biometriske modellar i planteforedling (30), variasjon og selek-

sjon for frøsetjing hos tetraploid rug (44), nedarving av motstandsevne mot *Septoria nodorum* i kveite (54), og fleire av dei publikasjonane som gjeld induksjon av mutasjonar med ymse mutagen. Dette siste området fekk etter kvart stor plass i arbeidet til Knut Aastveit, og han har skrive minst 17 artiklar og meldingar om emnet.

Publikasjonen om arveleg variasjon og nedarving av kvantitative eigenskapar hos to populasjonar av engsvingel (70) leier naturleg over i populasjonsgenetikken, som vart eit viktig arbeidsfelt for professor Aastveit. Dette handlar òg om kvantitativ genetikk, men av di førgrasa er framandfrødde, er prinsippa for genetiske studiar og foredling annleis enn hos sjølvfrødde artar. Det må nemnast at mykje av forskinga hans på dette området vart gjort i samband med fleire doktorstudium, og da ofte i samarbeid med Statens forskingsstasjonar i landbruk. Knut Aastveit var tidleg klar over at med den store variasjonen i klima som vi har i Noreg, måtte seleksjonen gjerast på fleire stader i landet. Han var difor med og utforma eit forskingsprosjekt for grovfôr som også omfatta grasforedling. Her vart forskingsstasjonar ute i distrikta medarbeidarane hans. Han hjelpte t.d. til med å skaffa utgangsmateriale i foredlingsarbeidet og skaffa elles polycross-frø som vart dyrka ved instituttet og fordelt til interesserte stasjonar. I samband med doktorstudium ute på slike stasjonar, spela han ei aktiv rolle i planlegging og gjennomføring av forsøka, og ved å syta for at resultat vart analyserte og publiserte på vitenskapleg vis. Skrifter av særleg interesse for grasforedlinga i landet er dei som gjeld seleksjonsindeks (57), genetiske sider ved klimatisk tilpassing (58) og resultat av seleksjonsforsøk i hundegras (63). Også melding nr. 70, som er nemnd tidlegare, og ho som gjeld teori og bruk av open pollinering og polycross i foredling av førgras, er viktige i denne samanhengen.

Det er her ikkje høve å gå inn på all den forskinga som Knut Aastveit har gjort eller vore med på. Som avslutning på denne stutte omtalen av einskilde, viktige delar av arbeidet hans, vil eg difor visa til den omfattande litteraturlista som syner kva han har skrive, aleine eller i samarbeid med andre.

Knut Aastveit har gjort ein stor innsats i undervisninga. Frå tidleg i 60-åra har han gitt regulære kurs i generell genetik og planteforedling for studantar ved NLH. Han bygde opp undervisninga i kvantitativ genetik, populasjonsgenetikk og biometrisk genetik til bruk i kurs for doktorgradstudantar. Saman med dyktige medarbeidarar ved instituttet utvikla han dette vidaregåande kurset til ei fullverdig undervisning på høgt nivå. Her gjekk også inn kurs i cytologi og cytogenetik med øvingar. Etter initiativ frå professor J. Mac Key ved Sveriges Lantbruksuniversitet var Knut Aastveit i 1974 med på å grunnleggja nordiske doktorandkurs i planteforedling. Sidan den gongen er det gjennomført 16 slike kurs, og Knut Aastveit har vore lærar på 15 av dei. Det er frå denne undervisninga for doktorgradstudantar ved Institutt for genetik og planteforedling og ved dei nordiske doktorandkursa at alle norske planteforedlarar i nyare tid har fått det vitenskaplege grunnlaget for foredlingsarbeidet både med sjølvfrødde og framandfrødde vekstar. Det er også gjennom denne utdanninga, saman med professor Aastveits innsats som rettleiar for doktorgradstudantar, at planteforedling på nokre av Statens forskingsstasjonar i landbruk har kunna verkeleggjerast. Ein nemner i denne samanhengen at han har vore direkte rettleiar for nær 20 lisensiat- og doktorgradstudantar, og indirekte for fleire andre.

Knut Aastveit har vore mykje nytta som medlem av komitéar til vurdering av søkjarar til professorat og andre lærarstillingar både her i landet og i nabolanda våre. Han har også teke del i vurdering av avhandlingar for doktor-

graden og vore opponent i Noreg, Sverige, Uganda og India. I ein tiårsperiode var han sensor, og somme gonger eksaminator i genetik ved Universitetet i Oslo.

I tillegg til pliktene ved NLH har professor Aastveit hatt mange verv utanom Høgskolen, og ein nemner nokre av dei nedanfor.

Medlem av styret i Rådet for jordbruksforsk, 1969-1974, og seinare Rådet for Jord- og hagebruksforskning, 1982-1986.

Medlem av Noregs landbruksvitenskaplege forskingsråd i to periodar, 1972-1978, og i denne tida medlem av arbeidsutvalet i fem år.

Formann i styringsgruppa for prosjektet Produksjonsgrunnlaget i fjelltrakter, 1973-1982.

Medlem av styringsgruppa for den norske delen av prosjektet Man and Biosphere (MAB), 1973-1983.

Medlem av interimstyret for Statens forskingsstasjonar i landbruk, 1974.

Medlem av styret i Nordisk genetikforening, 1974-1979.

Formann i komitéen til utgreiing om ressursar i bladprotein, 1974-1976.

Medlem av Nordisk kontaktorgan for jordbruksforskning (NKJ), 1975-1978.

Medlem av styringsgruppa for prosjektet Sur nedbørs verknad på skog og fisk, 1975-1978.

Medlem av Samnordisk planteforedling (SNP), 1979-1989.

Æresmedlem i Sveriges Utsädesforening.

Knut Aastveit er ein rakrygga og sterk personlegdom, som set store krav til seg sjølv og til medarbeidarar og studantar. Med sine omfattande kunnskapar på fagområdet genetik og planteforedling er han ein framifrå lærar, og han stod alltid til rådvelde med hjelp til utgreiing av faglege oppgåver. Dette kom særleg medarbeidarane og doktorgradstudentane til gode. Med sin store arbeidskapasitet fekk han likevel gjort det han skulle, endå om han brukte mykje tid på faglege drøftingar. Eit sær-

merke ved måten hans å tenkja på er å sjå på dagsens problemstillingar med framtida i minnet, med eineståande evne til å få bort fyllstoff og nå inn til kjernen i saka.

Endå om Knut Aastveit set faget sitt særst høgt, og at det av den grunn vert lite fritid, held han seg særst godt orientert om dagsaktuelle spørsmål. Han gløymer heller ikkje folkemusikken, og det er ikkje sjeldan han tek fram hardingfela og let tonane strøyma. Han har elles store og djuptgåande historiske kunnskapar, særleg frå heimtraktene, men óg frå noregs- og heimssoga.

Med sin samarbeidsvilje og sitt gode humør er professor Aastveit ein miljøskapar både fagleg og allment. Dei yngre forskarane som arbeider på same eller nærståande fagområde, ser difor med takksemnd på at han ikkje vert borte frå dei, men tvert imot framleis produserer vitenskaplege publikasjonar på høgt nivå (jfr. 71, 72).

Ås, september 1990

Birger Opsahl

SKRIFTLIGE ARBEID

1. Aastveit, K. 1953. Sortsforsøk med havre på Sør-Østlandet i perioden 1939-52. *Forsk. fors. landbr.* 4, 461-483.
2. Aastveit, K. 1954. Beskrivelse og klassifisering av 24 byggsorter. *Forsk. fors. landbr.* 5, 249-292.
3. Aastveit, K. and E. Strand, 1955. Investigations on the respiration rate of small grain seeds of different moisture content and harvested at different stages of maturity. *Acta Agric. Scand.* 5, 76-81.
4. Mikaelsen, K. and K. Aastveit, 1957. Effects of neutrons and chronic gamma radiation on growth and fertility in oats and barley. *Hereditas* 43, 371-380.
5. Aastveit, K. og S. Haugdal, 1957. Fotsyke på korn. *Forsk. fors. landbr.* 8, 185-202.
6. Hansen, L.R. og K. Aastveit, 1957. Forgrødeforsøk på fotsykesmittet jord. *Norsk Landbruk*, 139-142 og 157-159.
7. Hansen, L.R. og K. Aastveit, 1958. Forgrødeforsøk på fotsykesmittet jord. *Samvirke* nr. 5, 1958.
8. Hansen, L.R. og K. Aastveit, 1959. Forgrødeforsøk på fotsykesmittet jord. *Forsk. fors. landbr.* 10, 89-126.
9. Wexelsen, H., K. Aastveit and M. Bragdø, 1961. Some data on selection in tetraploid rye. *Euphytica* 10, 244-256.
10. Aastveit, K. 1961. Studies on quantitative characters and quantitative inheritance in barley. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 40 (2), 1-112. (Doktoravhandlinga).
11. Aastveit, K. 1961. Om det genetiske grunnlag for krysningsforedling i selvbestøvende vekster. *Vollebekk, stensilert.*
12. Aastveit, K. 1961. Resistensforedlingens grunnprinsipper. *Vollebekk, stensilert.*
13. Aastveit, K. 1962. Mutasjonsforedling. *Tidskr. for Det Norske Landbr.* 69, 247-255.
14. Aastveit, K. 1962. Tilfeldige avvikelser i de mendelske spaltningforhold. *Stensilerte forelesninger.*
15. Wexelsen, H. and K. Aastveit, 1962. Mutation breeding in barley. *Proc. third Congr. of European Association for Res. in Plant Breeding.* Paris 1962, 157-163.
16. Aastveit, K. 1962. Genetiske studier av kvantitative karakterer i planter. 2. Nordiske genetikermøte Ås og Oslo, 1.-3. aug. 1962, 1-22.
17. Aastveit, K. 1962. Inheritance of lodging resistance in barley. *Acta Agric. Scand.* 12, 309-314.
18. Aastveit, K. 1963. The relation between fertility and cytological properties in autotetraploid rye. *Foredrag XI. Int. Congr. Genet. Haag 1963.* Samandrag i *Proc.* vol. 1, 214.
19. Aastveit, K. 1963. Foredling ved hjelp av kromosomøkning. *Jord og avling* nr. 1.
20. Aastveit, K. 1963. Forelesninger over polyploidi II. Utgitt i serien: Forelesninger ved lisensiatkurs i genetik, NLH.
21. Aastveit, K. and S. Frogner, 1963. Analysis of experiments with diallel crosses. *Hereditas* 50, 306-316.
22. Aastveit, K. 1964. Mutasjoner og plante-foredling. *Foredrag i Norsk Riksringkasting* i serien: Norges Landbrukshøgskoles radioforedrag. *Stensilert.*

23. Aastveit, K. 1964. Heterosis and selection in barley. *Genetics* 49, 159-164.
24. Aastveit, K. 1964. Arvestoffets natur. Stensilerte forelesninger.
25. Aastveit, K. 1965. Tetraploid høstrug. Samvirke nr. 5.
26. Aastveit, K. 1965. Induced mutations in barley. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 44 (2), 1-31.
27. Aastveit, K. 1965. Artskryssninger og allopolyploidi. Vollebekk. Stensilerte forelesninger.
28. Wexelsen, H. and K. Aastveit, 1965. Effects of gibberellic acid in barley. *Meld. Norg. Landbr.Høgsk.* 44 (22), 1-11.
29. Aastveit, K. 1965. Mutasjonsforskning i Vest-Tyskland. Stensilert, 1-12.
30. Aastveit, K. 1965. The value of biometrical models in plant breeding. *Proc. fourth Congr. European Association for Res. on Plant Breeding. Acta Agric. Scand. suppl.* 16, 71-80.
31. Aastveit, K. 1966. Use of induced barley mutants in a crossbreeding programme. *Proc. of a Panel, IAEA, Vienna 17-21 January 1966*, 7-14.
32. Aastveit, K. 1966. Induced mutations in polygenic systems. *Hereditas* 56, 20-26.
33. Gaul, H. and K. Aastveit, 1966. Induced variability of culm length in different genotypes of hexaploid wheat following x-irradiation and EMS-treatment. *Fifth Yugoslav Symp. on Res. in wheat. Novi Sad*, 12-18. 6. 1966.
34. Holm, E. and K. Aastveit, 1966. Induction and effects of the brachytic allele in barley. *Adv. Frontiers of Plant Sci.* 17, 81-94.
35. Aastveit, K. 1966. Notater til forelesninger over mutasjoner. Vollebekk. Stensilert.
36. Aastveit, K. 1966. Mutants in yielding ability. *International Manual of Mutation Breeding. IAEA/FAO, Wien.*
37. Aastveit, K. 1967. Induced mutations affecting quantitative characters in autoteraploid rye populations. *Rad. Bot.* 7, 363-368.
38. Wexelsen, H. and K. Aastveit, 1967. Variation in progenies derived from crosses between wild-growing and cultivated Norwegian red clover. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 46 (3), 1-20.
39. Aastveit, K. and H. Gaul, 1967. Variation and selection of micromutants. *Rad. Bot.* 7, 353-361.
40. Aastveit, K. 1967. Anvendelse av vekststoffer i genetik og planteforedling. Seminar over vekststoffer, NLH 1967, stensiltrykk.
41. Aastveit, K. 1967. Cytology of *Allium tuberosum*. *Proc. first Allium Symp. (Eucarpia), Landvik - Vollebekk*, 29.8.-3.9.1967.
42. Aastveit, K. 1967. Effects of combinations of mutagens on mutation frequency in barley. *Proc. of a Panel in Vienna, 11-15 September 1967. IAEA, Vienna 1968*, 5-14.
43. Aastveit, K. 1967. Studies on the recombination of mutated genes for quantitative characters in barley. Stensiltrykk.
44. Aastveit, K. 1967. Variation and selection for seed set in tetraploid rye. *Hereditas* 60, 294-316.
45. Aastveit, K. 1967. Induced mutations in hexaploid wheat. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 50 (22), 1-19.
46. Aastveit, K. 1967. Hva har vi lært av langvarige seleksjonsforsøk? *Forsk. fors. landbr.* 19, 237-252.
47. Aastveit, K. 1967. Transfer of genes from *Triticum persicum* to common wheat. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 47 (14), 1-20.
48. Aastveit, K. 1968. Planteforedling - hva kan vi utrette og hvordan? *Ny jord* 55, 165-174.
49. Aastveit, K. og B.I. Honne, 1970. Avkomsprøving i fremmedbestøvende vekster. *Symposium i planteforedling, Jønsberg*, 54-70.
50. Berg, T., S. Frogner and K. Aastveit, 1975. Recombination of induced mutant alleles for grain yield in barley. *Barley Genetics III. Proc. Third Int. Barley Genetics Symp. Garching*, 203-214.
51. Vik, J. and K. Aastveit, 1981. Breeding of early cabbage adjusted for culture under plastic tunnels. *Eucarpia, Brassica conf. Ås*, 15.9.-18.9.1981.
52. Aastveit, K. 1981. Education and re-education in the field of plant breeding. *Nordic Symp. Coop. in Plant Breeding, Helsingfors*, 30.11.-4.12.1981. *Acta Agric. Scand. Suppl.* 23, 128-131.
53. Aastveit, K. 1981. Measurement of variation and selection in plant breeding. *Nordic Symp. Coop. in Plant Breeding, Helsingfors*, 30.11.-4.12.1981. *Acta Agric. Scand. Suppl.* 23, 68-71.

54. Aastveit, K. 1981. Nedarving av resistens mot *Septoria nodorum* i hvete. Seminar i planteforedling, Hamar 11.2.1981. NLVF.
55. Aastveit, K. 1982. Nedarving av resistens mot *Septoria nodorum* i vårhvete. Nordisk Jordbruksforskning 64, 234-239.
56. Buraas, T. and K. Aastveit, 1982. Investigation on seed dormancy in barley. Proc. Fourth Int. Barley Genet. Symp. Edinburgh 1981, 554-561.
57. Aastveit, K. 1983. Seleksjonsindeks i förgrasforedlingen. NLVF og SFL seminar i engvekstforedling, Drøbak 21.3.-23.3.1983. Engvekstforedling III, 153-162.
58. Aastveit, K. 1983. Genetic aspects of climatic adaptation in plants. Plant Production in the North. (Eds. Å. Kaurin, O. Junttila and J. Nilsen), 23-42. Norwegian University Press.
59. Aastveit, K. 1985. Bioteknologi i plantedyrking. Landbrukets årbok, 263-279.
60. Aastveit, K. and A.H. Aastveit, 1984. Genetic variation of developmental stability in barley. Hereditas 101, 155-170.
61. Aastveit, K. 1985. Bioteknologi i plantedyrking. Samvirke 80, 250-253 og 297-299.
62. Aastveit, K. 1985. Bruk av ml-o resistens mot mjøldogg i bygg. Seminar, NLVFs fagutvalg for kornforedling, Ås, 89-101.
63. Aastveit, K. 1985. Resultater av seleksjonsforsøk i hundegras. Seminar, NLVFs fagutvalg for foredling og verdiprøving av förvekster og gras til grønntanlegg. Engvekstforedling IV, 88-109.
64. Aastveit, K. 1986. Direkte og indirekte seleksjon i tidlige generasjoner av hvete. Seminar, NLVFs fagutvalg for kornforedling, Sundvollen, 30.01.1986.
65. Aastveit, K. and H. Skinnens, 1988. Contribution of CIMMYT germplasm to Norwegian wheat breeding. Proc. seventh Int. Wheat Genetics Symp. Ed. by Inst. of Plant Sci. Res., Cambridge, 1035-1041.
66. Bjørnstad, Å. og K. Aastveit, 1988. Resultater av forsøk med kromosomdoblete haploider i bygg. Fagutvalgsrapport for SEFOs kornforedlingsprogram 12, 53-60.
67. Aastveit, K. 1989. Planteforedling fram mot århundreskiftet. Norsk landbruksforskning, Suppl. 5, 29-36.
68. Hockett, E.A., K. Aastveit and K.M. Gilbertson, 1989. Selfing behavior of cytoplasmic male sterile barley in Norway and the United States. Hereditas 111, 159-165.
69. Hockett, E.A., K. Aastveit and K.M. Gilbertson, 1989. Outcrossing on genetic male sterile barley in Norway and the United States. Hereditas 111, 167-169.
70. Aastveit, A.H. and K. Aastveit, 1989. Genetic variations and inheritance of quantitative characters in two populations of meadow fescue (*Festuca pratensis*, Huds.) and their hybrid. Hereditas 111, 103-114.
71. Aastveit, A.H. and K. Aastveit, 1990. Theory and application of open pollination and polycross in forage grass breeding. Theor. Appl. Genet 79, 618-624.
72. Bjørnstad, Å. and K. Aastveit, 1990. Pleiotropic effects on the ml-o mildew resistance gene in barley in different genetical backgrounds. Euphytica 46, 217-226.
73. Lærebok
Aastveit, K., L. Sundheim og G. Taksdal 1. utg. 1972. Biologi for yrkesutdanning. Landbruksforlaget, Oslo.

INNHOLD

| | | |
|---|-------------------------------------|-----|
| Växtförädling under ett sekel av ständigt accelererande kunnskapstillväxt - en utvekling, som tarvar internasjonell samverkan | Arne Hagberg | 11 |
| Utviklingslinjer i kvantitativ genetikk ifortid og framtid | Odd Arne Rognlien | 21 |
| Bruken av dobla haploidar i kvantitativ genetikk og planteforedling | Åsmund Bjørnstad | 37 |
| Cytogenetikkenes rolle i framtidig planteforedling | Marie Bragdø-AAs | 45 |
| Genteknologi i norsk planteforedling | Odd-Arne Olsen/ Øystein Simonsen | 51 |
| Genotype x miljø samsill. Kan statistiske parametre nyttes i praktisk planteforedling? | Are Halvor Aastveit | 57 |
| Framtidig foredlingsmetodikk innen selvbefruktende kornarter i Norge | Helge Skinnnes | 69 |
| Genetic strategy and future prospects for breeding cross-pollinated species | M.D. Hayward | 77 |
| F ₁ - Hybrider i fremmedbestøvende frilandsgrønnsaker | Magnor Hansen | 87 |
| Hvordan bør planteforedling og foredlingsforskning oragniseres i Norge? | Ole Bernt Olsen | 95 |
| Selskapet for Norges Vels betydning for utnytting av foredlingsmateriale i kryssbefruktende vekster | Ragnar Hillestad | 103 |
| Etter den grønne revolusjonen - nye utfordringer for planteforedlerne | Trygve Berg | 111 |
| Nordiskt samarbeite for forskarutbildning i växtförädling | James MacKay | 117 |
| Effect of "unnecessary" powdery mildew resistance genes on agronomic properties of spring barley | J. Helms Jørgensen/ H.P. Jensen | 125 |
| Hvordan kan foredling nyttes til å øke havrens plass i norsk kosthold | Magne Gullord | 131 |

| | | |
|---|-----------------------|-----|
| Genetiske forhold ved forsttøleranse hos gramineer | Arild Larsen | 139 |
| Kvalitetsforedling i förvekstar | Liv Østrem | 145 |
| Bestemmelse av kvalitet i förvekstar ved hjelp av NIRS og metodens muligheter i engvekstforedlingen | Petter Marum | 149 |
| Bruk av fremmed genmateriale i norsk foredling av engvekster | Eli Torgersen Solberg | 157 |
| Rødkløver i norsk engdyrking. Fortid og framtid | Reidar Vestad | 165 |
| Prøving av nye engvekster - tilfelle Beringsbunke på Island | Rikhard Brynjölfsson | 173 |
| Hva er oppnådd, og hvilken framtid har norsk grønnsakforedling? | Gry Synnevåg | 183 |
| Løkforedling i fortid og framtid | Jon Vik | 191 |
| Kva framtid har fruktforedling i Noreg? | S.H. Hjeltnes | 199 |
| Foredling i molte | Kåre Rapp | 205 |

Växtförädling under ett sekel av ständigt accelererande kunskapstillväxt - en utveckling, som tarvar internationell samverkan

ARNE HAGBERG
Svalöv, Sverige

Denna framställning är en bearbetning av en gästföreläsning vid NLH i Ås den 16/12 1988 i samband med professor Knut Aastveits pensionering. För den historiska överblicken hänvisas till Acta Agriculturae Scandinavica supplement nr. 12 år 1965 med titeln «Scandinavian Plant Breeding». Föreläsningen var helt naturligt färgad av författarens egna upplevelser och värderingar. Dessa gäller studieår vid genetiska institutionen i Lund och växtförädlingsår vid Hilleshög (42-44) och i Svalöv f.o.m. 1945. Av stor betydelse var ett studieår i USA. 55/56 följt av en serie internationella uppdrag både i i-land och inte minst intressanta i utvecklingsländer.

Som Rockefeller-stipendiat råkade jag hos dåvarande chefen för jordbruksavdelningen vid Rockefeller Foundation i New York, dr. Harrar, sammanträffa med professor Stakman, lärare till Harrar och Borlaug vid universitetet i Minnesota under 30-talet. Eftersom den just nu rådande överskottssituationen i i-världen starkt kontrasterar mot bristsituationen i u-världen är det av intresse att se på växtförädlingsinsatserna ur denna synvinkel.

Det var om u-ländarnas situation diskussionen med Stakman och Harrar handlade. Professor Stakman beskrev till en början de stora problem man under tidigare år haft i USA med rostangrepp på präriernas grödor främst vete

och majs. Enligt hans åsikt borde man lösa problemen genom ett samarbete med latinamerikas, främst Mexicos, förädlare och bönder. Det var i dessa områden, som nya rostraser uppstod och förökades och sedan spreds norrut.

År 1939 föreslog Stakman Rockefeller Foundation att sluta ett avtal med Mexicos regering om ett växtförädlingsprogram på vete och majs bekostat av RF. Efter några år kom avtalet till stånd och Stakmans båda forna elever dr. Borlaug och dr. Harrar kunde påbörja sitt förädlingsarbete i nära samverkan med USAs federala förädlingsprogram. Det blev mycket snabbt framgångsrikt och man hade på 10-15 år i princip löst sin uppgift att förse Mexicos odlare med nya högavkastande sorter, vars resistenskapacitet var starkt förbättrad och framför allt väl känd.

Dr. Harrar blev nu chef för jordbruksavdelningen på Rockefeller Foundation i New York medan Borlaug fortsatte sitt växtförädlingsarbete i Mexico. Sådant var läget i mars 1955 vid den ovan omtalade diskussionen. Indien hade ganska nyligen blivit självständigt och hade till synes olösliga problem med sin livsmedelsförsörjning. Situationen var bekymmersam på många håll i sydostasien. Men främst Indien ansågs var ett närmast hopplöst fall. För Harrar och Stakman framstod möjligheten att bygga upp ett nät av växtförädlingsaktiviteter i

de aktuella länderna med en internationell samverkan. Man var beredd att föreslå Rockefeller Foundation att satsa sina resurser på ett sådant u-landsprogram med Mexico-programmet som modell. Man ville till en början koncentrera sina ansträngningar till de tre dominerande grödorna i världen vete, majs och ris. Men så småningom kom programmet att omfatta flera andra grödor som potatis och leguminoser och en del andra främst tropiska växtslag.

Många, mycket skickliga, huvudsakligen amerikanska forskare engagerades i programmet och fick genom sitt personliga uppträdande och sina aktiviteter i fältarbetet en enorm betydelse som föredöme för de aktuella u-ländernas i en del fall väl utbildade forskare, som kanske inte alltid var vana vid att själva ta del i fältarbete och andra praktiska uppgifter. Särskilt i Indien fanns en «reserv» av mycket väl utbildade jordbruksforskare, som tidigare inte alltid var så aktiva. Dessa stimulerades till mycket fina insatser inte minst genom ledargestalter som dr. Swaminathan. Under senare delen av 60-talet kunde man konstatera ett enormt uppsving i produktionen av vete, ris och majs och en stabilisering skedde under 70-talet. Denna process brukar gå under begreppet «gröna revolutionen».

År 1961 hade man på Philippinerna grundat ett internationellt forskningscentrum för ris, IRRI. Några år senare bildades CIMMYT i Mexico för internationell samordning av vete- och majs-forskningen. Dessa båda centra följdes av flera andra för andra växtslag. De i allt 13 centra (fig. 1) är i dag samordnade i CG-systemet, Consultative Group of International Agricultural Research. Rockefeller Foundation, som inledningsvis spelade en allt dominerande roll har i dag dragit sig tillbaka och sponsorerna är nu Förenta Nationernas organ FAO och UNDP samt världsbanken och därtill de olika i-ländernas biståndsorgan, bland vilka USA spelar en viktig roll och bär ca. 40% av kostnaderna. Men våra



Fig. 1. De 13 internationella jordbruksforskningscentra inom CG-systemet

nordiska länder bidrar starkt till detta system av jordbruksforskning för u-land med tyngdpunkt på växtförädling. Så t.ex. bidrar den svenska staten med en summa av samma storleksordning, som den man avsätter som stöd till vår egen växtförädling i Sverige.

På detta sätt blir CG-systemet det största koordinerade växtförädlingsprogrammet vi har i världen i dag. Det är därför inte oväsentligt hur detta utvecklas. Vi har all anledning att följa dess insatser och försöka samverka i väsentligt större omfattning än som sker nu. I detta sammanhang kan nämnas att IRRI tagit initiativ till en världsvid koordinerad risforskning, där IRRI är spindeln i nätet, men där de stora universitetsinstitutionerna i Japan, Kina, Indien, Thailand m.fl. länder medverkar. På samma sätt koordinerar ICRISAT (fig. 2, 3 och 4) i Indien världens insatser på sorghum, pearl millet, och jordnötter, bara för att nämna några sådana satsningar.

Ett av CG-organen är IBPGR. Detta organ samordnar aktiviteterna så långt som möjligt mellan världens genbanker. Många av CG-centra har egna genbanker för sina respektive mandatgrödor och dessa bankers aktiviteter samordnas genom IBPGR som också initierar insamlingsaktiviteter där sådana bedöms



Fig. 2. Flygbild över ICRISAT's huvudstation utanför Hyderabad i Indien



Fig. 3. De halvtorra tropikernas utbredning - ICRISAT's arbetsfält med växtslagen sorghum, hirs, chikärt, duvärt och jordnötter

vara angelägna. Det gäller att i så stor utsträckning som möjligt säkra den genetiska variation som finns inte minst för att i växtförädlingsarbetet ha tillgång till den i framtiden.

En av genbankerna, som ingår i IBPGR's nät är den Nordiska Genbanken (NGB) som är en gemensam satsning av alla de nordiska länderna. Förutom att fylla sin uppgift för det nordiska området och serva dess växtförädlare har NGB också hjälpt att bygga upp genbanker i en del olika utvecklingsländer. Just nu är man engagerad i att bygga upp



Fig. 4. ICRISAT's satsning i Africa centra i Niger utanför Niamey, i Zimbabwe vid Bulawayo (sorghum och hirs) samt i Malawi vid Lilongwe (jordnötter)

genbanken för SADCC-regionen i södra Afrika förlagd till Lusaka.

Det är viktigt att de olika utvecklingsländerna utvecklar sitt eget system för jordbruksproduktion. Annars är det naturligtvis svårt att utnyttja de tjänster CG-systemets centra kan erbjuda. Från svensk sida har man försökt att bygga upp ett utsädesföretag i Zambia och i samband därmed stärka växtförädling (fig. 5) och frö-kontroll. Även konsulentverksamhet och jordbrukskooperativ verksamhet försöker man initiera och stödja. Liknande projekt finns tillsammans med de andre nordiske länderna i Mozambique och planeras i Nicaragua.

När det gäller de olika utvecklingsländernas situation i jordbruket som CG-systemets centra möter dem är variationen mycket stor. En del s.k. u-länder tycks vara välorganiserade och stadda i



Fig. 5. En av ICRISAT's ledande sorghum-förädlare har nu flyttat till Zambia och har ansvaret för förädling av sorghum och hirs i landets nationella växtförädlingsprogram. Han har samarbete med gruppen i Bulawayo och centret utanför Hyderabad och har varit mycket framgångsrik

snabb utveckling. Deras stora problem är närmast överbefolkning. Indien hör i dag närmast till denna kategori. I andra länder kanske främst i Afrika, söder om Sahara, är jordbruksproduktionens infrastruktur ännu på ett mycket primitivt stadium. Inom centra läggs det ned stor möda på att försöka definiera problemställningarna för dessa människor, närmast genom socioekonomiska undersökningar så att det växtmaterial man tar fram skall passa i de önskade odlingsformerna. Det är facinerande att följa förädlarnas strävan att definiera sin målsättning i sitt förädlingsarbete för olika samhällen. Det gäller naturligtvis att verkligen vara säker på förädlingsmålet. Detta är frågeställningar som

kanske vi växtförädlare i Norden inte alltid medvetet bearbetar, därför att förädlingsmålen för oss ter sig «självlara». Men vi borde nog oftare ifrågasätta dem.

CG-systemets centra driver i huvudsak en effektiv växtförädling i sina mandatgrödor baserad på analys av målsättningen och den i genbankerna tillgängliga genetiska variationen. Man ställer i regel allt sitt förädlingsmaterial till allmänt förfogande utan kostnad. Förutom av målsättningsdefinierande analyser av olika slag servas växtförädlarna av många olika forskningslaboratorier: biokemi, växtpatologi, växtfysiologi och diverse stress-analyser, cytogenetisk och molekylärbiologisk forskning samt statistik- och data-service. Varje center är i stort sett skraddarsytt för just sitt eller sina växtslag och för att med effektiv tvärvetenskaplig aktivitet söka lösa sina mest akuta problem. Här belyses på ett utomordentligt klart sätt vilket team work som skall till för att bedriva framgångsrik växtförädling. Det är också vackert illustrerat hur selektionsarbetet måste bedrivas i stor skala och genetiskt väl motiverat med de olika selektionsmomenten rätt inpassade efter sin vikt och sitt nedärvningsmönster.

Centra utbildar också årligen en stor mängd specialister, som sedan i sina respektiva hemmapositioner blir goda samarbetspartners inom de nationella förädlingsprogrammen, som centra är satta att i sin tur serva. Denna uppbyggnad för växtförädling och jordbruksforskning i u-länderna sker i en mycket imponerande internationell samverkan helt utanför snäva kommersiella intressen. Den utgör faktiskt den största samordnade satsningen på växtförädling i våra dagar och borde kunna utgöra basen för en globalt samordnad satsning på framtida växtförädling som ett alternativ eller ett komplement till i-ländernas kommersiella växtförädling eller rent av basen för all växtförädling på vårt klot. Under alla omständigheter

borde ett utbyggt nät av internationella centra i framtiden svara för internationella konferenser och samordning av nomenklatur och registrering av forskningsresultat och genbanksuppgiften för markörgener och andra viktiga serier av gener som resistensgener och kvalitetsgener m.m.

Sådan samverkan har vuxit fram genom enskilda initiativ och bygger i dag för våra viktigaste växtslag helt på en frivillig internationell samverkan som sannolikt blir allt svårare att vidmakthålla allteftersom omfattningen av arbetet ökar och samtidigt pressen på förädlare och forskare ökar i deras dagliga arbete. IRRIs roll i risforskningens koordinering livligt understödd av japaner (fig. 6), kineser och indier



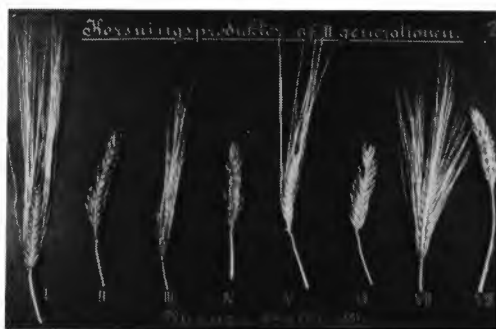
Fig. 6. Dr. Iwata vid Kyushu-universitetet är en av de japanska risforskarna i det av IRRi koordinerade världsvidasamarbetet

visar oss en modell för framtida koordi-

nering också i vete, korn, havre m.fl. växtslag. Hur huvudmannskapet skall förläggas kan naturligtvis diskuteras men det är behov för ett internationellt organ med långsiktig resursförsörjning för att säkerställa kontinuitet och långsiktig planering i det globala forskningsarbetet, som är basen för växtförädlingsinsatserna.

ETT SEKELS VÄXTFÖRÄDLING I NORDEN

I och med att växtförädlingen i Svalöv år 1986 kunde fira sitt 100 års jubileum kan man tala om ett sekel av växtförädlingsverksamhet här. Redan från allra första åren sökte man sig fram till teorier om nedärvningsmekanismen för att förstå hur urvalet skulle bedrivas för största möjliga framgång. En F_2 generation av en kornkorsning studerades på försöksfälten i Svalöv redan 1887 (fig. 7) och tio



De åtta genotyperna i en F_2 -generation av en korsning i korn vuxna i Svalöv sommaren 1887

år senare beskrev Pehr Bolin (fig. 8) den lagbundna nedärkning av distinkta egenskaper i korn några år innan de Mendelska lagarna återupptäcktes. Genetisk forskning växte fram ur växtförädlarnas behov av kunskap om arvs-mekanismen för sitt arbete att skapa ny variation och att göra effektivt urval.



Fig. 8. Pehr Bolin som i ett föredrag 1896 (publicerat följande år) redovisade sina erfarenheter från nedärvningsstudier i bl.a. korn

Nilsson-Ehles (fig. 13) arbete med kvantitativa egenskapers nedärkning och W. Johanssens (fig. 9) princip om de rena



Fig. 9. Professor Wilhelm Johansen övervakar Hans Tedins korsningsarbete i böror



Fig. 10. Hans Tedins korsningar i korn lade grunden till kornets kromosomkartering



Fig. 11. Professor Haakon Wexelsen byggde vidare med främst studiet av kornets axtäthetsgener



Fig. 12. Genetisk variation i kornets axtäthet inducerad med joniserande strålning



Fig. 13. Herman Nilsson-Ehle, pionjär som växtförädlare och genetiker, kreativ stimulator och institutionsbyggare



Fig. 14. Professor Olof Tedin, analytiker och specialist på utredande av kluriga genetiska problemställningar

linjerna i böror ledde till urvalsmetoder, som vi ännu använder. Den cytogenetiska forskningens framväxt kanske främst genom Müntzings (fig. 15) in-

satser och mutationsforskningen genom Ehle och Å. Gustafsson kom att prägla mycket av satsningen i mitten av vårt sekel.



Fig. 15. Professor Arne Müntzing cytogenetiker av världsförmat som särskilt sysslade med polyploidi och dess roll i växternas evolution och dess utnyttjande i växtförädling

Resistensförädlingen hade en central roll redan när seklet var ungt men kom att väsentligt intensifieras med växtpatologisk forskning och dess tillämpning från seklets mitt. Kvalitetsbegreppet fanns kanske främst i brödvete-förädlingen ända från första början. Ett egentligt cerealforskningslaboratorium organiserades först under 1920-talet. Ett kemiskt forskningsarbete kring kvalitetsbegreppen har vuxit starkt särskilt de senaste årtiondena. Det har visat sig att våra kulturväxter är formbara genom selektionstryck som gäller t.ex. rapsfröets oljesammansättning - avlägsnandet av erukasyran och ett markant höjande av lino-syrahalten i rapsolja. I det här sammanhanget kan också framhållas framtagandet av sockerbetan som en ny kulturväxt under föregående sekel och väsentligen förändrad också under de senaste årtiondena med enkornsfrö etc. (fig. 16).

Den växtfysiologiska forskningen har lett till stresstolerans mot t.ex. köldskador och torka liksom till resistens mot



Fig. 16. Dr. Savitsky, sockerbetsforskare som bl.a. fann genen för det monogerma betfröet, som haft enorm betydelse för våra dagars sockerbetsodling

dåligt skördeväder. Den hör också till den komplicerade bilden av närliggande naturvetenskaplig forskning som förädlarna kunnat använda i sitt arbete att utveckla sin genpool med kombinationer av goda egenskaper. Produktionfysiologien har väckt allt större intresse.

Mutationsforskningen har kanske inte riktigt kunnat bidra med vad man hoppades men har givit oss en mängd värdefull kunskap om våra växtslag. Den nya molekylärbiologiska tekniken har inledningsvis förknippats med mycket stora förväntningar - ännu mycket högre än den tidigare mutationsforskningen. Det är ingen tvekan om att till en början dess bidrag blir i första hand en bred, fördjupad kunskap om vårt odlingsmaterial. Det lär vara mera komplicerat att utnyttja tekniken för

skapande av nya byggstenar i praktisk förädling. Jag avser då uppbyggandet av gen-poolen. Däremot är det redan metoder i utnyttjande för selektion av t.ex. virusfrihet o.s.v.

Med all denna ständigt växande kunskap och nya tillgängliga hjälpmedel för växtförädlarna blir växtförädling med nödvändighet mer och mer ett framgångsrikt team work. I detta är förädlaren koordinator av en serie insatser av olika specialister. De internationella centra i CG-systemet är uppbyggda på så sätt och ger i sin tur sin service åt de nationella förädlingsprogrammen. En del av dessa är mycket väl utbyggda och skickligt koordinerade som t.ex. i Indien med grödis samordnade förädlingsprojekt över hela nationen. I detta samarbete deltar bl.a. de olika delstaternas universitet och förädlingsorgan.

I USA har man länge haft ett federalt nät av grödis samverkande växtförädlare (fig. 17 och 18), som säkert till en del varit modell för denna uppbyggnad av CG-systemet. Här i Europa har de kommersiella krafterna drivit utvecklingen i annan riktning. Men inom den Europeiska växtförädlarunionen Eucarpia finns ett kunskapsutbyte och en viss strävan mot samverkan. Men vi har långt kvar till USA's modell och till India Wheat Programme!



Fig. 17. Dr. G. A. Wiebe, korn-genetiker och förädlare, koordinator av USA's federala, koordinerade kornförädling



Fig. 18. Dr. Wiebe med några av sina «federala» kornspecialister samlade vid hans station i Aberdeen, Idaho, sommaren 1955; från vänster dr. Ramage, dr. Wiebe, dr. Dickson, dr. Suneson, dr. Craddock



Fig. 19. Dr. Jens Clausen och medarbetare dr. Knobs vid Stanford, Palo Alto studerande växtarters olika ekotyper och förmåga till anpassning till variationer i miljön

Inom Nordisk Jordbruksforskarens Förening (NJF) har man länge inom subsektionen för växtförädling försökt verka för en djupare samverkan inom nordisk växtförädling. Detta har lett till att en viss samverkan kunnat organiseras inom SNP (SamNordiskPlanteförädling). Men steget är ännu mycket långt till den typ av koordinerad växtförädlingsaktivitet som man har i t.ex. Indien eller i Japan, Kina eller USA. Förhållandena är självklart inte idealiska överallt i dessa områden heller. Men man utnyttjar befintliga resurser bättre än vad vi gör och det är väsentligt att notera.

I ett fall har man lyckats skapa ett samnordiskt organ inom växtförädlingens intressesfär. Det är den Nordiska Genbanken NGB, som i år fyller 10 år. Den har ett nära samarbete med Eucarpias genbankskommitté (fig. 20) och med IBPGR och är därmed väl med i det globala samverkande nätet av genbanker och i det globala uppbyggnadsarbetet med insamlingar och samordning av bankernas funktioner. NGB har kommit gott i gång och kan bli ett värdefullt hjälpmedel i nordisk växtförädling om förädlarna utnyttjar banken och samverkar fortlöpande med



Fig. 20. Några av deltagarna (fr. v. dr. Oehler, prof. Jucci, prof. Ross och dr. Wagner) vid bildandet av Eucarpias sektion för vildarter och primitivformer, vilken senare utvecklade samarbetet i Eucarpias genbankskommitté. Dr. Jucci, Italien, bedrev studier som väl kompletterade Jens Clausen och hans grupps arbeten

NGB. Denna får inte bli ett självändamål och ett museum utan den skall vara en dynamisk kraft i utvecklandet av förädlarnas resp. gen-pool. På så sätt kan den bli ett viktigt led i en begynnande samverkan mellan Nordens växtförädlare gärna via SNP.

Utviklingslinjer i kvantitativ genetikk i fortid og framtid

ODD ARNE ROGNLI

Norges landbrukshøgskole, Institutt for bioteknologifag, Genetikk og planteforedling, Ås

HVA ER KVANTITATIV GENETIKK

Mendelsk genetikk i sin klassiske form kan bare brukes i genetiske studier av egenskaper hvor individene kan grupperes i klasser. Slike egenskaper eller karakterer kaller vi *kvalitative*, og variasjonen betegnes diskontinuerlig eller diskret. Ved å studere spaltningstall kan individenes genetiske sammensetning bestemmes direkte på grunnlag av hvilke klasser de fordeler seg i. Som regel er slike egenskaper styrt av ett eller svært få gener med stor virkning, og de er lite påvirket av miljøet. De fleste egenskaper er imidlertid slik at det bare er gradforskjeller mellom individene. De mendelske spaltningstall viser seg ikke, og egenskapene har en kontinuerlig fordeling. Slike egenskaper kalles *kvantitative*. Selv om mendelske spaltningstall ikke kan observeres i kvantitative egenskaper, så er det et grunnleggende prinsipp at genene som styrer disse egenskapene følger Mendels lover på samme måte som gener som styrer kvalitative egenskaper. En forståelse av nedarvingen av kvantitative karakterer har vært fundamental i studiet av evolusjonsprosesser, og i plante- og husdyrforedlingen.

Denne artikkelen tar for seg enkelte utviklingslinjer i kvantitativ genetikk, og gir en vurdering av hvordan denne greinen av genetikken vil utvikle seg i den nære framtid. Dette er en formidabel oppgave fordi fagfeltet etterhvert er svært omfattende og teoretisk. En komplett gjennomgang av alle sider av

kvantitativ genetikk vil ikke la seg gjøre innenfor rammen av en slik artikkel.

HISTORISK PERSPEKTIV

Mendelister og biometriker

At genene som styrer kvantitative karakterer ligger på kromosomene og nedarves etter de mendelske lover på samme måte som kvalitative karakterer var det stor uenighet om rundt århundreskiftet. I England var det en bitter strid mellom mendelistene og biometrikerne, anført av henholdsvis Bateson og Karl Pearson. Da Francis Galton rundt 1880 startet den biometriske skolen, var betydningen av Mendels arbeid ennå ukjent. Galton valgte helt andre karakterer og metoder enn Mendel. For det første studerte han egenskaper som varierte kontinuerlig, spesielt høyde hos mennesket. For det andre gjorde han sine målinger i naturlige populasjoner, på individer med kjente slektskapsforhold, f.eks. foreldre og avkom, og søsken. Ved hjelp av korrelasjon og regresjon forsøkte han å komme fram til prinsippene for nedarving, som ble nedfelt i hans verk «Law of Ancestral Heredity». Mendel studerte spaltning i kvalitative karakterer etter kryssing av innavlta linjer. Som Mather (1979) skriver var Galtons metode dømt til å mislykkes. Til tross for dette la den biometriske skolen grunnlaget for studiet av kvantitative karakterer ved sine studier av variasjon og kovariasjon. Galtons arbeid ble ført videre i omfattende skala av Pearson.

Etter at Mendels arbeid ble gjenopplaget rundt 1900 aksepterte ikke biometrikerne at Mendels prinsipper kunne forklare nedarvingen også av de såkalte metriske karakterer. Sewall Wright (1977) skriver at dette var bemerkelsesverdig fordi allerede i 1902 og 1906 viste biometeren Yule (ref. Wright 1977) at de biometriske resultatene var forenlige med Mendels prinsipper. Yule foreslo også en multippel faktor hypotese som forklaring på metriske karakterer, en forløper til begrepet polygener som vi skal komme tilbake til. Pearson selv så ikke denne sammenhengen, selv om han i 1904 la fram et arbeid som klart indikerte dette. Wright (1977) hevder at denne kontroversen mellom mendelistene og biometrikerne forsinket utviklingen av en eksperimentell populasjonsgenetikk i England med flere tiår. Han hevder at den først ble tatt opp med Mather's arbeid fra 1941.

Framveksten av populasjonsgenetikk

I Amerika gjorde Castle viktige arbeider ut fra multippel faktor hypotesen med sine seleksjonsforsøk i rotter (ref. Wright 1977). Han utarbeidet også teoretiske forventninger for hva som skjer med zygotefrekvensene ved fullstendig eliminering av resessive utspaltninger i hver generasjon. Han la dermed grunnlaget for det som seinere ble Hardy-Weinberg's likevektsprinsipp, en hjørnestein for både populasjons- og kvantitativ genetik. Populasjonsgenetikken omhandler hvordan gene opptrer i populasjoner, og beskriver ved hjelp av statistiske modeller de stokastiske prosesser som forandringer i genfrekvenser o.l. er. Det teoretiske grunnlaget for populasjonsgenetikken, som ble utviklet i 1920-årene av R.A. Fisher, S. Wright og J.B.S. Haldane, er et av de viktigste fundamentene for kvantitativ genetik. I disse arbeidene ble virkningen av ulike kryssningssystem på den genetiske sammensetningen av populasjoner utledet teoretisk, og brukt til å predikere utfallet av

ulike former for seleksjon, både naturlig og kunstig.

Kvantitativ genetik finner sin form

Konflikten mellom mendelistene og biometrikerne ble løst av R.A. Fisher. Ved sitt banebrytende arbeid «The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance», publisert i 1918, la han grunnlaget for det vi i dag kaller kvantitativ genetik. I dette arbeidet viste han at de biometriske resultatene kunne forklares ut fra Mendelsk nedarving av de genetiske faktorer. Før vi går nærmere inn på Fisher's arbeid, som er det klart viktigste teoretiske bidraget til kvantitativ genetik så langt, er det nødvendig å nevne noen eksperimentelle arbeider som ble gjort rundt 1910 og som også var viktige for Fisher's modellbygging. To skandinaver gjorde elegante forsøk som kom til å danne grunnlaget for utviklingen av kvantitativ genetik. Det viktigste arbeidet gjorde dansken Wilhelm Johannsen (1909). I sine studier av frøvekt i bønne brukte han avkomsprøving til å vise at variasjonen i frøvekt innen innavlslinjene bare var miljømessig, mens variasjonen mellom linjene var genetisk betinget. Ut fra disse studiene definerte han begrepene *genotype* og *fenotype*. Svensken Nilsson-Ehle (1909) regnes som opphavsmannen til begrepet «polygener» som ofte brukes om de gene som styrer kvantitative karakterer. Ved sine studier i hvete viste han at flere gener, hver med liten virkning, men som i hans spesielle tilfelle kunne følges ved mendelsk spaltning, hadde en kumulativ virkning på karakteren. Amerikaneren East (1910), som var elev av Castle, kom uavhengig av Nilsson-Ehle fram til tilsvarende resultater ved sine studier i mais og tobakk.

FISHERS LINEÆRE MODELLER

Fisher bygde utviklingen av en lineær modell på følgende forutsetninger. Når vi

måler en egenskap i en populasjon er det den fenotypiske verdi vi måler. En fenotypisk måling av et individ (P) kan betraktes som en sum av en genotypisk effekt (G) og en miljøeffekt (E), $P = G + E$. En genotype kan defineres som en spesiell samling av gener som et individ har, mens miljøeffekten er alle ikke-genetiske faktorer som påvirker individets fenotypiske verdi. Egenskapen er styrt av et stort antall spaltende loci, uavhengige og med små effekter som adderer sin virkning på fenotypen. Den totale genotypiske effekten blir da normalfordelt. Miljøeffekten er tilfeldig, dvs. ikke korrelert med genotypens verdi, normalfordelt med forventning null og felles varians. I en populasjon i Hardy-Weinberg likevekt kan da en lineær modell tilpasses, og Fisher brukte minstekvadratets metode for å dekomponere den fenotypiske effekten i genetiske- og miljømessige komponenter. Dette var starten på utviklingen av variansanalysen, som Fisher utformet i 1920-årene, og som er et av de viktigste bidragene til statistisk metodikk i dette århundre. Variansanalysen har en sentral plass i all anvendelse av kvantitativ genetik, da den nyttes både for å teste hypoteser og estimere størrelsen på genetiske parametre.

For å beskrive den genotypiske effekten utviklet Fisher to tilsynelatende enkle ett-locus modeller. Disse har imidlertid dannet utgangspunkt for så og si all etterfølgende teoriutvikling. Fordi modellene er de viktigste bidrag til utviklingen av kvantitativ genetik, og har dannet ulike skoler, er det nødvendig å se nærmere på hva disse modellene innebærer.

Vi tar utgangspunkt i ett locus med to alleler A_1 og A_2 . Det er da tre mulige genotyper i en populasjon, A_1A_1 , A_1A_2 og A_2A_2 .

Biometrisk konsept - Fisher's modell 1.

Modell 1 knytter spesielle verdier til genotypene (se fig. 1). Disse verdiene defineres som avvik fra gjennomsnittet av de

to homozygotene. Dersom allelet A_1 har positiv effekt, betegnes homozygoten A_1A_1 med genotypisk verdi $+a$, A_2A_2 med $-a$. Gjennomsnittet av disse settes til $m=0$. Heterozygotens avvik fra midlet av homozygotene betegnes som dominans (d). Dersom heterozygoten faller på gjennomsnittet er det ikke dominans, og vi betegner genvirkningen som additiv. Da er det en lineær sammenheng mellom antall alleler med positiv virkning, og den genotypiske verdi. Tilsvarende kan genetiske effekter spesifiseres for andre loci som påvirker karakteren. Dersom virkningen av allel i ulike loci ikke er avhengig av hverandre (ikke samspill), og dersom de er tilfeldig fordelt på kromosomene (ikke kopling), kan deres effekter på populasjonsmidlet, varians og kovarians summeres over loci.

I en populasjon i Hardy-Weinberg likevekt med allelfrekvenser $p(A_1)$ og $q(A_2)$ er populasjonsmidlet summert over alle loci lik:

$$M = \Sigma a(p-q) + 2\Sigma dpq \quad (\text{Falconer 1981})$$

Når effekter summeres over loci reiser det spørsmålet om samspill mellom gener i ulike loci. Fisher var klar over dette, men han spesifiserte ikke effektene, og slo dem sammen under navnet epistasi. Ulike måter å spesifisere samspillseffekter på er seinere foreslått av Van der Veen (1959) for modell 1, og av Cockerham (1954), seinere generalisert av Kempthorne (1957), for modell 2.

Den totale genotypiske varians (V_G) er summen av additiv variasjon (V_A) og dominans (V_D) (vi ser bort fra epistasi), og vil for ett locus i en panmiktisk populasjon bli:

$$V_G = V_A + V_D = 2pq[a + d(q-p)]^2 + (2pqd)^2 \quad (\text{Falconer 1981})$$

$$V_G = 1/2D_R + 1/4H_R = V_A + V_D \quad (\text{Mather og Jinks 1971})$$

Modell 1

| A_2A_2 | | A_1A_2 | A_1A_1 |
|----------|---|----------|-----------------------------------|
| -a | 0 | d | a (Fisher 1918, Falconer 1981) |
| $-d_a$ | | h_a | d_a (Mather, Jinks 1971) |

Modell 2

| Genotype | A_2A_2 | A_1A_2 | A_1A_1 |
|------------------|----------|-------------|----------|
| Frekvens | q^2 | $2pq$ | p^2 |
| Genotypisk verdi | a_{22} | a_{12} | a_{11} |
| Additiv verdi | $2a_2$ | $a_1 + a_2$ | $2a_1$ |
| Avlsverdi | $-2pa$ | $(q-p)a$ | $2qa$ |

Fig. 1. Genotypiske og additive verdier i Fisher's modell 1 og 2

På samme måte som for gjennomsnittet kan variansene summeres over loci. Tolker vi likningen over ser vi at dersom det er dominans tilstede ($d > 0$), og allelfrekvensene er forskjellige, vil den additive varianskomponenten alltid inneholde variasjon som skyldes dominans. Dersom det ikke er dominans ($d = 0$) forenkles uttrykket for additiv variasjon til $V_A = 2pqa^2$. Uansett dominansgrad vil uttrykkene forenkles sterkt dersom $p = q = 1/2$. Da blir $V_A = 1/2a^2$ og $V_D = 1/4d^2$, dvs. at den additive komponenten er reint additiv. Et slikt tilfelle har vi i F_2 og alle etterfølgende generasjoner etter kryssing av to sterkt innavla, homozygote linjer. Fisher et al (1932) viste hvordan informasjonen fra slike generasjoner kunne kombineres, og la grunnlaget for Mather og Jinks («Birmingham-skolen») biometriske genetik, som spesielt egner seg for analyse av kryssinger etter homozygote linjer (Mather og Jinks 1971).

Birmingham-skolen har spesielt utviklet bruken av multigenerasjonsforsøk

for testing av genetiske effekter og for prediksjon av genetisk framgang. Ved hjelp av generasjonsgjennomsnitt (såkalt «scaling test») kan en få en robust test av den genetiske modellen, og bl.a. også teste om det er epistasi tilstede. Slike forsøk er enkle å etablere i selvbefruktere, langt vanskeligere i fremmedbefruktere. Denne «skolen» har lagt stor vekt på å beskrive i detalj hvordan det genetiske systemet styrer variasjonen i kvantitative egenskaper. Dermed kan man få innsikt i hvordan slike systemer har utviklet seg, hvordan variasjonen holdes ved like og hvordan seleksjon vil virke. Virkning av naturlig seleksjon på den genetiske sammensetningen av populasjoner (genetisk arkitektur) har vært et av de viktigste forskningsområdene for Mathers gruppe (se Mather 1941; 1943). Mathers modell av polygene genkompleks, og hvordan variasjonen påvirkes av dominans, kopling og ulike typer samspill, under ulike typer seleksjon, har vist seg å være god.

Epistasi er definert slik under modell 1 at de vil inngå i de genetiske effektene. I modell 2 spesifiseres epistasi etter en faktoriell oppsplitting av en lineær modell. Epistasi inngår derfor ikke i avlsverdiene.

Statistisk konsept - Fisher's modell 2.

I modell 1 ble definisjonen av geneffekter knyttet til genotypene og betraktes som faste størrelser. Modell 2 er mere en populasjonsmodell, og tar utgangspunkt i at det i en populasjon er gametene som overføres fra generasjon til generasjon, ikke genotypene som tilfellet er i en homozygot linje eller klonformert vekst. De genotypiske effektene uttrykkes som avvik fra populasjonsmidlet, og det er knyttet en parameter til hvert allel, a_1 for A_1 og a_2 for A_2 (se fig. 1.).

Fisher estimerte a -ene ved en lineær tilnærming mellom genotypiske verdier og de additive verdier v.h.a. minstekvadraters metode. Det ga følgende parametre:

$$\alpha_1 = (p^2 a_{11} + p q a_{12}) / p$$

$$\text{og } \alpha_2 = (q^2 a_{22} + p q a_{12}) / q$$

α_1 og α_2 kan ikke estimeres i en populasjon. Derfor trenger vi andre mål for verdien av gametene som overføres fra generasjon til generasjon. Det leder over til begrepet *avlsverdi* (breeding value). Anta at vi krysser hele populasjonen, som vi forutsetter er i Hardy-Weinberg likevekt, med gamet A_1 . Da vil avkommet bestå av p genotyper av typen $A_1 A_1$ og q genotyper av $A_1 A_2$. Uttrykt ved de faste genotypiske verdiene a og d , vil den genotypiske verdien av avkommet være $p a + q d$. På samme måte finner vi at den genotypiske verdi av avkommet etter kryssing av hele populasjonen med gamet A_2 vil være $p d - q a$. Differansen mellom disse genotypiske verdiene er $a + (q-p)d$. Dette er effekten av å erstatte gamet A_2 med A_1 i populasjonen. FISHER kalte dette den midlere effekt av gensubstitusjon (eller allelsubstitusjon), og den benevnes α ($\alpha = a + (q-p)d$). En kan vise at $\alpha_1 = q a$ og $\alpha_2 = -p a$. Når $p = q = 1/2$, som vi har ved samkryssing av innavla linjer, blir $\alpha_1 = 1/2 a$ og $\alpha_2 = -1/2 a$.

Hva er så avlsverdien av genotypene? Dersom vi setter verdien av gameten A_2 til 0, vil etter definisjonen av den midlere effekt av gensubstitusjon gameten A_1 ta verdien α . Den «gametiske verdien» av genotypene $A_2 A_2$, $A_1 A_2$ og $A_1 A_1$ blir da henholdsvis 0, α og 2α . I følge den lineære modellen vi har valgt for å dekomponere den fenotypiske målingen ($P = G + E = A + D + E$), defineres komponentene slik at den midlere effekten er null. Populasjonsgjennomsnittet kan vi nå uttrykke ved α slik: $M = p^2 2\alpha + 2p q \alpha + q^2 0 = 2p \alpha$. Avlsverdiene til hver genotype får vi så ved å justere de gametiske verdiene slik at den midlere avlsverdi i populasjonen er null, dvs. vi trekker $2p \alpha$ fra de gametiske verdiene 0, α og 2α . For de tre genotypene i ett locus vil avlsverdien da bli:

$$A_1 A_1 = 2q \alpha \quad A_1 A_2 = (q-p) \alpha \quad A_2 A_2 = -2p \alpha.$$

Den additive variansen for dette locus, som er variansen av avlsverdiene, blir $V_A = 2p q \alpha^2$. Ved å sette inn $\alpha = a + (q-p)d$, ser vi at V_A blir lik additiv varians i modell 1. Avlsverdien for en gitt egenkap vil være summen av avlsverdiene over alle loci som påvirker karakteren. *Avlsverdien* til et individ er definert som gjennomsnittsverdien av avkommet. Dersom et individ parres med et tilfeldig utvalg individer fra populasjonen, så er avlsverdien definert som to ganger det gjennomsnittlige avviket av avkommet fra populasjonsmidlet. Man dobler avviket fordi individet (den ene av foreldrene) bare bidrar med halvparten av genene i avkommet, resten er et tilfeldig utvalg fra populasjonen som det parres med. Avlsverdien kan derfor, på samme måte som den midlere effekten av allelsubstitusjon, ikke sees uavhengig av verken individet eller populasjonen det er parret med.

Dominans kan i denne modellen uttrykkes ved $D = G - A$, dvs. for hver enkelt genotype som avviket mellom de genotypiske verdiene og avlsverdiene. Dette kan sees på som en regresjon av genotypiske verdier på antall A -alleler med positiv effekt (se fig. 2). Avlsverdien (A) er da den lineære sammenhengen, mens avviket fra regresjon blir dominansavviket ($D = G - A$). Dominansavviket vil for de tre genotypene i ett locus være:

$$A_1 A_1 = 2q^2 d, \quad A_1 A_2 = 2p q d$$

$$A_2 A_2 = -2p^2 d.$$

Variansen av dominansavviket blir:

$$V_D = (2p q d)^2.$$

Den genetiske variansen i populasjonen kan nå uttrykkes som:

$$V_G = 2p q \alpha^2 + (2p q d)^2.$$

Variansen av avlsverdiene er en additiv varians i statistisk betydning, og det er bare dersom det ikke er dominans til-

stede, eller at $p=q=1/2$, at avlsverdiene er lik genotypeverdierne.

Sammenhengen mellom variansene i F_2 i de to modellene er slik:

Modell 1: $VF_2 = 1/2D_R + 1/4H_R$

(Mather og Jinks 1971)

Modell 2: $V_G = V_A + V_D$

(Falconer 1981)

Det gir $D_R = 2V_A$ (additiv varians) og $H_R = 4V_D$ (dominans).

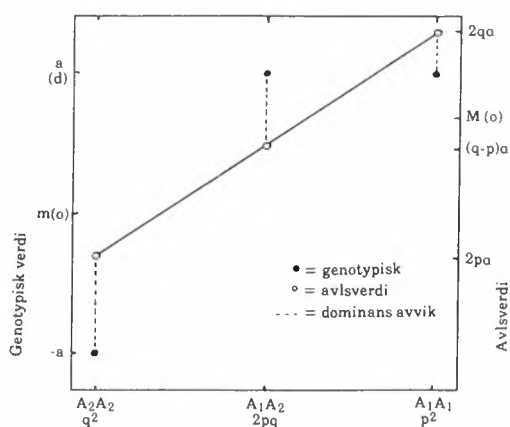


Fig. 2. Sammenhengen mellom genotypiske verdier og avlsverdier i en ett-locus modell med fullstendig dominans. ($q=0,6$ og $a=d=1$). (etter Aastveit 1982)

Vurdering av modellene

Hva er så fordeler og ulemper med disse modellene? Fordelen med modell 1 er at geneffektene (a og d) er faste og uavhengige av genfrekvensene. Det virker naturlig ut fra vår forestilling om et gen som koder for et bestemt produkt med en bestemt virkning. Modellen forsøker å gi en «genetisk forklaring» på karakterene. Birmingham-skolen har utviklet kompliserte biometriske teknikker ut fra denne modellen hvor virkning av kopling, samspill etc. er tatt inn. Jeg tror man kan si at disse teknikkene bare lar seg anvende fullt ut i arbeidet med homozygote linjer hvor $p=q=1/2$, og spesielt i

analysen av generasjonsgjennomsnitt. Når allelfrekvensene er forskjellige vil alltid den additive varianskomponenten inneholde dominans. Det vil si at en ikke kan skille mellom effekten av genet i homozygote- og heterozygote kombinasjoner. Da betyr det lite hvilken modell en nytter, fordi estimering av varianskomponenter skjer ved en dekomponering av den fenotypiske variasjonen v.h.a. variansanalyse i begge modellene. I de seinere år har mye av arbeidet i Birmingham gått ut på å utvikle metoder som sikrest og enklest mulig predikerer utfallet av kryssninger i selvbe-frukterne, dvs. hvor sannsynlig der er at en kryssning gir homozygote linjer som er bedre enn foreldrene. Resultatene viser at en klarer seg med enkle estimater (se Bjørnstadts artikkel). Estimering av alle geneffektene med biometriske teknikker, f.eks. ved bruk av diallele kryssninger eller forsøk med mange generasjoner, krever store ressurser, bygger på mange forutsetninger som ofte ikke holder og informasjonen begrenser seg til et lite antall individer. I praktisk fordelingsarbeid har derfor den mere kompliserte biometrien vært lite nyttet. Modell 1 har sin berettigelse i rene genetiske studier på et avansert materiale. I anvendt planteforedling kan denne modellen bli mere aktuell i framtida ved at det blir mulig å framskaffe inn-avlslinjer v.h.a. støvknappkulturer (DH-linjer) i stadig flere arter.

Den statistiske modellen gir ikke en «genetisk forklaring», men har klare fordeler når en arbeider med populasjoner av kryssbefruktet hvor genfrekvensene er ukjente, og hvor en eller annen form for seleksjon ved avkomsprøving foretas. Selv om det kan sies å være en ulempe at geneffektene er avhengig av allelfrekvensene, og derfor ikke kan gis en biologisk tolkning, er populasjonsgjennomsnitt og varians uansett avhengig av frekvensene. At den totale effekten i en populasjon av å putte inn et bestemt allel er avhengig av hvor mange alleler som er tilstede virker naturlig. Den statistiske

modellen har blitt nyttet med stor suksess i husdyravlen, og i foredlingen av enkelte vekster, spesielt mais.

Når vi vurderer utviklingen av kvantitativ genetik etter Fisher's 1918-publikasjon må vi si at lite nytt har kommet til. Foreløpig er det ikke utviklet noen grunnleggende modell som bygger på andre forutsetninger enn lineære sammenhenger. De lineære modellene er blitt mere raffinerte og kompliserte, men noe prinsipielt nytt har ikke blitt tilført.

HJØRNESTEINER AV BETYDNING FOR UTVIKLING OG ANVENDELSE AV KVANTITATIV GENETIKK I FOREDLINGSARBEIDET

Wrights innavlskoeffisient og Malecots slektsskapskoeffisient

Fishers modeller forutsetter idealiserte betingelser, dvs. uendelig stor populasjon, likevekt, ikke seleksjon, tilfeldig parring. Under normale forhold og spesielt når individtallet er lite vil ulike grader av innavl forekomme. Ved hjelp av korrelasjonsberegninger utledet Wright (1921) innavlskoeffisienten F som sannsynligheten for at to alleler i et locus er identisk i opphav. Malecot (1948) brukte sannsynlighetsberegning for å utlede sin slektsskapskoeffisient. Innavlskoeffisienten til et individ er lik slektsskapskoeffisienten til foreldrene. Slegtsskapskoeffisienten er mere generell enn innavlskoeffisienten, og har spilt en nøkkelrolle i estimering av forventningene for kovariansen mellom slektninger ved ulike krysningssystemer. Graden av likskap, dvs. kovarians og korrelasjon mellom slektninger, er den beste måten å estimere additiv genetisk varians i en kvantitativ karakter. Det er to grunner til dette: 1) Variansen mellom familier kan uttrykkes som lineære funksjoner av kovariansen mellom slektninger, og dermed tillate oss å estimere komponenter av den genetiske variasjonen ved å bruke et egnet krysningssystem. 2) Den forventede seleksjons-

framgang avhenger i hovedsak av graden av likskap mellom seleksjonsenheten (individ/familie) og de individer som nedstammer fra de selekterte individene.

Teoretiske forventninger av ulike krysningssystem for estimering genetiske varianskomponenter

På dette området eksisterer det en stor mengde litteratur. En fullstendig oversikt over metoder for å estimere genetiske varianser er presentert av Cockerham (1963). Har spilt en stor rolle for strategiske valg av seleksjonsmetodikk spesielt i fremmedbefruktere. Kovarianser mellom halvøskenfamilier utnyttes mest i foredlingsarbeidet fordi den gir rene estimater av den additive genetiske varians som kan utnyttes ved «recurrent» seleksjon, og fordi krysningssystem som gir halvøskenfamilier er forholdsvis enkle å gjennomføre i praksis.

«Recurrent selection», populasjonsforbedring og hybridforedling

Fra å være en seleksjonsmetode for å utnytte heterosis innen populasjoner, satt fram av Hull (1945), er «recurrent selection» i dag selve grunnlaget for det vi kan kalle sykliske populasjonsforbedringsmetoder. Med det menes alle metoder for forbedring av avlspopulasjoner (innen eller mellom populasjoner) ved at de skiftevis gjennomgår seleksjon og rekombinasjon i hver syklus. Mens avlspopulasjonen kontinuerlig forbedres, foregår produksjonen av sorter (synetiske, hybrider, linjer) som en egen sidegrein etter hver syklus med seleksjon og rekombinasjon. Metodikken er mest avansert i mais, men nyttes etter hvert i foredlingen av stadig flere vekster, også selvbestøvere. Comstock *et al.* (1949) la fram prinsippene for resiprok «recurrent selection», hvor to populasjoner forbedres samtidig for å utnytte heterosis ved samkryssing av innavlslinjer fra populasjonene. Metoden var spesielt utviklet for å utnytte overdominans. Griffing (1967),

Busbice (1970), og Gallais og Wright (1980) har utviklet en helt egen retning innen det vi kan kalle seleksjon basert på gruppeprestasjon, dvs. at seleksjonsenheten ikke er enkeltindivider (genotyper) men grupper av individer. Særlig Gallais har utført en omfattende teoriutvikling i de seinere år omkring seleksjon og sammensetning av syntetiske sorter, som er en måte å utnytte heterosis på i fremmedbefruktede hvor en ikke kan utvikle F1-hybridene. Teorien bygger på avlsverdibegrepet, og definerer forbedring av populasjonens «varietal ability» (sortsdannende evne) som et mål for all seleksjon i avlspopulasjonen. Sortsdannende evne kan sees på som genotypenes evne til å bli foreldre eller medlemmer av en gitt type sort satt sammen fra avlspopulasjonen. Schnell (1988) vurderer utviklingen av denne teorien som et av de viktigste nyere bidrag til anvendelsen av kvantitativ genetik i foredlingsarbeidet.

Seleksjon for flere karakterer samtidig - indeks seleksjon

Smiths diskriminantfunksjon (Smith 1936), og Hazel og Lushs seleksjonsindeks (Hazel og Lush 1942; Hazel 1943) for seleksjon av flere karakterer samtidig, er noen av de viktigste bidragene til anvendelsen av kvantitativ genetik i dette århundret. Seleksjonsindeks er en praktiskoperasjonell måte å håndtere seleksjon for flere karakterer samtidig på. Selv om Smith utviklet sin diskriminantfunksjon med henblikk på bruk i planter, har indeks-seleksjon fått svært liten anvendelse i planter. I husdyravlen er seleksjonsindeks derimot enerådene som seleksjonsmetode. Den genetiske modellen er i sin helhet basert på et statistisk konsept (modell 2). Det er utviklet avanserte estimeringsmetoder i husdyravlen for å estimere avlsverdiene og predikere genetisk framgang under seleksjon (såkalte BLUP-estimatorer). Hendersons «mixed-model equations» (Henderson 1953), og forbedrede estimeringsmetoder som «maximum likeli-

hood» (ML) og «restricted maximum likelihood» (REML) er grunnleggende for bruk av indeks-seleksjon i husdyravlen. De siste estimeringsmetodene gir «unbiased» estimater selv når populasjonen er under seleksjon. For en grundig oversikt over metodene, se Kennedy (1981), Kennedy og Sorensen (1988) og Henderson (1988).

Problemene med kopling, epistasi og koplingsulikevekt.

De fleste genetiske modellene tar utgangspunkt i ett locus, og summerer så effektene over alle loci. Straks vi innfører bare to loci blir modellene svært kompliserte, fordi vi må ta hensyn til epistasi, kopling og koplingsulikevekt. Modeller som inkluderer epistasi ble først utviklet av Fisher (1918), og seinere utvidet og gjort mere generelle av Cockerham (1954), Kempthorne (1954; 1955), Hayman og Mather (1955) og Van der Veen (1959). I disse klassiske modellene ble samspillet splittet opp faktorielt, og man forutsatte koplingslikevekt. I praksis er det derimot ofte sterk koplingsulikevekt tilstede i krysningspopulasjoner. For å kunne måle eller predikere forandringer i generasjonsgjennomsnitt og varianser som skyldes epistasi, må en vite mere om hvordan koplingsulikevekten endrer seg over generasjoner. I de seineste ti-årene har det skjedd en betydelig teoriutvikling på dette feltet, og en kan vise til arbeidet av Schnell (1963), Gallais (1974), Weir og Cockerham (1977), Weir *et al.* (1980) og Melchinger (1988). Felles for modeller som tar hensyn til epistasi, kopling og koplingsulikevekt er at estimatene for gjennomsnitt, varianser og spesielt kovarianser mellom slektninger blir svært kompliserte. Weir og Cockerham (1977) hevder at det er tvilsomt om slike generelle modeller vil få noen anvendelse i kvantitativ genetik.

Virkingen av epistasi på de genetiske parametrene avhenger først og fremst av reproduksjonssystemet og gametfrekvensene i utgangspopula-

sjonen. Resultater både fra dyr og planter viser at langvarig seleksjon innen populasjoner bygger opp koadapterte genkompleks (indikerer epistatisk genvirkning) som ofte brytes ned ved samkryssing, spesielt kryssing mellom fjerntstående materialer. I tillegg gir slike vide krysninger ofte redusert heterosis og negative rekombinasjonseffekter, spesielt ved artskrysninger (Geiger 1988). Med tanke på de mulighetene bioteknologiske metoder gir for å overføre gener mellom arter, spår Geiger (1988) at et av de viktigste forskningsområdene for kvantitativ genetik i framtida vil bli hvordan en skal harmonisere slike «fremmede» gen med den opprinnelige genetiske bakgrunnen. Her kan bruk av markører, spesielt RFLP, komme inn som et viktig hjelpemiddel.

Genotype - miljø samspill

Genotype - miljø samspill er et alvorlig problem i foredlingsarbeidet. Det er bare i planter at en vanligvis må ta hensyn til slike samspill. Genetiske effekter kan spesifiseres for genotype x miljø - samspill (Mather og Jinks 1971; Falconer 1981), og etter at Finlay og Wilkinson i 1963 foreslo å estimere samspilleffektene ved lineær regresjon, har en hel rekke statistiske metoder vært foreslått for å studere samspill. Ingen parametre gir noen universell beskrivelse av samspillene, og de er vanskelig å nytte i seleksjonsteori. Likevel nyttes stabilitetsanalyser i stor utstrekning i de store foredlingsprogrammene, og kan være til stor hjelp i valg av lokaliteter for testing av foredlingslinjer og effektivisering av foredlingsarbeidet. For en grundig oversikt over ulike metoder for stabilitetsanalyse, se Becker og Léon (1988) og Are Aastveits artikkel i dette honnørskriftet.

KVANTITATIV GENETIKK, ØKOLOGI OG EVOLUSJONSTEORI

Det er selvfølgelig en nær sammenheng mellom kvantitativ genetik, naturlig

seleksjon, evolusjonsteori og foredling. Naturlig seleksjon virker på den totale fenotypen, og det er den genetiske varians-kovarians strukturen mellom karakterer som sammen utgjør fitness, som bestemmer den evolusjonsmessige virkning av naturlig seleksjon. Fishers «Fundamental Theorem of Natural Selection» (Fisher 1930), og Sewall Wrights «Shifting Balance Theory» er pionerarbeidene på dette feltet. I det siste ti-året har Landes «Mutation-Selection Balance Theory» (Lande 1975;1976) skapt en fornyet interesse for studiet av fenotypisk evolusjon av kvantitative karakterer.

Utviklingen av dataprogrammer, spesielt for multivariabel analyse, har bidratt sterkt til denne utviklingen. I studiet av naturlig seleksjon har moderne evolusjonsbiologer tatt i bruk metodikk som lenge har vært nyttet i foredlingsarbeid. Fenotypisk likskap mellom slektninger (kovarians) brukes til å estimere de genetiske parametre (arvbarhet, genetiske og fenotypiske korrelasjoner) som avgjør virkningen av kunstig eller naturlig seleksjon. Mens foredleren har som mål å predikere framgang ved kunstig seleksjon innen et begrenset tidsrom, er evolusjonsbiologen interessert i hvordan de observerte forandringer i naturlige populasjoner kan forklares, hvordan likevekter oppstår og ikke minst hvordan genetisk variasjon opprettholdes. Det siste er et hovedspørsmål som ennå ikke er løst teoretisk. Landes modell bygger på at genetisk variasjon holdes ved like ved en balanse mellom mutasjon og stabiliserende naturlig seleksjon for en intermedier «optimum-fenotype». Gode oversikter over problematikken innen dette fagfeltet er gitt av Lande (1988) og Turelli (1973).

Økologiske analyser vil gi oss en bedre forståelse av den kvantitative, genetiske variasjon, og den seleksjon som pågår i naturlige populasjoner. Slike analyser vil kunne gi oss mer realistiske evolusjonsteorier enn de forenklete, additive modellene som hittil er presen-

tert (Barker 1988). For tiden er det stor interesse for bevaring av genetiske ressurser, både in situ og i genbanker (ex situ). Det er samtidig stor mangel på kunnskap om hvordan genetiske ressurser skal bevares. Forskning i økologisk genetik vil i økende grad måtte gi det faglig, biologiske grunnlag for utarbeiding av retningslinjer for bevaring. I det siste har det også vært en fornyet interesse i genotype x miljø-samspill, eller det vi kaller fenotypisk plastisitet, og dets betydning for genetisk variasjon i naturlige populasjoner (Via og Lande 1985; 1987).

Den langvarige og forholdsvis konstante framgangen i de langvarige seleksjonsforsøkene i mais, mus og bananflue, har gitt verdifulle bidrag til forståelsen av naturlig seleksjon og evolusjon (se Aastveit 1968; Falconer 1981). Resultatene støtter Mathers filosofi omkring polygene genkompleks (Mather 1941). Ved naturlig, stabiliserende seleksjon bygges det opp balanserte genotyper, i fremmedbefruktede balansert over homologe genomer, i selvbestøvere innen homologe genomer. I slike balanserte genotyper vil repulsjonskopling og epistatisk genvirkning være viktig, og mye genetisk variasjon kan frigjøres ved langvarig seleksjon. Det synes også klart at mutasjoner betyr langt mer som årsak til langvarig seleksjonsframgang enn man tidligere antok (Hill og Keightley 1988).

FRAMTIDIG UTVIKLING

Ikke-lineære modeller

Skal det etableres noe virkelig nytt innen kvantitativ genetik må det være ikke lineære modeller bygd på ny molekylærgenetisk kunnskap om genvirkning og genregulering. Våre svært enkle lineære modeller er grove tilnærmelser til virkeligheten, men de har delvis vært svært effektive. Kempthorne (1988) er pessimistisk med tanke på utvikling av nye teorier i kvantitativ gene-

tikk, og hevder at framtiden for kvantitativ genetisk teori ligger i bruk av store superkomputere. Det gjenstår å se om det kan skapes noen reelle alternativer innen den matematiske modelleringen av kvantitative karakterer.

Molekylærgenetikk og kvantitativ genetik

Helt siden studiet av kvantitative karakterer startet har en vært interessert i å finne ut hvor mange gener som styrer egenskapene, og hvor de er lokalisert. Ved avkomsprøving kan en avgjøre om variasjonen er arvelig betinget, men det er i praksis umulig å dele opp variasjonen og tilskrive den spaltning i et gitt antall genpar med vanlige biometriske teknikker, dvs. test-kryssing og avkomsprøving.

En måte å påvise at gener virker på en gitt kvantitativ karakter er å studere karakterens kopling til såkalte markørgener, dvs. gener som viser Mendelsk nedarving og har en direkte virkning på fenotypen. Dersom en ved hjelp av identifiserbare genetiske markører kunne følge spaltningen av hvert kromosomsegment, kunne en undersøke hele genomet bit for bit for gener som kontrollerer kvantitative karakterer. Da kunne en også måle virkningen av de enkelte kromosomsegmentene. I teorien vil en kunne tegne et detaljert genkart over alle gener som påvirker den aktuelle kvantitative egenskapen, og bestemme både genes plassering på kromosomet, og deres hoved- og samspill-effekter. I prinsippet kan en ved hjelp av markører omdanne kvantitative karakterer til kvalitative. Interessen for bruk av markører har i den siste tiden økt kraftig etter at en oppdaget en ny type polymorfe markører på DNA-nivå, såkalte RFLP'er (Restriction Fragment Length Polymorfism). Utnyttelsen av markører i genkartlegging og seleksjon er det viktigste forskningsområdet innen kvantitativ genetik i dag.

Markørgenetikk er ikke en ny disiplin. Den første som brukte markører i

studiet av en kvantitativ karakter var Sax (1923). Han viste at det var sammenheng mellom frøstørrelse og frøfarge i bønne (*Phaseolus vulgaris*). Frøstørrelsen er en kvantitativ karakter, mens frøfargen beror på ett enkelt gen. Seinere har de inngående genetiske studiene av bananflua (*Drosophila melanogaster*) gitt et stort antall morfologiske markører med kjent plassering og koplingsforhold i denne arten. Ved å studere rekombinasjon mellom flere markører på samme kromosom klarte Breese og Mather (1957) på en elegant måte å splitte opp kromosom III i bananflue i seks deler som hver hadde virkning på den kvantitative karakteren de studerte. Denne teknikken ble videreutviklet av Thoday (1961) som la grunnlaget for de metodene som nyttes i markørgenetikk i dag. Thoday utnyttet rekombinasjon mellom markørgener, og gjennomsnitt og varians for den kvantitative karakteren i avkomsklasser etter avkomsprøving, til å bestemme antall, plassering og fenotypisk virkning av kvantitative karakterloci (såkalte QTL - «Quantitative Trait Locus»). Thoday (1979) har gitt en grundig beskrivelse av metodikken. Selv om bruken av morfologiske markører i bananflue etter hvert ble utviklet temmelig avansert, var muligheten for anvendelsen i andre arter svært begrenset pga. få markører, og det faktum at morfologiske markører oftest er resessive mutasjoner med uheldige sideeffekter. Utviklingen av molekylære markører, dvs. *isozymer* og spesielt RFLP, har mange fortrinn i forhold til morfologiske. De finnes ofte i stort antall, kan dekke hele genomet og et stort antall alleler kan ofte påvises. Molekylære markører viser som regel kodominans, dvs. at alle genotyper kan skilles fenotypisk, og de regnes for å være selektiv nøytrale uten virkning på fenotypen. I tillegg kan markørgenotypen bestemmes på et svært tidlig utviklingstrinn, noe som er svært effektivt i et foredlingsprogram. Når det gjelder bruken av isozymer som markører, spesielt ved intro-

gresjon av gener fra ville slektninger, er dette diskutert av Tanksley og Rick (1980). Tanksley *et al.* (1982) påviste og kartla minst 21 kvantitative karakterloci (QTL) ved bruk av 12 enzymmarkører. I mais er seleksjon for bestemte isozymalleler brukt for å påvise kopling mellom isozymer og kvantitative karakterer (Stuber *et al.* 1980; 1982; 1987). Ulempen med isozymer er at det som regel er et lite antall som viser polymorfisme i et gitt foredlingsmateriale, de er ofte spesifikke for bestemte utviklingstrinn og egen protokoller må utvikles for hvert enkelt enzysystem.

I flere arter, bl.a. mais, tomat, potet og hodekål er det påvist et nesten ubegrenset antall RFLP'er (Helentjaris *et al.* 1986; Bernatzky og Tanksley 1986; Gebhardt *et al.* 1989; Figdore *et al.* 1988; Slocum *et al.* 1990). I disse artene er det konstruert temmelig detaljerte genkart, og utviklingen går raskt i andre arter. Foreløpig har RFLP-teknologien for låg oppløselighet (en markør pr. 20 centimorgan) til å kunne bestemme så små regioner at de kan klones og overføres med dagens transformasjonsteknikk. Nye metoder som bruk av syntetiske oligonukleotider (Soller og Beckmann 1988), substitusjonskartlegging (Pateron *et al.* 1990) og nye rekombinant DNA-teknikker kan gi langt høyere oppløsning. Kostnadene ved RFLP-analyser er i dag for høye for praktisk anvendelse i et foredlingsprogram. Økt tilgang på prøber og teknologisk utvikling gjør at kostnadene ventes å avta raskt.

I alle markørstudier med isozymer og RFLP er det påvist sikre sammenhenger mellom mange markører og forskjeller i kvantitative karakterer, bl.a. avling, plantehøgde og sjukdomsresistens (se Melchinger 1989;1990).

Når det gjelder seleksjon er det i prinsippet to hovedmåter å nytte RFLP på : i) Karakterbasert seleksjon og ii) markørbasert seleksjon. Ved *karakterbasert seleksjon* selekterer en for en eller flere kvantitative karakterer og studerer

forandringer i frekvensen av markør-alleler. En sikker forandring i frekvensen av markør-alleler ved seleksjon tyder på at kromosomsegmenter i nærheten av markøren(e) påvirker den kvantitative karakteren. Denne tilnæringsmåten ble satt fram av Stuber *et al.* (1980;1982), og det teoretiske grunnlaget er beskrevet av Lebowitz *et al.* (1987). *Markørbasert seleksjon* følger metodikken til Thoday (1961). På et stort antall tilfeldig valgte individer bestemmes markør-genotypen. Ved avkomsprøving av individer fra markør-klassene estimeres fenotypisk verdi av aktuelle kvantitative karakterer. Kopplinger mellom QTL og markører kan da bestemmes, og virkninger av de enkelte QTL på de kvantitative karakterene kan estimeres. Karakterbasert seleksjon har sin fordel når en hovedsakelig er interessert i en enkelt kvantitativ karakter, og kostnadene med å bestemme markør-genotypen er høy sammenliknet med bestemmelse av selve karakteren i F₂ eller tilbakekrysningspopulasjoner. Dette kan være aktuelt for enkelt nedarvede resistensegenskaper, og karakterer hvor ofte bare en del av populasjonen overlever, f.eks. stresstoleranse. Karakterbasert seleksjon er derfor mest aktuell i et markørstøttet tilbakekrysningsprogram for introgresjon av ønskede alleler fra eksotisk materiale (Lebowitz *et al.* 1987; Melchinger 1990). Markørbasert seleksjon er å foretrekke dersom en vil studere flere kvantitative karakterer samtidig, og gjør det mulig å estimere virkningen av de enkelte QTL på karakterene. Slik markørstøttet seleksjon vil være langt mer effektivt dersom de kvantitative karakterloci (QTL) ligger mellom to markører, enn om QTL bare er koplet til en markør (se Knapp *et al.* 1990).

Parallelt med utviklingen av markørteknikkene foregår det et intenst forskningsarbeid omkring det teoretiske grunnlaget for anvendelse av RFLP i foredlingsarbeid. Dette arbeidet går ut på å finne statistisk sikre estimerings-

teknikker for å påvise kopling, estimere effekter av QTL og studere virkning av individtall, koplingsgrad, koplingsulikevekt, arvbarhet etc. på sikkerheten i bestemmelsen av sammenhengen mellom QTL og markørene ved ulike foredlingsopplegg. I denne sammenheng vises til arbeidet av Soller *et al.* 1976; Lebowitz *et al.* 1987; Soller og Beckmann 1988; Beckmann og Soller 1988; Luo og Kearsey 1989; Lander og Botstein 1989; Knapp *et al.* 1990; Lande og Thompson 1990 og Melchinger 1989;1990. En generell og meget grundig oversikt over alle aspekter av anvendelse av RFLP i planteforedling er gitt av Beckmann og Soller (1986).

Molekylærgenetiske metoder kan også tenkes brukt til å manipulere kvantitative karakterer direkte ved såkalt «insertional mutagenesis», og innsetting av nye gen («transgene insertion») (Beckmann og Soller 1986; Hill og Keightley 1990).

KONKLUSJONER

Kvantitativ genetik og utnyttelsen av den i dyre- og planteforedlingen hviler på følgende hjørnesteiner: i) Populasjonsgenetikken - Hardy-Weinbergs prinsipper ii) lineære modeller for beskrivelse av geneffekter og iii) studiet av familie/generasjonsgjennomsnitt, -varianser og -kovarianser.

Manipulering av genetisk variasjon i kvantitative karakterer ved innavl, utavl og seleksjon er hjørnesteiner i et hvert foredlingsprogram. Den primære anvendelsen av kvantitativ genetik er å forstå eller predikere de genetiske konsekvensene av slike manipuleringer. Det er generelt en mangel på gode eksperimenter. Eksperimentelle konklusjoner når det gjelder genetisk arkitektur av kvantitative karakterer er ofte nådd ad empirisk veg, ved at mange liknende resultater etter kunstig seleksjon er sammenholdt (Moll og Stuber 1974).

Molekylærgenetiske teknikker kan revolusjonere studiet av kvantitative karakterer. Beckmann og Soller (1986) kaller bruken av RFLP i planteforedling for «The marriage of biometry to molecular genetics». Dermed er den eldste og den yngste disiplinen i genetikken forent. Om ikke RFLP løser alle problemer med kvantitative karakterer, vil bruken av dem helt sikkert gi oss en bedre forståelse av hva kvantitative karakterer er, hvordan de reguleres, hvor mange loci det er, hvor de er plassert etc. Utnyttelsen av molekylærgenetikk vil kanskje gjøre de klassiske plante- og dyreforedlingsforsøkene overflødige om få år. Det gjenstår å se om de nye teknikkene vil gjøre det mulig fullt ut å kontrollere det store antallet gener, hver med liten virkning, som vi må anta vil fortsette å spille en hovedrolle i evolusjonen, og i vår manipulasjon med kvantitative karakterer. Teknikkene vil sannsynligvis gjøre det mulig å lokalisere gener med stor virkning på karakteren, såkalte majorgener, og manipulere disse med molekylærgenetiske metoder. Ved overføring av slike gener må det likevel gjøres et langvarig rekombinasjons- og seleksjonsarbeid før genet er tilpasset den genetiske bakgrunn. Til tross for ny molekylærgenetisk kunnskap og metodikk vil det med stor sikkerhet bli behov for klassisk kvantitativ genetik også i overskuelig framtid. Med tanke på at framgangen i de konvensjonelle foredlingsprogrammene i husdyr er i overkant av 1% pr år, i broiler opp til 4%, hevder Hill og Keightley (1990) at molekylære metoder ikke vil erstatte, men bli et tilskudd til de konvensjonelle metodene. Før at et transgen skal være aktuelt å sette inn i et foredlingsprogram i dag kreves det at genet gir en framgang på 5-10%.

LITTERATUR

Aastveit, K. 1968. Hva har vi lært av langvarige seleksjonsforsøk? *Forsk. Fors. Landbr.* 19:237-252.

Aastveit, K. 1982. Specification of genetic effects for quantitative characters. I. Foredrag ved Nordisk Forskerkurs i Husdyravl, Sem, 1982, forelesningsnotat 12s.

Barker, J.S.F. 1988. Quantitative genetics, ecology, and evolution. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 596-600.

Becker, H.C. og Léon, J. 1988. Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding* 101:1-23.

Beckmann, J.S. og Soller, M. 1986. Restriction fragment length polymorphisms in plant genetic improvement. *Oxford Surveys of Molecular & Cell Biology* 3:197-250.

Beckmann, J.S. og Soller, M. 1988. Detection of linkage between marker loci and loci affecting quantitative traits in crosses between segregating populations. *Theor. Appl. Genet.* 76:228-236.

Bernatzky, R. og Tanksley, S.D. 1986. Toward a saturated linkage map in tomato based on isozymes and random cDNA sequences. *Genetics* 112:887-898.

Breese, E.L. og Mather, K. 1957. The organisation of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*: I. Hair characters. *Heredity* 11:373-395.

Busbice, T.H. 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.* 10:265-269.

Cockerham, C.C. 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39:859-882.

Cockerham, C.C. 1963. Estimation of genetic variance. I «Statistical genetics and plant breeding», NAS-NRC Publication 982, s. 53-94.

Comstock, R.E., Robinson, H.F. og Harvey, P.H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-367.

East, E.M. 1910. A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. *Amer. Nat.* 44:65-82.

Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman Inc., New York, 2 utg.

Figdore, S.S., Kennard, W.C., Song, K.M., Slocum, M.K., og Osborn, T.C. 1988. Assessment of the degree of restriction fragment length poly-

- morphism in *Brassica*. *Theor. Appl. Genet.* 75:833-840.
- Finlay, K.W. og Wilkinson, G.N. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding program. *Aust. J. Agric. Res.* 14:742-754.
- Fisher, R.A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 52, 399-433.
- Fisher, R.A. 1930. The general theory of natural selection. Clarendon Press, London.
- Fisher, R.A., Imner, F.R. og Tedin, O. 1932. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. *Genetics* 17:107-124.
- Gallais, A. 1974. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics* 30:429-446.
- Gallais, A. og Wright, A.J. 1980. A general approach to the concept of varietal ability for synthetic varieties. *Theor. Appl. Genet.* 57:81-87.
- Gebhardt, C., Ritter, E., Debener, T., Schachtschabel, U., Walkemeier, B., Uhrig, H. og Salamini, F. 1989. RFLP-analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum*. *Theor. Appl. Genet.* 78:65-75.
- Geiger, H.H. 1988. Epistasis and heterosis. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 395-399.
- Griffing, B. 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to selection of unordered groups. *Austr. J. Biol. Sci.* 20:127-139.
- Hayman, B.I. og Mather, K. 1955. The description of gene interaction in continuous variation. *Biometrics* 10:69-82.
- Hazel, L.N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics* 28:476-490.
- Hazel, L.N. og Lush, J.L. 1942. The efficiency of three methods of selection. *J. Hered.* 33:393-399.
- Helentjaris, T., Slocum, M., Wright, S., Schaefer, A. og Nienhuis, J. 1986. Construction of genetic linkage maps in maize and tomato using restriction fragment polymorphisms. *Theor. Appl. Genet.* 72:761-769.
- Henderson, C.R. 1953. Estimation of variance and covariance components. *Biometrics* 9:226-252.
- Henderson, C.R. 1988. Progress in statistical methods applied to quantitative genetics since 1976. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 85-90.
- Hill, W.G. og Keightley, P.D. 1988. Interrelations of mutation, population size, artificial and natural selection. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 57-70.
- Hill, W.G. og Keightley, P.D. 1990. Interaction between molecular and quantitative genetics. I «Advances in animal breeding», Proceedings of the world symposium in honour of Prof. R.D. Politiek, organised by the Agric. Univ. Wageningen, Pudoc, s.41-55.
- Hull, F.H. 1945. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 37:134-145.
- Johannsen, W. 1909. Elemente der exacten Erblichkeitslehre. Fisher, Jena.
- Kempthorne, O. 1954. The correlation between relatives in a random mating population. *Proc. Roy. Soc. London, B.*, 143:103-113.
- Kempthorne, O. 1955. The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. *Genetics* 40:153-167.
- Kempthorne, O. 1957. An introduction to genetic statistics. Wiley, New York
- Kempthorne, O. 1988. An overview of the field of quantitative genetics. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 47-56.
- Kennedy, B.W. 1981. Variance component estimation and prediction of breeding values. *Can. J. Genet. Cytol.* 23:565-578.
- Kennedy, B.W. og Sorensen, D.A. 1988. Properties of mixed-model methods for prediction of genetic merit. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 91-103.
- Knapp, S.J., Bridges Jr., W.C. og Birkes, D. 1990. Mapping quantitative trait loci using molecular marker linkage maps. *Theor. Appl. Genet.* 79:583-592.

- Lande, R. 1975. The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Genet. Res.* 26:221-234.
- Lande, R. 1977. The influence of the mating system on the maintenance of genetic variability in polygenic characters. *Genetics* 86:485-498.
- Lande, R. 1988. Quantitative genetics and evolutionary theory. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 71-84.
- Lande, R. og Thompson, R. 1990. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics* 124:743-756.
- Lander, E.S. og Botstein, D. 1989. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121:185-199.
- Lebowitz, R.J., Soller, M. og Beckmann, J.S. 1987. Trait-based analyses for the detection of linkage between marker loci and quantitative trait loci in crosses between inbred lines. *Theor. Appl. Genet.* 73:556-562.
- Luo, Z.W. og Kearsey, M.J. 1989. Maximum likelihood estimation of linkage between a marker gene and a quantitative locus. *Heredity* 63:401-408.
- Malecot, G. 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris.
- Mather, K. 1941. Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.* 41:159-193.
- Mather, K. 1943. Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Revs.* 18:32-64.
- Mather, K. 1979. Historical overview: Quantitative variation and polygenic systems. I «Quantitative genetic variation» (Eds. J.N. Thompson, Jr. og J.M. Thoday), Academic Press, Inc., New York, s. 5-34.
- Mather, K. og Jinks, J.L. 1971. *Biometrical genetics*. Chapman and Hall LTD., London, 2 utg.
- Melchinger, A.E. 1988. Means, variances and covariances between relatives in hybrid populations with disequilibrium in the parent populations. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 400-415.
- Melchinger, A.E. 1989. Locating quantitative trait loci by means of molecular markers. I «Proceedings of the 7th Meeting of the Eucarpia Section Biometrics in Plant Breeding», Norway, 1988, s. 92-111.
- Melchinger, A.E. 1990. Use of molecular markers in breeding for oligogenic disease resistance. *Plant Breeding* 104:1-19.
- Moll, R.H. og Stuber, C.W. 1974. Quantitative genetics - Empirical results relevant to plant breeding. *Advances in Agronomy* 26:277-313.
- Nilsson-Ehle, H. 1909. *Kreuzungunterzuchungen an Hafer und Weizen*, Lund.
- Paterson, A.H., DeVerna, J.W., Lanini, B. og Tanksley, S.D. 1990. Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato. *Genetics* 124:735-742.
- Pearson, K. 1904. On a generalized theory of alternative inheritance with special reference to Mendel's laws. *Phil. Trans. Roy. Soc. London A203*, 53-86.
- Sax, K. 1923. The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics* 8:552-560.
- Schnell, F.W. 1963. The covariance between relatives in the presence of linkage. I «Statistical genetics and plant breeding», NAS-NRC Publication 982, s. 468-483.
- Schnell, F.W. 1988. Quantitative genetics in crop improvement. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 462-464.
- Slocum, M.K., Figdore, S.S., Kennard, W.C., Suzuki, J.Y. og Osborn, T.C. 1990. Linkage arrangement of restriction fragment length polymorphism in *Brassica oleracea*. *Theor. Appl. Genet.* 80:57-64.
- Smith, H.F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugen.* 7:240-250.
- Soller, M. og Beckmann, J.S. 1988. Genomic genetics and the utilization for breeding purposes of genetic variation between populations. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 161-188.
- Soller, M., Genizi, A. og Brody, T. 1976. On the power of experimental designs for the detection of linkage between marker loci and quantitative loci

- in crosses between inbred lines. *Theor. Appl. Genet.* 47:35-39.
- Stuber, C.W., Edwards, M.D. og Wendel, J.F. 1987. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci.* 27:639-648.
- Stuber, C.W., Goodman, M.M. og Moll, R.H. 1982. Improvement of yield and ear number resulting from selection at allozyme loci in a maize population. *Crop Sci.* 22:737-740.
- Stuber, C.W., Moll, R.H., Goodman, M.M., Schaffer, H.E. og WEIR, B.S. 1980. Allozyme frequency changes associated with selection for increased grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 95:225-236.
- Tanksley, S.D. og RICK, C.M. 1980. Isozyme gene linkage map of tomato: Applications in genetic and breeding. *Theor. Appl. Genet.* 57:161-170.
- Tanksley, S.D., Medina-Filho, H. og Rick, C.M. 1982. Use of naturally-occurring enzyme variation to detect and map genes controlling quantitative traits in an interspecific backcross of tomato. *Heredity* 49:11-25.
- Thoday, J.M. 1961. Location of polygenes. *Nature* 191:368-370.
- Thoday, J.M. 1979. Polygene mapping: Uses and limitations. I «Quantitative genetic variation» (Eds. J.N. Thompson, Jr. og J.M. Thoday), Academic Press, Inc., New York, s.219-234.
- Turelli, M. 1988a. Population genetic models for phenotypic variation and evolution. I «Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics», (Eds. B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman og G. Namkoong), Sinauer Associates, Inc., USA, s. 601-618.
- Van der Veen, J.H. 1959. Tests of non-allelic interaction and linkage for quantitative characters in generations derived from two diploid pure lines. *Genetica* 30:210-232.
- Via, S. og Lande, R. 1987. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: Effects of genotype-environment interaction. *Genet. Res.* 49:147-156.
- Via, S. Lande, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:505-522.
- Weir, B.S. og Cockerham, C.C. 1977. Two-locus theory in quantitative genetics. I «Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics 1976», (Eds. E. Pollak, O. Kempthorne og T.B. Bailey, Jr.), The Iowa State Univ. Press, Ames, 1977, s.679-698.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C. og Reynolds, J. 1980. The effects of linkage and linkage disequilibrium on the covariances of noninbred relatives. *Heredity* 45:351-359.
- Wright, S. (1977). Modes of evolutionary change of characters. I «Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics 1976», (Eds. E. Pollak, O. Kempthorne og T.B. Bailey, Jr.), The Iowa State Univ. Press, Ames, 1977, s.679-698.

Bruken av dobla haploidar i kvantitativ genetik og planteforedling

ÅSMUND BJØRNSTAD

Norges landbrukskole, Institutt for bioteknologifag, Genetik og planteforedling, Ås-NLH

Det er gått 25 år siden Guha & Maheshwari i 1964 støytte på det fenomenet at pollen-celler i kultur kunne utvikle seg til sporofyttar med halvert kromosomtal. Dei arbeidde med piggeple (*Datura stramonium*), og i denne arten var det og at spontane partenogenetiske haploidar for første gong vart skildra av Blakeslee i 1922. Slike førekjem i ei rekke artar, t.d. bygg (Hagberg & Hagberg 1987) og raps. Seinast i 1988 fekk Svaløf AB her i landet godkjend ein raps-sort ("Korall"), som er homozygot og laga ved colchicin-behandling av ein spontan haploid. Likevel er det vevskulturteknikkane som har sett fart i arbeidet med og tenkinga omkring fullstendig homozygote dobla haploidar (DH-liner). For kornartane bygg og kveite - som eg her skal avgrense meg til - er åra kring 1970 merkesteinar. Då publiserte Kasha & Kao (Canada) oppdaginga av *Hordeum bulbosum*-metoden og Clapham (Wales) fekk grøne planter frå mikrosporer i bygg. I 1973 publiserte så kinesaren Ouyang vellykka resultat med å få planter frå mikrosporer i kveite (jfr. Ouyang *et al.* 1983). Pr. i dag der det minst 200 artar der ein har fått planter frå mikrosporer (Dunwell 1985).

Til nå har DH-metodane blitt tekne i bruk i foredling av ris, tobakk, bygg og kålvekster som raps, for å nemne dei viktigaste. Alt i alt må ein vel likevel seie at metodane er lite brukt og lite utprøvd i praktisk skala. Særleg skortar det på gode feltforsøk. Dette gjeld i påfallande grad ris, raps og kveite, medan bygg og tobakk er noke betre dekte.

Fordelane ved DH-liner vert ofte framheva. Dei er:

1. Fråveret av dominans i homozygote liner skaper ei betydeleg forenkling i genetiske analysar av kvantitative karakterar. Bare additive og additive x additive geneffektar verkar inn på gjennomsnitt og variansar, ved sidan av kopling mellom gen.
2. Fråveret av dominans gjer og at talet på moglege genotypar vert færre ($2n$ mot $3n$, der n er talet på spaltande gen). Dette gjer at ein treng mindre populasjonar.
3. Vevskulturen gjer det mogleg med ei betydeleg innsparing av tida som trengst for å lage innavla liner. Denne vert størst i fleirårige framandbefruktarar og vintersortar av korn.
4. Som homozygotar kan DH-liner bli formerte og prøvde i større forsøksruter på eit tidspunkt då ein elles har einskildplantar eller innan-rute variasjon. Dette skaper eit grunnlag for sikrere utval.

Av ulemper med DH-metodane vil eg nemne:

1. Effektiviteten (talet på DH-liner produsert i høve til innsatsen) varierer sterkt mellom artar og genotypar innan artar. Dette virkar inn både på dei kryssingane som kan bli gjort og på prisen på DH-linene.
2. Det rår ein viss tvil om genetiske skadeverknadar av mikrosporemotodane (særleg diskutert i tobakk).

3. I framandbefruktarar kan DH-liner som er sjølvinkompatible bare bli formerte vegetativt eller ved tvungen sjølvbefrukting (jfr. kålvekstar).
4. Ved å lage homozygotar frå F1-planter avgrensar ein den moglege rekombinasjonen av eigenskapar, noko som kan slå begge vegar. (Dette vil bli diskutert nedanfor).

For foredlinga av ein art kan DH-liner kome til nytte anten *indirekte* eller *direkte*. Med det første tenker eg på genetisk bakgrunnskunnskap om korleis ulike eigenskapar er genetisk styrt eller korrelert, og korleis utvalsmetodar virkar. Med direkte bruk tenker eg naturlegvis mest på plantene sjølve, men og på mogleghetane til å spå om verdien til ei kryssing på eit tidleg tidspunkt (s.k. "cross prediction"). Tekniske forbetringar i framstillinga av DH-liner er avgjerande for mange artar som nå ligg i startgropa. Shell-laboratoria si oppdaging av maltose som energikjelde for byggmikrosporar (i staden for sukrose), har iallfall 10-dobla effektiviteten til metoden, som nå er på full veg inn. - Når det gjeld samanlikningar med andre foredlingsmetodar som pedigree og bulk, vil eg vise til ei tidlegare drøfting av dette (Bjørnstad 1988).

DH-LINER I KVANTITATIV GENETIKK

Det er to grupper teoretiske arbeid omkring DH-liner. Den første omfattar studiar av *einskildkryssingar* mellom homozygote liner, med utgangspunkt i Mather & Jinks-skulen og er best representert ved engelskmannen J.W. Snape (Snape & Simpson 1981, Snape 1983, 1986). Den andre tek utgangspunkt i eit tilfeldig utval av genotyper frå ein *populasjon* i likevekt. Denne retninga er utvikla av Griffing (1975), Choo *et al.* (1979) og Gallais (1988). Begge tek utgangspunkt i at det er mogleg å lage DH-liner som representerer eit *tilfeldig* utval av

gametane i ei kryssing eller ein populasjon, noko som slett ikkje er gjeve. Eg skal i det fylgjande avgrense drøftinga til den første typen teoriar. Snape har utvikla testar for påvisning av gensamspel av ulike slag, og deira samverknad med kopling/assosiert genfordeling og repulsjon/dispersert genfordeling.

a. Koplinga si rolle

Ved å lage DH-liner frå ei F1-kryssing reduserer ein den effektive rekombinasjonen med 50%. I ei kryssing med sterke innslag av *repulsjonskoplingar/dispersert genfordeling* og der ein ynsker rekombinasjon, vil ein vente å få mindre genetisk variasjon og færre rekombinantar i DHF1-liner, enn om ein t.d. ventar til F2. Snape & Simpson (1981) konkluderte med at det er lite å hente på å vente lenger enn dette. I dei tilfella der kvalitative gen spaltar t.d. for sjukdomsresistens, vil F2 og tillate ei sortering før DH-produksjonen tek til. I dei tilfella der *kopling i koplingsfase/assosiert genfordeling* er viktig, vil variasjonen bli redusert i F2. - Dei ymse typane gensamspel vil og virke inn i kvart av desse tilfella, og ei samanlikning av gjennomsnittet til DH-linene og til foreldra er ein sensitiv test for gensamspel. Uansett skulle vi kunne påvise eventuell kopling ved ei samanlikning av variansar i DHF1-generasjonen og DHF2 eller, ennå betre, SSD-liner (single seed descent, som regel i F6-F7-generasjonen).

Kopling vil og virke inn på *tilhøva mellom ulike eigenskapar*, dvs. kovariansane og korrelasjonane. Vi kjem her inn på eit gammalt spørsmål: kjem ev. korrelasjonar mellom eigenskapar av koplingar mellom *ulike* gen (som kan bli rekombinerte), eller av pleiotropiske verknadar av dei *same* gena på ulike eigenskapar? I ein populasjon i likevekt vil ein vente at signifikante genetiske korrelasjonar kjem av pleiotropi. I einskildkryssingar vil ein vente at rekombinasjonen vil påvirke ei ev. gamet-ulikevekt. Difor kan ei samanlikning av genetiske korrelasjonar eller kovari-

ansar i DHF1 med DHF2 eller SSD kunne avdekke om det er pleiotropi eller ikkje (Snape & Simpson, 1981).

Så langt teorien, kort fortalt. Kva så med empirien? Snape & Simpson synta sjølve at estimat av den genetiske (additive) variansen (D) kunne syne store prosentvise endringar frå DHF1 til DHF2 i ei viss bygg-kryssing. Nå har slike estimat store feil, og forfattarane kunne ikkje avgjere om det var koplingar eller samplingsfeil som gav utslag. (Dei nytta 54 DHF1- og 48 DHF2-liner i handsådde forsøk.) - Powell, Caligari og Jinks har gjort mykje ut av eit forsøk dei hadde i 1984. På same måten som for Snape kan det om desse bli sagt at dei er sterke i teorien og veike som forsøk. Det gjeld i det heile for dei engelske arbeida, at dei i liten grad har utnytta dei forsøksstekniske fordelane som DH-linene byr på. I forsøka sine nytta Powell osb. 5 kryssingar, med 20 DH-liner og 40 SSD-liner i kvar, sådd med 10 frø pr. rute, der 5 planter vart hausta, og med 2 gjentak og i eitt år. (Likevel har dette forsøket resultert i minst 10 ulike bidrag til den vitenskaplege verdslitteraturen - kva om vi alle utnytta forsøka våre like godt?) - Powell & Caligari (1986) undersøkte den rolla som kopling kunne ha i 9 eigenskapar i desse 5 kryssingane, og fann bare to signifikante utslag, ved å teste mellom- og innan-line variansane i DHF1 og SSD-generasjonane (testen har 1 fridomsgrad og krev såleis store endringar for å slå ut). Ved å inkludere konvensjonelle generasjonar som F1, F2 og F3 tydde fleire tilfelle på kopling, men her er feilkjeldane større pga. dominansvariasjonen. - I ein studie av korrelasjonane mellom ulike eigenskapar i det same materialet fann Caligari *et al.* (1986) fleire tilfelle som tydde på kopling eller pleiotropi. I dei tilfella der kopling vart påvist, minka korrelasjonen over generasjonar, noko som vart tolka som at koplingsfase/assosiert genfordeling vart broten. Utifrå dette hevda forfattarane at F1-generasjonen er optimal for å lage DH-liner utan at ynskelege koplingar

vert brotne ned. Dette er interessant nok, men dei konkrete resultatane stiller eg meg tvilande til, pga. at materialane er for små og feilen stor. I mange tilfelle fann forfattarane ingen genetisk variasjon i det heile og av den grunn heller ingen korrelasjon. I andre tilfelle opererte dei med ein genetisk korrelasjon mellom korntal og mogningstid på +2,83, medan den fenotypiske er +0,10! - Korrelasjonar er og blitt studert i Canada av Choo & Reinbergs (1986), som ein del av eit program med DH-liner i populasjonsforedling (recurrent selection) av bygg. I ein diallell med 7 foreldreliner vart 21 kryssingar studert ved hjelp av om lag 20 DH-liner. I fråver av kopling skulle korrelasjonar både innan og over kryssingar vera like. Forsøket vart gjort med split-plot plan, med kryssingar som stor-ruter og liner som småruter. Grunn-eininga var "hill plots", 25 frø sådd tett saman i ei gruppe. Det var 5 gjentak og 2 forsøksstadar i same året. Den genetiske korrelasjonen vart her bestemt ved å rekne ut sambandet mellom ein eigenskap på den eine staden med ein annan på den andre. Ingen genetiske korrelasjonar innan stad vart gjevne til samanlikning, anna enn at miljømessige korrelasjonar var "vanlege". Denne estimeringsmåten har den veikskapen at samspela med stad vert rekna med. Ved å teste dei funne korrelasjonane som ein testar fenotypiske korrelasjonar, tydde skilnadar over og innan kryssingar på pleiotropi i 4 av 5 kombinasjonar og kopling i den siste. - Dette er eit interessant arbeid, både teoretisk og i resultatane. Det er mogleg at ein analyse av korrelasjonar vil gje meir interessante resultat enn kopling innan karakterar. I eigne undersøkingar har eg - som andrebare funne spor av kopling i einskild-eigenskapar. Dette tyder ikkje på at kopling er uviktig, men at kopling og repulsjon i mange tilfelle kan motvirke kvarandre. Det er og eit stort spørsmål om koplingar bør bli brotne: i mange høgforedla liner er det bygd opp genblokkar som er gunstige å bevare intakte. DH-

metoden kan vera ein måte å opppnå dette. Det er mogleg at ein typisk "maksimums"-karakter som stråstyrke er styrt av gen i koplingsfase/assosiasjon som kunne bli tekne vare på om ein reduserer rekombinasjonen.

b. Utval mellom kryssingar: "cross prediction"

Med mange ulike kryssingar å velje mellom, ville det vera av stor verdi å kunne ha ein påliteleg måte å spå om sluttresultatet. I løpet av 60-talet kom det fleire framlegg om framgangsmåtar, som regel basert på F₂- eller F₃-familiegjennomsnitt og ev. frekvensen av fenotypar som gjekk utover foreldra sitt variasjonsområde (transgresjonar). I prinsippet treng ein to parametarar: gjennomsnittet m og den additive variasjonen D . Jinks & Pooni (1976;1981) har utvikla metodar til å estimere desse i tidlege generasjonar. Ein kan bruke F₂ og tilbakekryssingar, "triple test cross" (F₂ x F₁, P₁ og P₂) eller F₃-familjar og SSD- eller DH-liner som "fasit". Dersom ein føreset normalfordeling, kan ein ved estimat av m og D rekne ut frekvensen av liner som er "transgressive", anten i høve til foreldra eller ein viss målestokk-sort. Som regel er ein interessert i ein einseitig test: betre enn den beste, og helst i ein kombinasjon av eigenskapar.

Spørsmålet er kor nøyaktig ein kan bestemme m og D . Her vil genetiske faktorar som gensampel, koplning og genotype x miljø-sampel virke inn, ved sidan av forsøksfeilen. Jinks & Pooni (1976) fann med estimat frå F₂ og tilbakekryssingar eller "triple test cross" gode samsvar mellom prediksjon og observasjon i SSD-liner i to kryssingar av bondetobakk (*Nicotiana rustica*). Av karakterane plantehøgde og blømingstid synta den siste best samsvar. "Triple test cross" tillet forfattarane å korrigere for gensampel og å påvise koplning, medan årsskilnadane ikkje virka inn då ein ikkje analyserte over år. Innanfor kvart år var det godt samsvar.

Dette virkar oppmuntrande, og Jinks & Pooni "leave little doubt that valuable predictions can be made about the inbred lines that can be derived by single seed descent" (1976, s. 265). Nå kan ein kome med somme innvendingar. Dei eigenskapane som vart studerte, har begge høg arvegrad, særleg gjeld dette blømingstid, som (typisk nok?) samsvarer best med teorien. Dessutan er forfattarane mest opptatte av å få fasiten til å gå opp innanfor kvart år og skriv ikkje om *ulike* genotypar var ekstremtypar i dei ulike åra. Denne stabilitetsfaktoren vil ein foreldrar vera interessert i, særleg i ein typisk kvantitativ karakter.

Eg skal bruke litt plass på studiar som er gjort med *H. bulbosum*-liner i bygg. To tidlege arbeid av Kasha og medarbeidarar i Canada må nemnast her. Reinbergs *et al.* (1976) undersøkte 100 DH-liner frå kvar av 4 byggkryssingar (randomiserte forsøk med "hill plots" over to år) og estimerte m og D i kvar kryssing. Deira formål var å sjå kor langt ned ein kunne gå i talet på DH-liner og ennå få eit brukbart estimat av ei kryssing sin verdi. Svaret var 20 liner. I forsøka var det ingen signifikante samspel mellom kryssingar og år. Kasha *et al.* (1977) tok opp eit nærbeslekt problem: Er det mogleg å fikse heterosis frå F₁-hybridlar i bygg i homozygote liner (med referanse til eit arbeid dette honnørskriftet sin jubilant publiserte i *Genetics* i 1964). Forfattarane samanlikna P₁, P₂, F₁, F₂ og 6 utvalgte DH-liner (av i alt 100) frå 5 ulike kryssingar. Forsøksplanen virkar god: toraders ruter, 2,4 m lange og 23 cm avstand, 100 frø pr. rad, split-plot med kryssingar som stor-ruter, 3 gjentak og to forsøksår. I tre av kryssingane synta F₁ heterosis for kornavling (betre enn den beste av foreldra), og frå alle desse var det minst ei DH-line som var på høgde. I dei to kryssingane utan heterosis var det og heterotiske DH-liner. Kasha *et al.* konkluderte (som Aastveit før dei) at heterosis i bygg let seg fikse i homozygote liner.

Desse studiane skulle tyde på at ei tidleg sortering av kryssingar på grunnlag av eit lite tal DH-liner skulle virke. I dei før nemnde forsøka frå England undersøkte Caligari *et al.* (1985) prediksjonsevna til DH- og F3-familiar jamført med SSD-liner. Dei fann at F3-familiiegjennomsnitt og variansar gav like gode estimat som DH-liner, trass i at F3 inneheldt ein dominanskomponent. Dei såg og på sannsyna for at ein viss genotype er transgressiv i høve til foreldra i ulike eigenskapar på ein gong, dvs. ein multivariat prediksjon (Powell *et al.* 1985). I tillegg til m og D for kvar eigenskap må ein då estimere den genetiske korrelasjonskoeffisienten mellom dei. Då vart F3-familiar betre enn DH eller rettare sagt litt mindre dårleg. Det beste resultatet fekk dei ved å dele dei transgressive fenotypane inn i 4 klassar for kombinasjonen av (her) to eigenskapar: $>P1$, $>P1$; $>P1$, $<P2$; $<P2$, $>P1$; $<P2$, $<P2$. Dei rekna ut frekvensane av liner i kvar klasse i F3-familiane og DH-linene. Ved å rangere kryssingane for kvar karakterkombinasjon rekna dei ut rangkorrelasjonar med "fasiten" i SSD. Desse var rimeleg høge for F3-familiane (0,7-1,0), men lågare for DH-linene. - Det er grunn til å setje spørjeteikn ved forsøksfeilen i desse forsøka, der 3 av 5 kryssingar synte null genetisk variasjon for kornavling. Forsøka er altfor små til å vera pålitelege til prediksjon. Faktorar som konkurranse mellom genotypar er heller ikkje teke omsyn til, og denne må bli stor på einskildplanter. Vi veit frå norske sorts-forsøk at sjølv på store ruter spelar nabo-effektar pga. ulik høgde inn (Gullord & Aastveit, 1988), og minst to av dei kryssingane til Powell *et al.* spaltar for eit *erectoides*-gen. Dessutan er det ikkje teke omsyn til genotype x år-samspel, sjøl om Caligari *et al.* nemner at dei i ei kryssing såg dårleg samsvar over år.

Verdien av Jinks & Pooni sin metode vart nyleg teken opp av Choo (1988). Han tok for seg på ny 2 av kryssingane frå Reinbergs *et al.* (1976). Han delte dei 100 linene i kvar kryssing inn i to tilfeldige

sett, der eit vart brukt til estimering av gjennomsnitt og varians og det andre som "fasit". Dei observerte fordelingane var like i begge setta, både over kryssingar og år. Derimot var samsvaret mellom venta og observert fordeling i sett 2 oftast dårleg. Choo konkluderte med at "cross prediction"-metoden mislyktest i å estimere frekvensane av transgressive liner. Feilkjeldene meinte han var den høge feilen på varianskomponentar og dessutan genotype x miljø-samspel. Ein faktor han ikkje vektla, er gensamspel, som han påviste i alle kryssingane. Når gjennomsnitta syner additivt x additivt samspel t.d. i retning låg kornavling, vil dette og spele inn på fordelinga (variansen). - Når Choo derimot valde ut dei beste linene for ein kombinasjon av dei tre karakterane (ved uavhengige grenseverdier, "independent culling"), fann han eit godt samsvar mellom observasjon og prediksjon. Han konkluderte difor at metoden kan bli brukt til å rangere kryssingar. (Ein kan i forbifarten undre seg over at to studiar basert på det same forsøket (Reinbergs *et al.* og Choo) kjem til såpass ulike konklusjonar: den eine optimistisk, den andre reservert. T.o.m. *estimata* er ulike. I den første studien ligg arvegraden for kornavling så høgt som 0,8-0,9, medan Choo oppgjev 0,4!).

Kva skal ein så seie om "cross prediction" ut frå dette? I prinsippet har vi med *indirekte seleksjon* å gjera. Vi vil velje ut "gode" kryssingar mellom mange moglege på eit så tidleg tidspunkt som råd, anten før dei er blitt homozygote (F3) eller i mindre prøvepopulasjonar av DH- eller SSD-liner. Vilråra for at indirekte seleksjon skal virke betre enn direkte er (1) at arvegraden vert høgare, (2) at den genetiske korrelasjonen mellom test-nivået og heile den homozygote populasjonen er høg og/eller (3) at metoden tillet høgare seleksjonsintensitet. Vedr. dei to første punkta vil ein vente betre resultat med homozygote typar (DH, SSD) enn i t.d. F3-familiar, for ikkje å snakke om einskildplanter. Med slike material kan ein og nytte ein

realistisk rutestorleik og såleis få feilen ned. Andre feilkjelder som genotype-konkurranse vil og kunne bli redusert.

Når det gjeld samspel mellom genotypar og år eller stad, er det teoretiske problemet kan hende større enn det praktiske. Kryssingar som har eit lågt gjennomsnitt og/eller varians eller fell igjennom agronomisk i eit visst år, kan bli sjalta ut pga. stabilitetskravet. Eit realistisk døme frå Danmark kan bli brukt her. Ved Abed driv dei heile vårbygg-programmet sitt ved hjelp av DH-liner. Dei lagar ca. 100 liner frå 30 til 50 kryssingar kvart år, og testar kvar line på 3 m² ruter (Jan Torp, pers. meld.). Ved å så kvar kryssing for seg vil ein erfaren foredlar fort kunne gjera seg opp ei meining om dei som er mest lovande, og ev. gå tilbake og lage fleire liner frå desse. Det er og mogleg at metoden kan gje ein auke i seleksjonsintensiteten, dels pga. tidssparinga, dels pga. dei reduserte populasjonane som trengst av homozygotar. Ved Institutt for genetik og planteforedling skal det i 1989 bli sådd store feltforsøk med DH-liner i kveite. Bortimot 1500 liner frå 8 kryssingar og tilbakekryssingar til Runar skal bli prøvd, i lag med SSD-liner frå kvar kryssing. Dette vert truleg dei mest omfattande forsøka av dette slaget som er gjort i kveite. Slike forsøk er og planlagt i bygg frå sommaren 1990.

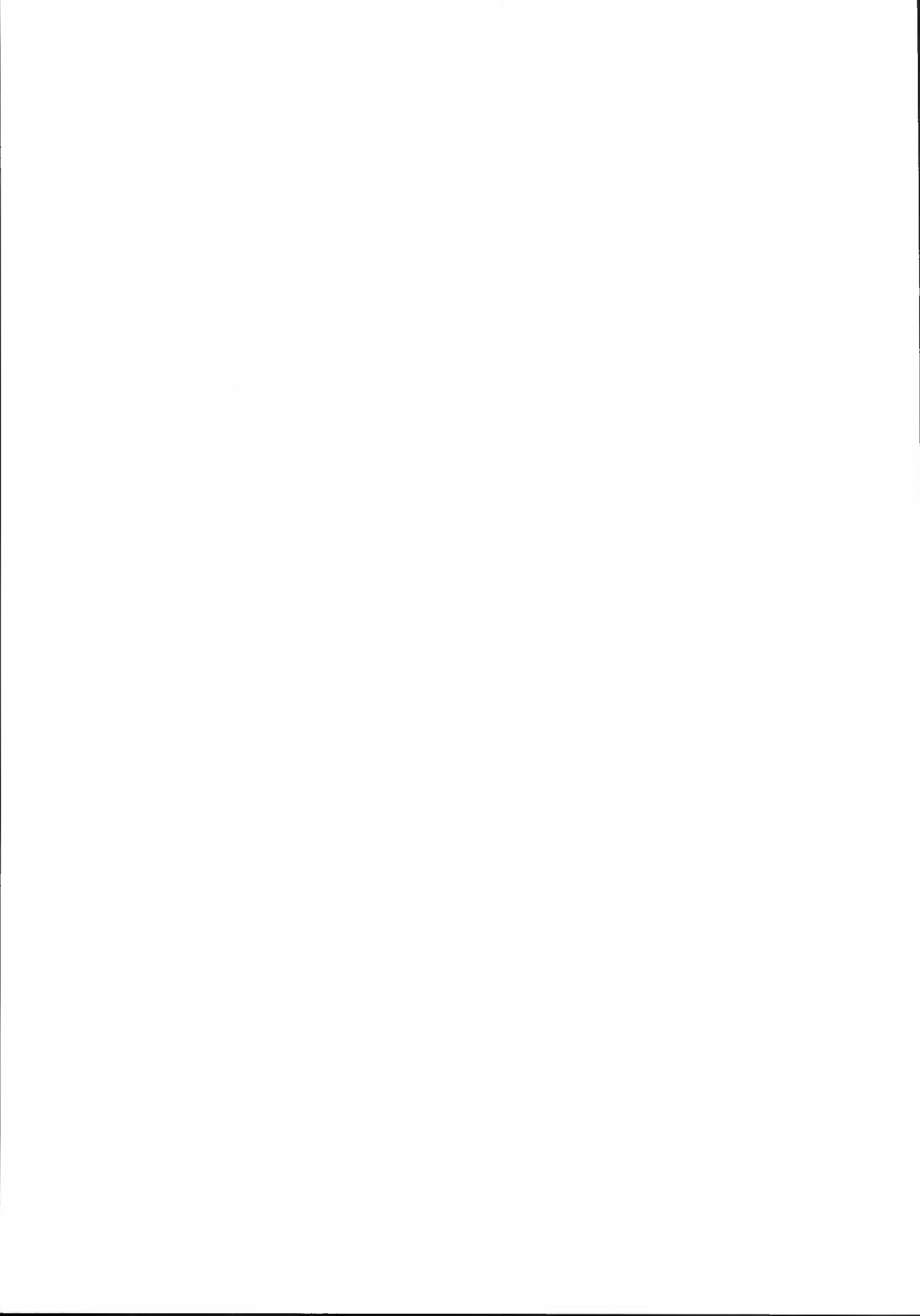
Det er eit paradoks at etter snart 100 år med vitenskapleg basert planteforedling kan ein ennå ikkje spå på førehand om ei kryssing vert "god" eller ikkje (om ein då ikkje fører inn for mykje uadaptert materiale). Svaret kan ein bare få ved å prøve, ved observasjon. Borlaug skal ein gong noko spydig ha kalla plantefysiologien for "the retrospective science", som bare i ettertid kan forklare kvifor ein viss avlingsframgang vart oppnådd. Grunnen er at dei fysiologiske prosessane er for komplekse til å bli brukt som "byggesteinar" i ei "idealplante". Kan ein seie det same om den kvantitative genetikken, at den forklarar meir enn den spår? Til dette må det bli sagt at

det er svært nyttig å ha ei generell forståing, sjølv om kvar einskild kryssing må tale for seg sjølv. Ei detaljkartlegging av kvantitative gen-grupper, "quantitative trait loci", er eit intenst forskingsfelt nett nå. Håpet er nett dette: å kunne identifisere dei "rette" genotypane som foreldre i ei kryssing. Det vert spennande å sjå svaret om nokre år. Må tru om ikkje genotype x miljø- og gen-samspel vil bli "sand i maskineriet" her og?

LITTERATUR

- Bjørnstad, Å (1988). Nyare erfaringar med haploidi i kveite og bygg. Fagutvalget for SEFOs kornforedlingsprogram, seminarrapport 11:52-62.
- Caligari, P.D.S., W. Powell & J.L. Jinks (1985). The use of doubled haploids in barley breeding. 2. An assessment of univariate cross prediction methods. *Heredity* 54:353-358.
- Caligari, P.D.S., W. Powell & J.L. Jinks (1986). Doubled haploids to detect linkage and pleiotropy. *J. Agric. Sci. Camb.* 106:75-80.
- Choo, T.M. (1988). Cross prediction in barley using doubled haploid lines. *Genome* 30:366-371.
- Choo, T.M., B.R. Christie & E. Reinbergs (1979). Doubled haploids for estimating genetic variances and a scheme for population improvement in selfpollinating crops. *Theor. Appl. Genet.* 54:267-271.
- Choo, T.M. & E. Reinbergs (1987). Doubled haploids for detecting pleiotropy and linkage of genes controlling two characters. *Genome* 29:584-587.
- Clapham, D. (1971). *In vitro* development of callus from the pollen of *Lolium* and *Hordeum*. *Z. Pflanzenzuchtg.* 65:285-292.
- Dunwell, J. (1985). Embryogenesis from pollen *in vitro*. I: Biotechnology in plant science (Red. M. Zaitling, P. Day & A. Hollaender). Academic Press, s. 49-76.
- Gallais, A. (1988). A method of line development using doubled haploids: the single double haploid descent recurrent selection. *Theor. Appl. Genet.* 75:330-332.
- Griffing, B. (1975). Efficiency changes due to use of doubled haploids in recurrent selection methods. *Theor. Appl. Genet.* 46:367-386.

- Guha, S. & S.C. Maheshwari (1964). *In vitro* production of embryos from anthers of *Datura*. Nature 204:497.
- Gullord, M. & A.H. Aastveit (1988). Nabo-virkninger i forsøk med havresorter. Fagutvalg for SEFOs kornforedlingsprogram, seminarrapport 12:27-35.
- Hagberg, A. & G. Hagberg (1987). Spontaneously doubled haploids in *hap* gene material. Barley Genetics V:259-263.
- Jinks, J.L. & H.S. Pooni (1976). Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. Heredity 36:253-266.
- Jinks, J.L. & H.S. Pooni (1981). Properties of pure-breeding lines produced by dihaploidy, single seed descent and pedigree breeding. Heredity 46(3):391-395.
- Kasha, K.J. & K.N. Kao (1970). High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.). Nature 225:874-875.
- Kasha, K.J., L.S.P. Song, S.J. Park & E. Reinbergs (1977) Fixation of heterosis: comparison of F1 hybrids with their respective homozygous lines developed using doubled haploid procedures. Cer. Res. Commun. 5(3):205-213.
- Ouyang, J.W., S.M. Zhou & S.E. Jia (1983) The response of anther culture to culture temperature in *Triticum aestivum*. Theor. Appl. Genet. 66:101-109.
- Powell, W., P.D.S. Caligari, J.W. McNicol & J.L. Jinks (1985). The use of doubled haploids in barley breeding. 3. An assessment of multivariate cross prediction methods. Heredity 55:249-254.
- Powell, W., P.D.S. Caligari, J.W. McNicol & J.L. Jinks (1986). Investigations into the linkage of genes controlling quantitative characters in barley. Can. J. Genet. Cytol. 28:63-68.
- Reinbergs, E., S.J. Park & L.S.P. Song (1976). Early identification of superior barley crosses by the doubled haploid technique. Z. Pflanzenzuchtg. 76:215-224.
- Snape, J.S. & E. Simpson (1981). The genetical expectations of doubled haploid lines derived from different filial generations. Theor. Appl. Genet. 60:123-128.



Cytogenetikkenes rolle i framtidig plante-foredling

MARIE BRAGDØ-AAS

Institutt for genetik og planteforedling, Genetik og planteforedling, Norges landbrukshøgskole, Ås-NLH

I løpet av den systematiske planteforedlingens historie har stadig ny viten lagt grunnlaget for teknikker som har endret foredlingsmetodene. Noen viktige trinn i denne utviklingen er nevnt i tabell 1.

Planteforedlingen i den første og enkleste form bestod av kryssing og seleksjon, dvs. rekombinasjonsforedling. Dette er også i dag en vesentlig del av foredlingsprosessen. Den går igjen som et ufravikelig ledd i alle de metoder som er

blitt utviklet pga. nye og mer raffinerte teknikker, spesielt når det gjelder seksuelt formerte vekster. Til denne tid har ingen ny teknikk overflødiggjort de foregående. Hver nyvinning bygger på tidligere kjente teknikker og er blitt viktige supplement.

For å kunne utnytte de muligheter vi har, er et inngående kjennskap til artenes utvikling og slektskapsforhold nødvendig. Dette må i alle fall i nærmeste framtid baseres på cytogenetiske meto-

Tabell 1. Viktige trinn i cytogenetikkenes historie

| | | |
|------|------------------------------|---|
| 1901 | H. De Vries | Genmutasjoner |
| 1902 | | Kromosomene som bærere av arvemassen |
| 1903 | W.S. Sutton | Betydningen av meiosis |
| 1906 | W. Bateson og R.C. Punnet | Kobling |
| 1909 | F.A. Janssens | Chiasma som følge av utbytning mellom kromatider |
| 1911 | T.H. Morgan | Rekombinasjon mellom koblete gener |
| 1913 | A.H. Sturtevant | Genkartlegging |
| 1917 | Ø. Winge | Allopolyploidi |
| 1923 | C.B. Bridges | Kromosommutasjoner |
| 1927 | H.J. Muller | Kunstig induksjon av mutasjoner |
| 1937 | A.F. Blakeslee og O.T. Avery | Krosomdobling ved hjelp av colchicin |
| 1944 | O.T. Avery og medarb. | DNA - det genetiske materialet, transformasjon |
| 1953 | J.D. Watson og F.H.C. Crick | DNA molykylet, struktur og replikasjon |
| 1958 | F.C. Steward og medarb. | Embryoider og planter fra kalluskulturer |
| 1962 | D. Dussoix og W. Arber | Restriksjonsenzym |
| 1965 | H. Harris | Somatisk cellehybridisering |
| 1966 | E.J. Du Praw | "Whole mount" metode for elektronmikroskopi av kromosomer |
| 1968 | T.O. Caspersson | Bandstrukturteknikk for kromosomer |
| 1969 | J.P. Nitsch og C.N. Nitsch | Pollenkulturer |
| 1973 | D. Nathans og medarb. | Genkartlegging ved hjelp av restriksjonsenzym |
| 1984 | D. Stalker og medarb. | Genspleising i planter |

der, sannsynligvis etter hvert utvidet med genteknologiske. Cytogenetiske metoder er også nødvendige for genkartlegging og for kontroll av kromosomtall og kromosomstruktur i vegetative celler, så vel som for kontroll av meiosis. Som det vil framgå i det følgende er dette nødvendig for de fleste aktuelle foredlingsmetoder.

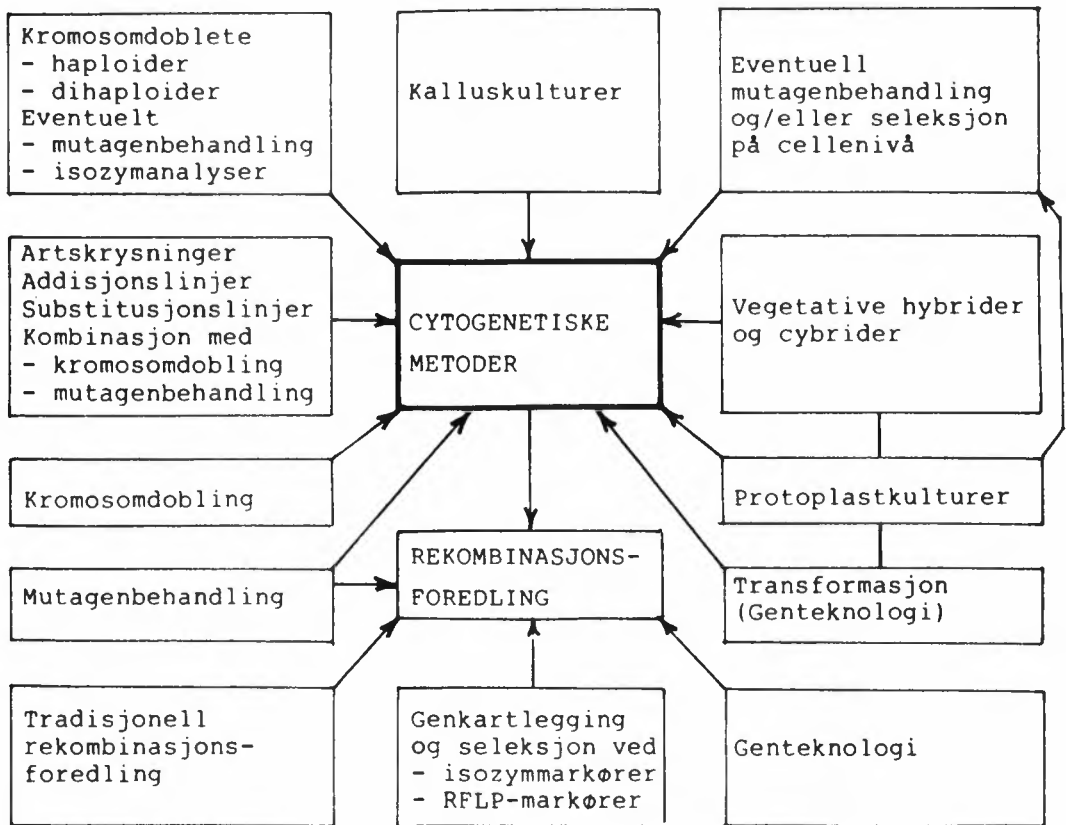
En oversikt over de teknikker og foredlingsmetoder vi bruker i dag, og delvis de vi venter å kunne bruke i de nærmeste år, er gitt i figur 1.

Som det framgår av figuren er rekombinasjon en del av prosessen, uansett foredlingsmetode. Dette gjelder med få unntak, f.eks. ved mutasjonsforedling i vegetativt formerte vekster.

Rekombinasjonsforedling er basert på variasjon i materialet. Denne variasjonen søker en å øke ved f.eks. induksjon av polyploidi eller mutasjoner, eller ved å tilføre materialet gener fra andre arter.

POLYPLOIDI

På enkelte områder, f.eks. utnyttelse av induserte autoployploider har den direkte nytten i planteforedlingen vært begrenset til visse vekster. Men kromosomdobling er meget aktuelt i forbindelse med andre teknikker, f.eks. ved haploidkulturer. Allopolyploider samt aneuploider som er avledet av disse har stor aktualitet, særlig i forbindelse med kromosomsubstitusjon. Men pga. kryss-



Figur 1. Foredlingsmetoder av i dag og i morgen

singsvanskeligheter når det gjelder arts- hybrid, er også allopolyploidi begrenset til visse vekstgrupper. Kanskje vevskultur vil bryte grensene her, ved bruk av vegetative hybrider.

MUTASJONSFOREDLING

Ifølge oppgave fra FAO/IAEA (Mutation Breeding Newsletter No. 32, 1988) er det i de siste ca. 30 år frambragt over 1163 nye sorter hvor induserte mutanter er brukt. Disse fordeler seg på 436 frøformerte og 427 vegetativt formerte vekster. Induksjon av mutanter synes nå å ha fått spesiell betydning idet det kan inngå som et hjelpemiddel i andre teknikker, f.eks. på flere områder av vevskultur: kalluskulturer, protoplast-kulturer, haploidkulturer.

ARTSKRYSNINGER

Innføring av artsfremmede gener i foredlingsmaterialet er en meget aktuell foredlingsmetode, idet viltvoksende slektninger av kulturplantene har mye verdifullt genmateriale å tilføre. Dette kan skje ved flere metoder: 1) Genetisk: vanlig rekombinasjon hvis der er en viss homologi mellom genomene, slik at noenlunde normal kromosomparring finner sted under meiosis. 2) Genteknologisk: overføring av enkelte, definerte gener (fremdeles på stadiet av basisforskning). 3) Overføring av hele genomer (artshybrider), enkelte kromosomer (addisjonslinjer og substitusjonslinjer) eller deler av kromosomer, dvs. genblokker (translokasjoner). Her danner cytogenetikken basis for foredlingsopp- legget.

Hvete og rug er de slektene hvor forskningen på dette feltet har vært drevet lengst. Oktoploid rughvete, kryssning mellom he' aploid hvete og diploid rug ble laget allerede i forrige århundre. Senere eksperimenter har vist at heksaploid rughvete, som stammer fra tetra-

ploid hvete, har gitt bedre resultater. Videre har det vist seg positivt å skifte ut enkelte kromosomer eller kromosom- deler mellom de to artene, substitusjonslinjer. Dette har vært mulig fordi det er nedlagt et meget stort cyto- genetisk arbeid i disse artene, spesielt innen hveteslekten. Det er f.eks. laget linjer av aneuploider og translokasjoner som kan brukes til å lokalisere gener til sine respektive kromosomer eller kromo- somsegment. E.R. Sears og R. Rileys arbeider gjennom mange år har mulig- gjort manipulering av enkelte kromo- somer ved hjelp av utstrakte cytogene- tiske analyser. De har bl.a. vist hvordan krosomparringen mellom homeologe kromosomer påvirkes av gener som kan lokaliseres til enkelte kromosomer. Eli- minasjon eller innføring av disse kromo- somene har derved kunnet brukes til å regulere parringen etter behov i hver enkelt situasjon. Dette har betydning i arts- og slektskryssninger som også har vært foretatt mellom hvete og dens andre slektninger, f.eks. Aegilops og Agro- pyron. Slike arbeider danner basis for substitusjons-, addisjons- og translok- sjonslinjer mellom rug og hvete som for tiden blir rapportert fra mange hold. Felles for disse teknikker er et meget stort cytologisk arbeid med kontroll av meiosis og med telling og identifisering av kromosomene i store materialer. Bandstrukturteknikken, som har gjort identifisering av detaljer på kromo- somene mulig, har ført til større mu- ligheter for slike foredlingsmetoder. En må regne med at slike teknikker vil bli utnyttet også i framtiden for både cyto- genetisk forskning og for praktisk fore- dling. Mens en nå kjenner en del til cytogenetikken hos kornartene og noen få andre arter, f.eks. tomat og tobakk, er det lite gjort på dette området med de fleste andre kulturvekstene våre. Mange av dem har viltvoksende slektninger med verdifulle egenskaper som bør kun- ne utnyttes. Diploide arter har ikke de samme muligheter for manipulasjon med aneuploidi pga. sterilitet eller nedsatt

vitalitet. Men ved å nytte kromosomdobling og eventuelt mutagene midler skulle det være mulig å lage translokasjoner hos hybridene, for deretter å redusere kromosomtallet ved kryssing til diploider, eller eventuelt ved pollenkultur. Om bruk av vegetative hybrider i de tilfeller hvor seksuell kryssing ikke lar seg gjennomføre, se nedenfor.

MUTASJONSFOREDLING VED HJELP AV VEVSKULTUR

Vevskultur har tilført planteforedlingen nye muligheter på flere områder. Imidlertid er det vel kjent at det oppstår mer eller mindre såkalt somaklonal variasjon i kulturene: polyploidi, aneuploidi, kromosommutasjoner og genmutasjoner. Dette gjelder spesielt planter som har gjennomgått en kallus- og/eller protoplastfase. Mens en vanligvis søker å unngå denne variasjonen, kan den utnyttes i mutasjonsforedling, og eventuelt økes ved hjelp av mutagener. Kan en deretter regenerere planter fra enkeltceller, fortrinnsvis fra embryoïder i kallus eller fra isolerte protoplaster, vil faren for kimærer reduseres. Kimærer er ellers et stort problem ved mutasjonsforedling i vegetativt formerte vekster.

Seleksjon på cellenivå for enkelte karakterer, f.eks. resistens mot sykdom eller stress er også en mulighet for framtidig foredling. Men det krever regenerasjon fra kallus eller protoplaster, med fare for somaklonal variasjon. Behovet for cytologisk kontroll for å sikre stabilitet er innlysende.

HAPLOIDKULTUR

Produksjon av haploider, utviklet fra hanlige eller hunlige gameter, er et meget lovende felt, som er tatt i bruk i flere vekster. Kromosomdobling av haploidene gir homozygoter som hos selvbevructere kan være gjenstand for seleksjon i første generasjon etter krys-

sing, mens de hos fremmedbevructerne kan danne basis for syntetiske populasjoner eller for F₁ hybrider, idet de kan testes som homozygoter og derved gi et sikrere grunnlag for avlsverdien. Dihaploider og monohaploider fra polyploider kan studeres og selekteres på et lavt kromosomtallsnivå før de eventuelt bringes tilbake til den opprinnelige kromosomtallbestand. Også ved disse teknikkene trengs det cytologiske metoder for å kontrollere kromosomtall og stabilitet over generasjoner.

I haploidkulturene søker en vanligvis å unngå kallusdannelse, og derved redusere faren for somaklonal variasjon. På den annen side kan det være aktuelt å indusere mutasjoner før regenerasjon. Kimærer vil unngås, og mutantene vil straks vise seg som homozygoter etter kromosomdobling.

VEGETATIVE HYBRIDER

I framtiden vil antakelig vegetative hybrider ved protoplasmafusjon i forbindelse med vevskultur åpne muligheten for overføring av genetisk materiale mellom arter som ikke lar seg krysse seksuelt. Det kan gjelde hele genomer (amfidiploider), enkelte kromosomer eller kromosomdeler. Slike hybridceller er meget interessante i cytogenetisk forskning hvor isozymteknikker er involvert, idet virkningen av enkelte kromosomer kan studeres direkte i kulturene. Erfaring viser at hybridcellene ofte mister kromosomer, og dette kan gi mulighet for addisjons- eller substitusjonslinjer, mens induserte eller spontane translokasjoner vil kunne overføre mindre genblokker. Men skal teknikken brukes i foredling, er regenerasjon av planter fra hybridcellene nødvendig, og de må ha en viss grad av fertilitet. Regenerasjon av hybridcellene synes for tiden å være begrenset til visse arter, deriblant ikke monokotyledonene. Dette er et problem, men forhåpentlig ikke uløselig.

Også cybrider, celler som har fått overført cytoplasma eller enkelte organeller fra en annen art er av interesse for cytogenetisk forskning såvel som for praktisk foredling. Dette er særlig aktuelt i forbindelse med hansterilitet, men også andre gener i mitokondrier og kloroplast er av interesse.

Ennå kjenner vi lite til denne type kryssninger, og det gjenstår å se hvordan slike artsfremmede gener virker sammen med hverandre og med cytoplasma.

GENTEKNOLOGI

Ennå er basisforskningen på genspleising i planter ikke kommet så langt at vi vet hva den vil bringe. En kan her stille seg følgende spørsmål: Vil genteknologien om noen år dominere planteforedlingen slik at alt vil foregå på gennivå, og vi kan glemme kromosomene (cytogenetikken)? Dette er svært usannsynlig. Uansett hva foredlere får til rådighet i de kommende år, en gjennomgripende ny teknikk eller et større eller mindre supplement, er det mest sannsynlig at vi også får bruk for de teknikker vi kjenner i dag. Forhåpentlig vil genteknologien bli et verdifullt tillegg som kan modifisere de nåværende foredlingsmetoder.

KONKLUSJON

Cytogenetiske metoder som ledd i foredlingsprosessen synes å være absolutt nødvendig når det gjelder:

1) innføring av kromosomer eller mindre genblokker fra en art til en annen (arts-kryssninger).

2) dobling eller reduksjon i antall genomer (polyploidi, haploidkulturer).

I større eller mindre grad er cytologisk kontroll nødvendig hvor en kan vente aneuploidi eller kromosommutasjoner (materiale som har gjennomgått en kallus/protoplast - fase, eller mutagenbehandling).

De nevnte metodene er aktuelle i dag, og vil sannsynligvis utvikles videre ved hjelp av framgang innen vevskultur og cytogenetikk. Når - og i hvilken grad genteknologien vil bli et aktuelt middel i planteforedlingen - vil tiden vise.

LITTERATUR

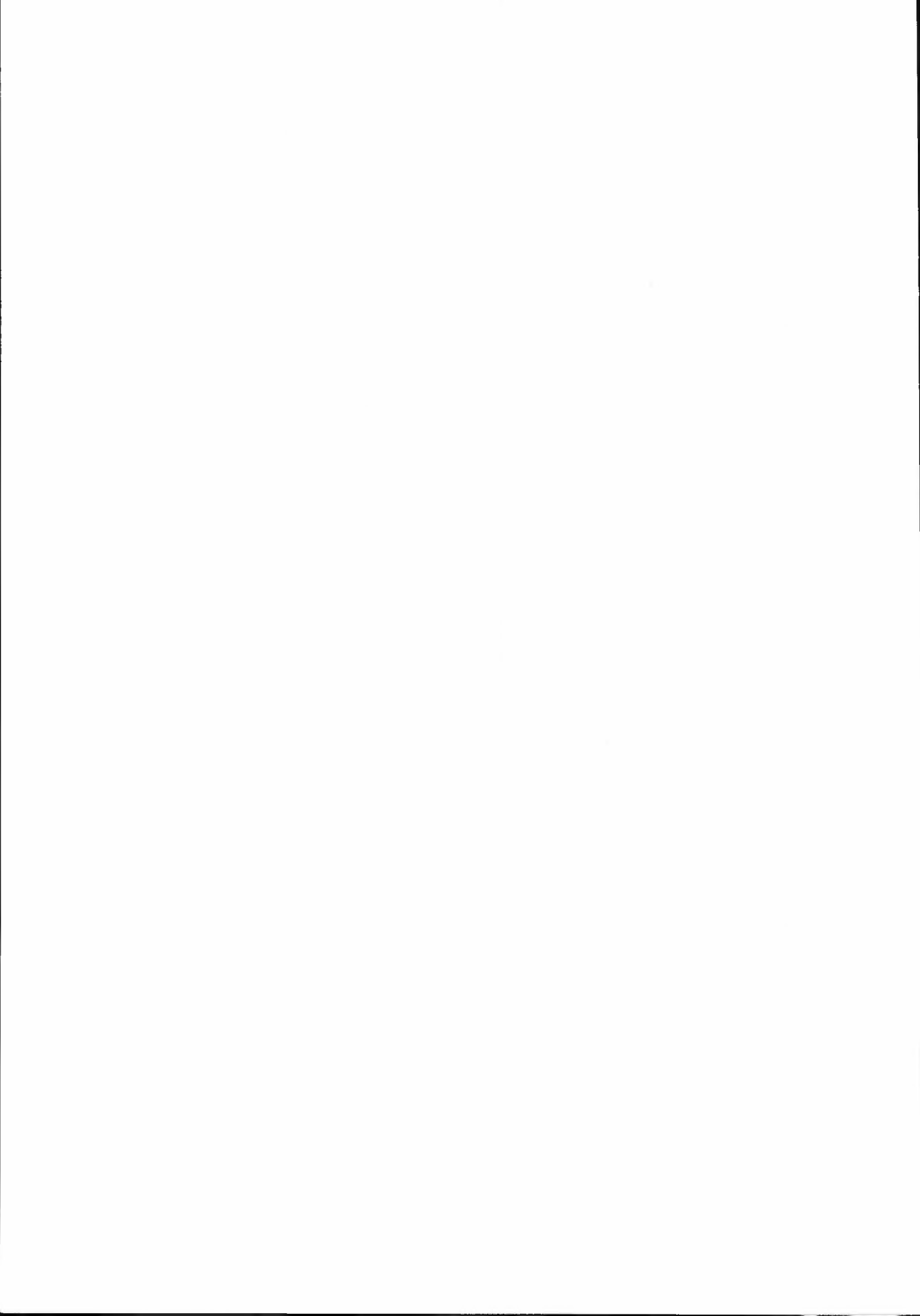
New Frontiers. Proceedings of the XVth. International Congress of Genetics. New Delhi, 1984. Editors: V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma, H.C. Bansal.

Gene Manipulation in Plant Improvement, 16th. Stadler Genetics Symposium, Missouri - Columbia, 1984. Editor: J.P. Gustafson.

Genetic Manipulation in Plant Breeding. Proceedings International Symposium organised by EUCARPIA, Berlin, (West)Germany, 1985. Editors: W. Horn, C.F. Jensen, W. Odenbach, O. Schieder.

Proceedings of the Seventh International Wheat Genetics Symposium, Cambridge, England, 1988. Editors: T.E. Miller and R.M.D. Koebner.

Science for Plant Breeding. Book of Poster Abstracts. XIIth. EUCARPIA Congress, Göttingen, Germany F.R., 1989.



Genteknologi i norsk planteforedling

ODD-ARNE OLSEN

NLVFs Laboratorium for molekylær plantebiologi, Ås-NLH

ØYSTEIN SIMONSEN

NLVFs Bioteknologiprogram i landbruket, Ås-NLH

Tradisjonell planteforedling er primært grunnlagt på kombinasjon av positive egenskaper ved seksuelle kryssinger. Veien om slike kryssinger innebærer flere begrensninger som foredlerne alltid har ønsket å kunne omgå. Kryssingsbarrierene mellom arter og slekter er utvilsomt den største begrensningen. Nært beslektede arter kan vanligvis krysses med hverandre, men avstanden i slektskap skal ikke være stor før begrensningen er total. Og selv om utviklingen av spesielle teknikker for dyrking av embryo *in vitro* har økt mulighetene for videre artskryssinger og enda til slektskryssinger, er betydelig grad av slektskap en betingelse for fertilitet hos artshybridene. Artskryssinger brukes vanligvis ved overføring av spesielle egenskaper som sykdomsresistens, salttoleranse, frosttoleranse o.l. fra beslektede kultur- eller vill-arter til verdifulle sorter som er svake nettopp i slike karakterer. Ved seksuelle kryssinger får en imidlertid med seg et helt kromosomsett med alle genene fra donor-arten, både de en ønsker og de en vil unngå. En serie med tilbakekryssinger til resipienten sorten er derfor nødvendig for å kvitte seg med uønskede gener. I en del tilfeller kan det uønskede genet være så sterkt koplet til gener som spesifiserer uønskede egenskaper, at tilbakekryssinger nærmest er nytteløst. Fremskrittene innen cellebiologi og molekylærbiologi de siste 10-15 årene har frembragt et knippe av teknikker som, i alle fall i teorien, frembyr en løsning på sentrale problemer i rekombinasjonsforedling som de som er

skissert innledningsvis. Mye tyder på at plantegenteknologien vil muliggjøre økning av genetisk variasjon uten å gå veien om seksuelle kryssinger og dermed en betydelig reduksjon i antall generasjoner ved seleksjon.

Formålet med denne artikkelen er å gi en oversikt over genteknologiske problemstillinger i internasjonalt foredlingsarbeid, og å gi en kort vurdering av genteknologiens rolle i norsk planteforedling.

Prinsippet for bruk av genteknologi i planteforedling kan illustreres ved et aktuelt eksempel, nemlig sukkerbete som er gjort resistent mot ugrasmiddelet glyfosat. Plantene er fremstilt ved Daniscos biokjemiske laboratorium i Danmark og har i den senere tid oppnådd bred presseomtale som de første transgene planter tillatt testet i danske feltforsøk. Glyfosat dreper planter ved at det binder seg til, og hindrer virkningen av, enzymet 5-enolpyruvylshikimat-3-fosfat, forkortet til EPSP. Enzymet er nødvendig for syntesen av flere livsviktige aromatiske aminosyrer.

Sukkerbeten fra DANISCO er glyfosatresistent fordi alle cellene i planten inneholder et "nytt" gen som koder for et EPSP-enzym som bindes svakere til glyfosat, noe som gjør at plantene overlever høye intracellulære konsentrasjoner av ugressmiddelet. Det "nye" genet ble isolert hos Monsanto i USA.

Eksemplet med sukkerbeten viser at foredling ved hjelp av genteknologi består av to trinn:

1) isolering av et gen som påvirker den aktuelle karakteren en ønsker å forbedre, og

2) overføring av genet til aktuelt sortsmateriale.

Utprøving av plantene for ulike agronomiske egenskaper skjer som ved tradisjonell foredling.

De to punktene skal i det etterfølgende beskrives i mer detalj.

1) *Isolering av gener*

Identifisering av gener som styrer økonomisk viktige egenskaper hos kulturplanter representerer utvilsomt den største utfordringen i plantemolekylær genetisk forskning i dag. Bare i et fåtall tilfeller kjenner vi genene for slike karakterer. Fremgang på dette området er derfor en forutsetning for en vellykket anvendelse av genteknologi i planteforedlingsarbeidet. Det er i denne sammenhengen viktig å understreke at genisolering krever stor innsats av ressurser, og at mange ulike laboratorier som regel har vært involvert i isoleringen av de gener som beskrives i denne artikkelen.

Ser en på listen over hvilke genoverføringer som har lyktes til nå, domineres denne av karakterer som enten styres av velkarakteriserte biokjemiske synteseveier (f.eks. glyfosatresistens) eller slike som styres av gener med bakteriell (f.eks. insektresistens v.h.a. *B. thuringensis*-toxin) eller viral (f.eks. virusresistens) opprinnelse. En av grunnene til dette er at genene fra virus og bakterier er lettere å hankses med fordi DNA-mengden pr. kjerne er mindre hos lavere organismer enn hos høyere planter. De tre eksemplene vil i det etterfølgende bli belyst i mer detalj for å illustrere framgangsmåten ved genisolering og hvilke problemer slike forsøk kan medføre.

1) a *Glyfosatresistens*

Det genet for glyfosatresistens som ble

brukt av DANISCO ble isolert ved å selekttere petunia-celler som overlevde høye konsentrasjoner av glyfosat under cellekultur-betingelser. Undersøkelser av planter regenerert fra slike celler inneholdt flere EPSP-gener enn normalt, noe som klart viste at glyfosattoleransen hadde sammenheng med cellenes innhold av aktive EPSP-enzym. På grunnlag av denne kunnskapen ble det derfor laget et "nytt" EPSP-gen som gav et produkt med normal enzymaktivitet, men med nedsatt affinitet til glyfosat. For å få til dette ble villtype genet forandret ved hjelp av "site directed" mutagenese, dvs. en forandring av DNA-baser i enzymets "aktive" sete.

1) b *Insektresistens*

Det har lenge vært kjent at krystallinske proteiner fra *Bacillus thuringensis* omdannes til dødelige toksiner i fordøyelseskanaalen til visse grupper av insekter, f.eks. bille- og sommerfugllarver. Proteinkrystallene er ikke giftig for andre organismer. Genet som spesifiserer produksjonen av dette proteinet er blitt isolert og overført til landbruksplanter, hvor det i forsøk gir god beskyttelse mot insektangrep.

Virusresistens

Planter som smittes med en mild rase av et virus, blir i mange tilfeller resistente eller motstandsdyktige mot infeksjon av mer virulente raser av viruset. Dette fenomenet kalles kryssresistens, og årsaken synes å være at kappeproteinene til den milde rasen av viruset hindrer oppformering av den virulente rasen. Fenomenet utnyttes nå til å skape virusresistente kulturplanter v.h.a. genteknologi. Forsøk har nemlig vist at når genet som koder for kappeproteinene til et virus overføres til vertsplanter, blir disse resistente eller motstandsdyktige mot vedkommende virus.

For en rekke karakterer har en imidlertid ennå ikke oppnådd praktiske resultater ved genoverføringer selv om genene er identifisert og isolert, og det

biokjemiske grunnlaget kartlagt. Eksempel på slike karakterer er lagerproteiner i kornartene og fotosynteseenzymet Rubisco.

Et av problemene med å forandre gener for å øke kornartenes protein-kvalitet er at proteinet kodes for av mange, kanskje opptil 100 ulike gener. Følgelig måtte svært mange gener forandres og føres tilbake til plantene. Et annet problem er at naturen selv setter strenge grenser for hvor mye et gen kan forandres før de biologiske egenskapene til proteinproduktet ødelegges. Økes derfor for eksempel antall lysinaminosyrer i lagerproteinet kan en risikere at proteinet ikke lenger pakkes som lagerprotein, og frøet mister spireevnen.

For de fleste økonomisk viktige karakterer er de involverte genene ukjente. Et eksempel er frosttoleranse. Måten en her prøver å isolere viktige gener på er ved å sammenlikne cDNA og proteinmønsteret i frosttolerante ett-gen mutanter og deres frostfølsomme morgenotype. Hensikten er å identifisere ett eller et fåtall mRNA eller proteiner som er mer eller mindre direkte ansvarlig for frostresistens. Flere slike proteiner er isolert, men deres funksjon er fremdeles ukjent.

På bakgrunn av de nevnte eksempler er det åpenbart et behov for en generell metode til å identifisere de viktigste genene som styrer en gitt karakter. Tre slike metoder eksisterer i dag, nemlig "gen tagging", "chromosom walking" og komplementasjon. Kort fortalt går den første metoden ut på å indusere mutanter for en gitt karakter ved at en DNA-bit med kjent sekvens (transposon) plasseres tilfeldig i gener som styrer karakteren. Genene kan dermed identifiseres og isoleres ved hjelp av den kjente transposonsekvensen. Metoden virker i dag hovedsakelig i mais. Ved "chrosome walking" bygger en på molekylære genmarkører (RELPS) som viser genetisk kopleing til et gen som styrer den ønskede karakteren. Med utgangspunkt i en slik sekvens, sekvenserer eller "går" man langs kromosomet til en kommer til det

aktuelle genet. Denne metoden har ikke systematisk vært brukt i planter, men vil få økende betydning etter hvert som detaljerte genkart utvikles. I den siste metoden er utgangspunktet ett-gen mutanter for den utvalgte karakteren som tilføres (transformeres) biter av vill-type DNA. Planter som etter at DNAet er tatt opp reverterer til normal fenotype (komplementeres) har fått tilført en DNA bit som inneholder det muterte genet. Genet kan dermed identifiseres og isoleres.

Det krever store forskningsressurser for å etablere disse metodene for hver ny plantart. Behovet for et felles modellsystem for høyere planter hvor representative gener kan isoleres er derfor stort. Dette er blant annet erkjent i EF, hvor det i disse dager etableres et eget "Bridge" program for identifisering av plantegener i *Arabidopsis thaliana*, en mye brukt modellplante i plantemolekylærbiologisk forskning. Tanken bak dette prosjektet er at gensystemene som styrer hovedtrekkene i planter er felles for alle høyere planter. Gener isolert i *Arabidopsis* kan derfor brukes til å isolere de tilsvarende genene i våre landbruksplanter. Planteforedlingsindustri verden over støtter derfor også opp om bruk av slike modellorganismer.

Vi har til nå berørt karakterer som styres av enkeltgener med stor innvirkning på de aktuelle karaktertrekk, såkalte kvalitative egenskaper. Hva så med typisk kvantitative karakterer, kan genteknologien bidra til å forbedre også slike? Vi har stor tro på at så er tilfelle. Grunnen er at vi allerede nå kjenner flere eksempler på at typisk kvantitative karakterer er dramatisk endret ved hjelp av enkeltgener. I denne forbindelse er det nok å nevne dvergenenes innflytelse på kornavlingene i hvete, og rotteveksthormonenes påvirkning på kroppsvekten hos mus. Det hele blir et spørsmål om å identifisere og tilføre organismene gener som kan samspille med en gitt utgangsgenotype. Det nye med genteknologien er at man kan hente slike gener ved å krysse artsgrenser, ja til og

med grensen mellom høyere og lavere-stående organismer.

2) Overføring av gener til aktuelt sortsmateriale

En forutsetning for utnyttelsen av isolerte gener i planteforedling er at genene kan overføres til aktuelt sortsmateriale. Ettersom hovedtema for denne artikkelen er genteknologi, skal transformasjonsteknologi bare berøres i korthet.

Innsetting av gener i genomet til vertsceller kan enten gjøres ved hjelp av naturlige plantepatogener som *Agrobacterium*, ved mikroinjeksjon, direkte optak, eller partikkelkanon.

Jordbakterier av slekten *Agrobacterium* har utviklet den merkelige evne at de kan overføre en liten del av sitt eget DNA til mange forskjellige planteslag. DNA-biten som overføres (T-DNA), integreres i genomet til de angrepne cellene hos vertsplanten. Under normale vilkår inneholder den integrerte DNA-biten gener som spesifiserer produksjon av særskilte plantehormoner. Disse hormonene forårsaker bl.a. uregulert celledeling som fører til dannelse av en svulst ved infeksjonsstedet. De svulstfremkallende genene er imidlertid ikke nødvendige for overføring av T-DNA. Evnen spesifiseres nemlig av DNA-sekvenser som flankerer denne regionen. Det er således mulig å skifte ut sykdomsgenene med annet DNA, som så kan bli overført til genomene hos planter som koloniseres av *Agrobacterium*. Bakteriene angriper de fleste tofrøbladete arter og noen få enfrøbladete.

Våre viktigste kulturvekster, som korn og gras, koloniseres ikke av *Agrobacterium*, og det foregår derfor et betydelig forskningsarbeid rundt om i verden for å finne fram til brukbare fysiske overføringsmetoder. Direkte mikroinjeksjon av DNA i protoplaster og intakte planteceller har vist seg mulig. Begrensningen ved metoden ligger i at hver enkelt celle må behandles individuelt. En har derfor søkt etter metoder for innføring av DNA i mange planteceller

samtidig. Og det viser seg at protoplaster kan ta opp DNA fra en løsning gjennom celledelenbrannen, men transformasjonsfrekvensene er vanligvis meget lave, - gjerne i størrelsesordenen 10^{-6} . Det har derfor vært arbeidet mye med å finne fram til metoder som kunne øke transformasjonsfrekvensene, og den mest lovende er "electroporation". Ved denne metoden utsettes løsningen som inneholder vertsceller (protoplaster) for elektriske sjokk som fører til midlertidig økning i gjennomtrengeligheten til celledelenbrannen. De forbigående åpningene som dannes i celledelenbrannen på denne måten øker opptaket av DNA i betydelig grad og har gjort metoden brukbar for praktiske forsøk.

Tabellen nedenfor viser hvilke arter som hittil er transformert ved hjelp av genteknologi: Forkortelser: AT = *Agrobacterium tumefaciens*, Ar = *A. rhizogenes*, FP = fritt opptak av DNA gjennom protoplastmembranen, PG = partikkelkanon, MI = mikroinjeksjon, IR = injeksjon i reproduksjonsorganer. (Gasser og Raley i Science, vol 233: 1293-1299).

| Art | Metode |
|---------------------------|-------------------------|
| | Urteaktige tofrøbladete |
| Petunia | At |
| Tomat | At |
| Potet | At |
| Tobakk | At, FP, PG |
| <i>Arabiopsis</i> | At |
| Salat | At |
| Solsikke | At |
| Oljeraps | At, MI |
| Lin | At |
| Bomull | At |
| Sukkerbete | At |
| Seleri | At |
| Soyabønne | At, PG |
| Luserne | At |
| <i>Medicago varia</i> | At |
| Lotus | At |
| <i>Vigna Aconitifolia</i> | FP |
| Agurk | Ar |
| Gulrot | Ar |
| Blomkål | Ar |

| Art | Metode |
|---------------|------------------------|
| Pepperrot | Ar |
| Morning glory | Ar |
| | Treaktige tofrøbladete |
| Poppel | At |
| Valnøtt | At |
| Eple | At |
| | Enfrøbladete |
| Asparges | At |
| Ris | FP |
| Mais | FP |
| Hundegras | FP |
| Rug | IR |

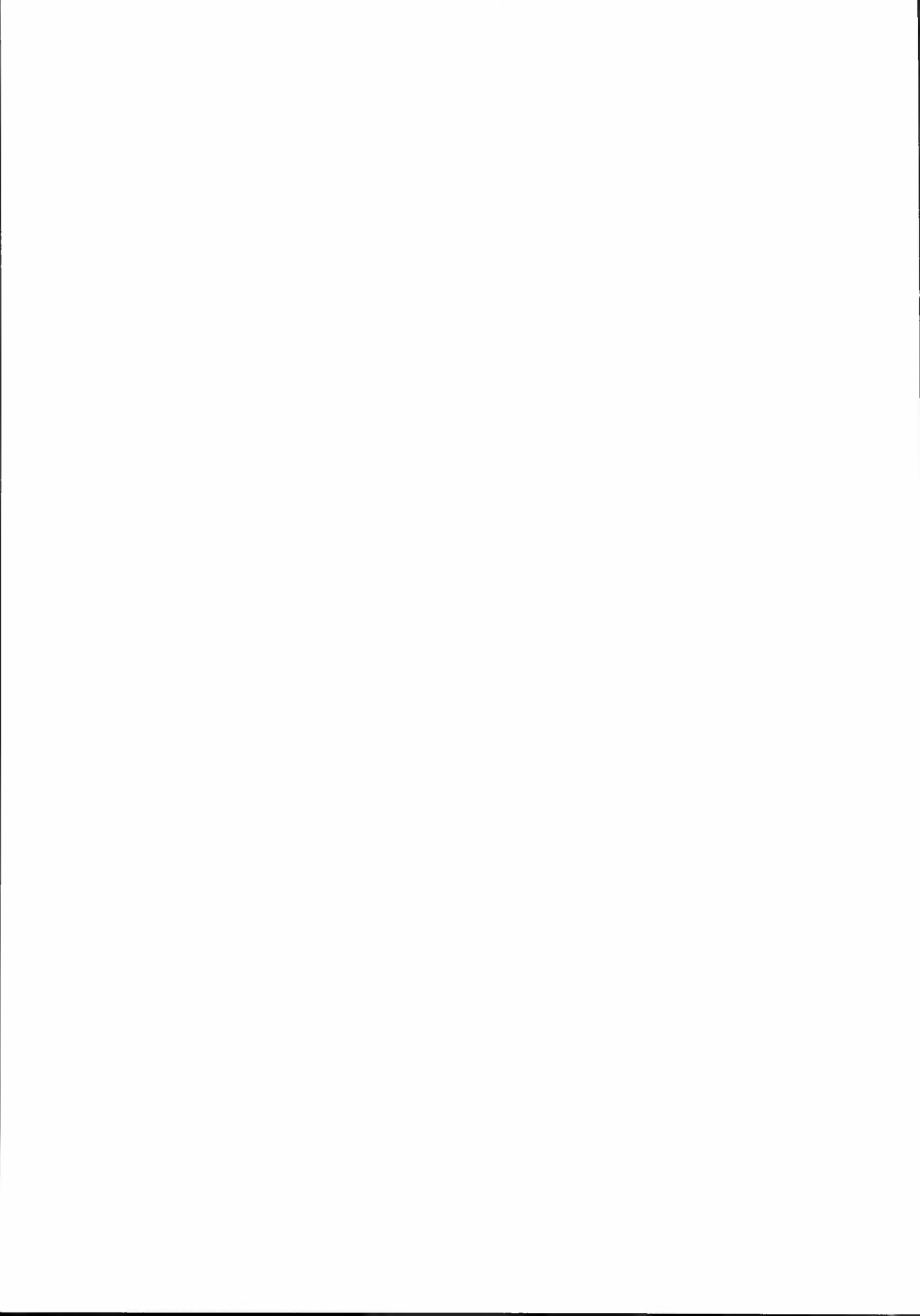
Trenger vi en norsk genteknologi?

Av det som er sagt ovenfor går det fram at genteknologi er ressurskrevende, og at hvert enkelt laboratorium bare kan klare å isolere ett eller få enkeltgener for viktige karakterer. Norsk planteforedling må derfor baseres på i stor grad å utnytte gener isolert i andre land. Slike gener kan komme fra minst to kilder; de kan kjøpes fra private firmaer eller fås fra forskningsmiljøer hvor slike gener forvaltes som "public domains" altså vederlagsfritt. Allikevel trenger Norge utvilsomt en egen forskning på genteknologi av flere grunner. For det første kreves det kompetanse for å overføre et gitt gen til en norsk jordbruksvekst eller skogbruksvekst, dels for å håndtere selve genet, og dels for å utvikle metoden for genoverføring/regenerering til den norske sorten. Den aller viktigste grunnen til

at vi trenger norsk genteknologi er kanskje allikevel at et nasjonalt forskningsmiljø på et rimelig internasjonalt fagnivå er inngangsbilletten til de fagmiljøene hvor de gener og den teknologi som trengs i norsk planteforedling utvikles. Dersom vi i Norge utvikler miljøer som har noe å tilføre planteforedling i andre land vil vi mye lettere få tilgang til relevante gener og teknikker til bruk i Norge.

På hvilke områder av planteforedling vil genteknologi først bli tatt i bruk i Norge?

Hovedinnsatsen i plantebioteknologi i dag har hittil vært finansiert av Norges landbruksvitenskapelige forskningsråd. Denne investeringen må i første rekke ses på som en grunnlagsinvestering for å etablere selve basisteknologien. Ved hvert enkelt tilfelle av praktisk anvendelse må derfor brukermiljøene selv regne med å bruke vesentlige ressurser for å nyttiggjøre seg genteknologiens muligheter. I tråd med utviklingen internasjonalt venter vi at de første områdene for praktisk utnyttelse av genteknologien blir genkartlegging i bygg og fremstilling av virusresistente planter, og planter med ulike former for ugressmiddelresistens. Hvilke vekster, sorter, patogener og ugressmidler det skal satses på må brukermiljøene selv ta stilling til. Først etter at dette valget er gjort kan det praktiske arbeidet starte.



Genotype x miljø samspill. Kan statistiske parametre nyttes i praktisk planteforedling?

ARE HALVOR AASTVEIT

Norges landbrukshøgskole, Institutt for matematiske fag, Ås-NLH

Plantenes miljø varierer både under naturlige forhold og under kultur. Miljøvariasjonen skyldes først og fremst to faktorer, nemlig de fysiske og de biotiske. Tenker en på fysiske faktorer, dreier det seg hovedsaklig om klima og jordvariasjon. Herunder må en også nevne næringstilgang for plantene. Faktorer som er tatt opp i de senere år, og som også kan være viktige, er den driftsform som plantene er utsatt for. Som eksempel kan nevnes at en nå ofte slår enga tre ganger i året, mens en tidligere bare høstet en gang til høy. Spørsmålet er om dette bør ha noen innvirkning på sortsvalget.

Når en tenker på biotiske faktorer som kan påvirke plantenes produksjon, er det vel sopper, bakterier, virus og andre parasitter som forårsaker sykdom som har størst betydning. Andre ting som også kan komme inn og påvirke f.eks. avling er at en bruker blandinger av arter eller sorter. Dette kan føre til konkurranse som egentlig er en lokal miljøforandring for plantene, og som igjen kan påvirke produksjonen i den ene eller andre retning. Slike artsblandinger har jo vært helt vanlig i grovfôrproduksjonen, men er i de senere år også prøvd i korn (Wolfe; 1978).

Når en snakker om genotype x miljø samspill, tenker en på det faktum at genotyper eller populasjoner reagerer ulikt i forhold til hverandre under varierende miljø. Det har lenge vært kjent at en har slike vekselvirkninger mellom genotyper og miljø, og det er observert samspill både for kvalitative og kvantitative karakterer.

Når det gjelder kvalitative karakterer, påviste allerede Nilsson-Ehle (1909) slikt samspill. Hos havre fins det svart, gul, grå og hvit kornfarge. Disse fargene beror på enkeltgener som viser genetisk samspill. Krysningen mellom grå og hvit viste at gråfargen beror på ett enkelt genpar. Nilsson-Ehle viste i et tilfelle at gråfargen hos en linje bare kom fram når han dyrket den på sandjord. Ved dyrking på leirjord ble fargen hos denne linjen hvit.

For kvantitative karakterer har det lenge vært kjent at ulike sorter er mer eller mindre årsikre, og at sorter reagerer ulikt på ulike gjødslingsnivå. I Norge var Knut Vik (1925) den første som tok opp dette problemet da han undersøkte hvordan byggsortene Asplund og Holleby oppførte seg i forhold til hverandre ved forskjellig nitrogennivå. Han fant at Asplund kunne nyttiggjøre seg økt nitrogen tilgang mye bedre enn Holleby. Han gjorde videre en systematisk studie av mange felt med 10 havresorter. Her delte han inn forsøkene etter hvor mye N-gjødsel som var brukt, og han fant det vi kaller samspill mellom N-gjødsel og sort. Tilsvarende prøvde han også å gruppere Sør-Norge inn i områder etter middeltemperatur, og fant at forskjellige havresorter reagerte ulikt i forskjellige områder. Dette er for en stor del den samme metoden som brukes i dag, der landet blir delt inn i områder, slik som Sør-Østlandet, Nord-Østlandet, Trøndelag osv.

STATISTISKE METODER

Når det gjelder analytisk metodikk, gjorde ikke Knut Vik noe særlig utover gruppering. I en vanlig variansanalyse kan en påvise om en har samspill mellom genotype og miljø, dersom en har gjentak i de enkelte forsøk. En kan imidlertid ikke bruke denne metoden til å se på de enkelte genotypers bidrag til samspillet. For å se litt mer konkret på forskjellige analysemetoder, kan vi tenke oss at vi har et forsøk med g genotyper og n gjentak. Forsøket er gjentatt på J tilfeldig utvalgte steder. En modell som beskriver observasjoner Y_{ijk} i dette forsøket, kan være gitt på formen

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b_j + (tb)_{ij} + e_{ijk}, \quad \begin{array}{l} i = 1, 2, \dots, g, \\ j = 1, 2, \dots, J, \\ k = 1, 2, \dots, n, \end{array} \quad (1)$$

der vi μ står for det totale gjennomsnitt, t_i er effekt av sort i , b_j er effekt av sted j , $(tb)_{ij}$ samspillet mellom sort og sted, mens e_{ijk} er den tilfeldige uforklarte variasjon. En antar videre at det er like stor varians i alle forsøk.

Det enkleste mål for stabilitet (S_j) er rett og slett å ta variansen over steder for hver sort:

$$S_i = n \sum_j (\bar{Y}_{ij} - \bar{Y}_{i.})^2$$

En ulempe med denne måten å betrakte stabilitet på, er at effekten av sted og samspill begge kommer inn i forventningen for uttrykket. Derfor har en nærmet seg problemet ved å ta utgangspunkt i samspilllets kvadratsum, og deretter sett på uttrykket

$$SS(tb)_i = n \sum_j (\bar{Y}_{ij} - \bar{Y}_{i.} - \bar{Y}_{.j} + \bar{Y})^2$$

Dette er et uttrykk som faller sammen med økovalensen, definert av Wricke (1962, 1964). Shukla (1972) videreutviklet denne retningen og estimerte bidraget til samspilllets varianskomponent

(σ_i^2) fra genotype i . Dette gav følgende estimat for varianskomponenten:

$$\hat{\sigma}_i^2 = \frac{1}{(g-1)(g-2)(J-1)} \left[g(g-1) SS(tb)_i - \frac{SS(tb)}{n} \right]$$

der

$$SS(tb) = \sum_i SS(tb)_i$$

Fordelen med å bruke varianskomponenten er at en relaterer dette til en modell og blir derfor i stand til å gjøre en formell test om hvorvidt den aktuelle genotypen bidrar signifikant til samspillet. Utover dette får vi imidlertid ikke mer informasjon ved å bruke Shukla's metode i forhold til økovalensen.

En litt annen retning for å se hvor mye de enkelte genotyper bidrar til samspillet, er bruk av regresjonsanalyse. Regresjonsanalysen er basert på modellen

$$\bar{Y}_{ij} = \mu + t_i + \beta_j p_j + d_{ij} \quad (2)$$

der $d_{ij} = (tb)_{ij} - (\beta_i - 1)p_j + e_{ij}$, hvor β_i er regresjonskoeffisienten av Y_{ij} på p_j , og d_{ij} er avviket fra regresjonen som skyldes miljø j . Finley & Wilkinson (1963) gjenoppdaget denne måten å takle problemet på, men egentlig var det Yates & Cochran (1938) som beskrev denne teknikken først. Finley & Wilkinson estimerte regresjonskoeffisienten ved først å definere miljøindeksen $p_j = \bar{Y}_{.j} - \bar{Y}$, og som estimator for β_i brukte de

$$\hat{\beta}_i = \frac{\sum_j \bar{Y}_{ij} (\bar{Y}_{.j} - \bar{Y})}{\sum_j (\bar{Y}_{.j} - \bar{Y})^2}, \quad i = 1, 2, \dots, g.$$

Finley & Wilkinson tolket denne regresjonskoeffisienten slik at en genotype er stabil dersom $\beta_i = 1$, pluss-stabil dersom $\beta_i < 1$ og minus-stabil dersom $\beta_i > 1$. Eberhard & Russel (1966) utvidet stabilitetsmålet til også å ta med avviket fra regresjonen. De estimerte d_{ij} med

$$\hat{d}_{ij} = (\bar{Y}_{ij} - \bar{Y}_{i.}) - \hat{\beta}_j(\bar{Y}_{.j} - \bar{Y}), \quad i = 1, \dots, g.$$

Avviket defineres nå som

$$S_{d_i}^2 = \sum_j \hat{d}_{ij}^2 / (J - 2).$$

En kan så gjøre en formell test om avviket er signifikant eller ikke. Ser en imidlertid på disse to stabilitetsmålene samtidig, vil en få mye av den samme informasjon som fra økovalens. Schnell (1967) viste at sammenhengen mellom de to modellene kunne summeres opp i likheten:

$$\text{Økovalens} = (\hat{\beta}_{r+1})^2 n \sum_j (\bar{Y}_{.j} - \bar{Y})^2 + (J-2) S_{d_i}^2.$$

Dette vil si at dersom regresjonsmodellen gir dårlig tilpasning, vil det første leddet på høyre side i likheten være lite, og det er lite å hente i forhold til økovalens. Derfor bør en nok i et slikt tilfelle foretrekke økovalens, siden en da bare har et stabilitetsmål i stedet for to.

En noe annen omskriving av modellen er gjort av Mandel (1969, 1971), der han tenker seg samspilleddet $(tb)_{ij}$ sammensatt av flere additive og ortogonale ledd, etter formelen

$$(tb)_{ij} = \sum_l \theta_l u_{il} v_{jl}, \quad (3)$$

der

$$\text{der } U_{il} = \theta_l u_{il}.$$

En kan her estimere de ukjente leddene i modellen ved hjelp av en singularverdioppspalting av matrisen som består av restleddene for samspillet, slik som angitt av Aastveit (1983). Fordelen med denne metoden i forhold til de to forannevnte er at vi her estimerer miljøindeksen på en bedre måte enn ved bare å ta gjennomsnittet av stedeffekten. En får samspillet delt opp i ortogonale komponenter etter avtagende betydning for samspillet. En unngår dermed et pro-

blem i regresjonsmetoden, der det hender at denne ikke passer, og at en da må bruke avviket fra regresjon som et mer eller mindre dårlig tilleggs mål. Her kan en f.eks. ta med to eller tre ortogonale komponenter og bruke disse samlet som mål for sortenes stabilitet. Vi får ikke et enkelt tall for hver sort som beskriver bidraget til samspillet, men metoden gir ofte en bedre forståelse av samspillet art, og en kan se på likheter mellom sorter. Metoden gjør det også direkte mulig å klassifisere stedene som er med i forsøksserien. Dette gjøres ved å tolke v_j ene i modellen for samspill.

En grafisk videreutvikling av denne metoden kan gjøres ved å plote U_{il} og v_{jl} i samme figur. Dette kalles et biplot og ble opprinnelig foreslått for generelle matriser av Gabriel (1971). Blant annet Kempton (1984) og Davik (1988) har senere brukt denne metoden for å tolke samspill, og det har vist seg at dette plottet er nyttig i tolkningsøyemed. En klarer å sette sortene direkte i relasjon til hvordan de oppfører seg i de enkelte miljøer. Dette kan være svært nyttig i tolkningen av samspill-leddene.

En kan tenke seg at en i mange tilfeller har tilleggs-observasjoner av f.eks. klima og jordsmonn i forsøksserier. Dette vil kunne gjøre oss i stand til å tolke samspillene på en mye bedre måte i og med at en kan bruke disse nye variablene som kovariable i analysen. Dette er blant annet gjort av Aastveit & Martens (1986). En tenkte seg at en her hadde tilsvarende faktorer for både samspill og klimatiske variable. Vi lagde en modell som trakk inn slike felles faktorer og estimerte de ukjente parametrene ved hjelp av en iterativ prosedyre (PLS-regresjon). En større anvendelse av denne metodikken finnes i Gullord & Aastveit (1987a, 1987b). Her ble det gjort målinger av temperatur og nedbør, og det ble tatt jordanalyser i tillegg til de mer vanlige variablene. Ved hjelp av PLS-metoden var vi da i stand til å undersøke sortenes egenskaper med hensyn til stabilitet, samtidig som vi også fikk klassifisert

stestedene og på den måten delt Sør-Norge inn i områder som var noenlunde homogene med hensyn til samspill.

Et helt annet prinsipp for å beskrive genotype x miljø samspill, og som en finner en del referert i litteraturen, er bruk av klusteranalyse eller andre klassifiseringsmetoder. Årsaken til at en har forsøkt denne veien er at bruk av det vi kan kalle parametermetoder ofte fører til forskjellig resultat, alt etter hvilke metoder vi bruker. Det hender f.eks. at en sort kan være stabil ved bruk av regresjonsmetoden, men ustabil med hensyn til økvalens. Årsaken til dette ligger i at genotypers reaksjon på miljøet er avhengig av flere faktorer, mens for eksempel regresjonsmetoden prøver å transformere all denne informasjonen inn i en enkelt miljøindeks. Prinsipalkomponenter eller PLS-metoden er mye mer robust med hensyn til dette problemet. Til dette brukes imidlertid mer krevende beregninger og/eller tilleggsmålinger i form av kovariable. For å omgå disse problemene har en altså prøvd på en helt annen linje, nemlig å klustre genotyper med hensyn på deres reaksjonsstruktur. Dette representerer et skifte fra å rangere genotyper ved hjelp av et stabilitetsmål til å gruppere dem i grupper eller klustere som er så homogene som mulig, dvs. vi prøver å klassifisere genotypene etter deres miljøreaksjon. Fordelen med en slik klassifikasjon kan være at selv om genotypene er klassifisert på grunnlag av et bestemt datasett, vil dette likevel kunne fortelle sammenhengen mellom genotypene, siden samspillstrukturen kan være uavhengig av datasett.

Det fins en mengde forskjellige metoder for klusteranalyse, og noen av disse er brukt til å klassifisere genotyper eller miljøer. Felles for alle er at en trenger et likhetsmål eller et avstandsmål som forteller oss når to genotyper er like og når de ikke er det. Lin et al. (1986) har gitt en kort oversikt over de mest brukte avstandsmålene. Selv om dette målet er bestemt, er det videre en hel rekke forskjellige klusteranalysemetoder. Mange

av disse ligner hverandre, men de gir ofte forskjellig resultat. Dette vil ikke nødvendigvis si at en er bedre enn en annen, men at de ofte avspeiler forskjellige ting. Personlig har jeg prøvd denne fremgangsmåten, men det ser ut til at det må være svært klare og entydige samspilledersom en skal få fram et entydig bilde ved bruk av forskjellige klustringsmetoder.

DE VIKTIGSTE GENOTYPE X MILJØ SAMSPILLENE I FOREDLING

Når en tenker på planteforedling og de mål en har for nye sorter, er det flere samspill som kan komme inn. De viktigste er først og fremst genotypenes samspill med gjødsling, med steder og med årsvarasjon.

Ofte, men ikke alltid, er det slik at en ikke ønsker slike samspill. Når det gjelder samspill mellom genotype og gjødsling, vil en ofte se på dette som et positivt trekk for en sort. En ønsker gjerne at en sort skal kunne nyttiggjøre seg gjødsling på en best mulig måte, og at den skal reagere positivt på et øket gjødslingsnivå. Dette er ofte en motsatt virkning av det en er interessert i med hensyn på samspill mellom genotype og sted eller genotype og år. For disse samspillene vil en gjerne at sortene skal gi små bidrag, siden en vil at sorter skal være årsstabile og også stabile over et større geografisk område.

En annen faktor som også har en viss innvirkning, er høyere ordens samspill, slik som genotype x sted x år. Dersom gjødsling også er med i betraktningen, kan det til og med være tale om 4. ordens samspill. I praksis har det imidlertid vært gjort lite med disse samspillene. Årsaken til dette ligger kanskje i at en har problemer med tolkning, men også at en ikke har hatt et apparat for å analysere dem. En annen årsak kan være at ofte har tofaktorsamspillene vært så klare at en ikke har sett seg nødt til å analysere høyere ordens samspill for å undersøke

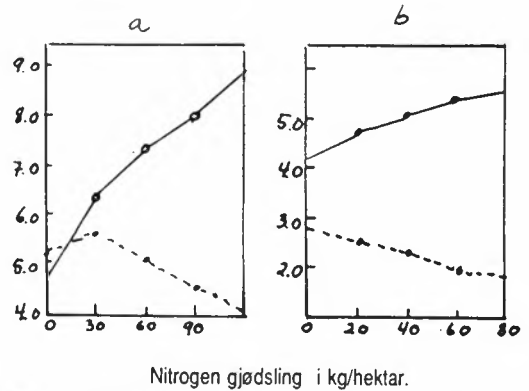
genotypenes stabilitetsegenskaper. En måte for å takle problemet med trefaktorsamspill har vært å slå sammen steder og år og kalt disse for miljøer, og deretter brukt de vanlige metoder til å analysere genotype x miljø samspill.

NOEN EKSEMPLER PÅ GENOTYPE X MILJØ SAMSPILL I PRAKTISK PLANTEFØREDLING OG METODER TIL BESKRIVELSE AV SAMSPILLENE

I praktisk planteforedling, er det viktig å bruke parametre som på en best mulig måte beskriver den genetiske variasjon i stabilitet. Litteraturen gir som vi har vært inne på, ikke noe patentsvar på hva slags metode som er den beste. Mye vil avhenge av den informasjon en har. I vanlige forsøk, der en ikke har tatt med observasjoner av kovariabler, slik som nedbør, temperatur og innstråling, har en ofte holdt seg til de mer tradisjonelle metodene slik som økovalens og regresjonsmetoden. Vi skal se på noen praktiske eksempler der vi kan anvende de forskjellige metodene.

Et område innenfor genotype x miljø samspill, er samspill med faktorer vi rent fysisk kan kontrollere. Dette kan f.eks. være samspill med N-gjødselnivå. Som et eksempel der dette har kommet til nytte, kan nevnes risforedling i Sørøst-Asia. Her ble et foredlingsprosjekt startet i 1962. Avlingene av lokale sorter lå da på ca. 150 kg/daa, mens de tilsvarende avlinger i Japan var ca. 500 kg/daa. I dette foredlingsarbeidet ble det hentet nytt genmateriale fra blant annet Taiwan, og dette ble krysset inn i lokale sorter. Fra en av disse krysningene ble det selektert en linje som fikk betegnelsen IR8. Denne ble lagt ut i sammenliknende sortsforsøk med forskjellig nitrogenmengde. Resultatene ble som vist i figur 1, der vi ser hvordan IR8 oppførte seg med hensyn på avling sammenliknet med den lokale sorten Peta.

Resultatene i figur 1 viser at det var klare samspill mellom genotype og nitro-



Figur 1. Virkningen av nitrogen gjødsling til den gamle, lokale rissorten Peta og den foredlete, korte og stråstive sorten IR8 i den tørre årstiden (a) og i den fuktige monsoontiden (b) på Filippinene. Etter Chandler (1969)

gjødsling, og gir derfor et tydelig eksempel på at det er viktig at forandringer i genotyper blir sett i sammenheng med kultur måte. Det viste seg senere at IR8 ikke hadde de ønskede kvalitetsegenskaper, og den ble derfor aldri godkjent som kommersiell sort.

En karakter som en ofte ikke forbinder med genotype x miljøsamspill, er genotypers samspill med angrep av sykdommer. Det er ikke gjort mange systematiske forsøk her, men Hansen (1984, 1989) gir eksempler der vi har samspill mellom genotyper og resistens mot klumprot. I et forsøk med avkom fra en diallel krysning la han 4 gjentak på usmittet jord og 4 gjentak på jord smittet med klumprot. Hansen har definert toleranse som forholdet mellom avling på smittet og usmittet jord. I forsøket fant han klare effekter av genotyper med hensyn til denne karakteren. Dette kan tolkes som klare effekter av samspill. Årsaken ligger i at enkelte genotyper har bedre toleranse mot klumprot enn andre. En høy verdi for toleranse viser at genotypen tåler smittet jord godt i forhold til usmittet, mens en lav toleranse betyr at en genotype tåler smittet jord dårlig i forhold til usmittet. Dette er det samme som å si at vi har samspill mellom genotype og evnen til å tåle smittet jord.

Det fins mange eksempler på høyere ordens samspill. Mens en nytter mye tid til detaljanalyse av tofaktorsamspill, er det gjort lite når en har balanserte forsøk som er gjentatt i sted og tid. Et enkelt eksempel kan være at en høster engfelter i flere år. Enkelte sorter gir på visse steder ikke så god avling det første året, siden de trenger tid for å etablere seg. Andre sorter kan etablere seg fort, men tåler ikke klimaet, og gir derfor etter hvert dårlig avling på grunn av overvintringsskader. Det at noen sorter på enkelte steder etablerer seg raskt, men blir relativt sett dårligere etter hvert, mens andre sorter på noen steder er seine til å etablere seg, men blir stadig bedre i forhold til de andre etter hvert som tiden går, tyder på at vi har trefaktorsamspill. Det problemet en ofte får, er at en gjerne kan ha både 10 og 15 steder, men bare to eller tre år. Den vanlige måten å takle dette på, har vært å betrakte kombinasjoner av sted og år og kalle dette for miljøer, for deretter å se på genotype x miljø samspillet.

I eksemplet nedenfor, har vi hentet data fra de regulære sortsforsøk i timotei i Norge, og materialet er stilt til disposisjon av forsker Steinar Bø, SFL Kvithamar. Forsøksserien ble anlagt i 1984, med første høstear i 1985. Det er her tatt med 11 sorter, 7 felter og 3 høstear (Tabell 1). Feltene var plassert i Midt-Helgeland, SFL Kvithamar, Innherad, Snåsa, Nordmøre, SF Fureneset, SFL Særheim og SFL Apelsvold. Forsøkene ble lagt ut etter en vanlig randomisert blokkplan med 2 eller 3 gjentak. En variansanalyse forteller at det var en klart signifikant effekt av sort. Det er imidlertid ingen signifikant effekt av sort x engår eller sort x felt. Derimot har vi en klar effekt av trefaktorsamspillet mellom sort, felt og engår. Dette må en tolke slik at det ikke var noe signifikant forskjell mellom sortenes innbyrdes rangering på de 7 feltene. Det samme må kunne sies om sortenes innbyrdes rangering for de forskjellige år. Likevel vil det ikke her være riktig å si at alle sortene er like stabile. Det er påvist et trefaktorsamspill,

Tabell 1. Tabellen viser gjennomsnittlig avling pr. år for de 11 sortene, økvalens, samt prinsipalkomponentene U_1 , U_2 og U_3

| Sort nr. | Sort | Gj.sn. | Økov. | U_1 | U_2 | U_3 |
|----------|-----------|--------|-------|-------|-------|-------|
| 4 | V&TI7701 | 991 | 5,6 | -1,1 | -0,8 | -27,1 |
| 5 | V&TI7702 | 990 | 9,3 | -25,6 | -7,7 | -47,5 |
| 6 | KvTI5701 | 1038 | 7,1 | -9,2 | 29,5 | 29,8 |
| 8 | Saga | 969 | 8,1 | -43,8 | 22,5 | -8,9 |
| 9 | SvLo882 | 976 | 9,1 | -45,5 | 21,9 | 19,5 |
| 10 | Tiiti | 1010 | 2,7 | 1,9 | -6,8 | -2,6 |
| 12 | Grindstad | 1087 | 16,5 | -59,9 | -47,8 | 30,2 |
| 18 | Bilbo | 1008 | 14,1 | 67,5 | -30,4 | 10,8 |
| 22 | Motim | 934 | 7,1 | 29,6 | 27,9 | -19,7 |
| 25 | Erecta | 1001 | 8,6 | 27,9 | -29,9 | -9,1 |
| 26 | Polka | 960 | 11,8 | 58,4 | 21,7 | 24,7 |

og dette er også et genotype x miljø samspill som kan fortelle noe om sortenes stabilitetsegenskaper.

Det er ikke så lett å anvende de forskjellige statistiske metodene direkte i dette tilfellet, men la oss likevel bruke den vanlige teknikken og la kombinasjonen sted og år danne et miljø. Ut fra dette kan en lage samspillsleddene og beregne "økvalensen". Dette er gjort og i Tabell 1, der verdiene er gitt for de 11 sortene. Her kan en se at enkelte sorter bidrar mer til samspillet enn andre. Vi klarer imidlertid ikke å finne ut om hvorvidt det er trefaktorsamspillet og ikke tofaktorsamspillene som bidrar til forskjellene. Bruk av regresjonsmetoden kan gjøres rent rutinemessig, men vi kan her få problemer med modelltilpasningen, siden vi bare har signifikant trefaktorsamspill. Dette vil si at for eksempel sort x sted samspillet forandrer seg fra år til år. Vi skulle med andre ord få forskjellig regresjon for hvert år. En tilpasning av en enkel regresjonslinje vil derfor ventelig bli dårlig, og en vil vente store avvik fra modellen. Derfor er denne metodikken ikke brukt i dette tilfellet. En tilpasning av flere linjer vil føre til tolkningsmessige problemer. Jeg har derfor prøvd en kombinasjon av Mandels prinsipalkomponentanalyse og biplot. Tabell 1 gir

dette også stemmer med virkeligheten for denne sorten. Sort nr. 12 derimot ser ut til å reagere meget positivt sammen med A₃. På grunn av tilfeldige feil, vil en ikke få et soleklart bilde i alle tilfelle, men metoden gir et meget verdifullt bidrag til tolkning av genotype x miljø samspill.

PARAMETRE I SELEKSJON

Når en tenker på hvordan en konkret kan anvende de nevnte mål for stabilitet eller genotype x miljø samspill i praktisk foredling og sortsutvelging, vil det ikke være et entydig svar på dette, men avhenge av materiale og hvor mye informasjon en har om feltene.

La oss starte med de rene sortsforsøkene som ofte omfatter flere titalls forsøk, det være seg korn, gras eller grønn-sakvekster. Dette er forsøk som utføres for å prøve de enkelte potensielle nye sortene. For det første må en si at grunnen til at en i det hele tatt utfører disse forsøkene og gjentar dem i både tid og sted, er at en vil undersøke dem med hensyn på stabilitet. Når en her skal velge metode for å bestemme genotype x miljø samspill, er en ikke så mye interessert i å se på likhet mellom sorter. Derfor kan en her ekskludere metodene basert på klustring. Når det gjelder regresjonsmetoden, har vi ofte opplevd at denne ikke passer til det aktuelle datamaterialet. Derfor gir denne metoden ikke alltid svar på det en er ute etter. En sitter derfor igjen med kanskje det enkleste, nemlig økoyalens. Dette gir et enkelt og greitt mål for stabilitet, men er også usikkert estimert. For en noe mer grundig analyse, mener jeg at den mer generelle metodikk med multiplikative ledd, beskrevet av Mandel (1969, 1971), gir det beste resultatet. Nevnte metode kan i tolkningsøyemed med fordel kombineres med biplot. Dersom en har målt klimavariabel og vil bruke disse målingene som kovariabel, vil nok PLS metoden i enkelte tilfelle kunne gi verdifulle bidrag.

I den praktiske foredlingen er vi i den situasjon at det settes inn store ressurser i de enkelte forsøk. Videre er en ikke i stand til å ha et stort antall felter. Grunnen til dette ligger dels i at en ofte har lite frø, dels i at slike felter er kostbare. En ønsker derfor å kunne få fram nye potensielle sorter fra et begrenset antall forsøksfelt. Samtidig ligger ofte feltene på en eller noen få forskingsstasjoner, slik at en kan ha tilgang på f.eks. klimatiske data. Disse kan brukes som kovariabel for å tolke samspill.

Skal en på et tidlig stadium kunne si noe om stabilitet for en potensiell ny sort, er en nødt til å gjøre forsøk i minst to miljøer. Dette kan gjøres ved at en gentar forsøket i tid, eller legger det ut på minst to steder.

Skal en tenke på å utføre et lite antall felter, og samtidig få så god informasjon om stabiliteten som mulig, må en tilstrebe å få lagt ut feltene på steder som gir forskjellig respons hos plantene. Gulldord & Aastveit (1987a, 1987b) tok for seg 10 felter i havre som var lagt ut i Sør-Norge i hvert av 4 år. I hvert felt gikk de samme 25 linjer og sorter igjen. Ved hjelp av PLS-metoden (Aastveit & Martens; 1986) brukte vi temperatur, nedbør og resultater fra jordprøver som kovariabel, og fant at det dannet seg hovedsaklig 4 regioner der sortene var stabile innen region, men ustabile mellom regioner. En region var Nord-Østlandet, den andre området rundt Oslofjorden, den tredje Sør-Vestlandet, mens den fjerde var Trøndelag. Nå er det vel mest aktuelt å dyrke havre på Østlandet og i Trøndelag. I foredlingsøyemed vil dette si at vi skulle få et godt resultat for stabilitetsegenskapene ved å legge ett felt i hver av de tre aktuelle regioner. Ingen metode gir gode parameterestimater på grunnlag av tre felt, men en burde ved å se på rangeringen av sorter og linjer kunne plukke ut de som er mest aktuelle for videre prøving.

En annen måte er prøvd av Aastveit (1986) der han hadde et forsøk med 500 F₆-linjer i hvete. Stabilitet er her et vik-

tig mål, siden en ønsker sorter som kan gi stabile avlinger både over steder og år. For å få en idé om stabiliteten i et slik stort materiale, ble fosøket lagt ut i to påfølgende år. Dette gjorde det mulig å få noe informasjon om samspillet på et tidlig stadium, selv om estimat av stabilitetsparametre blir vanskelig. Aastveit fikk meget signifikant samspill mellom linje og år, og han beregnet økkovalensen på grunnlag av resultatene fra de to årene. Resultatene viste at det ikke er lett å skille ut de beste, men at en kan kvitte seg med de linjene som viser størst tegn til å være ustabile. Undersøkelsen viser også at det var en svak positiv korrelasjon mellom økkovalens og kornavling. Dette indikerer at de mest høytvarende linjene også er de mest ustabile. Siden korrelasjonen er relativt lav, må en imidlertid ikke trekke denne slutningen for langt.

I foredlingsøyemed vil det også være av interesse å se på likheter mellom linjer med hensyn til stabilitetssegenskaper. Derfor kan det her være av interesse å ta opp klustringsmetoder slik at en kan få gruppert plantematerialet i grupper eller klustere med sammenfallende stabilitetssegenskaper. Dersom f.eks. en kjent sort er med i forsøkene, vil en kunne nyttiggjøre seg dette til å si noe om stabiliteten til linjer som kommer i samme gruppe som den aktuelle sorten. Hvis denne er stabil over et større geografisk område, vil en vente at linjene i samme gruppe også vil være stabile over et tilsvarende område. En kan da foreta seleksjon av ønskede linjer fra den aktuelle gruppen. Fra norske forsøk er det ikke rapportert resultater der denne metodikken er brukt, men Lin et al. (1986) gir en kort oversikt over aktuelle metoder og referanser til disse.

DISKUSJON OG KONKLUSJONER

Som en har sett finnes det en rekke metoder som kan brukes til å undersøke og påvise genotype x miljø samspill og til å

påvise om en enkelt genotype er stabil med hensyn på forskjellig miljø eller ikke. Hvilken metode en skal bruke, avhenger av hva slags type av forsøksserie en utfører og hva som er målet for forsøkene.

Dersom vi har med ren sortsprøving å gjøre, er vi som regel bare ute etter å undersøke stabilitetsegenskapene hos sortene. Vi vil som regel undersøke om en sort kan brukes over et stort geografisk område, eventuelt om den setter bestemte krav til miljø som ikke alltid er oppfylt. For slike enkle undersøkelser ser det ut til at økkovalens ofte gir tilstrekkelig informasjon. Bruk av regresjonsmetoden har ofte vist seg mindre velegnet (Becker; 1981), fordi modellen ikke passer til den variasjon en har mellom genotype og miljø. Metoden kan derfor ikke anbefales til rutinemessig bruk, siden den enkelte ganger gir misvisende resultater. En bedre analyse gir metoden med multiplikative ledd beskrevet av Mandel (l.c.). Denne gir oss mer informasjon om samspillet art og deler dette opp i komponenter. Metoden hjelper oss også til å kunne si noe om feltene og til samtidig å peke på bestemte felter der en sort ikke passer eller omvendt. Metoden kan med fordel kombineres med biplot.

For typiske variabilitetsfelter med materialer på et tidlig stadium i foredlingsprogrammet, bør en nok gjøre mer grundige studier og om mulig også nyttiggjøre seg observasjoner fra miljødata. Heller ikke her er det noen entydig metode. Som oftest vil det lønne seg å bruke metoder som er mer ressurskrevende enn økkovalens. Her er det aktuelt med klustringsmetoder for å finne fram til genotyper som er noenlunde like med hensyn på samspill. Dette kan gjøre oss i stand til å plukke ut en eller et lite antall fra hvert kluster eller gruppe for videre arbeid. En kan da velge de genotyper som har egenskaper en gjerne vil ta vare på. Bruk av regnemaskinkrevende metoder, som PLS, vil kunne gjøre mye av det samme. Denne metoden tar også hensyn til kovariabler, noe som gjør det enklere

å forstå hvorfor genotyper eller sorter oppfører seg slik de gjør. I mange tilfeller har vi imidlertid et lite antall felt. Da er det vanskelig å nytte alle disse metode- ne. Det en imidlertid bør gjøre er å nyt- tiggjøre seg all den informasjon som er tilgjengelig fra tidligere forsøk for sam- me art og se om det er mulig å danne re- gioner der det er noenlunde likt miljø innen region, mens regioner bør skille godt mellom genotyper.

Tenker en på seleksjon direkte på grunnlag av parametre fra nevnte stabi- litetsmål, har en det problemet at en vet lite om feilen på estimatene. Det er ikke gjort så mye for å bestemme feilen på dis- se komponentene. Inntrykket er imid- lertid at estimatene er usikre og avhenger av de genotyper som er med i de aktuelle forsøkene. Ofte er en i den situasjon at en sort er stabil ved prøving i ett materiale, men ustabil dersom den prøves i et an- net. Tenker en derfor på å trekke inn en stabilitetsparameter i f.eks. en selek- sjonsindeks, tror jeg det er langt fram.

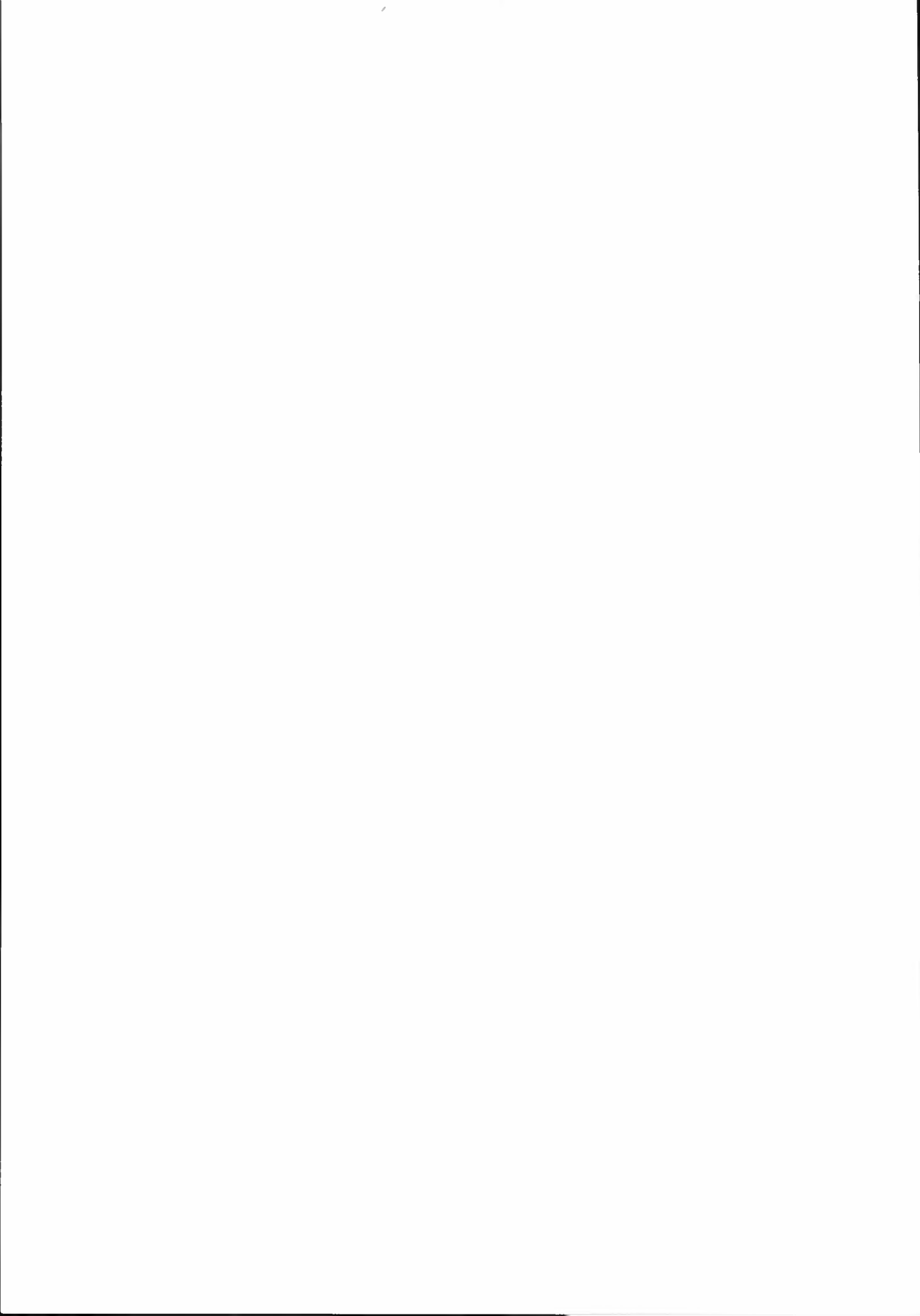
REFERANSER

- Aastveit, A.H. (1983) Statistiske metoder for å be- skrive genotype x miljø samspill og stabilitet. Eng- vekstforedling. III: 35-63.
- Aastveit, K. (1986) Direkte og indirekte seleksjon i tidlige generasjoner av hvete. Fagutvalg for NLVFs kornforedlingsprogram. Sundvollen, 30.01.1986.
- Aastveit, A.H. & Martens, H. (1986) ANOVA inte- raction interpreted by PLS-regression. *Biometrics* 42: 829-844.
- Becker, H.C. (1981) Correlations among some sta- tistical measures of phenotypic stability. *Euphytica* 30: 835-840.
- Chandler, F. (1969) Improving the rice plant and its culture. *Nature* 221: 1007-1010.
- Davik, J. (1988) Quantitative genetics in a breed- ing population of white cabbage (*Brassica oleracea* L. var *capitata*) Dr. Scient avhandling, NLH 1989.
- Eberhard, S.W. & Russel, W.A. (1966) Stability pa- rameters for comparing varieties. *Crop Science* 6: 36-40.
- Finley, K.W. & Wilkinson, G.N. (1963) The analy- sis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 742-754.
- Gabriel, K.R. (1971) The biplot graphics display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika* 58: 453-467.
- Gullord, M. & Aastveit A.H. (1987a) Developmen- tal stability in oats. I. Yield. *Hereditas* 106: 195-204.
- Gullord, M. & Aastveit, A.H. (1987b) Developmen- tal stability in oats. II. Quality characters. *Heredi- tas* 107: 65-74.
- Hansen, M. (1984) Studier av nedarvingen av kvan- titative karakterer i hodekål med spesiell vekt på toleranse mot klumprot. Dr. Scient avhandling, NLH 1984.
- Hansen, M. (1989) Genetic variation and inheritan- ce of tolerance to clubroot (*Plasmodiophora brassi- cae* Wor.) and other quantitative characters in cab- bage (*Brassica oleracea* L.) - *Hereditas* 110:13-22.
- Kempton, R.A. (1984) The use of biplot in interpret- ing variety by environment interaction. *J. Agric. Sci.* 103: 123-135.
- Lin, C.S, Binns, M.R. & Lefkovitch, L.P. (1986) Sta- bility Analysis: Where do we stand? *Crop Science* 26: 894-900.
- Mandel, J. (1969) The partition of interaction in analysis of variance. *J. Res. of the National Bureau of Standards. B. Math. Sciences* 73B: 309-8328.
- Mandel, J. (1971) A new analysis of variance model for non-additive data. *Technometrics* 13: 1-18.
- Nilson-Ehle, H. (1909) Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. *Lund Universitets årsskrift*, 1909.
- Schnell, F.W. (1967) Die Methoden zur Erfassung der phänotypischen Stabilität von Zuchtsorten. *Ar- beitsgemeinschaft Biometrie DLG-Pflanzen- zuchtabelle, Rundschreiben* 1/1967: 18-21.
- Shukla, G.K. (1972) Some statistical aspect of parti- tioning genotype-environmental components of va- riability. *Heredity* 29: 237-245.
- Vik, K. (1925) Ulikheter hos våre havreslag i kra- vene til jord og gjødsling. *Årsberetning om Norges landbrukshøgskoles åkervekstforsøk*: 47-67.
- Wricke, G. (1962) Über eine Methode zur Erfassung der Ökologischen Streubreite in Feldversuchen. *Zeit. für Pflanz.* 47: 92-96.

Wricke, G. (1964) Zur Berechnung der Ökovalenz bei Sommerweizen und Hafer. *Zeit. für Pflanz.* 52: 127-138.

Wolfe, M.S. (1978) Some practical implications of the use of cereal variety mixtures. In: Scott & Bainbridge, *Plant Disease Epidemiology*.

Yates, F. & Cochran, W.G. (1938) The analysis of groups of experiments. *Jour. Agric. Sci.* 28: 556-580.



Framtidig foredlingsmetodikk innen selv- befruktende kornarter i Norge

HELGE SKINNES

Norges landbrukshøgskole, Institutt for bioteknologifag, Genetikk og
planteforedling, Ås-NLH

HISTORIKK

Selv om vi regner med at norske bønder i lengre tid har drevet en mer eller mindre bevisst masseleksjon i norske landsorter, kom det organiserte kornforedlingsarbeid igang her i landet da A. Hønningstad ved Åkervekstforsøkene på Vollebekk begynte å gjøre reinlinje-utvalg innen disse landsorter (Strand 1984). For så å kunne kombinere egenskaper hos linjer fra ulike landsorter og for å kunne krysse inn egenskaper fra mer eller mindre eksotiske materialer, startet professor K. Vik ved Åkervekstforsøkene i 1913 med krysningsforedling. Helt til idag har dette vært den mest anvendte metode for å skape genetisk variasjon i de selvbefruktende kornarter i vårt land såvel som de fleste andre steder i verden.

Ved Institutt for arvelære og planteforedling startet professor H. Wexelsen og K. Mikaelen i 1948 med induksjon av mutanter i bygg. Selv om ikke norske sorter er kommet ut av dette arbeidet, har våre Jotun-mutanter vært mye brukt i USA. Artskrysninger har også vært utført hos oss; Aastveit (1968) har overført resistens mot mjøldogg fra *Triticum persicum* til vårhvete.

Når det gjelder seleksjonsmetoder som har vært brukt i Norge i de krysningspopulasjoner vi har arbeidet med, har to-trinns seleksjon vært mest vanlig, både ved Åkervekstforsøkene, senere Institutt for plantekultur, på Ås, og ved Statens forskingsstasjoner i landbruk (Bjaanes 1951). Da en vanligvis starter

med F₂-familier som føres fram til avkastningsforsøk før det gjøres nytt utvalg i de beste familier, er metoden kalt F₂-familie-, F₂-linje- eller F₂-avkoms-metoden. Selv om metoden er tidkrevende, har den vist sin styrke ved at et stort potensiale av variasjon (mange gener) kan realiseres i én krysningsomgang. Det kan selekteres med høy arvbarhet for kvantitative karakterer med en komplisert nedarving, som avkastningsevne og tilpasning for norske forhold. Ved Institutt for plantekultur, Ås, har man brukt pedigree seleksjon i arbeidet med vårhvete siden 1975, og ved Institutt for genetikk og planteforedling, Ås, har bulk-metoden vært mye brukt i de senere år.

NYE FOREDLINGSMÅL

Foredlingsmålene innen en vekst vil alltid være gjenstand for en kontinuerlig vurdering og ajourføring, avhengig av behov for og anvendelse av produkter, jordbruks-, pris- og miljøpolitikk, tilgjengelig dyrkingsteknikk etc. Siden norsk kornforedling startet og inntil midten av 1980-tallet, har foredlingsmålet først og fremst vært avkastning. Målet har vært å produsere en maksimal avkastning som har kunnet passere Statens Kornforretnings prisgraderings-system, ved en gradvis økning av innsatsfaktorer: NPK-gjødsel og plantevernmidler. Prognoser om behovsdekning av norsk forkorn har allerede resultert i en omprioritering med økt satsing på for-

edling for norsk kvalitetshvete. Anvendelse av norsk korn til andre matprodukter aktualiseres, og det vil sannsynligvis bli lagt vekt på fettinnhold i havre, β -glucaner i bygg og havre etc. Miljøkravene er kommet på dagsordenen; dette betyr en økt satsing på dekkevne mot ugras, resistens mot sykdommer og skadedyr og utnyttelse av gjødsel-nitrogen. Avkastning vil altså ikke lenger være hovedmålet, men selvfølgelig et viktig del-mål innen en balansert videreutvikling av sorter der andre karakterer kommer inn med større tyngde enn før. I en situasjon uten fungicidsprøyting i praktisk korndyrking, vil hensynet til avkatning og resistens falle sammen; idet en forbedring av resistens-egenskapene vil bety økt avkastnings- evne.

KILDER FOR NY GENETISK VARIASJON

Situasjonen er antakelig den at mye av den genetiske variasjon for avkastnings-potensiale er utnyttet innen våre kornarter pga. den sterke vektlegging på dette i flere ti-år. Muligheter for å komme videre har vi nok likevel, dersom vi går til fjernere slekninger. Ser vi på korn-kvalitet, resistens-egenskaper og N-utnyttelse, så har ikke dette vært så sterkt fokusert på tidligere, slik at en kan vente å finne verdifullt materiale i tidligere foredlingslinjer uten å gå til fjerne slekninger.

Ny teknologi som embryo- og protoplastkulturer (Lørz pers. medd.) vil gjøre det mulig å gjennomføre nye artskryssninger; særlig aktuelt er det her å gå til de ville forløpere av kornartene. Som eksempel kan det nevnes at i Nederland er et stort samarbeidsprosjekt igang mellom private og offentlige forskningsinstitusjoner, der en undersøker bidraget av *Triticum dicoccoides* i hvete-foredlingen. Groenewegen (1988 og pers. medd.) konstaterer at en her har opp-

nådd økt proteininnhold og forbedret resistens mot gulrust og mjøldogg.

Artskryssninger medfører ofte bruk av cytogenetikk såvel som populasjons-genetikk i arbeidet med å «konstruere» genotyper der fremmed DNA bygges inn i riktig mengde og på riktig plass, altså best mulig harmonisert med den øvrige del av genomet (Feldman 1988). En slik harmonisering av et helt kromosom-område inn i en ny art krever at artene ikke er for fjernt beslektet, f.eks. er dette aktuelt for innkorporering av rug i hvete (Roupakias et al. (1983). Slikt arbeid er meget ressurskrevende, og krever spesiell kompetanse. Bruk av genmarkører (RFLP), jfr. beskrivelse senere i art., kan supplere evt. erstatte cytogenetiske arbeider.

Nye transformasjons-teknikker er under rask utvikling for overføring av gener fra mer fjerntstående arter. Transformasjon av protoplaster i bygg (Lazzeri et al. 1989) og av pollen i hvete (Picard et al. 1988) er allerede oppnådd. Regenereringen av planter av protoplaster skaper fortsatt visse problemer i korn. Foreløpig er transformasjon for ressurskrevende og usikkert til at vi kan snakke om anvendelser for norske forhold innen nær framtid.

Mutagen behandling er fortsatt et aktuelt middel for å skape ny genetisk variasjon. Den mutagene virkning i celle- og vevskulturer som resulterer i somaklonal variasjon, er interessant. I Sovjetunionen har Kucherenko (1989) fått økt proteininnhold og resistens i ris etter vevskulturbehandling, hvilket har resultert i at en ny sort er blitt markedsført.

NY TEKNOLOGI INNEN FOREDLINGSMETODIKK

Diploidiserte haploider.

I de siste 10-15 år har betydelige ressurser vært anvendt på å utvikle effektive metoder for å produsere dihaploider (diploidiserte haploider eller DI1-linjer) i

de ulike kornartene, både nasjonalt og internasjonalt. Ved denne metodikken kan hele den genetiske variasjon i en krysningspopulasjon fikseres umiddelbart etter at kryssingen er gjort. Da ingen rekombinasjon skjer etter at dihaploidene er dannet, i motsetning til i en vanlig krysningspopulasjon, blir den totale rekombinasjonsfrekvensen innen homozygote linjer er oppnådd, redusert. Maksimal blir denne reduksjonen hvis dihaploidene blir produsert umiddelbart etter at en kryssing er gjort. Reduksjonen er da for to loci 50 prosent dersom disse er nært koplet, ellers er den mindre (Nelder 1952). De diploidiserte haploider blir 100 prosent homogene dersom vi ser bort fra eventuelle mutasjoner. Dette vil ofte bety økt presisjon i seleksjonsarbeidet, spesielt når det gjelder kvalitetsegenskaper, sykdoms-resistens etc. der heterogenitet i tidlighet, høyde etc. er uheldig. Seleksjonsarbeidet blir heller ikke forstyrret av ikke fikserbare gen-effekter, dominans og samspill som skyldes dominans. Forskjellige metoder, *H. bulbosum*-metoden (kromosomeliminering), støvknapp-, mikrospore- og ovule-kulturer, er aktuelle i våre kornarter. Hva angår produktivitet, er potensialet enormt i mikrosporekulturer, dernest kommer støvknapp-kulturer og deretter *H. bulbosum*-metoden. *H. bulbosum*-metoden er først og fremst anvendbar i bygg; støvknappkulturer og mikrosporekulturer har mer generell anvendelse. Når det gjelder bivirkninger av metodene, kan seleksjon skje på pollenstadiet og i vevskulturen; dessuten kan ny variasjon oppstå i vevskulturen (somaklonal variasjon) og under kromosom-fordoblingen. *H. bulbosum*-metoden er allerede vel utprøvd. For støvknappkulturer fikk Winzler et al. (1989) induisert senere aksskytning, redusert plante-høyde og redusert sykdomsresistens. Et større materiale i vårhvete ved Institutt for bioteknologifag, genetik og plante-foredling, NLH, som også omfatter gulmodningstidspunkt og avkastningsevne,

viser at effektene kan gå i begge retninger.

Genmarkører

Ved å bruke kvalitative markørgener, kan andre gener lokaliseres på kromosomene selv om de har en mindre klar fenotypisk manifestasjon. Morfologiske markørgener som snerp, 2 rad/ 6 rad i bygg, agnfarge etc. har lenge vært kjent, likeledes deres plassering på kromosomene. Vi kjenner til hvordan de kjente morfologiske markører i korn har vært undersøkt mht. pleiotropi og kopling av assosierte gener. Senere har biokjemiske markører (isozymer, gliadiner, gluteniner, etc.) kommet inn på genkartene. Problemet er at man for disse typer markører ikke alltid har en entydig sammenheng mellom gen og genprodukt. Hos de morfologiske markører kan dominans, samspill mellom loci og pleiotropi forekomme, hos de biokjemiske kan også dimérdannelse være et problem.

Hos markører direkte på gen-nivå, Restriction Fragment Length Polymorphisms (RFLP), som nå er under utvikling, (Beckman & Soller 1986 og Tanksley et al. 1989), er sammenhengen mellom gen og genprodukt ikke noe problem, fordi en arbeider på gennivå. Hvert gen viser kodominans, dvs. den heterozygote genotype kan bestemmes direkte uten å vente på utspalting. Dersom en kan skaffe de nødvendige restriksjonsenzym og prober, vil en sannsynligvis kunne dekke opp hele genomet for en art med markører med en viss avstand, f.eks. 10 centiMorgan. En har derved mye større mulighet til å gjøre indirekte seleksjon for eller genetisk analyse av gener som er koplet til slike markører enn man hadde ut fra et begrenset antall markører. RFLP-markørene er mer nøytrale enn andre typer markører mht. fenotypiske bi-effekter. Arvbarheten er for alle markørtyper lik 1,00, altså spiller ikke miljøet noen rolle for uttrykkningen av denne type gener. Som for proteinmarkører kan kostbar tid spares ved at man ikke trenger å dyrke

plantene, men anvende frø eller frøplanter i stedet. Betydelige ressurser kreves imidlertid til arbeidsinnsats, utstyr og kjemikalier dersom vi skal anvende RFLP-markører.

AKTUELLE FRAMTIDIGE FOREDLINGSSTRATEGIER

Utgangspunktet for det framtidige foredlingsarbeid er de korn-sorter som vi allerede har her i landet. En stor innsats er lagt ned i å bygge opp en kompleks genotype som er høgtytende og tilpasset våre spesielle klima- og jordbunnsforhold. Dyrkingsarealet for korn er relativt lite i Norge, og vi har begrensede ressurser til disposisjon for foredlingsarbeid. Det synes derfor å være fornuftig å satse på en trinnvis berikelse av den genbakgrunnen vi allerede har, i stedet for å bygge opp en ny genbakgrunn, noe som er meget langsiktig og/eller ressurskrevende. Spørsmålet er hvordan vi ved bruk av ny viten og teknologi kan muliggjøre eller effektivisere dette.

a) *Innkryssing av ett eller få gener med små samspill med andre gener og med miljøet.*

Flere av de kilder for resistens og kvalitet som det i tiden framover er aktuelt å innkorporere i våre sorter og foredlingslinjer, er betinget av ett eller få gener som viser relativt små samspill med den øvrige bakgrunnsgenotype og med dyrkingsmiljøet. Som eksempel kan nevnes rase-spesifikk resistens mot mjøldogg og rust i hvete. I slike tilfeller er det aktuelt å krysse inn enkeltgener fra aktuelle kilder, om nødvendig fra lite adapterte kilder, og deretter så raskt som mulig å kvitte seg med uønskede gener fra kilden (donoren) ved tilbakekryssing. I noen tilfeller kan problemer oppstå når et nytt gen krysses inn i en bestemt bakgrunnsgenotype, i andre tilfeller ikke. Ved innkryssing av ml-o resistens mot mjøldogg i bygg viste det seg at en

hadde problemer med nekroseflekker i noen genbakgrunner, i andre ikke (Bjørnstad & Aastveit 1990). I andre tilfeller, som for spesifikk mjøldoggresistens i hvete, er dette ikke noe problem.

Ved bruk av genmarkører (RFLP) vil det kunne være mulig å effektivisere arbeidet med å bli kvitt de uønskede gener fra donorsorten ved tilbakekryssing. Basert på computer-simuleringer i tomat fant Tanksley et al. (1989) at ved å bruke RFLP-basert seleksjon for å bli kvitt donor-sortens genbakgrunn, kunne recurrent foreldre-genotype rekonstrueres etter bare 3 generasjoner å 30 individer. Til sammenligning ville tradisjonell tilbakekryssing med det samme antall individer ta 6-7 generasjoner. Ved RFLP-basert tilbakekryssing styres reduksjonen av den uønskede genbakgrunn, mens den ellers skjer tilfeldig. Begrenset rekombinasjon fører til at bakgrunns-genotypen holdes mer uendret, slik som nevnt er en meget aktuell strategi i vår situasjon. Problemene med å fjerne nært koplede gener (linkage drag, Brinkman & Frey 1977) lettes også betydelig ved bruk av genmarkører; ellers kan det være vanskelig å identifisere de rekombinante individer. Å fjerne alle gener i tomat som ligger mer enn 1 centiMorgan på hver side av ett gen med 95 prosent sikkerhet, kan gjøres ved RFLP ved to generasjoner å hhv. 150 og 300 planter, mens det ved vanlig tilbakekryssing uten mulighet for å identifisere rekombinanter, ville tatt 100 generasjoner (Tanksley et al. 1989). Antall generasjoner kan nok reduseres ved bruk av variabilitetsforsøk med flervariabel analyse, der uønskede genkombinasjoner vil kunne identifiseres. Dersom en kunne krysse mot recessive testere, ville en også ha muligheter for å oppdage dette. Problemet er imidlertid at uønskede gener kan være vanskelig å oppdage før en har et miljø der de manifesteres. Slik bruken av RFLP er skissert ovenfor, vil alt utvalgsarbeid kunne baseres på RFLP-analyser, bortsett fra (1) kontroll av at koplingen mellom det genet man

vil innføre og markøren ikke brytes, og (2) avkomsprøving av linjer fra siste tilbakekryssning.

b) *Innkryssing av ett eller få gener med samspill med andre gener eller med miljøet.*

Dersom en vet eller har mistanke om at de gener man vil føre inn i en sort eller foredlingslinje, viser samspill med den bakgrunns genotype og/eller det ytre miljø som plantene siden skal dyrkes i, er mulighetene begrenset mht. å kvitte seg med uønskede gener ved hjelp av genmarkører. Det er da nødvendig å harmonisere de gener man vil innføre i forhold til andre gener som modifierer deres virkning. Genmarkører har derved begrenset verdi som et hjelpemiddel til å eliminere uønskede gener fra donor-sorten. De kan, imidlertid, brukes her, i visse tilfeller, som indirekte seleksjonskriterier for de karakterer man ønsker å overføre. Dette er særlig aktuelt dersom arvbaheten for vedkommende karakter er lav (f. eks. for angrepsgrad av *Fusarium* i feltforsøk), eller dersom kostnadene er svært store pga. omfattende laboratorieanalyser (f. eks. for bestemmelse av *Fusarium*-angrep indirekte ved mykotoksin-analyser). Bruk av indirekte seleksjon har hittil bl. a. vært begrenset av hvor sterke koplingene har vært til de genene man ønsker å forbedre. Bruk av genmarkører gjør det mulig å finne gener som er svært nært koplet i hvert enkelt tilfelle; kombinert med DH-teknikk begrenses muligheten for at disse brytes.

Gode feltforsøk vil fortsatt være uunnværlige når det er nødvendig å ta hensyn til samspillseffekter mellom loci eller mellom genotypen og det ytre miljø. Her skal de gener man innfører, samstemmes med de andre gener og med miljøet. Etter variabilitetsforsøk i felt der en tar hensyn til dette, kan det være nødvendig å gjøre en eller flere tilbakekryssninger for å lette adaptasjonsprosessen.

c) *Samling av flere gener for en eller flere karakterer i en sort.*

Ut fra det vi idag vet om dihaploidteknikk og genmarkør-teknikk er det sannsynlig at en kombinert bruk av disse metodikker i framtiden vil effektivisere overføringen av et begrenset antall enkeltgener fra en mer eller mindre eksotisk kilde inn i en adaptert genbakgrunn. Spørsmålet er hvorvidt det er mest effektivt å

- enten (1) overføre genene enkeltvis inn i en bestemt adaptert genbakgrunn,
- eller (2) akkumulere disse genene først, f.eks. ulike resistensgener mot en bestemt sjukdom, og deretter overføre alle disse inn i adapterte sorter eller foredlingslinjer.

Situasjon (1) vil si å bruke tilbakekryssningsmetoden for ett og ett gen av gangen (tandem). Dette er så tidkrevende at det bør begrenses til situasjoner der hvert gen er så vanskelig å innføre at en har nok med å løse tilpasningsproblemer for ett gen av gangen.

Akkumulering av flere enkeltgener inn i en genotype (2) kan gjøres ved gjentatt kryssning og seleksjon (recurrent seleksjon, Allard 1960, Skinnes 1989), med utgangspunkt i en rekke kilde-sorter. Dette er et aktuelt alternativ dersom arvbaheten er høg, antall gener stort og gen-samspillseffektene små. Dersom kildene er lite adapterte, bør flere adapterte sorter og linjer være med i kilde-sortene. I korn har recurrent seleksjon vært mest forsøkt i forbindelse med forbedring av enkeltkarakterer; som eksempel kan nevnes professor K.J. Frey's arbeid med å øke innholdet av fett i havre (Branson & Frey 1989). Det er her nødvendig å gjøre en rekke kryssninger. I nevnte prosjekt med fett i havre har arbeidet vært basert på håndkryssninger, i andre tilfeller brukes kjemisk eller genetisk hansterilitet for å skaffe kryssbefruktning. Gener som på denne måten er akkumulert, må siden over-

føres til aktuelle foredlingslinjer eller sorter. Dette krever mye ressurser, fordi en både skal ha med seg en rekke gener fra recurrent seleksjon-linjen(e), samtidig som en skal ta hensyn til andre karakterer. Erfaringer som S.O. Berg ved Weibullsholms Växtförelingsanstalt i Sverige gjorde med en treveis krysning i høsthvete, viser at han ved seleksjon i tre trinn i samme spaltende populasjon fikk introdusert polygen bakekvalitet fra den ungarske sort Bankut 178, samtidig som han oppnådde transgresjoner i stråstyrke og avling (Lundin et al. 1970).

Bruk av genmarkører kan sannsynligvis effektivisere denne akkumulering av enkeltgener, iallfall dersom antall gener ikke er stort. Hva slike markører kan bidra med for polygene karakterer, er det for tidlig å si noe sikkert om. En stor fordel vil det være, dersom gener for flere karakterer kan selekteres for i samme genmarkør-analyse. Dette vil ofte være vanskelig å gjennomføre på tradisjonelt vis; f. eks. vil ulike sjukdommer maskere hverandre.

Det har vært hevdet at foredling basert på nye metoder som RFLP- og dihaploid-teknikk, er deterministisk. Dette er riktig i den grad at en kjenner de gener som skal overføres og i den grad man tar sikte på å bevare den genbakgrunn man allerede har. For sykdomsresistens og korn-kvalitet er dette sannsynligvis en aktuell strategi for norske forhold. Fordelen er da at ressursene her settes inn på materialer som ventes å gi resultater på relativt kort sikt.

En venter ikke at en slik deterministisk foredlingsstrategi skal erstatte annen mer konvensjonell foredling der en ønsker å forbedre karakterer av polygen natur. Da en i slike tilfeller ikke kan si noe sikkert om potensialet i ulike krysninger på forhånd, bør man i første omgang gjøre et relativt stort antall krysninger. Et begrenset antall dihaploider fra hver krysning, f.eks. 20 linjer, vil her gi et estimat av nivå og variasjon for ulike karakterer, c.f. Reinbergs et al.

1976. Uinteressante krysninger kan kasseres, slik at innsatsen kan konsentreres om de materialer som er lovende. Her, som i mange andre tilfeller, er bioteknologien å betrakte som et verdifullt supplement, ikke som et alternativ til tradisjonell planteforedling.

LITTERATUR

Allard, R.W. 1960. Principles of plant breeding. John Wiley & Son.

Beckmann, J.S. & M. Soller 1986. Restriction fragment length polymorphisms in plant genetic improvement. Oxford Surveys of Plant Molecular and Cell Biology Vol. 3 (red. B.J. Mifflin) s. 196-250.

Bjørnstad, Å. & K. Aastveit 1990. Pleiotropic effects of the ml-o mildew resistance gene in barley in different genetical backgrounds. Euphytica 46:217-226.

Bjaanes, 1951. Undersøkelser i vårkveiteforedling. Forskn. fors. Landbr. 2: 84-139.

Branson, C.V. & K.J. Frey 1989. Recurrent selection for groat oil content in oat. Crop Sci. 29: 1382-1387.

Brinkman, M.A. & K.J. Frey 1977. Yield component analysis of oat isolines that produce different grain yields. Crop Sci. 17: 165-168.

Feldman, M. 1988. Cytogenetic and molecular approaches to alien gene transfer in wheat. Seventh Int. Wheat Genet. Symp., Inst. of Plant Sci. Res., Cambridge, s.23-32.

Groenewegen, L.J.M. 1988. The use of wild emmer in Dutch practical wheat breeding. In Proc of Cereal Section of EUCARPIA, Wageningen, the Netherlands, 24-26 February 1988 (eds. M.L. Jorna & L.A.J. Slotmaker). Pudoc, Wageningen.

Groenewegen, L.J.M. pers. medd. Zelder B.V. AA Gennep, Nederland.

Kucherenko, L. 1989. Somaclonal variation in rice. XII Eucarpia Congress. Febr. 27- March 4, 1989. Vorträge für Pflanzenzüchtg. 15: 4-8.

Lazzeri, P., A. Fretz and H. Lörz 1989. XII Eucarpia Congress. Febr. 27- March 4, 1989. Vorträge für Pflanzenzüchtg. 15: 26-15.

Lundin, P., G. Ewertson & G. Svensson 1970. Plant breeding at Weibullsholm. Agri Hortique Genetica XXVIII, 12-48.

Lörz, H. pers. medd. Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln, Vest-Tyskland.

Nelder, J.A. 1952. Some genotypic frequencies and variance components occurring in biometrical genetics. *Heredity* 6, 387-394.

Picard, E., J.M. Jackemin, F. Granier, M. Bobin & P. Forgeois 1988. Genetic transformation of wheat (*Triticum aestivum*) by plasmid DNA uptake during pollen tube germination. Seventh Int. Wheat Genet. Symp., Inst. of Plant Sci. Res., Cambridge, s. 779-781.

Reinbergs, E., S.J. Park & L.S.P. Song 1976. Early identification of superior barley crosses by the doubled haploid technique. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtg.* 76, 215-224.

Roupakias, D.G., P.J. Kaltsikes, and J.B. Thomas 1983. Evidence for basic homology between wheat and rye chromosomes. *Euphytica* 32: 217-223.

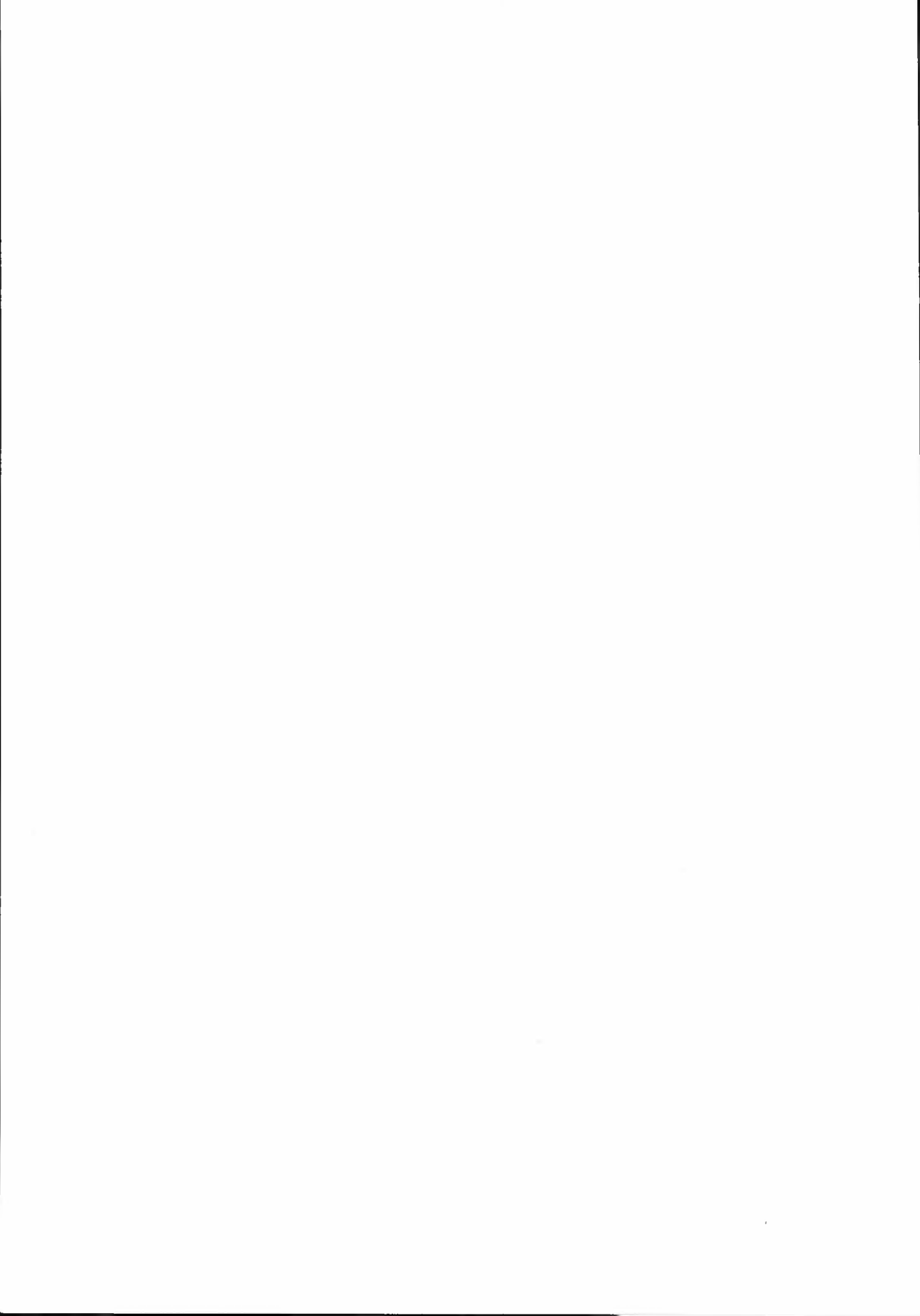
Skinnes, H. 1989. Drøfting av bruk av recurrent seleksjon i kornforedlingen. Seminar i Fagutvalg for SEFO's kornforedlingsprogram i Drammen 31.01.-01.02.1989, s. 55-66.

Strand, E. 1984. Frøkontrollen i Norge 100 år. Landbruksforlaget, Oslo, 221s.

Tanksley, S.D., N.D. Young, A.H. Paterson & M.W. Bonierbale 1989. RFLP- mapping in plant breeding: New tools for an old science. *Biotechnology* 7: 257-264.

Winzeler, H., J. Schmid & P.M. Fried 1989. Performance of double haploid wheat under field conditions. XII Eucarpia Congress. Febr. 27- March 4, 1989. *Vorträge für Pflanzenzüchtg.* 15: 2-9.

Aastveit, K. 1968. Transfer of genes from *Triticum persicum* to common wheat. *Meld. Norges landbrHøgsk.* 47(14),1-20.



Genetic strategy and future prospects for breeding cross-pollinated species

M.D. HAYWARD

AFRC/IGAP Welsh Plant Breeding Station, Aberystwyth, SY23 3EB, Wales, U.K.

The genetic improvement of cross-pollinated crop species has made considerable progress since the time that man first consciously selected and saved seed for sowing. By so doing he has often altered the genetic constitution of the crop to such an extent that it now bears little resemblance to its wild ancestors. Maize for example is clearly very different from teosinte, one of its putative wild parents. In other crops such as the forage grasses although they have been used for thousands of years they have undergone little directed selection. The species in agriculture today are often selected ecotypes, exploited for their specific attributes. Between these extremes may be found a range of crop types exemplifying differing degrees of domestication. Associated with this process changes in reproductive system have often taken place from cross pollination to self compatibility as in the case of the tomato.

These primitive selection processes have in general been applied against a genetic background in the outbreeders which is predisposed to the maintenance of variability both within the individual in the heterozygous state and in the population, line or cultivar by genetic heterogeneity between individuals. The allogamous habit provides a mechanism for the continual reassortment and release of variation by the normal processes of recombination and segregation at meiosis. Evolutionary pressures however have led to the development of balanced genomes which preserve the genetic integrity of the individual and

the population (Darlington and Mather 1949).

The genetic architecture of outbreeding species as proposed by Mather (1953) conditions our approach to breeding and the possible development of new breeding methods. This architecture takes two main forms according to the reproductive system of the species concerned. In inbreeding species coadapted gene complexes have evolved which show internal balance across the haploid chromosome complement. This genetic organization is matched by its counterpart in the formation of the diploid zygote. In contrast in outbreeders this balance within the haploid genome is of lesser importance because any imbalance will be counteracted by the genetically dissimilar set of chromosomes.

Arising from these underlying mechanisms two phenomena have dominated past breeding strategies in cross pollinated crops namely heterosis associated with the heterozygous state and its antithesis, inbreeding depression expressed by the progeny derived from self fertilization of these normally outbreeding species. Selection procedures and systems of variety construction which are well documented (Allard 1960) and will not be considered here in detail, have sought to maintain heterozygosity whilst avoiding the problems of inbreeding depression. It is the prospects for the manipulation of these underlying genetic mechanisms which conditions our approach to the development of new breeding methods.

THE STRUCTURE AND STABILITY OF CULTIVARS

The majority of outbreeding crop varieties are synthetics based on a number of selected individuals which are allowed to interpollinate at random to produce further generations for seed multiplication and commercial usage. They exploit predominantly additive variation and to a lesser extent dominance and non-allelic interaction (Breese 1972). The performance of advanced generations is dependent upon that of the F_1 and the number of component lines (Wright 1922). In practical breeding programmes the problems encountered involve identification of sufficient parents which will not lead to inbreeding depression, or if too high, give rise to a release of variation and the opportunity for change to take place during the generations of seed multiplication. The expected equilibrium of a synthetic will also be affected by linkage relationships and ploidy both of which will delay its attainment. This has been exploited in such crops as the tetraploid hybrid forage grasses (Breese et al. 1981) where, coupled with a degree of preferential pairing, heterozygosity can be maintained at a high level during seed multiplication.

Variability in synthetic cultivars offers the chance for selection to operate with concomitant changes in crop performance. This is well known in forage crops where shift in timing of inflorescence emergence often takes place (Davies 1954; Kelly and Boyd 1966). Shift in such characters, which generally show a tendency towards earlier flowering, can be accounted for by assortative mating with selection, earliness being associated with a tendency for greater seed production. Evidence is accumulating however to show that where strong directional selection has taken place for a specific character, not necessarily associated with reproduction, during the course of seed multiplication

without the selective force operating the performance may regress to that of the base population from which the selection line derived. In Brussels sprouts, relaxation of selection lead to an increase in "off types" and lowered yield compared with the nucleus stock (Johnsen and Haigh 1966). In *Lolium perenne*, lines selected for yield or water soluble carbohydrate content showed similar declines in performance (Hayward and Abdullah 1985). In the latter material the changes could be accounted for by the residual heterozygosity for the genes controlling the selected characters together with possible linkage to the fitness trait, seed number. The genetic system would thus appear to be responding in a homeostatic manner. Evidence from other organisms such as *Drosophila*, would suggest that this inertia may be overcome by recombination and fixation of the desirable genes (Mather 1973). From a variety production angle these effects would suggest that two alternative systems of variety synthesis should be adopted in outbreeders. In the short term, if the gene action is appropriate, F_1 hybrids should be exploited, in the longer term however selected traits should be fixed in the homozygous state in recombinant inbred lines.

HETEROSIS AND INBREEDING DEPRESSION

The term heterosis was first coined by Shull in 1911 to describe the performance of F_1 's where they exceed the parental range for one or more characters, and is considered to reflect the heterozygous state. Several hypotheses have been put forward to explain heterosis such as overdominance non-allelic interactions and the accumulation of favourable dominant genes. While the overdominance hypothesis, where the heterozygous state at a diallelic locus is advantageous compared with the homozygotes, is regularly proposed, little evidence is forthcoming to support it (Mayo

1987). Mitochondrial complementation has also been suggested (Srivastava 1983) but here again the experimental proof has not been established.

It is generally accepted that heterosis is due to the accumulation of favourable dominant genes in an F_1 masking any deleterious genes that may be exposed in the parental lines. The biometrical genetic basis for this has received considerable attention by Jinks and his colleagues (for a comprehensive review see Jinks 1983). It has been shown that heterosis can occur when the dominance deviation summed over all loci exceed the sum of the additive effects. Heterosis which may be positive or negative will only occur when there is net directional dominance and dispersion of the alleles amongst the parental lines. Theoretically the F_1 mean will fall within the range of pure breeding lines which may be obtained from such a cross if dominance is incomplete. This implies that from cross recombinant lines may be produced which perform as well or better than the F_1 . Recurrent selection procedures seek to exploit these relationships by the development of superior hybrids which form the basis for further cycles of selection of parental lines. The performance of hybrids in relation to the genetic composition of the parental lines is shown in Figure 1 which clearly demonstrates that eventually all the desirable alleles may be fixed in the homozygous state. Whilst this model only considers the accumulation of the positive alleles, the total range of variation which may be obtained from an F_1 after many generations of single seed descent or by the production of double-haploids, on a sufficient scale, is equivalent to the additive genetic variance and is normally distributed around the mean of the original parents. In the presence of linkage however the full potential range of variability may not be achieved and may be biased according to the relative balance of coupling versus repulsion linkages. Non-allelic interaction may simi-

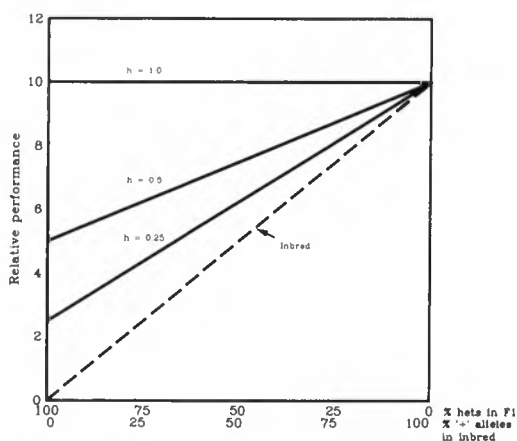


Figure 1. Relationship of F_1 hybrid to inbred line performance for varying levels of dominance (modified after Eggleston, 1985)

larly influence the distribution of such lines (Jinks and Pooni 1981).

The analysis of hybrid performance and its underlying genetic basis in a number of crops has revealed that the dominance hypothesis can account for the observed results (Jinks 1981, 1983, Gardner 1963). In those cases where the dominance model would appear to be invalid the genetic analysis applied has not generally been of an appropriate form (Jinks loc cit). This is well exemplified in the case of some maize hybrids where possible non-allelic interaction was proposed to account for the observed results. Only after the material had gone through several generations of random mating and repulsion linkages broken was it found that dominance and additivity could explain the results (Gardner 1963).

Two main features emerge from this concept of heterosis. Firstly that the gene action responsible should be fixable in a superior recombinant inbred line and secondly the importance of the meiotic processes in controlling the recombination and fixation of the desirable alleles in such a line.

The fixation of desirable alleles by necessity involves inbreeding which may take various forms according to the mechanism controlling the outbreeding system of the species concerned. Whatever form such procedures may take an inevitable consequence appears to be inbreeding depression. This arises because of the disruption of the relational balance which evolution has favored in these cross-pollinated species. The level of depression will of course vary between lines and will depend on the genetic constitution of the original material and of the genetic control of the characters concerned. Of particular importance in this respect are the processes controlling fertility such as meiosis, fertilization and seed production. This is well exemplified in many crops where grain yield is of prime concern such as in the classic experiments of Jones (1939) on self fertilization in maize. Over thirty generations yield declined to a quarter of its original level. One of the lines failed after twenty generations due to the accumulation of deleterious genes affecting fertility. The manner in which such effects occur is generally manifest through the meiotic mechanisms. In both rye (*Secale cereale*) and ryegrass (*L. perenne*) inbreeding has been associated with a drop in mean chiasma frequency and an increasing incidence of abnormal chromosome behaviour (Rees 1961; Karp and Jones 1983) which has led to a loss of fertility. Hybridization of inbred lines of *L. perenne* of low fertility followed by further inbreeding has given rise to highly fertile recombinants with seed production often exceeding that of normal outbred material (Hayward and Thorogood, unpublished results). This demonstrates that genes controlling fertility can be recombined and selection for high fertility is effective in these second cycle inbreds. These recurrent inbreeding processes are accompanied by a change from relational to internal balance within the genome. Such changes must have taken place in the domes-

tication of many crop plants whose progenitors were outbreeding species like potatoes, peas and beans. In becoming domesticated vigorous self fertile lines are now commercially available but in addition heterosis is observed in F_1 hybrids indicating the potential for further progress.

THE GENETIC BASIS OF F_1 HYBRID PRODUCTION

To produce an F_1 hybrid cultivar three main criteria have to be met; firstly the gene action controlling the characters of interest is of a form which can be most rapidly exploited by the use of hybrids; secondly, an effective system of pollination control is available and thirdly, seed multiplication systems are appropriate for the production of seed in commercial quantities at a price commensurate with the advantages to be gained from the use of the hybrid.

The biometrical assessment of gene action controlling important agronomic traits in outbreeding crops as part of the decision making process on the strategy for crop improvement, has been limited to relatively few species. Maize for example is a well documented case with considerable genetic evidence available to justify hybrid breeding. In crops such as the Brassicaceae, both the agricultural types (oil seed rape and kale) and the horticultural types (cabbage, Brussels sprout and cauliflower) F_1 hybrid production appears to have been initiated in response to commercial demands for high yields and uniformity of the crop. Many studies of heterosis in brassicaceae have shown that hybrids can meet this requirement (Pearson 1983). In Brussels sprouts Johnson (1960) provided clear evidence of the value of hybrids. However, more recently genetic studies in this latter species have revealed that the hybrid vigour is primarily due to the accumulation of favourable incompletely dominant genes and is thus of a form

which should be fixable in a superior inbred line (Smith et al. 1985). Similarly in onions, where since the discovery of male sterility by Jones and Emsweller (1936) and its utility for hybrid production, such an approach has dominated commercial breeding practice. This strategy however has been questioned by Dowker and Gordon (1983) in view of the lack of supporting evidence for agronomic advantage when hybrids are compared with superior commercial open pollinated cultivars. Arising from this, further biometrical assessment has again highlighted the potential of recombinant inbred lines (Werner et al. 1988). In forage grasses the synthetic variety has dominated the system of variety construction. Information on the mode of gene action hence the optimum method of variety development has been limited to some of the temperate species, notably the *Loliums*. The early population studies of Hayward and Breese (1968), on *L. perenne* indigenous to the U.K. showed that additive gene action was the major component of variation and the synthetic variety an appropriate method of variety construction (Breese and Hayward 1972). More recently however the occurrence of non-additive variation has been highlighted in crosses involving genetically diverse germplasm (Kearsey et al. 1988). Here again it could appear that the short term hybrids are an effective system of variety synthesis.

The commercial requirements for F_1 hybrids has lead to the search for improved systems of their production. These have included the utilization of new sources of cytoplasmic male sterility in such crops as maize and onions, manipulation of the incompatibility systems in the brassicae and forage grasses and the development of chemical gametocides applicable to diverse crop species. It is anticipated that advances in plant molecular biology and biotechnology will make a substantial contribution of enhancing these developments. Whilst these will not be dealt with in detail here as

they are considered elsewhere in this series a few potential applications may be highlighted. Molecular probes offer the possibility of rapidly identifying sterile cytoplasms arising through changes in the mitochondrial genome. Probes for the incompatibility genes such as those of the Brassicae S system (Nasrallah et al. 1988) will enhance the production of parental lines for hybrids. Double haploid plants derived from anther culture offer the prospect of obtaining specific homozygous incompatibility genotypes for use in the production of single and double cross hybrids in the forage grasses (Hayward 1988).

The identification of good parental lines for use in hybrid production has necessitated, in the past, the making of countless crosses and evaluating the F_1 hybrids. Needless to say great interest has been expressed in the possibility of selecting good parental lines according to easily assessable criteria such as isozyme or other molecular markers. This approach has been based upon the concept that the greater the genetic distance between lines the more the likelihood of them showing good combining ability (Hunter and Kannenberg 1971). Whilst some predictive relationships have been established it is clear that as suggested by Frey et al. (1986) its value is questionable. Indeed the restricted number of isozyme loci that can be assessed in any regular screening programme limits the proportion of the genome that can be evaluated. However the prospects of extensive coverage as offered by RFLP markers, which can saturate the genome, may ameliorate this problem.

SELF FERTILITY AND THE PRODUCTION OF RECOMBINANT INBRED LINES

It is clear that to most effectively utilize the considerable genetic variation which exists within cross-pollinated cultivars that the breeding system should be chan-

ged to that of autogamy. In order to bring about such changes requires a knowledge of the genetic mechanisms which promote out-breeding. Incompatibility systems are the most common methods encountered in the majority of crop plants and are controlled by a range of mechanisms (see de Nettancourt 1977). Amongst many species self fertile material can be found which offers the opportunity for the production of inbred lines. This self fertility may arise by several different pathways such as a mutation at an incompatibility locus to an Sf allele as in *Trifolium repens* (Attwood 1941), the accumulation of polygenic modifiers as in *L. perenne* or changes in flowering habit as is *Vicia faba* (Lawes 1981).

The development of self fertile material is a prerequisite to the use of such techniques as anther culture for the production of double-haploids as a means of fixation of desirable genes in the homozygous state. To date little information is available as to the consequences of androgenesis on incompatibility systems. In rye (*Secale cereale*) self-compatible homozygous lines have been derived from F₁ material (Hoffmann and Wenzel 1981). In *L. perenne* however the incompatibility mechanism is still operative in doubled haploids preventing the multiplication of inbred lines (Hayward and Jones, unpublished results). In the latter species it will be necessary to use selffertile material if androgenesis is to be effective as a means of producing recombinant inbred lines. To overcome this problem self fertility genes from the inbreeding species *Lolium temulentum* have been transferred by orthodox backcrossing procedures into both *L. perenne* and *L. multiflorum* to provide such material (Thorogood and Hayward 1988).

EPILOGUE

The alternative approaches to the breeding of cross-pollinated crops outlined here are based on a genetic rational

obtained only by detailed biometrical analysis of the nature and extent of gene action controlling the extensive variation which exists within these species. As our understanding of genome organisation increases with the development of the new molecular technologies the ability to manipulate variation in a more directed manner will become possible. It must be emphasised however that the majority of characters of agronomic importance are quantitative and as such their phenotypic expression is dependent on the action and interaction of many genes each of minor effect, with each other, and with the environment. It will be the ability to combine and recombine these on demand which will have the greatest impact on future breeding. To achieve this a better understanding of the recombination and reproductive processes of our crop plants is necessary.

REFERENCES

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. Publ. Wiley, New York, p. 485.
- Athwood, S.S. 1941. Cytogenetic basis of self-compatibility in *Trifolium repens*. *Genetics* 26, p. 137.
- Breese, E.L. 1972. Biometrical genetics and its application. In: *The Way Ahead in Plant Breeding*. Proc. 6th Congress Eucarpia, Cambridge 1971, pp. 135-146.
- Breese, E.L. & M.D. Hayward 1972. The genetic basis of present breeding methods in forage crops. *Euphytica* 21, 326-336.
- Breese, E.L., E.J. Lewis & G.M. Evans 1981. Interspecific hybrids and polyploidy. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 292, 487-497.
- Darlington, C.D. & K. Mather 1949. *The Elements of Genetics*. Allen and Unwin, p. 446.
- Davies, W.E. 1954. Shift in a late flowering strain of perennial ryegrass (*Lolium perenne*). Proc. Eur. Grassld Conf. OECD, Paris, pp. 102-106.
- Dowker, B.D. & G.H. Gordon 1983. Heterosis and hybrid cultivars in onions. In: *Heterosis - Reappraisal of theory and practice*. (Ed. R. Frankel). Springer-Verlag, Berlin, pp. 220-233.

- de Nettancourt, D. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin.
- Eggleston, M.M.P. 1985. The breeding of inbred lines in populations of *Lolium perenne* and *Drosophila melanogaster*. PhD thesis University of Birmingham.
- Gardner, C.O. 1963. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: Statistical, Genetics and Plant Breeding. (Ed. W.D. Hanson and H.F. Robinson). Washington Nat. Acad. Sci. pp. 225-252.
- Hayward, M.D. 1988. Exploitation of the incompatibility mechanism for the production of F_1 hybrid forage grasses. *Euphytica* 39, 33-37.
- Hayward, M.D. & E.L. Breese 1968. Genetic organisation of natural populations of *Lolium perenne*. III) Productivity, *Heredity* 23, 357-368.
- Hayward, M.D. & I.B. Abdullah 1985. Selection and stability of synthetic varieties of *Lolium perenne*. The selected character and its expression over generations of multiplication. *Theor. Appl. Genet.* 70, 48-51.
- Hoffman, F. & G. Wenzel 1981. Self compatibility in microspore derived doubled-haploid rye lines and single grain selection for alkylresorcinol. *Theor. Appl. Genet.* 60, 129-133.
- Hunter R.B. & L.W. Kannenberg 1971. Isozyme characterization of corn (*Zea mays*) inbreds and its relationship to single cross hybrid performance. *Can. J. Genet. Cytol.* 13, 649-655.
- Jinks, J.L. 1981. The genetic framework of plant breeding. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292, 407-419.
- Jinks, J.L. 1983. Biometrical genetics of heterosis. In: *Heterosis - Reappraisal of theory and practice.* (Ed. R. Frankel). Springer-Verlag, Berlin, pp. 1-47.
- Jinks, J.L. & H.S. Pooni 1981. Properties of pure breeding lines produced by dihaploidy, single seed descent and pedigree breeding. *Heredity* 46, 391-395.
- Johnsen, A.G. 1960. Assessment of uniformity and vigour in Brussels sprouts. *Euphytica* 9, 338-350.
- Johnsen, A.G. & J.C. Haigh 1966. The effect of intensity of selection during successive generations of seed multiplication on the field performance of Brussels sprouts. *Euphytica* 15, 365-373.
- Jones, H.A. & S.L. Ensweller 1936. A male-sterile onion. *Proc. Amers. Soc. Hort. Sci.* 34, 582-585.
- Karper, A. & R.A. Jones 1982. Cytogenetics of *Lolium perenne*, 1. Chiasma frequency variation in inbred lines. *Theor. Appl. Genet.* 62, 177-183.
- Kearsy, M.J., M.D. Hayward, F.D. Devey, S. Arcioni, M.P. Eggleston & M.M. Eissa 1987. Genetic analysis of production characters in *Lolium* 1. Triple test cross analysis of spaced plant performance. *Theor. Appl. Genet.* 75, 66-75.
- Kelley, A.F. & M.M. Boyd 1966. The stability of grasses and clovers grown for seed in differing environments. In: *Proc. 10th Int. Grassld Cong.*, Helsinki, pp. 777-782.
- Lawes, D.A. 1981. The field bean programme at the Welsh Plant Breeding Station. Report of the Plant Breeding Station for 1980, pp. 175-192.
- Mather, K. 1973. *The Genetical Structure of Populations.* Chapman and Hall, London.
- Mayo, O. 1987. *The Theory of Plant Breeding.* Oxford University Press, Oxford.
- Nasrallah, J.B., S.M. Yu & M.E. Nasallah 1988. Self incompatibility genes of Brassica oleracea: expression isolation and structure. *Proc. Natl Acad. Sci., USA* 85, 5551-5555.
- Pearson O.H. 1983. *Heterosis - reappraisal of theory and practice.* (Ed. R. Frankel). Springer-Verlag, Berlin, pp. 138-188.
- Rees, H. 1961. Genotypic control of chromosome form and behaviour. *Botanical Review* 27, 288-318.
- Shull, G.H. 1911. Experiments with maize. *Botan. Gaz.* 52, 480-485.
- Smith, B.M., W.J. Rogers & M.J. Kearsey 1985. The feasibility of producing inbred rather than F_1 hybrid cultivars in Brussels sprouts: a preliminary genetical analysis and choice of material for inbreeding. *Ann. appl. Biol.* 107, 87-99.
- Srivastava, H.K. 1983. Heterosis and intergenomic complementation; mitochondria chloroplasts and nucleus. In: *Heterosis - reappraisal of theory and practice.* (Ed. R. Frankel). Springer-Verlag, Berlin. pp. 260-286.
- Thorogood, D. & M.D. Hayward 1988. Transfer of self-fertility from *Lolium temulentum* to *L. perenne* and *L. multiflorum* (Abstract). *Heredity* 61, p. 288.
- Werner, C.P., B.D. Dowker, D.C. de Sanza, T.C. Crowther, J.F. Horobin & M.J. Kearsey 1988. Trialling techniques in the breeding and prediction of recombinant inbred lines in onions (*Allium cepa*). *Ann. appl. Biol.* 112, 515-524.

Wright, S. 1922. The effects of inbreeding and cross breeding of guinea pigs. U.S. Dept Agric. Bull. 1121.

F₁ - Hybrider i fremmedbestøvende frilandsgrønnsaker

MAGNOR HANSEN

Norges Landbrukshøgskole, Institutt for Hagebruk, Ås-NLH

En F₁-hybrid er, strengt tatt, resultatet av en krysning mellom to genetisk forskjellige individer, uansett graden av homozygositet. Alle individene i en fremmedbestøvende populasjon vil derfor være F₁-hybrider. I vanlig betydning er derimot en F₁-hybrid resultatet av en krysning mellom to homozygote (men genetisk forskjellige) foreldrelinjer, og alle F₁-plantene vil være genetisk like.

F₁-hybrider er i dag svært viktige innen den gruppen kulturplanter som defineres som grønnsaker. Det er bare blant arter som rødbeter, selleri, salat, bønner og erter en ikke finner hybrid-sorter.

En betydelig årsak til dette er at F₁-sorter er ensartede. Blant de mange åpenpollinerte grønnsakartene er veien om F₁-hybrider den eneste praktiske metoden for å skape helt ensartede sorter.

Heterosis er et viktig begrep når det gjelder F₁-hybrider. Fenomenet viser seg ved at avkommet etter en krysning overskrider foreldrenes prestasjoner for enkelte karakterer. Heterosis kan defineres som mengden F₁ overskrider dens beste foreldre i en karakter.

Heterosis opptrer ofte for kvantitative karakterer, dvs. for karakterer som styres av flere gener. Dette er først og fremst karakterer som avling, tidlighet, lagringsevne, resistens mot enkelte sykdommer, osv.

Vi kan snakke om både positiv og negativ heterosis, og i praktisk F₁-hybrid foredling er vi interessert i begge deler. Vi er interessert i at F₁ skal gi større avling enn den mest høytytende av

foreldrene (positiv heterosis), mens vi samtidig ønsker at F₁ skal ha kortere veksttid enn den tidligste av foreldrene (negativ heterosis)

Årsakene til heterosis har vært diskutert lenge. Det har vært hevdet at heterosis oppstår ved at enkelte loci viser overdominans. Ut i fra biometriske analyser mener en i dag at hovedårsaken til heterosis er en dispersert genfordeling hos foreldrene. Jinks (1983) mener at det er mulig å forklare de mange rapporter om overdominans med ikke-alleliske samspill.

Det ligger store kommersielle interesser bak foredling av F₁-hybrider. Mens renlinjesorter av selvbestøvere og populasjoner av fremmedbestøvere er lette å «stjele» av andre foredlere, kan foredleren hemmeligholde foreldrelinjene til F₁-sortene. Det brukes dessuten store beløp på å markedsføre hybrid-sorter, og det har vist seg at dyrkerne er villige til å betale de høye prisene på F₁-frø.

METODIKK VED F₁-FOREDLING OG FRØAVL

Innavl ved selvbestøving

Dersom alle individene i en F₁-sort skal være genetisk like, er det som nevnt innledningsvis en forutsetning at foreldrene er homozygote.

Frem til i dag er selvbestøving den vanligste metoden for å lage homozygote planter. Det tar lang tid å lage homozygote planter ved selvbestøving. For å få planter som er tilnærmet 100%

homozygote må de innavles i 10 generasjoner.

Fremmedbestøvende planter har mekanismer som med varierende effektivitet hindrer naturlig selvbestøving. Ved selvpollinering må disse mekanismene overvinnes.

Kålvekstene har et inkompatibilitetssystem som hindrer naturlig selvbestøving. Det viser seg at dette systemet ikke trer i funksjon før blomstene åpner seg naturlig. Ved å utføre pollineringen 2-3 dager før blomstene åpner seg (knopp-pollinering), får en plantene til å sette frø ved eget pollen.

Hos mange arter i skjermplante-familien (bl.a. gulrot) utvikler støvknappene seg før arret innen samme blomst (protandri). Dette fører til at en ikke får selvbestøvinger innen samme blomst, men på grunn av den kontinuerlige utviklingen av andre blomster på samme plante er ikke dette systemet helt sikkert. Undersøkelser har vist at ca 95% av pollineringene i felt skyldes fremmedbestøving (Watts, 1980). Selvpollinering av gulrot skjer i praksis ved at en setter hele planten inn i en stor pose eller et bur sammen med pollinerende insekter. Selvpollinering med pensel er vanskelig å utføre fordi gulrotblomstene utskiller et klebrig stoff som setter seg på penselen.

På samme måte som i gulrot foregår selvpollineringen i kepaløk ved at en plasserer plantene i bur sammen med pollinerende insekter.

Mens gener som styrer kvalitative karakterer ikke spalter etter en eller i det meste to generasjoners innavl, vil gener som styrer kvantitative karakterer fortsette å spalte selv etter flere generasjoner med innavl. I de fleste tilfellene vil kvantitative karakterer være stabilisert i en fenotype etter 5 generasjoners innavl (Watts, 1980). Etter hver generasjon innavl kan en drive en viss seleksjon for karakterer som en ønsker å få frem i en fremtidig hybrid. Watts (1980) understreker i læreboken «Flower and Vegetable Breeding» at en ikke skal

drive for sterk seleksjon i innavlet materiale fra populasjoner når det gjelder enkeltkarakterer. Det er bare testkrysninger mellom innavlede linjer som kan fortelle nøyaktig hvilket potensiale linjene har for å danne hybrider.

En vanlig effekt av innavl er nedgang i vekstkraft (innavlsdepresjon). I de første innavlsgenerasjonene er det vanlig å finne spalting for denne karakteren. Mens noen linjer beholder omtrent samme vekstkraft som den heterozygote planten de var avledet fra, kan andre linjer miste så mye av vekstkraften at videre innavl blir umulig. Planter som viser sterk innavlsdepresjon har liten interesse i foredlingsprogram. En ønsker nemlig mest mulig robuste og vekstkraftige foreldre til eventuelle F_1 -hybridsorter.

Dobla haploider

Helt siden metoden med å lage haploide planter fra plantens mikrosporemorceller eller makrosporemorceller ble kjent, har det vært stor interesse for å bruke teknikken til å lage homozygote planter for F_1 -hybrid formål.

For grønnsaker er utviklingen av bruk av dobla haploider kommet lengst innen kålvekster. En er i dag i stand til å lage homozygote planter fra mikrosporemorceller innen hodekål (Lillo og Hansen, 1988), brokkoli (Keller og Armstrong, 1983), rosenkål (Ockendon, 1985), kinakål (Hansen, 1990) og kålrot, men metoden fungerer ikke like bra for alle genotyper. Innen blomkål har det vært problemer med å få metoden til å fungere, men de siste resultatene tyder på at metoden kan få betydning også her (Phippen og Ockendon, 1990).

I gulrot er det laget homozygote planter ved støvknappkultur (Andersen et al., 1990), men resultatene er ikke gode nok til at metoden har fått praktisk betydning. Det er også laget homozygote planter fra makrosporemorceller innen *Allium cepa* (Campion og Azzimonti,

1988) og *Allium tuberosum* (Kojima og Kawaguchi, 1988).

Testkryssinger

Ved innavl er det vanlig at en etter 4-5 generasjoner tar til med de første testkryssingene. En krysser sammen to og to tilfeldige linjer eller en kan krysse flere innavla linjer til en bestemt homozygot linje som en kjenner fra tidligere. Ved testkryssinger er det nødvendig å emaskulere for å sikre seg mot selvbestøvning.

I fremtidige F₁-hybridprogram i kålvekster kommer en sannsynligvis til å gjøre bruk av dobla haploider fra mikrospre- eller støvknappkultur. Dobla haploider er 100% homozygote. Ikke alle planter som er regenerert fra mikrosporer i kålvekster kan brukes direkte i testkryssinger. Forsøk har vist at ca 60% av plantene er diploide, mens ca 20% av plantene er haploide og ca 20% er tetraploide. Haploide planter kan ikke brukes før etter kromosomdobling, og tetraploide planter har ingen praktisk interesse. Dersom det er forholdsvis lett å lage planter fra mikrosporer er det som oftest ikke nødvendig å kromosomdoble haploide planter for å skaffe nok diploide planter.

Første trinn i praktisk bruk av dobla haploider er vernalisering for å få blomstring. Når plantene blomstrer må de selvpollineres ved knopp-pollinering. Hensikten med selvpollinering er å oppnå frø og dermed flere individer av samme genotype. En får også en test på plantenes fertilitet, og på dette trinnet kan en teste plantenes selvinkompatibilitet.

Når frøet er modent, aler en opp noen planter fra hver genotype som en senere vernaliserer. Resten av frøet merkes og lagres betryggende. Når plantene blomstrer, er tiden inne for å gjøre testkryssinger.

En bør lage prøvehybrider både mellom fjærntstående og mer nærtstående genotyper. Det er viktig at genotypene en krysser sammen stammer fra donor-

planter som har egenskaper som er i tråd med foredlingsmålene.

Prøvehybridene prøves i feltforsøk sammen med det beste sortsmaterialet som er på markedet. Bare prøvehybrider som kan konkurrere med dette materialet går videre.

Neste år anlegger en så et praktisk frøavlsforsøk med de prøvehybridene som skal gå videre. Foreldrelinjene blir sådd ut i veksthus senhøstes. Når plantene er så store at de har passert den juvenile fasen blir de satt til vernalisering. Om våren blir foreldrelinjene parvis plantet i veksthus eller plasthus for frøavl. Pollineringen utføres av bier. Det er en rekke spørsmål foredleren vil ha svar på ved denne frøavl. For det første er det viktig at foreldrelinjene har sammenfallende blomstringstid. Dessuten er en interessert i opplysninger om foreldrelinjenes frøavlsevne. Homozygote planter har ofte kraftig nedsatt fertilitet som fører til at de gir lite frø. Det er et ufravikelig krav at en fremtidig F₁-hybrid ikke må være vanskelig å frøavle. Dessuten er en interessert i å se om selvinkompatibiliteten i foreldrelinjene fungerer i praksis.

METODER FOR Å EFFEKTIVISERE FRØAVLEN

Det er en forutsetning at en F₁-hybrid-sort kan frøavles effektivt ved minst mulig bruk av ressurser. Dersom en er nødt til å emaskulere og håndpollinere blir frøet så dyrt at ingen har råd til å kjøpe det. En er derfor nødt til å bruke frøavlsmetoder der insekter besørger pollineringen mellom foreldrelinjene samtidig som ingen av foreldrelinjene blir selvpollinert. I praktisk hybridfrøavl bruker en selvinkompatibilitet eller hannsterilitet.

Selvinkompatibilitet ved produksjon av hybridfrø

At en plante er selvinkompatibel vil si at planten ikke er i stand til å sette frø etter

selvpollinering, samtidig som den er i stand til å befrukte de fleste andre plantene i populasjonen. Årsaken er et genetisk regulert forhold mellom plantens pollenkorn og griffel. Når pollen med et bestemt gen overføres til arr som fører samme gen, hindres pollenslangen i å vokse. Genene som styrer inkompatibilitetsmekanismen forekommer som multiple alleler, og benevnes som S-alleler.

Det er to former for selvinkompatibilitet, nemlig gametofytisk selvinkompatibilitet og sporofytisk selvinkompatibilitet.

Ved gametofyttisk selvinkompatibilitet er forholdet mellom pollen og griffel genetisk kontrollert av det haploide genomet til hvert pollenkorn (den hannlige gametofytt) og det diploide genomet til griffelens vev.

Ved sporofytisk selvinkompatibilitet er det forholdet mellom det diploide vevet i griffelen og genomet til den planten (sporofytten) pollenet kommer fra som er avgjørende.

Hannsterilitet ved frøavl

Med hannsterilitet menes at planten ikke er i stand til å utvikle normale støvknapper eller normalt pollen. Resultatet er at planten ikke er i stand til verken å bestøve seg selv og følgelig heller ikke andre planter.

Det finnes to former for hannsterilitet, genetisk og cytoplasmatisk. Den mest vanlige formen for genetisk hannsterilitet kontrolleres av et recessivt allel. Den hannsterile planten har genotypen *msms*, mens hannfertile planter er enten *MsMs* eller *Msms*. En genetisk hannsteril linje holdes ved like ved at en tilbakekrysser den heterozygote hannfertile linjen (*Msms*) til den homozygote hannsterile linjen (*msms*). Etter en slik kryssing vil halvparten av individene være hannsterile (*msms*), mens den andre halvparten er hannfertil (*Msms*). Praktiske problemer med å skille disse to genotypene fra hverandre har ført til at vanlig genetisk hannsterilitet ikke har

fått særlig betydning for fremstilling av *F₁*-hybrider.

Cytoplasmatisk hannsterilitet skyldes mutasjoner i cytoplasma. Vi betegner cytoplasma etter en slik mutasjon som (S) i motsetning til normalt cytoplasma (F). På samme måte som genetisk hannsterilitet, er resultatet blomster hvor enten pollen eller støvknapper ikke fungerer. Arvemekanismen er meget enkel, da cytoplasmatisk arv bare overføres fra mor til avkom. Cytoplasmatisk hannsterilitet fikk til å begynne ikke særlig betydning for praktisk frøavl av *F₁*-hybrider. Årsaken var at alt frø som høstes av en cytoplasmatisk hannsteril plante ble hannsteril.

Det som muliggjorde bruken av cytoplasmatisk hannsterilitet i praktisk hybridfrøavl var oppdagelsen av gener (såkalte restorerer-gener), som dekker over virkningen av (S)-faktoren i cytoplasmaet. Det var løkforskerne Jones et al. (1944) som oppdaget en hannsteril løk som i tillegg til å være genetisk hannsteril (*msms*) også hadde en faktor i cytoplasmaet som bevirket hannsterilitet (S). Denne genotypen hadde derfor konstitusjonen (S)*msms*. Den cytoplasmatiske sterilitetsfaktoren fører bare til hannsterilitet dersom den er til stede i en genotype som er *msms*. Dersom denne genotypen har et fertilt (F) cytoplasma vil planten bli hannfertil (tabell 2).

For å opprettholde hannsterile linjer må (S)*msms* pollineres med pollen fra (F)*msms*.

Kjemisk emaskulering

En mulig metode for å få hannsterile planter er å bruke gametocider, dvs. kjemikalier som avbryter gametutviklingen og som dermed fører til sterilt pollen. Et effektivt gametocid skal kunne indusere hannsterilitet samtidig som det ikke har negative effekter på hannfertiliteten eller har mutagene effekter. Dessuten må midlet være enkelt å bruke, samtidig som det ikke er skadelig verken for planten eller menneskene som bruker det.

Av en rekke kjemikalier som er testet på grønnsakvekster (Saimbhi og Brar, 1978) viser det seg at maleic hydrazide (6-hydroksey-3,2-pyridazinon) er det eneste som har gitt en konstant respons på flere arter. I de fleste artene ga maleic hydrazide fullstendig pollensterilitet uten at hunfertiliteten ble nedsatt. Mendok (2,3-dikloroisobutytrat) induiserte fullstendig pollensterilitet, men stoffet ga samtidig nedsatt hunfertilitet og vekstkraft.

DE ENKELTE VEKSTGRUPPER

Kålvekster

Kålvekestene har et sporofyttisk selvinkompatibilitetssystem som i lang tid er blitt utnyttet ved frøavl av F₁-hybrider.

Selvinkompatibilitet i *Brassica oleracea* kontrolleres av et locus med multiple alleler. Undersøkelser har vist at det finnes minst 50 multiple alleler (S1-S50) (Dickson og Wallace, 1986).

Selv om alle genotyper inneholder et locus med to S-alleler kan effekten være forskjellig som vist i tabell 1. S-allelene fører til danning av proteinlignende stoffer i pollenet. Stoffene er spesifikke for det S-genet pollenet bærer. Når pollenet er modent er disse stoffene trengt helt ut til pollenoverflaten.

Tabell 1. Samspill mellom S-alleler i heterozygote genotyper av *Brassica oleracea*

| | |
|---|-------------------------------------|
| Dominans | S1 < S2 |
| Kodominans | S1 = S2 |
| De to S-allelene opphever hverandres virkning | Ingen virkning ved noen av allelene |
| Intermediær virkning | 0 - 100% virkning ved hvert allel |

Arret til *Brassica*-planter er på overflaten dekket med et lag av såkalte papillaceller. Disse har cellevegger som

består av et innvendig pektin-celluloselag og en utvendig kutikula. På samme måte som pollenet, inneholder papillacellene S-spesifikke proteiner (glucoproteiner).

Når pollen kommer i berøring med papillacellelaget blir pollenets S-allelspesifikke proteiner avgitt til berørte papillaceller i løpet av noen minutter. Dersom det er kompatibilitet mellom arr og pollen (dvs at arr og pollen kommer fra planter med forskjellige S-alleler) vil pollenslangen vokse uforstyrret gjennom papillacellen og videre gjennom griffelen frem til fruktemnet. Er det derimot inkompatibilitet mellom arr og pollen (dvs at arr og pollen kommer fra samme plante eller fra planter med samme S-alleler) vil det ved møtet mellom pollenets S-allel spesifikke protein og det S-allel spesifikke proteinet i de berørte papillacellene skje en biokjemisk reaksjon. Resultatet er dannelse av kallose (et polysakkarid), som fører til at pollenslangen ikke kan vokse gjennom pektin-cellulose veggen til de berørte papillacellene.

Serologiske undersøkelser viser at mengden av de S-allel spesifikke proteinene i papillacellelaget er størst når knoppen åpner seg (Hinata et al., 1982). Umodne knopper inneholder derimot svært lite slike proteiner, men mengden øker frem til knoppåpning. Dette er årsaken til at det lar seg gjøre å selvbestøve *Brassica*-planter ved knopp-pollinering.

I en homozygot kålplante er det bare ett S-allel som utøver virkning. Intensiteten av inkompatibilitetsvirkningen kan være svak, middels eller sterk.

Når en tar til med et F₁-hybridprogram er det vanlig å begynne med en seleksjon for agronomiske karakterer i en utgangspopulasjon. En slik seleksjon vil resultere i en tilfeldig seleksjon for S-alleler. Individuelle planter selektert fra en populasjon er som oftest heterozygote for de to S-allelene.

De selekterte plantene blir deretter selvbestøvet ved knopp-pollinering. Etter

en generasjons selvbestøvning vil en heterozygot kålplante med genotypen S2S8 spalte i 25% S2S2, 50% S2S8 og 25% S8S8.

Når en har innavlet en kålplante i en generasjon kan en ta til med å undersøke styrken av selvinkompatibiliteten. Det gjøres ved at en ved neste generasjons selvbestøvning, i tillegg til vanlig knopp-pollinering, selvbestøver noen åpne blomster. Dersom det fra de selvbestøvede åpne blomstene utvikler seg frø viser det seg at planten er selvkompatibel og uegnet i et F₁-hybrid program.

Det tar forholdsvis lang tid fra selvbestøvning av åpne blomster til en kan undersøke om det er frø i skulpene. Det er derfor utviklet en raskere metode for å undersøke selvinkompatibilitet på. Metoden går ut på at fruktemnene blir utbløtt i 60% NaOH og farget med anilinblått dagen etter at blomstene er pollinert. Deretter blir fruktemnene klemt ut på et objektglass. Anilinblått akumuleres i pollenet og pollenslangene. Derfor kan en med et fluorescensmikroskop studere pollenet og eventuelt voksende pollenslanger mot en ellers usynlig bakgrunn av plantevev.

På grunn av visse problemer med selvinkompatibilitet i kålvekster er det et utbredt ønske å kunne bruke cytoplasmatisk hannsterilitet i frøavl av F₁-hybrider.

I arten *B. oleracea* er det påvist genetisk hannsterilitet i brokkoli, rosenkål, hodekål og blomkål som nedarves av et enkelt recessivt gen (ms). ms-Genene er forskjellige i de enkelte vekstslagene.

Cytoplasmatisk hannsterilitet ble påvist første gang i korsblomstfamilien i 1968 (Shiga, 1980). I Japan ble det funnet en hannsteril reddik der steriliteten nedarves av et samspill mellom homozygote recessive gener (msms) og cytoplasmaet (S). Denne formen for hannsterilitet kom allerede i 1970-årene til praktisk anvendelse i frøavl av F₁-hybrider i reddik.

Ved hjelp av embryokultur overførte Bannerot et al. (1974) cytoplasmatisk hannsterilitet fra reddik til hodekål. Dessverre viste det seg at cellekjernen fra hodekål ikke fungerte helt bra i reddik cytoplasma. Småplantene utviklet klorotiske blad etter frøbladstadiet.

I bestrebelsene på å overføre resistensgener mot klumprot fra kålrot til hodekål oppdaget Chiang og Crete (1987) at noen av hodekålplantene med kålrot cytoplasma var cytoplasmatisk hannsterile. Foreløbige undersøkelser tyder på at hannsteriliteten er stabil, og det er ikke påvist problemer med klorose. Materiale fra dette arbeidet er under utprøving til frøavl av F₁-hybrider av hodekål i USA.

Kepaløk

I kepaløk benytter en seg av cytoplasmatisk hannsterilitet for å produsere F₁-frø av foreldrelinjer.

Det begynte med at det i 1925 ble funnet en enslig hannsteril plante i populasjonen 'Italian Red'. Jones og Emsweller (1936) oppformerte planten vegetativt og krysset den med andre løk-linjer. Avkommet ble studert for å bestemme nedarvingen av hannsteriliteten. Studiene resulterte i et klassisk arbeide (Jones og Clarke, 1943), der det slås fast at årsaken til hannsteriliteten er et samspill mellom et recessivt gen og en cytoplasmatisk faktor. Hannsteriliteten var bestemt ved en kombinasjon av en cytoplasmatisk faktor S sammen med den homozygot recessive formen av hannsterilitetsgenet msms.

Tabell 2 viser hvorfor cytoplasmatisk hannsterilitet bare kan benyttes dersom en har to linjer med følgende genetiske konstitusjon. Hunnlinjen må være homozygot for Ssms og hannlinjen må være homozygot for Fmsms. Den fertile cytoplasmatiske faktoren F overføres ikke til hunnlinjen gjennom kryssninger. Derfor opprettholder F-cytoplasmaet normal fertilitet i hannlinjen (B- linjen), selv om det ikke gjenoppretter fertiliteten til av-

Tabell 2 Avkom fra forskjellige genetiske og cytoplasmatiske kombinasjoner i krysninger med cytoplasmatisk hannsteril løklinje (Smsms)

| Hannsteril linje (A) | Hannfertil linje (B) | Avkom |
|----------------------|----------------------|---------|
| S ms/ms x | F ms/ms | S ms/ms |
| | F Ms/ms | S Ms/ms |
| | | S ms/ms |
| | F Ms/Ms | S Ms/ms |
| | S Ms/Ms | S Ms/ms |
| | S Ms/ms | S Ms/ms |

kommet i krysninger med hunnlinjen (A-linjen). Andre kombinasjoner av genetiske og cytoplasmatiske faktorer vil gi enten fertilt eller spaltende avkom.

Oppdagelsen av cytoplasmatisk hannsterilitet ble snart planlagt utnyttet i kommersiell frøavl av F₁-hybrider av løk. Som det fremgår av tabell 2 kan en cytoplasmatisk hannsteril linje oppformerer og vedlikeholdes ved å krysse den til en hannfertil linje med genotypen F ms/ms. Metoden ble straks tatt i bruk av løkforedlere både i Amerika, Europa og andre steder i verden.

Senere undersøkelser har vist at både ms-genet og S-cytoplasma er til stede i de fleste løkpopulasjoner.

En forutsetning for at hannsterilitet skal kunne utnyttes i frøavl er at de hannsterile plantene må tiltrekke seg insekter. Van der Meer og Van Bennekom (1972) rapporterte at ved frøavl under glass ble hannfertile planter foretrukket av bier. Derimot kunne de ikke påvise forskjeller ved frøavl på friland. Andre har påvist at det er genetisk variasjon mellom hannsterile linjer i evnen til å tiltrekke seg bier (Carlson, 1974; Williams og Free, 1974).

Gulrot

Oppdagelsen av cytoplasmatiske hannsterile planter i sorten 'Tendersweet' (Welch og Grimboll, 1947) ga muligheter for å produsere hybridfrø på samme måten som i kepaløk. Denne hannsterili-

teten virker på den måten at støvknappene blir brune og pollenet ikke utvikler seg utover mikrosprestediet. Imidlertid har det vist seg at hannsterilitetsformen er noe ustabil og følsom overfor miljøet (Hansche og Gabelman, 1963).

I 1953 ble en såkalt petaloid cytoplasmatisk hannsterilitetsform funnet i vill gulrot (Thompson, 1962). I denne formen utvikler støvknappene seg til kronblad, og hannsterile planter er lette å identifisere ved hjelp av den åpne blomsten. Formen er også mer stabil og utnyttes i dag til praktisk frøavl av hybridsorter.

Den genetiske bakgrunnen for disse to CMS systemene er forskjellig. Cytoplasmafaktorene er forskjellige og reagerer overfor forskjellige restorerger. Mens CMS systemet som er utviklet fra sorten 'Tendersweet' kontrolleres av to komplementære recessive gener, blir den petaloide formen kontrollert av to komplementære dominante gener.

Mens CMS systemet med brune støvknapper forekommer i mange populasjoner er den petaloide formen sjeldnere.

NORSK HYBRIDFOREDLING

Når det gjelder frilandsgrønnsaker kom den første hybridsorten på det norske markedet i slutten på 1950-årene. Det var kepaløksorten 'Superba'. Like etter kom rosenkålsorten 'Jade F₁'. Utover i 1970-årene kom det også en rekke hybridsorter av hodekål på markedet. I de siste årene er det også kommet hybridsorter av gulrot og blomkål.

Mens åpenpollinerte kepaløksorter har vist seg konkurransedyktige med hybridsorter, ble de nye hybridsortene innen kålvekster raskt populære.

I tillegg til å være ensartet viste de nye vinterkålsortene seg å være overlegne når det gjaldt avlingsevne, lagringsevne, farge og styrke mot sprekkning.

I dag er mesteparten av vinterkål-dyrkingen i Norge basert på utenlandske hybrid-sorter, men fortsatt dyrkes norske åpenpollinerte sorter som vinterkål i Trøndelag og Nord-Norge.

Fremtil det siste har man her til lands oppfattet hybridforedling som meget ressurskrevende. Særlig har man ansett de langvarige innavlsprogrammene som arbeidskrevende. Dessuten har man sett på hybridfrøavl som vanskelig. Systemene med selvinkompatibilitet og hannsterilitet har vært ansett som besværlige.

En skal heller ikke stikke under en stol at det i norske foredlingskretser har vært en konservativ holdning til hybridforedling. Mange har lenge ment at man ved seleksjon kan forbedre de norske sortene. Videre har det vært hevdet at frøprisen på hybrid-sorter er så høy at dette vil minske interessen fra dyrkere til å bruke hybrid-sorter.

Dersom en også i fremtiden skal opprettholde norsk foredling av hodekål er norske foredlere nødt til å ta til med hybridforedling. Nyere norsk forskning viser at en nå kan lage homozygote planter ved bruk av støvknapp og mikrosprekultur.

Det er grunn til å tro at den nye teknikken med å lage homozygote planter fra plantenes mikrosporer vil få betydning for hybridforedlingen. Det har vært en viktig del av Norges Landbruksvitenskapelige Forskningsråds bioteknologiprogram å utvikle teknikken for vekster som hodekål, kinakål og kålrot. Metoden fungerer bra innen hodekål og kinakål, og foreløpige resultater tyder på at metoden også vil fungere innen kålrot. Selv om det er forskjell mellom genotypene i evnen i å danne embryoïder synes det som om at det er mulig å oppnå embryoïder fra de fleste genotypene i hodekål og kinakål. Teknikken gjør oss i stand til å lage blomstrende homozygote planter av vinterkål i løpet av 40 uker.

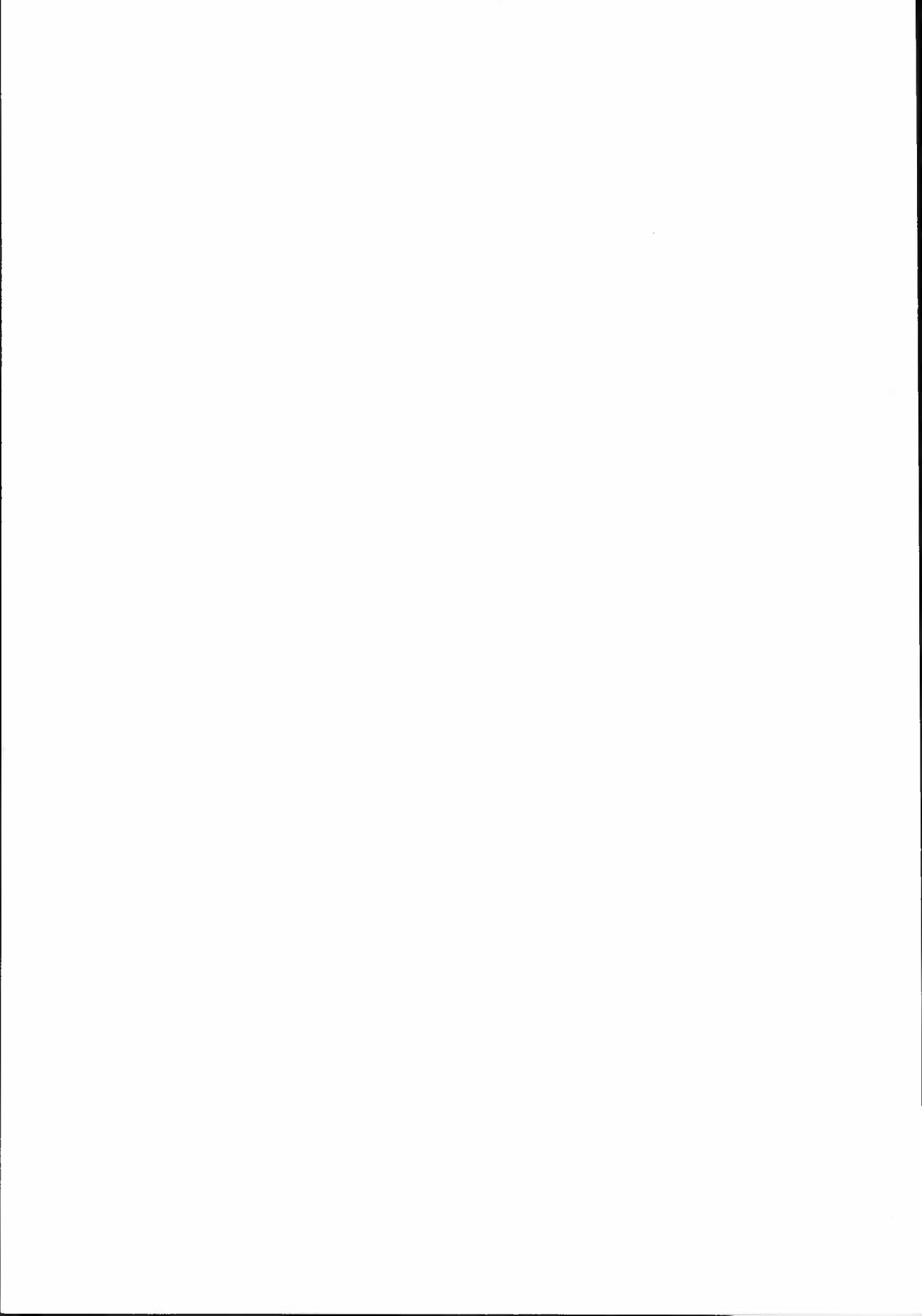
En forutsetning for at en skal kunne bruke metoden er at en har et laboratorium som er fullt utbygd for sterilt

arbeide. En må også ha tilgang til vekst-rom både for donorplanter og for kulturer. Dessuten er det en forutsetning at en har personale som har erfaring i dette arbeidet.

LITTERATUR

- Andersen, S.B., Kristiansen, I. & Farestveit, B. 1990. Carrot (*Daucus carota* L.): In vitro production of haploids and field trials. In *Biotechnology in agriculture and forestry*, Vol. 12, Haploids in crop improvement I (Y.P.S. Bajaj, Ed.), pp 393 - 402. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Bannerot, H.L., Boulidard, L., Cauderon, Y. & Tempe, J., 1974: Transfer of cytoplasmic male sterility from *Raphanus sativus* to *Brassica oleracea*. Proc. Eucarpia Meeting Cruciferae 1974. Scottish Hortic. Res. Inst. Invergowrie, U. K. pp. 52 - 54.
- Campion, B. & Azzimonti, M. T. 1988. Evolution of ploidy level in haploid plants of onion (*Allium cepa*) obtained through in vitro gynogenesis. Proceedings of the 4th *Allium* symposium. 6 - 9 September 1988, 85-89. University of Warwick, U. K.
- Carlson E. C. 1974. Onion varieties, honey bee visitations and seed yield. Calif. Agric. 28: 16-18.
- Chiang, M.S. & Crete, R., 1987: Cytoplasmic male sterility in *Brassica oleracea* induced by *B.napus* - Female fertility and restoration of male fertility. Can. J. Plant Sci. 67: 891-897.
- Dickson, M. H., & Wallace, D. H., 1986: Cabbage breeding. In *Breeding vegetable crops*. 395 - 432. AVI Publishing Company, Inc. Westport, Connecticut.
- Dunwell, J.M., 1986: Pollen and embryo culture as tools in plant breeding. In: *Plant Tissue Culture and Its Agricultural Applications*. Butterworths, London. Ed. L.A. Withers and P.G. Alderson. P. 375 - 404.
- Hansche, P. E. & Gabelman, W. H. 1963: Digenic control of male sterility in carrots, *Daucus carota* L. Crop Sci. 3:383-386.
- Hansen, M., 1990. Anther and microspore culture in chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*). Poster presentasjon ved den 23. Internasjonale hagebrukskongress, Firenze 27/8v-1/9 - 1990.
- Hinata, K., Nishio, T. & Kimura, J. 1982. Comparative studies on S-glycoproteins purified from different S-genotypes in self-incompatible

- Brassica* species. II. Immunological specificities. Genetics 100: 649 - 657.
- Jinks, J. L. 1983. Biometrical genetics of heterosis. I «Heterosis» 1983, 1-47. Springer-Verlag, Berlin.
- Jones, H. A., Clarke, A. E. & Stevenson, F. J. 1944. Studies in the genetics of the onion (*Allium cepa* L.). Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 44: 479 - 484.
- Jones, H. A. & Emsweller, S. L. 1936. A male-sterile onion. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 34: 582-585.
- Jones, H. A. & Clarke, A. E. 1943. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 43: 189-194.
- Keller, W.A. & Armstrong, K.C., 1983: Production of haploids via anther culture in *Brassica oleracea* var *italica*. Euphytica 32: 151 - 159.
- Kojima, A. & Kawaguchi, T. 1988. Dihaploids derived from unpollinated ovule culture of Chinese chives (*Allium tuberosum*). Proceedings of the 4th *Allium* symposium. 6 - 9 September 1988, 212-217. University of Warwick, U. K.
- Lillo, C. & Hansen, M., 1987: Anther culture of cabbage. Influence of growth temperature of donor plants and media composition on embryo yield and plant regeneration. Norw. J. Agric. Sci. 1: 105 - 109.
- Ockendon, D.J., 1985: Anther culture in Brussel sprouts (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*). II. Effect of genotype on embryo yields. Ann. Appl. Biol. 107: 101-104.
- Phippen, C., & Ockendon, D.J., 1990: Genotype, plant, bud size and media factors affecting anther culture of cauliflowers (*Brassica oleracea* var. botrytis). Theor Appl Genet 79: 33 - 38.
- Saimbhi, M. S. & Brar, J. S. 1978. A review of practical use of gametocides on vegetable crops. Scient. Hortic. 8: 11 - 17.
- Shiga, T., 1980: Male sterility and cytoplasmic differentiation. In Brassica crops and wild allies. Biology and Breeding. Japan Scientific Societies Press, Tokyo. pp. 205 - 221.
- Thompson, D. J. 1962: Studies on the inheritance of male- sterility in the carrot, *Daucus carota* L. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 78: 332-338.
- Van der Meer, O. P. Van Bennekom J. L. 1972. Parental lines for onion hybrids. Zaabelangen 26: 225-226.v
- Watts, L., 1980: Flower and Vegetable Plant Breeding. 182 pp. Grower Books London
- Welch, J. E. & Grimball, E. L. 1947. Male sterility in carrot. Science 106: 154.
- Williams, I. H. & Free, J. B. 1974. The pollination of onion *Allium cepa* L. to produce hybrid seed. J. Appl. Ecol. 11: 409 - 417.



Hvordan bør planteforedling og foredlingsforskning organiseres i Norge?

OLE BERNT OLSEN

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Ås

I 1989 markerte vi 100 års jubiléet for jord- og plantekulturforskningen i Norge. Bastian Larsen startet i 1889 lokale markforsøk basert på en vitenskapelig akseptabel metodikk. Dette har blitt utgangspunktet for seinere jubileumsmarkering.

I jubileumboka «Den grønne evolusjon» (SNV et al. 1989) får vi den historiske bakgrunn og oversikt over utviklingen av denne forskningen gjennom de hundre år. Vi får her også en oversikt over arbeidet med foredling av jord- og hagebruksvekster, og hvordan dette har vært organisert.

Denne historikken gir et klart inntrykk av den dominerende plass planteforedling har hatt som arbeidsoppgave og drivkraft, både ved opprettelse og utvikling av Landbrukshøgskolens institutter, og av de første distriktsforsøksgardene.

Det er også lett å se at dagens mønstre i aktiviteter og organisering stort sett er i samsvar med det grunnlaget som ble lagt i utgangspunktet.

I følge dette var - og er - distriktsforsøksgardene - nå forskingsstasjonene - selvstendige aktører, parallelt med høgskolens institutter, og ikke noen forlenget arm av disse. Riktignok har det til dels utviklet seg en naturlig arbeidsdeling, og etter hvert også en utstrakt koordinering gjennom programmer, handlingsplaner, koordineringsutvalg osv. Men det institusjonelle mønster er likevel i hovedsak det samme.

NÅVÆRENDE ORGANISASJONS- MØNSTER OG FOREDLINGS-AKTIVITETER

Planteforedlingen i Norge omfatter i dag: Korn, potet, fôrvekster, grønnsaker, frukt, bær, prydvkster og skogstrær. Virksomheten er i alt vesentlig under statlige institusjoners initiativ og ansvar. Et offentlig engasjement er også dominerende i de nordligste av våre naboland, men med sterkere innslag av halvstatlige og private organisasjonsformer.

En langsiktig og samfunnsnyttig oppgave som planteforedling, må ha et sterkt kommersielt grunnlag for å bli ivaretatt hovedsakelig på privat basis. De nordligste dyrkingsområdene i verdensammenheng har ingen markeder lenger nord som kan være med på å betale regningen, og har normalt også lite å hente fra markedene sørover.

Nye perspektiver i planteforedlingen kan endre dette bildet noe. Det gjelder først og fremst de nye muligheter i foredlingsteknikker, men også i nye mål som er felles over store deler av verden, som f.eks. resistens mot sykdommer og skadegjørere, toleranse for frost og tørke, eller mer effektiv utnytting av næringsstoff. Det kan bli interessant å se om en eller annen industrigigant med allsidig basis, landbrukstilknytning og visjoner på globale miljøforhold - eks. Norsk Hydro - vil komme til å vurdere planteforedling som en utfordring.

De norske planteforedlermiljøene har vel i alt knapt 40 aktive foredlere i 1989, dvs. forskere med kompetanse på planteforedling, og med sin hovedaktivitet knyttet til denne. I dette inngår også utdanningsstipendiater. Hovedaktører er institutter ved NLH og forskingsstasjoner under SFL, med ca. 15 foredlere på hver. Spredningen på institutter og stasjoner er stor. Selv med den nye instituttorganiseringen ved NLH f.o.m. 1990 er 3-4 institutter involvert. Innen SFL har hele 8 stasjoner forskere med foredlerskompetanse og foredlingsaktivitet. Av disse kan SFL Kvithamar i Stjørdal, med ca. 5 aktive foredlere, utvikle seg til et tyngdepunkt, mens de øvrige, etter de forutsetninger som kan legges til grunn i dag, begrenser seg til 1-2 foredlere hver.

De øvrige planteforedlermiljøer, eller medspillere i foredlingsvirksomheten, er knyttet til Statens plantevern, Norsk institutt for skogforskning og til forskergrupper under Norges landbruksvitenskapelige forskningsråd. Det er også foredlerskompetanse knyttet til Norske Felleskjøp.

Det hører med til bildet at ca. 1/3 av foredlerne ved NLH og SFL er tilsatt på prosjekter/programmer finansiert gjennom NLVF eller SEFO (Senter for forskningsoppdrag).

Det institusjonelle - styrende og ressursfordelende - landskap er m.a.o. like mangesidig og komplisert som spredningen av foredlingsmiljøene tilsier. Gjennom organiserte programmer er det likevel etablert brukbare samarbeids- og koordineringsorganer. I første rekke gjelder det NLVF/SEFO's kornforedlingsprogram fra 1975, finansiert av Statens kornforretning og ledet av en forskningssjef. Hovedaktører er Institutt for plantekultur, NLH og SFL-stasjonene Apelsvoll og Kvithamar. Statens plantevern, NLH-instituttene for genetikk og planteforedling og for botanikk, samt en forskergruppe under Universitetet i Oslo, som nå utgjør NLVFs forskergruppe for molekylær plantebiologi ved NLH, er også deltakere.

Innen NLVFs program for grovfôr-forskning fra 1979 er foredlingsaktiviteten en viktig del, med 5 SFL-stasjoner og NLHs Institutt for genetikk og planteforedling som hovedaktører, og med Statens plantevern og flere SFL-stasjoner som viktige deltakere. Hele grovfôrprogrammet ledes av et styringsutvalg og en forskningssjef. I tråd med de naturlige forutsetninger for foredling og utprøving av grasvekster, herunder også gras til grøntanlegg, ligger hovedtyngden i denne aktiviteten på SFL-stasjonene.

For de andre viktigste vekstgruppene blir foredlingsaktiviteten innen grønnsaker og innen frukt og bær forsøkt koordinert gjennom utvalg under h.h.v. SFLs og NLHs ansvar. Denne form for koordinering, uten at særskilte ressurser er til disposisjon, er problematisk. Den fungerer trolig godt som faglig informasjons- og kontaktorgan, og overfor sterkt samarbeidsinnstilte aktører. I konflikt-, prioriterings- og beslutnings-sammenheng er det institusjonelle organ som må tre inn. Dette er et alt for komplisert mønster.

Innen grønnsaker er spredningen av den forholdsvis beskjedne aktiviteten særlig stor, med en viss tyngde på SFLs apparat, men økende aktivitet på celle-/vevskulturteknikker i foredling på denne vekstgruppen gir sentrale NLVF-forskergrupper større tyngde.

Innen frukt og bær er oppgavene delt mellom SFL-stasjoner og NLH-institutter, men med mindre spredning på miljøer enn for grønnsaker og fôrvekster.

Foredling av potet, prydevekster og skogstrær ligger til respektive enkeltinstitutter/institusjoner og gir vel i mindre grad grunnlag for spesielle styrings- og koordineringsproblemer.

På alle områder der dyrkings- og vekstvilkår i ulike deler av landet spiller en betydelig rolle i foredlings- (seleksjons-) og utprøvningsprosessen, spiller samarbeid mellom sentrale institutter og SFL-stasjoner rundt om i landet en viktig rolle fra lang tid tilbake. For

skogstrær har det foreløpig ikke vært noe engasjement ved forskningsstasjonene

Med tanke på utviklingen innen bioteknologi - både celle-/vevskulturteknikk og genmodifisering - er det en nærliggende påstand at slike samarbeidsnett kan og bør få stadig økende betydning.

Har vi så en hensiktsmessig organisering av planteforedling og foredlingsforskning her i landet? Tittelen på denne artikkelen indikerer vel nærmest at svaret må være nei.

Spørsmålet må likevel besvares ut fra eventuelle feil og svakheter ved dagens organisering, i særdeleshet med blick på utfordringer og utviklingstrekk framover. Men det er ikke gitt at organisasjonsendring er svaret på et hvert problem.

Som nevnt ble kortene til organisasjonsmønsteret lagt for nærmere 100 år siden, basert på en målrettet foredlingsaktivitet ved en lang rekke institutter og forsøksgarder uavhengig av hverandre. Dette var i sin tid et politisk og strategisk valg, med sterkt innslag av faglige vurderinger, som riktignok ikke alle var enig i. Det var i startfasen for det første tale om enkle foredlingsmetoder der den utøvende foredlers talent var svært avgjørende. Og det var for det andre stor framgang å hente ut fra eksisterende plantemateriale i de enkelte distrikter, samtidig som tilpasning til distriktets naturforhold og nye driftsmåter var særdeles viktig.

I så måte var også instituttene ved NLH distriktsforsøksgarder.

Endringer i mål, teknikker og metoder, krav til utstyr og kompetanse og til forskningsmiljøenes størrelse m.v., har seinere ikke ført til avgjørende endringer i mønsteret. Det kan skyldes at endringene til nå ikke har vært så altfor store, eller at en allerede etablert virksomhet har en ganske utrolig evne til å overleve.

Noe har likevel skjedd - av dette først og fremst etablering av et spesialinstitutt for genetik og planteforedling

ved NLH i slutten av 1940-årene. Men dette var også det eneste konkrete resultat av et alvorlig forsøk på å skape et nytt organisasjonsmønster. Det skjedde ved en Innstilling IV fra Jordbrukets produksjons- og rasjonaliseringskomité av 1946 om opprettelse av et sentralt planteforedlingsinstitutt. Jeg ser ikke noen grunn til å prøve å lage et bedre resymé av innholdet og forslagene enn det som er gitt i Innstillingen om Programforskningen i jord- og plantekultur (NLVF 1970). Det lyder slik:

INNSTILLING IV FRA JORDBRUKETS PRODUKSJONS- OG RASJONALISERINGSKOMITE AV 1946 OM OPPRETNING AV ET SENTRALT PLANTEFOREDLINGSINSTITUTT (OSLO 1948)

Ved kongelig resolusjon av 7. juni 1946 ble det nedsatt en komité som skulle "komme med forslag til retningslinjer for landets jordbrukspolitik". Denne komitéen kom også inn på landbruksforskningen.

Komitéen mener at innen bl.a. planteforedlingen var "forskningen tidligere ikke drevet så omfattende som ønskelig kunne være". For å utrede dette spørsmål, ble det i mars 1947 oppnevnt et ekspertutvalg bestående av professor H. Wexelsen, formann, professor Erling Eide og professor, dr. A.H. Bremer. Professor Ø. Nissen (dav. assistent) var utvalgets sekretær. Utvalget avgav sin innstilling om opprettning av et sentralt planteforedlingsinstitutt i juni 1947.

Jordbrukets produksjons- og rasjonaliseringskomité fulgte forslaget fra ekspertutvalget om at det skulle opprettes et sentralt planteforedlingsinstitutt med følgende 4 seksjoner:

1. Seksjon for genetik og generell foredling.
2. Seksjon for foredling av jordbruksvekster.

3. Seksjon for foredling av hagebruksvekster.
4. Seksjon for foredling av skogstrær.

Ekspertutvalget har bl.a. vært inne på forholdet mellom sentralinstituttet og det lokale foredlingsarbeid og hevder følgende: "Så ulike som vekstvilkårene er i vårt land, er det behov for et betydelig lokalt foredlingsarbeid. Men dette er slett ikke like stort for alle vekster. Foredlingen med poteter og rotvekster kan uten skade utføres på ett sted for hele landet med prøving av sorter og stammer på alle stasjoner. Disse foredlingsgrenene bør derfor i sin helhet legges til sentralinstituttet. For kornartene er behovet for lokal foredling noe forskjellig. Det er størst for havre og bygg, som har det videste dyrkingsområdet. For kveite kan nok det meste av arbeidet utføres ved sentralinstituttet under forutsetning av at et rikelig linjeutvalg blir prøvd ved lokalstasjonene. For alle kornarter gjelder det at en del av arbeidet som kryssing, opparbeiding av populasjoner og et foreløpig utvalg kan utføres ved sentralinstituttet.

For eng- og beitevekster - og i det hele tatt for alle overvintrende vekster - er behovet for lokal foredling størst fordi de er mer avhengig av og reagerer sterkere på ulike vekstvilkår. Men foredlingsteknisk er disse vekster de vanskeligste å arbeide med, de krever foredlere som har spesialisert seg i den spesielle teknikk som de enkelte vekster krever, det kreves rikelig arbeidshjelp og godt teknisk utstyr. Det er ikke mulig å få alle lokale stasjoner utstyrt med dette, og oppgaven kan ikke løses på annen måte enn ved et samarbeid mellom et velutstyrt sentralinstitutt og de lokale stasjoner.

Foredling av grønnsak-, frukt-, bær- og blomsterplanter bør utføres ved et sentralinstitutt. Gjennomprøving av de vunne resultater utføres ved hjelp av forsøksstasjonene i hagebruk, ved fagskoler og delvis hos interesserte dyrkere.

Videre har ekspertutvalget vært inne på spørsmålet om "den oppgave som Åkervekstforsøkene har som distriktsforsøksstasjon for Sør-Østlandet". Utvalget foreslår: "At instituttet (det sentrale planteforedlingsinstitutt) overtar denne oppgave, idet det opprettes en forsøkslederstilling for forsøk på spredte felter. Hvis det opprettes en egen distriktsforsøksstasjon for Sør-Østlandet, må denne overta plantekulturforsøkene i dette distrikt, men det må da organiseres et nøye samarbeid mellom sentralinstituttet og distriktsforsøksstasjonen m.h.t. sortsprøvingen".

Forslagene til opprettelse av et sentralt planteforedlingsinstitutt ble drøftet av de formelle organer ved Norges landbrukshøgskole. Seksjon I ble realisert gjennom opprettelsen av Institutt for genetik og planteforedling. For de øvrige seksjoner ble retningslinjene at de skulle gå inn i arbeidet ved Institutt for blomsterdyrking og veksthusforsøk, Institutt for grønnsakdyrking, Institutt for fruktdyrking og fruktkonservering, Institutt for plantekultur og Det norske Skogforsøksvesen.

Om innholdet kan en vel i dag si at de lokale forskingsstasjonene har fått en noe større selvstendig foredlingsaktivitet, spesielt på engvekster, grønnsaker, frukt og bær, enn det som er skissert. Dette naturlig nok som en av følgene av at innstillingen, på ett punkt nær, ikke ble fulgt opp.

Det kan synes å ha liten hensikt å fantasere over årsakene til at forslagene fikk så lite gjennomslag. Dette i motsetning til andre forslag fra denne store og faglig/politisk tunge komitéen, som førte til etablering av bl.a. Norges landbruksøkonomiske institutt og Landbruksteknisk institutt. Det er nærliggende å trekke den slutning at teknikk og økonomi var de virkelig store temaer i den tidlige etterkrigstiden. Teknisk rasjonalisering, opprusting av produksjonsapparatet etter mange års slitasje og mangler, nydyrking for økning av

produksjonspotensialet, var den tids satsingsområder. Tankegangen var vel at planteproduksjonskunnskapene og plantematerialet har vi - det gjelder bare å sette disse i system til økonomisk bedre resultat.

En annen årsak kan ligge i det forhold en i dag registrerer med en viss beundring - at det oppnevnte ekspertutvalget brukte under 4 måneder på å lage sin uttalelse. Det var riktignok lenge før institusjonsdemokratiseringens glansperiode, men kan det ha blitt for lite tid til motivering og modning, og har det vært for liten institusjonsdannende tyngde bak forslagene? Til syvende og sist er de enkle og nære personlige og institusjonelle interesser, som nær sagt uansett tenderer til å motvirke endringer, svært utslagsgivende faktorer.

Opprettelsen av et institutt for genetik og generell planteforedling var likevel et betydelig framskritt, selv om det i praksis kom til å bety at også dette instituttet beveget seg et godt stykke ut i praktisk foredling, med langt på vei en arbeidsdeling med Institutt for plantekultur og de andre produksjonstekniske instituttene. Men i hovedtrekk har instituttet utviklet seg i retning av de oppgaver som lå nærmest opp til et samarbeid med de lokale forskingsstasjonene, som var noe av det innstillingen la opp til, og har således vært en god samarbeidspartner og faglig støtte for disse. Men størst betydning og innvirkning har instituttet hatt for undervisning og kompetanseoppbygging. Dette har vært svært avgjørende for den faglige oppbygging av foredlingsaktiviteten ved forskingsstasjonene, og for at stasjonene har blitt, og vil forbli, viktige ledd i praktisk, målrettet foredlingsarbeid, og i formidling av kunnskaper og teknikker fra mer grunnleggende foredlingsaktivitet. Instituttet har også bidratt sterkt til forskerutdanning og kompetanseutvikling gjennom et nordisk samarbeid.

NLVFs kornforedlings- og grovfôrprogrammer er f.t. begge under ekstern evaluering. Dette kan gi støtet til en re-

vurdering av mål og midler i planteforedlingen på disse viktige områdene. Men når utgangspunktet er en vurdering av den virksomhet som har vært i gang, ut fra mål og oppnådde resultater, synes det lite sannsynlig at vurderingene i seg selv legger opp til gjennomgående endringer. Det må i så fall være oppdragsgiverne som legger opp det videre løpet.

NLH har reorganisert sin instituttstruktur. Herunder er organisert et institutt for bioteknologifag (grunnfag), med Institutt for genetik og planteforedling som ett av elementene. Dette er gjennomført innenfor NLHs egne rammer og vurderinger, men vel ut fra en strategisk vektlegging av grunnfagdelen i bioteknologiutvikling i undervisning og kompetanseoppbygging (forskerutdanning).

Konsekvensen må etter alt å dømme bli at praktiske foredlingsoppgaver legges til de respektive produksjonstekniske institutter, dvs. Institutt for plantekultur for jordbruksvekster og Institutt for hagebruk for hagebruksvekster og grøntanleggsplanter. Skogstrær vil som før ligge til Norsk institutt for skogforskning.

Styrking av grunnfagmiljøet kommer noe i klemme ved at botanikken med plantefysiologien er lagt til et annet grunnfagsinstitutt, og således ikke i inngrep med plantegenetik og planteforedling.

Med de eksterne forskergruppene organisert under NLVF for celle- og vevskultur og molekylær plantebiologi, blir organisasjonsmønsteret fortsatt meget komplisert, og det kan synes som om det organisasjonsmessig er oppnådd svært lite. Men en tall-messig og kompetansemessig styrking av foredlermiljøene er jo viktig nok.

FRAMTIDIG ORGANISASJONSMØNSTER

Et framtidig organisasjonsmønster bør utvilsomt ha sitt utspring i framtidsvurderinger av mål og strategier. Etter hvert må visjonene konfronteres med virkelighetens begrensninger, herunder også de som ligger i de tidligere etablerte mønstre. Kost-/nyttevirkninger ved å rive ned og omstrukturere fysisk og mentalt må være med i bildet.

Mine personlige framtidsvurderinger bygger bl.a. på:

Vi står på flere måter ved et av de markerte tidsskille i verdenshistorien. De politiske og mellomfolkelige relasjoner i store deler, og fram for alt i våre nære deler, av verden, kan vise seg å være i nær sagt fullstendig omforming. Hvilke krefter kan her frigjøres for en positiv utvikling?

Dette skjer i mer eller mindre inngrep med en rask utvikling av global forståelse for jordens - naturens og miljøets - begrensede bære- og avkastningsevne. Problemstilling kort sagt - hvordan oppnå velstand og velvære for en absolutt økende befolkningmengde innenfor tiltakende tegn på begrensningens dominerende plass i bildet.

Og endelig - med genteknologien er det gjort et sprang i menneskehetens kunnskapsutvikling. Et løft i kunnskapsnivå som kan medføre kursendring. Slike løft betyr gjerne at det kan utvikles positive eller negative resultater, på kortere eller lengre sikt, på indre eller ytre front. Positive resultater i det ytre kan ha negative sider for menneskets indre verdi og styrke.

Planteforedlere vil naturlig nok påberope seg den moderne bioteknologi som grunnlag for et løft i planteforedlingens resultater, som ikke innebærer stort mindre enn en planteproduksjon med redusert innsats og kostnad, men økt kvalitet og avlingsmengde, og med minimal skade på økosystemet. Kort sagt - å løse verdens matforsyningsproblemer.

Disse vyer - eller forventninger - har dessverre den svakhet at de ikke forklarer eller begrunner det forhold at vi selv ikke i dag klarer å fordele den produksjonen vi allerede har på en rimelig og rettferdig måte. Og de forklarer på ingen måte hvordan en større - og sannsynligvis mer kostbar - produksjon skal fordeles rettferdig, når økonomisk gevinst fremdeles er siktemålet for alle som er involvert i produksjonen.

Vi er i beklagelig mangel av en økonomisk teori og modell som forteller oss hvordan vi skal forene konflikten mellom jordens bærekraft og økonomisk utvikling, med økt produksjon og større velvære, bedre helse og lengre levetid.

Det er også dessverre en illusjon at det over det store og hele skulle gå noen kortvei til bedring av miljø gjennom forbedring av plantemateriale. De alvorlige, altovergripende miljøproblemer må angripes på andre fronter på en håndfast og ressurskrevende måte. Dette betyr i klartekst at bioteknologi og planteforedling - tross de store muligheter de synes å gi for en positiv utvikling og bidrag til menneskesamfunnets velvære - har en relativt lang vei å gå.

Derfor burde strategien være å belage seg på den veien og legge hovedvekten på de langsiktige perspektiver. På kort sikt må en regne med å tape i kampen om både offentlige og private midler for å finne raske løsninger, bortsett fra på spesielle områder.

Om det er mulig å vinne støtte for langsiktige investeringer i bedre forståelse av naturen og dens hemmeligheter, avhenger både av forståelsen av de langsiktige trusler vi står overfor, og av hvor kort vi er kommet i forståelsen av naturens mangfold og mekanismer. I så måte er selv ekspertene for amatører å regne. Mulighetene for å vinne forståelse er igjen avhengig av vår innsats for å oppnå den.

Følgende momenter synes sentrale i den framtidige strategi:

1. Bygg ut det bioteknologiske kunnskapsgrunnlaget - praktiske resultater er viktige, men bør ikke være avgjørende i første omgang.
2. Regn med en sterkt økende og vedvarende interesse for plantebiologisk og -genetisk kunnskap og forståelse - i pakt med vår totale avhengighet av jordens plantebiologiske produksjon (produserende evne).
3. Regn med at mange kunnskapsmiljøer vil utvikle seg på dette området - dels som del av, dels uavhengig av, eksisterende miljøer. Enerett og tradisjonsbindinger er over og ut - også for landbrukets undervisnings- og forskningsinstitusjoners del.
4. Velg allianser som har forståelse for hva saken gjelder og har fundament for solid og vedvarende oppfølging, enten det er offentlig eller privat.

Vi bør ha en planteforedlingsforskning og foredlingsaktivitet framover basert på følgende hovedpillarer:

1. En foredlingsforskning som har solid basis i disiplinorienterte miljøer for kunnskapsutvikling, kompetanseoppbygging, utnyttning av anlegg og utstyrsressurser. Må lokaliseres i sentrale miljøer med tyngdepunkt i grunnfagmiljøer.
2. En foredlingsaktivitet som har tilknytning til aktive produksjonsmiljøer, som er integrert i allsidige miljøer, og som har nærhet til de ulike vekstvilkår, produksjonsformer og produktkvaliteter som sine viktigste ressurser.

Disse to punktene må være i inngrep med hverandre. For å gjennomføre dette trenger vi:

1. Mennesker med kunnskap, interesse, innsikt og nysgjerrighet, intuisjon, oversikt, samfunnssyn.
2. Hjelpemidler, teknikker, utstyr og andre materielle ressurser.
3. Samarbeid, kunnskapsbroer innad i miljøene og mellom miljøer.
4. Resultatorientering kombinert med etisk holdning.

ORGANISERING

Når det gjelder vår norske planteforedlingsforskning og planteforedlingen er organiseringen avhengig av det perspektiv en ser den i. Mine synspunkter er følgende:

1. Planteforedling, med økende innslag av moderne (bioteknologiske) teknikker er et meget viktig område for framtidig forskning i et totalperspektiv.
2. Vårt lands beliggenhet, vekslende vekst- og produksjonsvilkår, og begrenset produksjonsomfang, tilsier at vi må ha vår egen planteforedlingskompetanse og -aktivitet. I fravær av betryggende privat engasjement må den være offentlig. Vi må ha broer over til andre miljøer.
3. En institusjonell organisering må ha som hovedsiktepunkt:

Å skape tyngde og kontinuitet i strategiske vurderinger og oppfølging av disse - i motsetning til å forlenge pågående aktiviteter.

Å skape miljøer som er interessante for skapende medarbeidere og med potensiale både for horisontale og vertikale utviklings- og samarbeidslinjer.

4. Tanken om et sentralt planteforedlingsinstitutt melder seg ut fra dette til fornyet vurdering/revurdering, med følgende momenter innebygd:

1. Genetikk og generell foredling som grunnfag innenfor NLHs grunnfaglige instituttstruktur for undervisning, kompetanseoppbygging og grunnleggende forskningsarbeid. Forbindelser til nordiske og andre norske grunnfagsmiljøer.
2. Sentralt planteforedlingsinstitutt for målrettet planteforedlingsforskning og praktisk foredlingsaktivitet. I dette inngår de relevante forskergruppene som nå er organisert under NLVFs bioteknologiprogram. Begrunnelse i større og mer slagkraftig fagmiljø, metodeutvikling, utstyrsutnyttning, sterkere samarbeidspartnere, forskningsstrategisk potensiale m.v. Om instituttet bør ligge innen- eller utenfor NLH er neppe avgjørende, men aktiviteten er ikke åpenbart en naturlig del av NLHs primære oppgaver. Ved omfordeling av fysiske ressurser synes det heller ikke å være avgjørende hindringer for en etablering utenfor.
3. Desentral planteforedlingsaktivitet med kunnskapsbroer til populasjonsgenetikk, cytogenetikk, celle-/vevskultur m.v. knyttet til SFLs forskningsnettverk. Også broer til andre universitets- og høgskolemiljøer, og til utenlandske samarbeidspartnere.

KONKLUSJON

Organisasjonsmønsteret betyr i seg selv ikke allverden. Betydningen avhenger i stor grad av ambisjonsnivået for framtiden.

Hvis vi tar sjansen på en revurdering, er det i realiteten 2. gang i løpet av 100 år. Det synes ikke for mye.

Det kan være grunn til å minne om at hastverk og raske løsninger kanskje ikke fremmer enighet om hva det skal bli til.

På den annen side er bruk av tid heller ingen garanti for at løsningen blir best mulig.

Det viktigste er om forslaget til løsning er en helhet, om det er logisk og framtidsrettet, og om det sannsynliggjør bedre resultater og mer effektiv bruk av ressurser. I så fall mangler bare en avgjørelse, som måtte ligge til en ledelse for norsk landbruksforskning. Har vi det?

LITTERATUR

NLVF - Norges landbruksvitenskapelige forskningsråd - 1970. Innstilling om programforskningen i jord- og plantekultur. Oslo.

SNV - Det Kgl. Selskap for Norges Vel, Norges landbrukshøgskole, Statens forskingsstasjoner i landbruk og Landbrukets Forsøksringer - 1989. Den grønne evolusjon - Jord- og plantekulturforskning i 100 år. 179 s. Oslo.

Selskapet for Norges Vels betydning for utnytting av foredlingsmateriale i kryssbefruktende vekster

RAGNAR HILLESTAD

Selskapet for Norges Vel, Hellerud

Selskapet for Norges Vel (SNV) har lange tradisjoner når det gjelder å skaffe best mulig frø som passer for våre klimaforhold. Allerede i det forrige århundre ble det delt ut frø til bøndene for at de skulle forstå betydningen av god såvare. Det lå ikke planmessig foredlingsarbeid bak disse tiltakene, men det viste at en var klar over at det var stor forskjell på såfrø, og at det var viktig å få best mulig vare.

Det er først i dette århundre at arbeidet ble mer systematisk og planmessig. SNVs Planteavlutvalg ble opprettet i 1906, og det fikk stor betydning for utvikling av frøavl i Norge. I 1907 ble det ansatt vandrelærer i frøavl og frørensing.

Allerde i 1909 kom den første stamsædavl i gang, og de første stamsædgardene ble etablert omkring 1920. Vandrelærerstillingen ble seinere omgjort til konsulent- og landskonsulentstilling og ble opprettholdt i SNV fram til 1967. Da ble den overført til Landbruksdepartementet som statskonsulentstilling. Det er ingen tvil om at denne stillingen har hatt meget stor betydning for utviklingen av frøavlsaken her i landet.

I 1947 kjøpte SNV Hellerud gard i Skedsmo. Det var tanken at den skulle bli en sentral eliteavlsgard for hele landet og arbeide med alle slags jordbruksvekster. Oppformering av korn var imidlertid i god gjenge andre steder, så fra starten av var det bare poteter og

rotvekster som det ble arbeidet med. Virksomheten med poteter ble avviklet i 1961, mens arbeidet med rotvekster fortsatte. Som ny oppgave tok en i 1962 opp arbeidet med frøavl av eng- og beitevekster. Øverland gård i Bærum som SNV overtok i 1942, ble etter hvert også koblet inn i frøavlsarbeidet.

Utover i 1960- og 1970-årene var det frøavlsarbeidet med eng- og beitevekster som utgjorde det vesentlige av virksomheten. Den norske engfrøavlens omfang fra tidligere bare timotei og rødkløver. Med den omlegging som fant sted i jordbruket, med mer ensilering og dermed tidligere og flere gangers høsting, ble det økende interesse for andre grasarter enn timotei. For disse var det overhode ingen frøavl her i landet. Vi var helt avhengig av import, og brukte i stor grad sorter som var dårlig tilpasset vårt klima. Virksomheten på Hellerud la betydelig vekt på å få igang frøavl her i landet av et større antall grasarter, først og fremst engsvingel og hundegras, men også andre arter kom til etter hvert.

Opprettelse av Stamsædsentralen

Frøavl er videreføring av foredlingsarbeide, og det egentlige foredlingsprogram er ikke avsluttet før en kan skaffe tilstrekkelig med såvare av vedkommende sort.

Fra flere hold ble det i 1970-årene uttrykt ønske om en sterkere og mer velorganisert utbygging av elite- og stam-

sædavlens av frø som utføres med offentlige midler. Virksomheten foregikk for tilfeldig, og det var et klart behov for bedre styring av dette arbeidsområdet. Statens planteavlsråd nedsatte i mai 1977 et utvalg til å utrede saken, og innstilling ble avgitt i februar 1978.

Utvalget foreslo at det på Hellerud forsøks- og eliteavlsgard skulle bygges ut en stamsædsentral for hele landet. I tillegg til frø av eng- og beitevekster, ble det foreslått at sentralen også skulle ta seg av frø til grøntanlegg, rotvekstfrø og frø av diverse grønnsakslag.

Stamsædsentralen skulle ha følgende oppgaver:

- Avle stamsæd på egne eiendommer og hos kontraktavlere.
- Motta elitefrø fra foredlingsinstitusjonene og i nødvendig grad selvsengjeres i eliteavl.
- Foreta tørking, rensing og lagring av frø og distribuere dette til frøfirmaene.

Det ble også redegjort for utbyggingsbehovet ved etablering av en stamsædsentral. Det omfattet personale, bygning for behandling og lagring av frø, teknisk utstyr og kostnader til investering og drift.

På grunn av årlige svingninger i frøavling, er det ikke mulig å planlegge en nøyaktig produksjon for hvert år framover. Hvis det antatte behov til enhver tid skal dekkes, er det nødvendig med overliggende lagerbeholdninger. Det var derfor behov for større lagerkapasitet enn det årlige forbruk, og det ble foreslått et lager for minst to års behov. For noen frøpartier vil det også være aktuelt med lengre tids lagring. Lageret skulle utstyres med kjøle- og fryserom.

Den opptrapping og organisering av frøavlensarbeidet som her ble foreslått, var en videreføring av et arbeide som SNV hadde drevet på Hellerud i lange tider. Virksomheten ville imidlertid komme

inn i mer ordnede og organiserte forhold, og omfanget ville bli større enn tidligere.

I tillegg til selve frøproduksjonen ble det foreslått at en skulle videreføre forsøksarbeide i engfrøavl, og en skulle ta opp forsøksarbeide i frøteknologi. Stamsædsentralen skulle også brukes som opplæringssted i frøavl, frørensing og annen frøbehandling.

Forslaget fikk meget rask behandling i forskjellige organer og det var full enighet om utbyggingsbehovet. I januar 1980 ble det inngått skriftlig avtale mellom Landbruksdepartementet og Selskapet for Norges Vel om drift av Stamsædsentralen. Ny bygning for frøbehandling var ferdig i oktober 1980. Investeringen var totalt på 5,6 mill. kroner.

Stamsædsentralens utvikling

Det skal i det følgende gis en oversikt over utviklingen av frøproduksjonen for de vekstgruppene som det arbeides med.

Gras og kløver

Dette er den viktigste vekstgruppen, og den har også det største omfanget. Frøavlensarbeidet med gras og kløver startet opp, som tidligere nevnt, på Hellerud i 1962 og øket jevnt utover i 1970-årene.

Alle godkjente sorter fra offentlige foredlingsinstitusjoner dekkes av Stamsædsentralen. Frøavlensarbeidet omfatter for tiden 17 godkjente sorter i 7 grasarter og 2 kløverarter. I 1980 omfattet frøavlensarbeidet 12 godkjente sorter i 8 arter. Artene er for tiden: Timotei, engsvingel, hundegras, engrapp, engkvein, rødsvingel, bladfaks, rødkløver og alsikekløver. I tillegg til de godkjente sortene, har en frøavl av flere foredlingspopulasjoner som foreløpig er på utprøvningsstadiet. Her er også artene engrevehale og strandrør med, og av disse har en foreløpig ikke godkjente sorter. En har også prøvedyrking med frøavl av kaukasiske strekbelg (*Galega orientalis*).

Tabell 1 viser utviklingen i produksjonen og levering av stamsæd.

Oppformering av de norske engvekstsortene foregår stort sett i tre

Tabell 1. Stamsædsentralens produksjon av elite og stamsæd i gras og kløver og levering til frøfirmaene og andre. Frømengder i kg

| År | Produksjon | Levering |
|------|------------|----------|
| 1980 | 14 128 | 9 755 |
| 1981 | 20 041 | 17 801 |
| 1982 | 35 605 | 16 397 |
| 1983 | 35 737 | 21 554 |
| 1984 | 25 249 | 16 859 |
| 1985 | 20 160 | 10 280 |
| 1986 | 17 802 | 12 512 |
| 1987 | 11 316 | 18 991 |
| 1988 | 17 671 | 14 845 |

generasjoner med en generasjon i hver av klassene: elite, stamsæd og bruksfrø. Det er viktig at det går kortest mulig tid med færrest mulig generasjoner fra foredlingsarbeidet er utført og til bruksfrø er å få kjøpt. Det er kjent at hver generasjon av oppformeringer kan redusere avlingspotensialet i større eller mindre grad avhengig av den foredlingsmetode som er brukt.

Eliteavlen foregår primært ved foredlingsstasjonen eller i område med tilsvarende klima. Stamsædavlen foregår også med visse geografiske begrensninger, og sorter fra Nord-Norge blir f.eks. ikke stamsædavlet lenger sør enn i Trøndelag. Bruksfrøavlen foregår i Sør-Norge og hovedsaklig på Østlandet.

Etter at det i 1970-årene var en konstant mangel på bruksfrø av de norske sortene, fikk vi en sterk økning av engfrøavlen i 1980-årene, og Stamsædsentralen leverte økende mengder fram til og med sesongen 1983. I tillegg til sterk økning i frøarealene, var det samtidig også flere gode avlingsår. For noen sorter ble det overproduksjon, og det var nødvendig å redusere frøarealene av bruksfrø og behovet for stamsæd ble tilsvarende redusert. Fra 1987 har det igjen vært økning i etterspørselen etter stamsæd.

I 1988 var det igjen en nedgang i levert kvantum stamsæd. Dette skyldtes ikke etterspørselen som fortsatt var stigende, men det forhold at vi ikke kunne dekke frøfirmaenes behov for bestemte sorter. Som eksempler kan nevnes Salten engsvingel hvor etterspørselen økte betydelig raskere enn antatt og Pradi rød-kløver hvor frøavlen i 1987 ble helt mislykket. Også av noen andre sorter hadde vi for lite stamsæd på grunn av mislykkede avlinger og andre årsaker.

Stamsædsentralen skal dekke et bestemt behov og markedet er begrenset. Planlegging av produksjonsomfanget er meget viktig. En har nå god frøstatistikk for de fleste artene og sortene med tilfredsstillende oversikt over markedets behov, men det kreves stor påpasselighet slik at en fanger opp endringer i arts- og sortsvalg på et tidlig tidspunkt.

I tillegg til levering av stamsæd til frøfirmaene har Stamsædsentralen levert en del frø som bruksfrø. Det er overliggende beholdninger som det er aktuelt å kvitte seg med på grunn av unødig stor lagerbeholdning, fordi etterspørselen etter sorten har avtatt eller fordi frøkvaliteten ikke har holdt kravene til stamsæd.

Frøavl av foredlingsmateriale som ennå er på utprøvningsstadiet, er også en viktig oppgave for Stamsædsentralen. Dette arbeidet foregår i nært samarbeid med foredlingsstasjonene.

Rotvekster

Ansvar for organisering og gjennomføring av hele rotvekstfrøavlen her i landet ble overtatt av Stamsædsentralen i 1982. Tidligere hadde en bare ansvaret for eliteavlen. Aust-Agder frøavlerlag hadde ansvaret for den videre frøavlen og ordnet med avtaler og direkte levering til frøfirmaene. Denne ordningen viste seg å være vanskelig å opprettholde, og rotvekstfrøavlerne støttet fullt ut planen om å få ansvaret for frøavlen overført til Stamsædsentralen. De fikk da bare en mottaker som var godt utbygd med renseutstyr og lagerkapasitet. Frøavlen

av rotvekster har lange tradisjoner i Aust-Agder, og avlen er opprettholdt i dette distriktet.

Omfanget av rotvekstfrøavl er strengt regulert. De årlige utleggsarealene vedtas av Statens planteavlslråd etter forslag fra Stamsædsentralen som tegner kontrakter med dyrkerne. Det er utarbeidet nye utfyllende bestemmelser for statskontrollert produksjon og godkjenning av rotvekstfrø gjeldende fra 1.4.1988 og Stamsædsentralens oppgaver og plikter er der klart definert.

I rotvekstfrøavl hvor frøbehovet for de enkelte sorter er lite, trengs det bare en generasjons frøavl etter eliten. Stamsæd og bruksfrø blir derfor identisk.

Rotvekstfrøavl omfatter kålrot og nepe og for tiden er det 7 godkjente sorter. Tabell 2 viser omfanget av produksjonen og levering til frøfirmaene.

Tabell 2. Norsk frøavl av kålrot og nepe og levering til frøfirmaene. Frømengder i kg

| År | Total produksjon | Herav godkjent | Levering til frøfirmaene |
|------|------------------|----------------|--------------------------|
| 1983 | 17 931 | 13 240 | 7 297 |
| 1984 | 3 524 | 1 464 | 6 128 |
| 1985 | 7 110 | 4 527 | 5 059 |
| 1986 | 964 | 649 | 3 856 |
| 1987 | 9 579 | 6 633 | 3 513 |
| 1988 | 273 | 273 | |

Avlingene varierer sterkt fra år til år. Noe av dette skyldes forskjellige utleggsarealer, men hovedårsaken er den usikkerhet som alltid følger med frøavl av rotvekster. I noen tilfelle går hele arealet ut på grunn av overvintringsskader. For tiden er de årlige utleggsarealene på 50-60 dekar, og det skulle normalt gi en avling på 7-9 tonn. På grunn av den store usikkerhet med frøavl av rotvekster er det helt nødvendig med tilstrekkelig reservelager for å dekke frøbehovet til enhver tid.

Som det går fram av tabellen, er det en forholdsvis stor andel av produksjonen som ikke er godkjent. Hovedårsaken til dette er for lave spireprosent i mange partier. Det gjøres betydelige anstrengelser for at frøet skal skades minst mulig under høstingen, men skurtreskeren må nok ta det meste av skylden for redusert spireevne. Fra og med 1988 er kravene til spireevne redusert til 85% mot tidligere 90%. Det vil antakelig medvirke til at større andel av produksjonen blir godkjent.

Etterspørselen etter rotvekstfrø har i det alt vesentlige blitt dekket siden 1983. Leveringene omfatter frø både til fordyrking og matrottdyrking. Tabellen viser at det har vært en jevn nedgang i frøbehovet i hele perioden, og forbruket er mer enn halvert i løpet av de siste 6 årene. Arealene av rotvekstdyrking har imidlertid ikke endret seg vesentlig i denne tiden. Den viktigste årsaken til mindre etterspørsel etter frø ligger i at såings- og etableringsmåten har blitt endret. Det brukes stadig mindre såmengder, og ved planting av kålrot som også har fått stor utbredelse, blir frøbehovet betydelig redusert.

Såing på friland med presisjonsmaskiner og plantetiltrekking i pottes krever stadig mer ensartet frø, og Stamsædsentralen leverer ekstra størrelses-sortet frø etter firmaenes bestillinger. Det arbeides også med å sikre ekstra god spireevne ved å bruke mer skånsomme høstemetoder enn skurtresker.

Hodekål

Foredling og frøavl av hodekål har lange tradisjoner her i landet, og det har i stor grad foregått ved privat initiativ. Vi har hatt mange interesserte gartnere og hageamatører som har nedlagt et stort arbeide i utvalg av hodekålssorter tilpasset forskjellige brukstider og klimasoner i vårt land. På den måten fikk vi en hel rekke sorter som dekket de forskjellige behov i de fleste distrikter, og frøavl hadde til dels betydelig omfang.

Etter at det i lengre tid hadde vært arbeidet for å få en bedre organisering av den norske grønnsakfrøavlen, overtok Stamsædsentralen høsten 1983 ansvaret for kålfrøavlen. Vi har for tiden 15 godkjente norske kålsorter. Av disse eies 4 av Statens forskingsstasjoner Kvitthamar og Landvik. De øvrige er private. Frøavlen foregår hos 10-12 private dyrkere og dessuten ved noen offentlige institusjoner. Alt frøet blir levert til Hellerud for rensing og sortering og blir deretter levert til frøfirmaene i henhold til deres bestillinger.

Tabell 3 viser omfanget av kålfrøavlen og levering til frøfirmaene.

Etterspørselen fra frøfirmaene har stort sett blitt dekket fullt ut for alle sortene.

Den årlige omsetningen av kålfrø her i landet ligger på rundt 600 kilo. Da Stamsædsentralen overtok organisering og omsetning av kålfrøavlen, dekket norske sorter vel tredjeparten av markedet, resten var importert. Seinere har den norske andelen stadig gått nedover og er nå nede i 10-15% av markedet. Det er meget sterk konkurranse fra utenlandske foredlede sorter, særlig F₁-hybrider som hovedsakelig kommer fra Nederland. Disse sortene får stadig større utbredelse her i landet. Hvis norske sorter igjen skal øke sin andel av kålfrøomsetningen, kreves det en betydelig foredlingsinnsats her i landet.

Det er imidlertid et lyspunkt i tidlig-kålsorten Ladi fra Landvik forskingsstasjon. Den opprettholder en god etterspørsel og er dominerende blant tidlig-kålsortene.

På samme måten som i rotvekstfrøavlen, er det også i kålfrøavlen noen frøpartier som ikke blir godkjent. Årsaken til dette er hovedsakelig for lav spireevne. Når det er en kjølig og nedbørrik sommer, kniper det med at kålfrøet blir tilstrekkelig modent, og resultatet er ofte lav spireevne.

Tabell 3 har også med levering av frø til frøfirmaene for sesongen 1989. Dette er pr 1. mai, men det er lite trolig at det kommer nevneverdig frøbestillinger etter den tiden.

Kepaløk

Løkfrøavl er en ny produksjon her i landet. Som resultat av planteforedling ved Landvik forskingsstasjon har vi fått to godkjente løksorter. Frøavl av løk har derfor blitt aktuelt. Det kom så smått i gang i 1982 med et frøfirma som ansvarlig for produksjonen. Etter henstilling fra Statens planteavlslråd overtok Stamsædsentralen ansvaret for organisering og gjennomføring av løkfrøavlen fra og med avlingsåret 1987. Frøavl av våre løksorter i utlandet har også blitt prøvd, men det er bestemt at frøavlen i fremtiden skal foregå her i landet.

Tabell 3. Norsk frøavl av hodekål og levering til firmaene. Frømengder i kg

| År | Total produksjon | Herav godkjent | Levering til frøfirmaene | |
|---------------|------------------|----------------|--------------------------|------------|
| | | | Totalt | Herav Ladi |
| 1983 og tidl. | 667 | 611 | | |
| 1984 | 187 | 168 | 234 | 22 |
| 1985 | 194 | 117 | 227 | 38 |
| 1986 | 233 | 193 | 115 | 21 |
| 1987 | 88 | 82 | 85 | 17 |
| 1988 | 97 | 97 | 104 | 18 |
| 1989 | | | 66 | 26 |

Frøavl av løk er noe mer komplisert enn for de fleste andre vekster. Det må produseres stikkløk og morløk før selve frøavlens, og fra såing til en har nytt frø tar det vanligvis 3 år.

Omsetning av løkfrø i Norge og andelen norske sorter går fram av tabell 4.

Tabell 4. Omsetning av løkfrø i Norge

| År | I alt kg | Herav norske sorter | |
|------|-------------|---------------------|------------------|
| | | Kg | % av omsetningen |
| 1985 | 1 790 | 521 | 29,1 |
| 1986 | 2 022 | 505 | 25,0 |
| 1987 | 2 389 | 185 | 7,7 |
| 1988 | - | 198 | - |
| 1989 | - | 437 | - |

Det totale forbruk av løkfrø her i landet ligger på 1800-2000 kg årlig. Frøavlens av

norske sorter har vært varierende gjennom årene. Noe av årsaken har vært sykdomsangrep på morløken som har gjort at frøarealene har blitt mindre enn opprinnelig planlagt. Noe av omsetningen av norske sorter i 1985 og 1986 var frø som var avlet i utlandet, men de seinere årene har det bare blitt omsatt frø avlet i Norge. Noen få enkeltpartier av norskavlet løkfrø har ikke blitt godkjent på grunn av lav spireevne.

Det er skarp konkurranse på løkfrømarkedet fra utenlandske foredlingsstasjoner, og det framtidige behov for frø av norske løksorter er noe usikkert. Men det er planer om en gradvis utvidelse av frøavlens. Alt frøet som hittil er produsert av våre sorter, er det funnet avsetning for.

Løkfrøavlens foregår på Øverland og hos 7 kontraktavlere på Østlandet og Sørlandet. For å få skikkelig utviklet frø, trengs det mer varme enn vi har ved



Bilde 1. Fra frørenseriet ved Stamsædsentralen på Hellerud

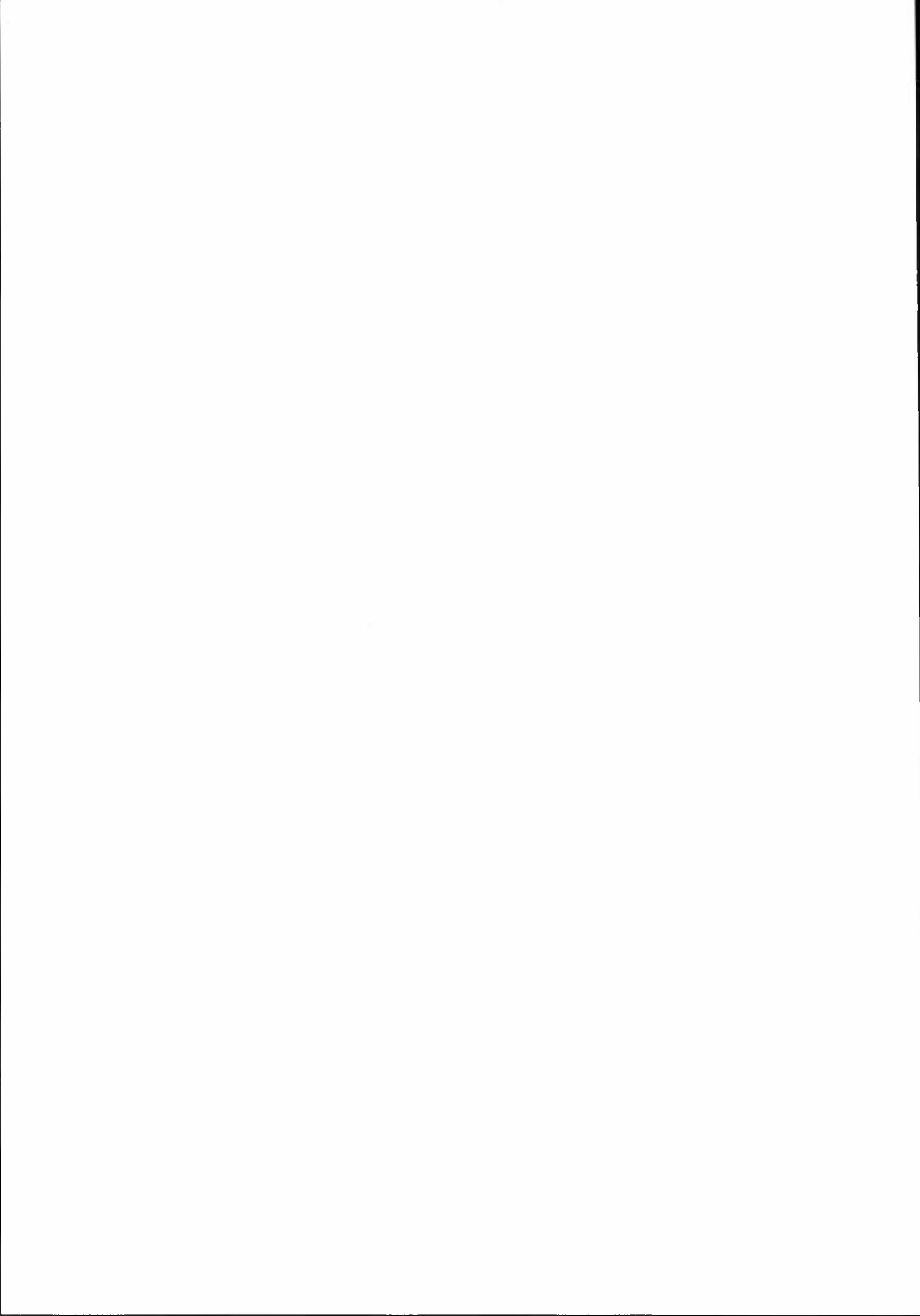
dyrking på friland. Frøavlens må derfor foregå i veksthus eller plasthus.

Framtidsutsikter for SNVs engasjement i frøavlsarbeidet

Stamsædsentralen fungerer som et ledd mellom foredlingsinstitusjonene og frøfirmaene. Utviklingen har vist at den fyller et behov, og den har i vesentlig grad bidratt til å få resultatene av planteforedlingen ut til det praktiske landbruk.

Oppgavene har øket, og det forutsettes at denne utviklingen vil fortsette. En regner derfor med at Stamsædsentralens virksomhet vil bli av permanent karakter. Frøavlens vil i stor grad foregå på SNVs eiendommer Hellerud og Øverland, men også andre steder under Stamsædsentralens ledelse og organisering.

Gjennom flere år har Hellerud forsøks- og eliteavlsgard vært engasjert i forsknings- og utviklingsarbeid innen frøavl og frøbehandling. Det forutsettes at også dette arbeidet vil bli videreført i samarbeide med andre institusjoner.



Etter den grønne revolusjonen - nye utfordringer for planteforedlerne

TRYGVE BERG
Noragric, NLH, Ås

1980-årene er kommet med det ene kronåret etter det andre i verdens kornproduksjon. Overproduksjon og lave priser har preget verdensmarkedet. Men mot slutten av tiåret ser vi nå tendenser til stagnasjon. Dette er et alvorlig faresignal i en verden der folketallet fortsetter å stige. I løpet av den tiden det tar å lage en ny kornsort, ca 10 år, vil verdens befolkning øke med en milliard (WRI 1988).

Den grønne revolusjon gav en kraftig produktionsvekst som fortsatte i omlag to tiår fra starten i 1960-årene. Veksten har nå stoppet opp i to dimensjoner. Avlingene øker ikke lenger i de tidligere vekstområdene og ekspansjonen av den grønne revolusjons teknologi inn i nye områder har opphørt. Det er åpenbart at den strategien som var så vellykket i 1960 og 1970-årene ikke lenger strekker til. Konfrontert med 1990-årenes problemer trenger vi en ny utviklingsstrategi.

Planteforedling spilte en nøkkelrolle i den grønne revolusjonen. Jeg vil i denne artikkelen diskutere noen oppgaver og utfordringer planteforedlerne vil bli stilt overfor i den nye utviklingsstrategien når den grønne revolusjonen etter hvert blir historie. Men først vil jeg diskutere den grønne revolusjon og analysere dens begrensninger ut ifra to kriterier, funksjonalitet og bærekraft.

DEN GRØNNE REVOLUSJONS STRATEGI

Strategien bak den grønne revolusjonen er gjennomgått i Warren C. Baums bok om den Konsultative gruppe for internasjonal landbruksforskning (Baum 1986). Filosofien var i enkelthet den at de midler som sto til rådighet måtte investeres slik at en kunne få et størst mulig utbytte på kort tid. For å oppnå dette ble det bestemt at innsatsen skulle konsentreres om en enkelt art med et stort utnyttet potensial. Det forutsattes dessuten en geografisk konsentrasjon om områder som med hensyn til jord, vann og klima hadde potensial for kraftig vekst i sin jordbruksproduksjon og som dessuten hadde den nødvendige infrastruktur, så som lokalt forsøksvesen, vegledningstjeneste, en ordnet produksjon og omsetning av såvarer og et marked som kunne skaffe de nødvendige driftsmidler og avta overskuddsproduksjon.

Betydelige ressurser i form av intelligens, kunnskaper og kapital ble stilt til rådighet for dette programmet. Resultatet er vel kjent, en eksplosiv vekst i produksjonen av hvete i flere utviklingsland og en tilsvarende vekst i produksjonen av ris i enkelte andre land. Men når primærområdene nå stanger hodet i avlingstaket og utbredelsen av den nye teknologien til nye områder har stoppet opp, er det grunn til å analysere det som har skjedd og lete etter funksjonelle begrensninger som er innebygget i den grønne revolusjons strategi og teknologi.

FUNKSJONELLE BEGRENSNINGER I DEN GRØNNE REVOLUSJON

Med en ensidig satsing på høyproduktiv hvete- og risdyrking var det selvsagt at bare en del av den tredje verden ville kunne ta i bruk den nye teknologien. Begrensningene lå i hvete- og risdyrkingens agroøkologiske tilpasning og i avhengighet av kostbare driftsmidler og infrastruktur. Noen av disse begrensningene er blitt eliminert med årene. Det er kommet høytytende sorter også av mais, sorgum og en rekke andre tropiske vekster. Den grønne revolusjon kan nå utbres til tropiske områder der hvete og risdyrking ikke passer. Det er også vokst fram en sterkere lokal landbruksforskning i mange områder som ble forbigått av den grønne revolusjonen. Men samtidig er de økonomiske forutsetninger for bruk av kunstgjødsel blitt svekket. Med 80-årenes gjeldskrise og håpløse handelsbalanse i den tredje verden hjelper det lite at kunnskaper og teknologi er tilgjengelig. Intensivering etter mønster av den grønne revolusjonen blir likevel en fjern ønskedrøm.

Den grønne revolusjons strategi innebar ensidig satsing på ett enkelt produkt og dyrking i monokultur. Dette brøt med de tradisjonelle driftsmåtene som i tropene vanligvis baseres på samplantinger og komplekse vekselvirkninger mellom de enkelte produksjoner (Grigg 1974, Ruthenberg 1980, Dover og Talbot 1987). Tap av positive samspilleffekter mellom arter i samplanting, fortregning av andre kulturplanter og svekkelse av integrasjonen mellom driftsgreinene i det opprinnelige systemet, var negative virkninger som tok bort noe av gevinsten ved det nye.

De høytytende sortene er foredlet med kornavling som eneste siktemål. Framgangen er også vesentlig oppnådd ved økt kornprosent. I tropene er imidlertid hele den overjordiske delen av plantene vanligvis regnet som økonomisk avling. Halmen brukes som fôr, til byggematerialer og til brensel (McDOWELL

1986, 1987). Men med de nye halvdivergsortene blir halmavlingen vesentlig mindre enn med de gamle land-sortene. Foredling for stråstivhet har også i mange tilfeller resultert i høyere lignininnhold og lavere fordøyelighet i halmen. For mange bønder i tropiske land er dette en merkbar ulempe. Småbrukere i de asiatiske risområdene er avhengige av vannbøffelen som trekkdyr i produksjonen og som melkeleverandør til husholdningen. Men vannbøfflene føres vesentlig med rishalm. De er i stand til å utnytte rishalm med en svært lav fordøyelighet og muliggjør et positivt samspill mellom risdyrking og vannbøffehold. Dette samspillet svekkes av de nye høytytende rissortene med sin reduserte halmavling og halmfordøyelighet. Lignende problemer er oppstått i Midtøsten og Nord-Afrika der bygghalmen brukes til sauer og i det øvrige Afrika og Latin-Amerika der restene etter mais- og sorgum-høsten er en fôrressurs som kan være kritisk for produksjon og for vedlikehold av husdyra i tørketida. Dette foregår mest innenfor allsidige blandingsbruk, men forekommer særlig i Vest-Afrika også som samvirke mellom nomader og fastboende bønder. Bøndene lar stenglene stå igjen på åkeren etter at aksene er plukket og tillater deretter at nomadene lar dyra sine beite i åkrene. Til gjengjeld får bøndene anledning til å nytte gjødsla fra nomadenes husdyr. Dette representerer en positiv vekselvirkning mellom jordbruk og nomadisk husdyrhold som fra gammelt av har virket stabiliserende både på produksjonen og på relasjonene mellom folkegruppene. Slik mangesidig bruk av kornplantene var ikke regnet med i strategien for den grønne revolusjon.

Kornforedlerens høytytende ideotype har kort strå, liten bladmasse og få stengler per plante. Dette gir planter med liten evne til å undertrykke ugraset. Nok en ulempe under forhold der ugrasbekjempelsen er håndarbeid.

DEN GRØNNE REVOLUSJONS BÆREKRAFT

Jordbruksproduksjon skal helst baseres på selvfornyende ressurser og i prinsippet kunne fortsette i det uendelige. Men mye av dagens jordbruksproduksjon tilfredsstillende ikke rimelige krav til bærekraft. Jordsmonn eroderes raskere enn det nydannes og mange steder er uttaket av næringskapital større enn tilbakeføringen. I tropene er disse problemene mest akutte i de områdene der den grønne revolusjons teknologi ikke er tatt i bruk. Den umiddelbare trusselen mot videreføringen av den grønne revolusjonen kommer særlig av de økende krav til profesjonelt støtteapparat rundt den nye teknologien. Å videreutvikle dette støtteapparatet i pakt med den faglige utviklingen og å gjøre de nødvendige tjenester tilgjengelige for millioner av bønder er en formidabel oppgave.

Den grønne revolusjonen utløste en kraftig genetisk erosjon - uerstattelige tap av deler av en av de viktige basisressursene. Mottiltaket er innsamling og konservering av genressurser i såkalte genbanker. Tap av genetisk variasjon i jordbruket har også skapt en ny sårbarhet for epidemiske sjukdomsangrep. Dette motvirkes ved resistensforedling som stadig må fornyes og nå legger beslag på store ressurser til ren vedlikeholdsforedling. Det høye avlingsnivået har i løpet av et par tiår forbrukt en stor del av jordsmonnets forråd av sporstoffer. Etter hvert som mangelsymptomene melder seg kreves mere komplisert gjødslingsteknologi.

Det er teknisk mulig å håndtere slike problemer. Spørsmålet er om det er økonomisk og praktisk mulig. Bærekraft er også et spørsmål om muligheten til å opprettholde og videreutvikle de nødvendige støttefunksjonene.

STRATEGI FOR NYE GRØNNE REVOLUSJONER

For å komme videre trenger vi en jordbruksteknologi som er funksjonelt tilpasset småbrukerforhold med komplekse driftsopplegg og som kan muliggjøre produktivtvekst jevnt med befolkningsveksten. Teknologien må ikke skape en avhengighet av eksterne driftsmidler som overgår samfunnets økonomiske bæreevne. Den må heller ikke være avhengig av en alt for komplisert og sårbar infrastruktur.

Disse kravene utelukker den ensidige konsentrasjonen om utvalgte mandatvekster og isolert forskning i laboratorier og forskningsentra. Strategiene må bygges på en holistisk forståelse istedenfor klassisk reduksjonistisk forskning. Aktuelle tilnæringsmåter er analyser av driftssystemer eller agroøkosystemer.

Metodikken ved driftssystemanalyser er beskrevet av Collinson (1982). Den omfatter alle komponentene av jordbrukssystemet, inkludert deres gjensidige avhengighet. Målet er å identifisere produktivetsbegrensende faktorer og å finne fram til teknologiske forbedringer som lett lar seg innpasse i det eksisterende systemet og som vil ha mest mulig positiv virkning på gårdsbrukets totalutbytte.

Ved agroøkosystemanalyser granskes jordbruket som et økosystem og beskrives i forhold til fire egenskaper, 1) produktivitet, 2) stabilitet, 3) bærekraft og 4) sosial likhet (Conway 1987). Disse egenskapene legges til grunn for evaluering av systemet og identifisering av ønskelige utviklingsveier.

Slike systemanalyser har resultert i strategier der det legges vekt på konservering og utnyttning av den lokale ressursbasen. De omfatter som regel polykulturer der flere arter assosieres i tid og rom, ofte med kombinasjon av ettårige og flerårige arter.

Det tilstrebes

- å minimere total fjerning av vegetasjonen og eksponering av åpen jord,
- bruk av plantedekke, riktig jordarbeiding og jordprofilering til å sikre maksimal infiltrasjon av nedbør,
- å utnytte og å vedlikeholde næringskapitalen ved hjelp av et plantedekke som fanger opp og resirkulerer næringsstoffene,
- biologisk diversitet som middel til å kontrollere sjukdommer, skadedyr og ugras,
- allsidig utnytting av planteproduksjonen,
- integrasjon av plante- og husdyrproduksjon.

Alt dette stiller krav til kulturplantene, krav som adskiller seg fra de vi har regnet med før. Dette har konsekvenser på sentrale områder av planteforedlingen og krever nytenkning omkring foredlingsmodellene (ideotypen) og omkring genressursenes bevaring.

IDEOTYPEBEGREPET

Ideotypen er en teoretisk modellplante som man antar vil ha den størst mulige avkastningsevne (Donald 1968). Ifølge ideotype-ideologien er planteforedlerens oppgave å omskape sortene i ideotypens bilde. Denne tenkningen har gått ut ifra at en bestemt plantearkitektur gir maksimal utnytting av vekstbetingelsene. Under gitte vekstbetingelser, optimale for den enkelte art, skulle det være mulig å resonere seg teoretisk fram til den optimale plantetypen hvis de vekstfysiologiske kunskapene bare var gode nok. Dette i kontrast til den konvensjonelle planteforedling som går ut på å selektene direkte etter avkastning uten hensyn til plantenes utseende.

Den grønne revolusjon med sin suksess for bestemte halvdiverger av korn, gav vind i seilene for ideotypetenkningen. Men nyere tendenser i tropisk landbruksutvikling gjør ideotype-

begrepet vanskeligere å anvende. Oppmerksomheten flyttes fra det som er optimalt for en enkeltplante til det som er optimalt for et sammensatt produksjonssystem. De enkle vekster blir tildeelt nisjer som gir suboptimale vekstbetingelser for den enkle art, men som gir maksimale bidrag til systemets totale produktivitet. Formålet med dyrking av hver enkelt art kan være mangfoldig. Ved siden av at både hovedprodukt og diverse biprodukter inngår i den økonomiske avlingen, skal plantene også tjene agroøkologiske formål.

Dette krever modifikasjoner i det opprinnelige ideotypebegrepet. Tilpassing til slike spesielle agroøkologiske nisjer resulterer i øko-ideotyper (Bjørnstad 1984). Utvikling av modeller og strategier for slik tilpassing er en utfordring som ligger foran oss.

BEVARING AV GENRESSURSENE

Siden begynnelsen av den grønne revolusjonen er utviklingslandene blitt trålt på kryss og tvers av ekspedisjoner på jakt etter truede plantesorter. Et enormt tilfang av sorter er samlet og oppbevares i et verdensomspennende nettverk av genbanker (Plucknett et al 1983). Dette er gjennomførbart for et begrenset antall økonomisk viktige arter. Men det er en krevende måte å sikre disse ressursene på. De kjempestore genbankene skal bli en kostbar arv å overlate til kommende slekter.

Den grønne revolusjon begynte med hvete og ris. Ved etableringen av Den konsultative gruppe for internasjonal landbruksforskning i 1971 (Baum 1986), ble reportoiret utvidet til ca 20 arter foruten eng og beitevekster. Men i de nye strategiene regnes det med en framtid for et mylder av arter, både de som har vært dyrket og de som har vært høstet fra en beskyttet halvdomestisert tilstand (Okigbo 1986). I de fuktige tropene forekommer et intensivt hagebruk der urter og trær i forskjellige høyder vokser i en

blanding som minner sterkt om den naturlige regnskogen. Dette er genbanker på rot. De kan inneholde mange hundre arter av nyttevekster (Dover and Talbot 1987).

Det er også blitt økende interesse for ville planteressurser. I forbindelse med agroskogbruk eksperimenteres med en lang rekke vedaktige busker og trær (Steppler and Lundgren 1988). I letingen etter biologiske metoder til å beskytte jorda og undertrykke ugraset prøves krypende urter til levende jorddekke (IITA 1985) og for intensivert husdyrhold evalueres et stigende antall urter, busker og trær som potensielle forprodusenter (ILCA 1988).

De nye utviklingsstrategiene har utvidet perspektivet og skapt interesse for så mange arter at det fullstendig sprenger rammene for klassisk genbanktenkning. Det er derfor nødvendig å supplere genbankene med tiltak for "in situ" bevaring av genetisk variasjon. Altieri og Merrick (1987) har foreslått at tradisjonelle dyrkingssystemer beskyttes for at genressursene skal bli vedlikeholdt på den måten. Men det er neppe en farbar veg. Befolkningspresset tillater ikke bevaring av fortidas dyrkingssystemer. Tilbake står en mulighet; utvikling av intensive systemer som tilfredsstillende framtidens produktivitetskrav og samtidig fungerer som levende genbanker. Dette bør helst være dynamiske systemer som også genererer ny genetisk variasjon.

Er det mulig å forene slike tilsynelatende motstridende formål? Før vi svarer nei på dette spørsmålet bør vi tenke igjennom kuturplantenes forhistorie. Gjennom en ti tusen-årig dyrkingshistorie er de blitt forvandlet fra villplanter til kulturplanter, men uten medfølgende genetisk erosjon. Domestiseringen førte tvert imot til frigjøring av økt variasjon og innledet en prosess der det stadig oppsto nye varianter (Berg 1980). Utviklingen skaptes ved aktivt masseutvalg. Det har sannsynligvis foregått siden kuturhistoriens morgendem-

ring, og holdes fremdeles levende i de tradisjonelle naturalhusholdsbrukene i mange utviklingsland. Seleksjonen er en høytidelig handling som i noen kulturer utføres av mannen, andre steder av gammelemor i huset. Men et fellestrekk er at hele åkeren går grundig igjennom før det plukkes en passende bukett med eliteaks til neste års utsæd. Seleksjonen er streng, men ofte med bevisst utvalg av forskjellige typer for å vedlikeholde den biologiske diversitet.

Dette står i skarp kontrast til moderne planteforedling som går ut på å redusere eller eliminere den genetiske variasjonen. Og uten å vite det eliminerer den også en gammel bondekultur med enorme kunnskaper om kulturplanter og seleksjon. Det er den moderne utviklings dilemma. Med våre velmente prosjekter knuser vi den plattformen vi burde ha bygget på.

Er det mulig å lansere nye sorter som heterogene populasjoner og utfordre bonden til å tilpasse dem sine lokale tarv ved aktivt masseutvalg etter gammelt mønster? Vi må da se på bonden som et medlem av foredlingsteamet. Vitenskapens oppgave blir å frambringe de nye gener og genkombinasjoner som bonden trenger for å kunne tilpasse sortene sine til framtidens krav. Men det vil bare bli et råmateriale for videre bearbeiding ved rekombinasjon og masseutvalg i bondens åker. Her ligger nye utfordringer for bioteknologi og populasjonsgenetikk. Hvis noen er dristige nok til å prøve det, vil de oppdage hvilke enorme muligheter som ligger i et aktivt samspill mellom moderne vitenskap og den gamle bondekulturen.

LITTERATUR

Altieri, M.A. and L.C. Merrick 1987. In *Situ Conservation of Crop Genetic Resources through Maintenance of Traditional Farming Systems*. *Economic Botany*, 4 (1) 1987, pp 86 - 96.

Baum, W.C. 1986. *Partners Against Hunger*. Consultative Group on International Agricultural Research. World Bank 1986.

- Berg, T. 1980. Kulturplantenes variasjon. *Naturen*, Nr 4, 169 - 174, 1980.
- Bjørnstad, Å. 1984. Ecoideotype concepts in cereals. Lecture at the 10th Nordic course in plant breeding, Garpenberg, Sweden, 16 - 21 January 1984.
- Collinson, M.P. 1982. Farming Systems Research in East Africa. The Experience of CIMMYT and some National Agricultural Research Services. Dev. Pap. No. 3. Michigan State University 1982.
- Conway, G. 1987. The Properties of Agroecosystems. *Agricultural Systems* 24 (1987) 95 - 117.
- Donald, C.M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17, 385 - 403.
- Dover, M. and L.M. Talbot 1987. To feed the Earth: Agro-Ecology for Sustainable Development. World Resources Institute 1987.
- Grigg, D.B. 1974. The Agricultural Systems of the World. An evolutionary approach.
- IITA 1985. Annual Report and Research Highlights 1985. International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria.
- ILCA 1988. Sustainable Production from Livestock in sub-Saharan Africa. ILCA's programme plans and funding requirements 1989 - 1993. International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa, Ethiopia.
- McDowell, R.E. 1986. An Animal Science Perspective on Crop Breeding and Selection Programs for warm Climates. Cornell International Agriculture Mimeograph 110.
- McDowell, R.E. 1987. Importance of Crop Residues for feeding Livestock in Smallholder Farming Systems. In J.D. Reed et al.: Plant Breeding and the Nutritive Value of Crop Residues. Proceedings of a workshop held at ILCA, Addis Ababa, December 1987. ILCA 1988.
- Okigbo, B.N. 1986. Broadening the Food Base in Africa: The potential of traditional food plants. *Food and Nutrition*, vol 12, No 1 (1986) pp 4 - 17.
- Plucknett, D.L., N.J.H. Smith, J.T. Williams and N. Murthi Anishetti 1983. Crop Germplasm Conservation and Developing Countries. *Science* 220 (1983), pp 163 - 169.
- Ruthenberg, H. 1980. Farming Systems in the Tropics. Oxford Univ. Press, London.
- Steppler, H.A. and B.O. Lundgren 1988. Agroforestry: Now and in the Future. *Outlook on Agriculture*, Vol 17, No 4, pp 146 - 152.
- WRI 1988. World Resources 1988 - 89. World Resources Institute and International Institute for Environment and Development in collaboration with United Nations Environment Programme.

Nordiskt samarbete för forskarutbildning i växtförädling

James Mac Key

Institutionen för växtförädling, Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala, Sverige

Växtförädling är kunskapsmässigt och metodologiskt ett omfattande undervisningsämne. Här finns specialiseringar inom såväl jord-, trädgårds- som skogsbruk och inom varje område finns ett flertal växtslag att beakta. Målsättning för och behandling under förädlingsgången blir i hög grad beroende på om växten är korsbefruktande, självbefruktande eller vegetativt förökad. Värdet av den enskilda plantan och därmed kostnader, tid och plan för ett förädlingsprogram styrs även av den hastighet, varmed generationsväxlingen sker. En rådisa är billig och färdig för slutbedömning och skörd inom några veckor, en tall dyrbar och 60 år gammal eller mer vid avverkningen. Precisionen i planuppläggningsprogram måste styras av dessa olika ekonomiska förutsättningar att arbeta med mångfald.

Genom att växtförädlaren för sin metodologiska förnyelse suger upp impulser från grundforskningen, måste han även skaffa sig nog så vida kunskaper inom dessa områden. Eftersom målsättningen för all växtförädling dock är praktisk, måste utövaren dessutom ha god kännedom om och kontakter med övrig lantbruksforskning liksom med försöksverksamheten och livsmedelsindustrin. Som en följd av alla dessa krav på en god växtförädlare är andelen studenter påtagligt hög, som efter grundkursen i ämnet även tar en högre examen.

Yrkeskåren av växtförädlare inom varje land är dock begränsad och därmed också de resurser, staten anvisar för ut-

bildningen. När man i t.ex. Sverige på 1970-talet började kräva en mer ordnad och kursinriktad utbildning av doktorander vid sidan om den ordinarie grundundervisningen, blev påfrestningen på den lilla institutionen för stor. Finland fick under samma decennium sin första professur i ämnet och även här blev det en institution i absolut miniformat. I Danmark fanns blott ett lektorat i växtförädling inordnat under institutionen för växtodling, och i Norge var ansvaret för växtförädling ganska uppsplittrat.

Begränsade resurser men ett stort behov av god vidareutbildning betydde, att man måste hitta hjälp utanför den egna institutionen. Genom att de nordiska växtförädlingsenheterna historiskt sett kommit att orientera sig litet annorlunda, syntes ett samarbete den vägen inom ämnet som en ganska logisk lösning. För viktiga, allmänna specialområden som biometri, produktionsbiologi, sjukdomsresistens etc. fanns kanske inte full undervisningskompetens för doktorandnivå i alla de nordiska länderna. I ett samarbete skulle denna ojämnheter inte längre bekymra.

För att utröna möjligheterna till etablerandet av nordiska forskarkurser i växtförädling tog institutionen vid Ultuna i maj 1974 ett initiativ. Professorerna Sigurd Andersen (DK), Peter Tigerstedt (SF) och Knut Aastveit (N) samt lektor Hans Larsen Petersen (DK) inbjöds till ett rådslag, som varade i två dagar. Resultatet blev något som närmast kan beskrivas som ett kontrakt och

undertecknades av samtliga. Det innehöll nog så detaljerade riktlinjer för en samnordisk forskarkurs i växtförädling varje år med ett rullande system för värdskapet länderna emellan.

NÅGRA GRUNDPRINCIPER FÖR UTFORMNINGEN AV FORSKARKURSER I VÄXTFÖRÄDLING

Den kursform, man stannade för, uppvisar vissa drag av originalitet. Det är därför intressant att nu i efterhand konstatera, att grundprincipen ej ändrats samt att den stimulerat till efterföljd även inom andra ämnesområden.

Tre viktiga aspekter påverkade val av kursform. En stark nydaning inom växtförädlingsteori med bl.a. vidgad anknytning till fysiologi, patologi, biokemi och molekylär genetik hade skapat ett behov av vidareutbildning av äldre växtförädlare. Deras medverkan inom doktorandkursernas ram var dessutom önskvärd, då de tillförde praktisk erfarenhet, något som bokvägen är svårt att inhämta. Kurserna skulle således passa för två kategorier, som fick beteckningen aktiva respektive passiva deltagare. Av de aktiva eller doktoranderna skulle avkrävas prestationer både före och under kursens gång, medan de passiva skulle blott behöva lyssna och delta i diskussionerna.

Det andra förbehållet gällde, att många av doktoranderna särskilt i Sverige redan efter avlagd grundexamen tar anställning på heltid vid något växtförädlingsföretag. För denna kategori liksom för gruppen passiva deltagare måste vissa svårigheter uppstå att er hålla längre tids tjänstledighet för fortsatta studier. Den egentliga kursen måste därför bli så komprimerad som möjligt och anpassas så att den kunde hållas under lågsäsongen vintertid.

Kravet på begränsning i tid sammanfaller med en tredje ambition, den att söka hålla kostnaderna nere. I samnordisk regi kan alla deltagarna aldrig förväntas vare boende på kursorten. De

allra flesta måste bli tillresande, varför en komprimerad kursform blir ett sätt att hålla nere utgifter för kost och logi.

Eftersom symposier med begränsat deltagarantal torde vare den mest effektiva formen för avancerad, ömsidig information, har kursformen också mycket av denna struktur. Nackdelen med en dylik utformning innebär svårigheterna att få in laborativa övningsmoment, fältvandringar etc., men å andra sidan medger den en mycket effektiv "brain-storming".

För att denna skall bli verkligt intensiv, krävs vissa förutsättningar. Kursens grundtema måste vara tillräckligt begränsad för att medge, att man verkligen skall kunna gå på djupet. Eftersom doktoranderna förväntades delta i tre till fyra eller kanske fler kurser under sin studietid, skulle ändå en stor del av behövlig kunskap bli genomgången. Det viktigaste syftet med själva kurserna skulle dock vara att lära, hur man skaffar sig kunskaper under en ständigt kritisk men progressiv attityd.

Temat måste dessutom ges en sådan uppläggning, att det passar studerande på både agronom-, hortonom- och jägmästarlinjen, dvs. ha en viss generell giltighet oberoende av växtslag. Redan i den ursprungliga resolutionen skisserades en cykel om ca tio kurstema, som genom vetenskapens framsteg skulle få ny fräschör vid nästa omgång. I stort sett har detta program över åren även hållits. Tabell 1, som visar kurstema år för år, ger en god bild av hur tema valts. Som synes har varje värdland svarat för en viss specialisering.

Alltsedan 1980, när institutionen för växtförädling i Sverige byggdes ut till en andra enhet förlagd till Svalöv, har Sverige kommit in två gånger i varje runda. Denna dubbling är naturligtvis också betingad av att doktoranderna från Sverige är relativt fler än från de andra nordiska länderna.

Redan från början kom en isländsk doktorand med. Detta lands medverkan har sedan ökat och som framgår av tabel-

Tabell 1. Samnordiska forskarkurser i växtförädling åren 1975-90

| Nr | År | | Värdland | Ant. deltagare |
|----|------|---|----------|----------------|
| 1 | 1975 | Avkastningsförädling | Sverige | 42 |
| 2 | 1976 | Anpassningsförädling | Finland | 41 |
| 3 | 1977 | Korsningssystem i växtförädling | Norge | 44 |
| 4 | 1978 | Resistensförädling | Danmark | 45 |
| 5 | 1979 | Artkorsning och ploidmanipulation i växtförädling | Sverige | 40 |
| 6 | 1980 | Biologisk konkurrens som växtförädlingsproblem | Finland | 46 |
| 7 | 1981 | Selektion i växtförädling | Norge | 43 |
| 8 | 1982 | Kromosomanipulering i växtförädling | Sverige | 63 |
| 9 | 1983 | Kvalitetsförädling | Danmark | 43 |
| 10 | 1984 | Växtförädling, produktionsfysiologi och avkastningsstruktur | Sverige | 47 |
| 11 | 1985 | Växtförädling för marginella områden | Island | 46 |
| 12 | 1986 | Populationsgenetik i växtförädling | Finland | 61 |
| 13 | 1987 | Avkommeprövning och selektion i växtförädling | Norge | 59 |
| 14 | 1988 | Artkorsningar och ploidmanipulation i växtförädling | Sverige | 60 |
| 15 | 1989 | Bioteknologi i växtförädling | Danmark | 66 |
| 16 | 1990 | Växtförädling, avkastning och miljö | Sverige | 61 |

Av totala antalet deltagare har andelen aktiva/doktorander varierat mellan 20-25, en restriktion betingad av kursens längd.

len även numer som värdland och kursansvarig, för närvarande beräknat till en gång varannan cykel.

FÖRBEREDELSE INFÖR DEN EGENTLIGA KURSVECKAN

En effektiv kurs, som dessutom skall vara komprimerad till en vecka, måste vara väl förberedd av samtliga deltagande grupper. Värdlandets ansvariga lärare måste ca ett halvt år före kursen ha sammanställt ett kompendium innehållande både klassisk och färsk, gärna kontroversiell kunskap kring beslutat kurstema. Detta kompendium har som regel omfattat 800-1000 sidor och har vid denna tidpunkt översänts kostnadsfritt till de aktiva deltagarna. Vid några kurser har det funnits någon lämplig bok, som delvis fått ersätta kompendiet. Den kunskapsvolym, som därmed hopsamlats, måste varje aktiv grundligt inhämta under tiden fram till kursveckan för att med behövlig kompetens kunna följa med och verkligen aktivt kunna ta del. Även alla passiva deltagare får något

senare kompendiet kostnadsfritt sig tillställt, men i detta fall får var och en avgöra, hur grundligt man vill läsa det.

Med samma långa förberedelsetid får de aktiva ytterligare en uppgift sig förelagd. De skall nämligen själva svara för huvuddelen av de föreläsningar, som utgör stommen för den symposielika kursveckan. Tema för varje sådant föredrag bestäms av ansvarig lärare på så sätt att olika avsnitt inom huvudtemat för kursen blir beaktat. Han inarbetar i helheten även särskilda föreläsningar av olika lärare eller inbjudna specialister.

Meddelandet om anvisat tema presenteras kollektivt så att alla ser, vad även de andra deltagarna skall bidra med. Varje deltema är dessutom kortfattat beskrivet för att var och en skall kunna uppfatta ramen för sin och de andras presentationer. Principen har varit något olika, hur dessa deltema fördelats. I samband med vissa kurser har lottning helt fått avgöra vem, som skall förläsa om vad. I andra fall har kursledaren förhört sig hos sina kolleger om den aktive deltagarens personliga forskningsinriktning och försökt anpassa tilldelat

föreläsningstema så mycket som möjligt därtill.

All form av handledning, kritisk förgranskning etc. är tillåten under utarbetandet av föreläsningen. Avsikten är nämligen att lära sig så mycket som möjligt: hur kunskap letas fram och kritiskt granskas, hur den sovras, sammanfogas och disponeras i enlighet med givet deltema, pedagogiskt disponeras med avvägning mellan ord och bild samt hur ett framförande bör ske.

Senast två månader före kursen skall den aktive till kursledningen insända ett abstract av sin föreläsning omfattande 2-3 maskinskrivna A4-sidor plus förteckning över använd referenslitteratur. Kursledningen sammanställer dessa abstracts till ett kompendium, som översänds till alla i kursen en månad i förväg.

DEN EGENTLIGA KURSVECKANS UPPLÄGGNING

Som ovan berörts har den egentliga kursveckan mycket formen av ett symposium. Detta betyder, att kurstemat delas upp i lämpliga huvudavsnitt. Varje sådan session leds av en lärare, som dessutom skall ha förberett en avslutande, allmän diskussion. Eftersom det varit kotym att åtminstone alla Nordens professorer i växtförädling skall ställa upp vid varje kurs, blir den för kursen ifråga ansvarige inte mer betungad än andra lärare under veckan. Faller kurstemat inom någons specialgebit, får denne även räkna med en särskild professorsföreläsning, ofta kompletterad med en eller några gästföreläsare. Hittills har de senare i regel inbjudits från USA eller England, men i princip väljs de bästa, som står att få. Kursernas höga standard har blivit alltmer känd, varför det aldrig behövs några större övertalningar.

Kursen domineras dock av de aktivas insatser. Var och en av deras föredrag följs av en halvtimmes sakdiskussion. Framförandet etc. bedöms mer kol-

lektivt vid kursens avslutning. Även den efter varje föredrag följande diskussionen domineras först av de aktiva, som alltid placerats på bestämda platser främst i kurssalen. Under de första femton minuterna får de ensamma föra diskussionen. Dyker det upp problem, som ingen av dem klarar av, är det tillåtet för lärare eller passiva att komma in och förklara. Efter kvarten är det fritt fram för alla att delta, vilket ofta leder till en ytterligare fördjupning kring de frågor och kommentarer, som de aktiva i början rest.

Snart lärde man sig, att utbytet i ej oväsentlig grad var beroende av hur de yttre arrangemangen var ordnade. Hölls kursen vid en institution med förläggning till hotell i staden, skingrades deltagarna, när dagsschemat var slut. I ålders- eller nationsgrupper gav man sig ut på staden. Det blev en helt annan sammanhållning, när man valde en isolerad kursgård, där alla var tillsammans även under fritiden. Kontakten mellan gammal och ung och över nationer förbättrades och även andra problem, som dykt upp i samband med egna arbeten, kunde tas upp. Något kåseri eller ren underhållning av förmågor inom gruppen ökade ytterligare sammanhållningen.

Det har hela tiden varit regel, att när kursen vid avslutningen skall värderas så räcker inte de formella värderingsformulär, som t.ex. någon anslagsgivare lämnat ut. Kursledningen har alltid gjort upp ett eget formulär, som även rör förberedelsesmaterial, avvägning mellan arbete och fritid, trivsel etc. Inte bara aktiva utan även passiva deltagare och lärare tillfrågas. Utvärderingen av enkäten eller enkäterna presenteras och diskuteras i en längre avslutande allmän diskussion, där även frågor som föredragens kvalitet, bildmaterial och framförandet tas upp liksom beslut om ämne, tid och land för nästa års kurs.

ANTALET DELTAGARE I FORSKARKURSERNA

Vill man hålla nere den egentliga kursen till en vecka utan att pruta på prestationskrav för varje aktiv, sker automatiskt en begränsning av deras antal. I början sattes detta till tjugo, och man anvisade en minimikvot per land. Eftersom studerande även från närliggande ämnesområden visat intresse, tvangs man dessutom att ge ren inriktning på växtförädling företräde. Snart blev köbildningen för stor, även om man uppmuntrade att börja som passiv för att se, hur det hela var upplagt och vilka krav som ställdes. På senare tid har man sett sig tvungen att acceptera 24-25 aktiva, vilket blivit möjligt genom att något avkorta tiden för varje föreläsning utan prut på diskussionsavsnitten.

Även antalet passiva har ständigt haft en tendens att svälla. Kurserna har alltmer kommit att bli ett viktigt led i uppföljningen av nyheter. De, som tidigare varit med på kurserna och avlagt sin högre examen, har inte gärna velat missa begivelsen. Oftast har den anlitande kursgårdens logeringskapacitet satt gränsen för hur många passiva deltagare, som kan få komma med. De, som tidigt sänt in sin anmälan, har fått företräde dock med förbehållet även här, att alla länder skall vara tillgodosedda.

Som en logisk konsekvens av kursens uppläggning måste anmälan för ett aktivt deltagande vara inne minst ett halvår före kurs, medan de passivas antal bestäms senast fyra månader före kursveckan. Detaljerad information måste kursansvarig lärare ha klarat av åtminstone åtta månader före kurs. En stencilerad informationsbroschyr sänds till alla individer, institutioner och företag, som kan antas vara berörda. Varje land har en särskild kontaktman, som man dessutom kan vända sig till.

VILKET SPRÅK SKALL TALAS VID EN NORDISK FORSKARKURS?

Då det gäller använt språk under kurserna har en markant utveckling skett över åren. I början hölls kurserna på skandinaviska, dvs. något tuktad danska, norska eller svenska. Man förutsatte, att finländare och islänningar skulle kunna följa med. Redan vid den andra kursen förde man in engelskan som ett alternativ och snart krävdes, att abstract och allt bildmaterial författades på engelska. Ett skäl var, att engelska var lättare att förstå för t.ex. en finländare än danskan, ett annat var att doktoranderna borde träna upp sig på det internationella kongressspråket.

Det dröjde dock ej länge förrän engelskan helt tagit över som kursspråk om än skandinaviska fortfarande får användas, om man får svårt att uttrycka vad man vill säga. På detta sätt har forskarkurserna också blivit en träning att uppträda internationellt och ger samtliga deltagare samma förutsättningar, dvs. att förmedla sig på ett främmande språk. Eftersom de nordiska länderna ej sällan bland doktoranderna har en eller annan u-landsstipendiat, har dessas deltagande i kurserna därmed även lösts. Det har också blivit en bättre kontakt med inbjudna, utländska gästföreläsare, som nu gärna stannar under hela kursen.

BETYGSÄTTNING FÖR DELTAGANDE I FORSKARKURS I VÄXTFÖRÄDLING

Prestationskravet för att få den samnordiska forskarkursen godkänd fastlades redan vid den första utformningen, medan den formella kontrollen lättats, allt eftersom kurserna fått sin fastare form och visat sig kunna bibehålla sin höga standard. Med utgångspunkt för det svenska, akademiska betygssystemet med 1 poäng per full arbetsvecka har inläsning av anvisad litteratur värderats

till 5 poäng, prestationerna kring föredraget till 4 poäng och deltagandet i själva kursveckan till 1 poäng. En aktiv deltagare kan alltså få maximalt 10 poäng, en passiv deltagare blott 1 poäng.

Kunskapskontrollen vad avser föredrag och kursvecka har ej inneburit några problem. Föredraget och abstractet är bevis nog, om de fyra poängen kan beviljas. Genom att lärarna som sessionsordförande är beredda att ställa direkta frågor under sakdiskussionerna, om någon skulle verka väl tyst eller osäker, är även här en automatisk kontroll inbyggd. I början satt kursansvarig lärare faktiskt och förde protokoll över antalet inlägg från varje aktivs sida och förmanade under pauserna de mer tystlåtna.

Redan från första kursen blev det emellertid uppenbart, att de aktiva själva i sin strävan att ej göra bort sig, hårt satsade på samtliga element inom förberedelse och kursvecka. En skrivning för kontroll av inhämtad litteratur bekräftade lärarnas tillfredsställelse över att kursen fått kvalitetskraven liksom inbyggda. Fordringarna och viljan att efterleva dessa krav har inte bara hållit sig över kurserna utan kanske t.o.m. ökat. Bara att tvingas ställa upp med engelskan som kursspråk har inneburit en skärpning av förberedelserna. Någon ojämnhet har väl förekommit inom den nu 15-åriga kursserien men mer berott på tema och förberedelser än på de aktiva deltagarnas ambitionsnivå.

De mer erfarna aktiva, som gått en eller mer än en kurs, har fått nybörjaren att ta sin uppgift på djupaste allvar och därmed har pressen automatiskt bestått. Som ovan antytts, har några nybörjare t.o.m. föredragit att gå den första kursen som passiv för att vara bättre förberedd på prestationskraven och den totala uppläggnigen, när full satsning skall till.

Det är knappast några överord, om man påstår, att de samnordiska forskarkurserna i växtförädling snabbt utvecklades till en kvalitetsnivå, som man bara möter på riktig vällyckade, internatio-

nella symposier. Formella tentamensprov har med denna utveckling tett sig mer och mer onödiga. Lärarna beslöt därför enhälligt, att tentamensskrivning kunde utgå, om de alla gjorde sina bedömningar av de aktivas prestationer under kursen och höll ett granskande sammanträde näst sista kursdagen.

I samband med den allmänna utvärderingen av kursen den sista dagen utdelas intyg om godkänd kurs enligt särskilt uppgjort formulär, i början på skandinaviska, numer även det på engelska.

FORSKARKURSERNAS EKONOMI

När beslut om nordiska forskarkurser i växtförädling togs 1974, fanns en viss optimism, när det gällde ekonomin. Världinstitutionens resurser skulle visserligen aldrig kunna räcka, men man kunde ana vissa lösningar rent externt. I Sverige hade universitetens totalbudget fått en liten förstärkning i samband med krav på mer styrd doktorandutbildning. I Danmark fanns en liknande, gemensam pott att kunna ta ur, och i Norge var det lantbruksvetenskapliga forskningsrådet positivt inställt för denna form av samarbete.

Det fanns dessutom två nordiska organ, som var högintressanta. Dels existerade sedan gammalt Nordiska jordbruksforskarens förening (NJF), som bl.a. hade samnordiska kurser eller seminarier på sitt program. Dels hade Nordiska Ministerrådet nyåret 1972 inrättat ett administrativt organ, som just fått i uppgift att oppmuntra och ekonomiskt stödja nordiska forskarkurser.

Eftersom nordism i regel visat sig yvigare i tal än i praktik, fanns goda skäl för att man skulle bli positivt bemött vid ansökan om ekonomiskt bistånd. Så skedde också och så har även skett under alla de år, som följt. Bidragsgivarna har visserligen kommit att skifta, men kursansvariga lärare har tillsammans alltid funnit en lösning om än ibland efter viss vanda.

En bidragande orsak till ett positivt bemötande torde ha varit omsorgsfullt utformade ansökningar och slutredovisningar, varvid de gedigna förberedelserna och den totala uppläggningsnoga beskrivits.

De anslag, som blivit beviljade, har aldrig medgivit några extravaganser. Som regel har de dock räckt till tryckningen av kompendiet samt resor i enklaste klass och själva uppehållet för de aktiva och lärarna. Även passiva nybörjardoktorander har kunnat bli ekonomiskt hjälpta. Övriga passiva har mer sällan kunnat ges dylika förmåner utan fått betala för sig, om än oftast arbetsgivaren stått för kostnaderna.

Det är ingalunda utan intresse att följa utvecklingen, då det gäller ekonomisk garanti för att kurserna skulle kunna hållas. Bortser vi från de bidrag, som de olika universiteten i mindre utsträckning kunnat ställa ett enda ämnesområde till förfogande, har de nordiska organisationerna varit de säkraste garanterna för kontinuiteten.

Nordiska jordbruksforskarens förening har hela tiden stått bi med stipendier för några enstaka deltagare. Dess ekonomi, inriktning samt ansvar för hela lantbruksvetenskapen har dock inte gjort det möjligt att bidra med avgörande belopp.

Under de sex första åren fungerade Nordiska forskarkurser, ovannämnda organ under Nordiska Ministerrådet, som den tunga anslagsgivaren. Reaktionerna därifrån var mycket positiva och kurserna i växtförädling fick beröm, men ett kontinuerligt stöd gick aldrig att räkna med. Nordiska forskarkurser är avsedd att främja enstaka kurser, ej fungera som garant för en årligen återkommande doktorandundervisning. Efter fyra år ansåg man sig ha givit oss en säker start, gav oss dock faktiskt två år till men ansåg sig sedan ej kunna fortsätta. Deras verksamhet hade alltmer uppmärksamhets, och därmed hade konkurrensen om deras stöd ökat.

Därefter följde två besvärliga år för ekonomin, Flera olika källor fick utnyttjas, bland vilka särskilt Nordiskt Kontaktorgan för Jordbruksforskning (NKJ) förmådde de nationella forskningsråden att bistå oss.

Här liksom vid de olika agrara, högre läroanstalterna började man alltmer inse vikten av nordiskt samarbete för att klara kvalitetsnivå och ekonomi för forskarutbildningen inom så snäva ämnen vad avser antalet studenter, som det trots allt rör sig om inom lantbruksvetenskaperna.

De berörda rektorerna tog 1982 ett initiativ och hänvände sig till Ämbetsmannakommittén för nordiskt kulturellt samarbete under Nordiska Ministerrådet med förslag att starta en "försöksverksamhet med en systematiserad nordisk forskarutbildning inom jordbruks-, skogbruks- och veterinärområdet". Reaktionen blev positiv och Sekretariatet för kulturellt samarbete fick det rent administrativa svaret.

Försöksverksamheten skulle begränsas till tre år. En styrningsgrupp representerande de olika länderna och deras agrara läroanstalter fick i uppdrag att konkretisera försöksverksamheten, följa upp den och avge en utvärderingsrapport.

Som föremål för denna försöksverksamhet valdes nu främst forskarutbildningen i växtförädling. Den var etablerad och gav därmed en säkrare utvärdering av kurser av denna typ än om man skulle helt treva sig fram. Kursansvariga inom växtförädling kunde temporärt andas ut. En kurs i Danmark 1983, en i Sverige 1984 samt en på Island 1985 hade fått en garanti på högst 125.000 DKR per kurs!

När utvärderingen tillställdes Nordiska Ministerrådet 1985, blev reaktionen fortsatt mycket positiv. Ur ekonomisk synpunkt lät man försöksverksamheten fortsätta, och Ämbetsmannakommittén för jord- och skogbruksfrågor (NÄJS) fick nyåret 1987 i uppdrag att framlägga ett förslag till ett mer per-

manent arrangemang för forskarkurser på lant- och skogbrukets område. Målsättningen skulle vara ca tio forskarkurser per år inom hela fackområdet inklusive veterinärerna.

BIEFFEKTER AV FORSKARKURSERNA I VÄXTFÖRÄDLING

Det avgörande motivet för start med samnordiska forskarkurser i växtförädling var att få dem årligen och på hög nivå. Varje nordiskt land skulle inte kunna räkna med tillräcklig rekrytering så tätt och inte heller kunna garantera samma satsning. Det uppfattades även viktigt att visa, att nordiskt samarbete innebar en realistisk lösning för agrara forskarkurser i allmänhet, att så att säga statuera ett exempel.

Givetvis förstod man, att en kursform som överbryggade både nations- och åldersgränser, skulle få vissa positiva effekter för hela verksamheten inom växtförädlingen. Men man anade knappast, att de skulle bli så påtagliga och så fast etablerade. De personliga kontakter, som genom kurserna uppstått, har inte bara ökat sammanhållningen inom den nordiska yrkeskåren och därmed stimulerat till utbyte av idéer, material etc. Man har vågat att gå vidare på nordismens väg, och Nordiska Ministerrådet och dess underorgan för jord- och skogbruksfrågor har ekonomiskt backat upp. I dag kan växtförädlingens representanter på grund av sin pionjärvilja närmast betraktas som särskild gynnad part.

När Sverige under 1970-talets början på allvar började utreda etablerandet av en genbank för jordbruks- och trädgårdsväxter, föll det sig för inblandade växtförädlare logiskt att även här tänka nordiskt. De växtslag, där ett geografiskt betingat genbevarande uppfattades som viktigt, var i stort sett desamma över hela Norden. Fanns det regionsintressen, gick de ej efter nationsgränser utan snarare i norrsydlig riktning. Tillsammans skulle det vara lättare att skapa till-

räckliga resurser för inlagring, katalogisering, distribution etc. Nyåret 1979 blev Nordiska genbanken (NGB) en institution under Nordiska Ministerrådet och är nu en erkänd länk i ett större koordinerat, globalt nätverk av liknande verksamheter.

Genbanken hade knappast rotts i land, förrän ytterligare ett initiativ togs. De ökade kontakterna på den nordiska växtförädlingens område hade uppenbart svårigheter att med enbart nationellt orienterade institutionsbudgeter ekonomisera sammankomster och samordnade projekt i nordisk anda. Man kunde även se, att ett nordiskt samarbete skulle kunna rättfärdiga satsningar på växtslag och t.ex. nordkalotten, vilka en enskild nation aldrig skulle kunna få igång. Efter en del förarbeten samlades större delen av Nordens växtförädlare på Hanaholmen i Finland år 1981 tillsammans med representanter för jordbruksdepartementen och Nordiska Ministerrådets ämbetsmannakommitté för jord- och skogbruksfrågor. Ekonomiskt sett som ett projekt under sistnämnda organ bildade man Samnordisk Planteforedling (SNP). Dess syfte skulle vara att verka för en rationell samordning av de nordiska ländernas insatser från växtförädlingsforskning via egentlig växtförädling till sortprovning och sortidentifikation. Tack vare den goda sammanhållningen bland Nordens växtförädlare har även denna verksamhet funnit sin form och visat sitt fulla berättigande. Sedan nyåret 1987 är även Samnordisk Planteforedling institutionaliserad med en fast budget under Nordiska Ministerrådet.

Man kan bara hoppas, att växtförädlarna visat vägen för en motsvarande utveckling inom andra lantbruksvetenskaper. Agrara problem kring överproduktion och ökade krav på miljöbevarande hänsyn har skapat behov av samarbete över gränser. I en tid, där större block än Norden känner desamma, kan en första början och en förebild betyda en hel del.

Effect of "unnecessary" powdery mildew resistance genes on agronomic properties of spring barley

J. HELMS JØRGENSEN AND H.P. JENSEN

Forskningscenter Risø, Roskilde, Danmark

Agricultural Research Department, Risø National Laboratory, Roskilde, Denmark

Jørgensen, J.H. & H.P. Jensen 1990. Effect of "unnecessary" powdery mildew resistance genes on agronomic properties of spring barley. *Norsk landbruksforskning*. Supplement 125-130. ISSN 0801-5333.

Ten pairs of near-isogenic spring barley lines differing in the presence or absence of apparently 17 different powdery mildew resistance genes in at least five loci were grown in replicated yield trials over two years. The agronomic properties of heading date, lodging score, straw length, grain yield, and 1000 grain weight were determined. The ten pairs differed considerably in most properties. Within pairs, i.e. between resistant and non-resistant lines, no differences could be detected. It is concluded that in the case of barley and gene-for-gene powdery mildew resistance, there are no negative effects on important agronomic properties of resistance in a disease-free environment, i.e. of "unnecessary" resistance genes or of closely linked loci. Further, it is pointed out that the comparisons in such cases are made between resistance genes and the alternative "susceptibility" alleles. It is suggested that the "susceptibility" genes rarely if ever are true susceptibility genes, but are more likely "defeated" resistance genes.

Key words: Agronomic properties, barley, powdery mildew, QTL (quantitative trait locus), resistance, "unnecessary" resistance.

J. Helms Jørgensen, Agricultural Research Department, Risø National Laboratory, DK-4000 Roskilde, Denmark.

Resistance to powdery mildew is a major goal in breeding winter and spring barley in Europe. The resistance utilized is based almost exclusively on major genes that are matched by corresponding virulence genes in the pathogen. This gene-for-gene system in barley and powdery mildew has shown several "boom-and-bust" cycles in Europe (cf. Jørgensen 1983, Wolfe 1984). The gene-for-gene system has also been studied with mathematical models elucidating the consequences - in terms of genotypic composition of the pathogen population - of different strategies for utilizing disease

resistance genes (Leonard 1984, Jeger & Groth 1985). One major issue in this context is whether "unnecessary" virulence, i.e. virulence not needed for the survival of the pathogen, is selectively neutral or negatively affects the fitness of the pathogen (cf. e.g. Østergård 1987, Van der Plank 1975, 1978). Correspondingly, the question has been raised whether "unnecessary" resistance, i.e. resistance not needed for the survival of the host, is neutral or may negatively affect the fitness of the host. Some authors (e.g. Van der Plank 1975, 1978) have argued that "unnecessary" resistance should be

avoided because it affects the fitness of the plant negatively, whereas others have implied that "unnecessary" resistance genes are probably selectively neutral and/or that "defeated" resistance genes may well be pyramided by plant breeding because they have a residual effect in conferring a low level of resistance, known as "residual resistance", to virulent pathogen genotypes (cf. Nelson 1984, Pedersen & Leath 1988). Several experiments have been conducted to elucidate the effects of "unnecessary" virulence genes (cf. references above), whereas the effects of "unnecessary" resistance genes have been studied comparatively seldom.

Recently, Kjær et al. (1990a) studied associations between marker genes and agronomic traits in spring barley. Two of the marker genes were the gene-for-gene powdery mildew resistance genes *Ml-a9* and *Ml-k* which are linked on barley chromosome 5 and are derived from 'Monte Cristo'. When "unnecessary", i.e. in a disease-free yield trial, these genes and the chromosome segment they represented were neutral with respect to all traits examined, except for the concentration of magnesium in the plants. In another study, Kjær et al. (1990b) found that the three mutagen-induced and allelic powdery mildew resistance genes *ml-o5*, *ml-o6*, and *ml-o10* on barley chromosome 4 reduced grain yield and grain weight by about 4% when "unnecessary". The *ml-o* resistance genes, however, do not conform to the gene-for-gene system (cf. Jørgensen 1987). Less exact data, but more comprehensive in terms of number of resistance genes, are presented by Kølster et al. (1986) in a characterization of 24 near-isogenic lines in 'Pallas' barley and by Kølster & Stølen (1987) describing 17 near-isogenic lines in 'Siri' barley. In disease-free yield trials the lines with gene-for-gene powdery mildew resistance genes including *Ml-a9* and *Ml-k* mentioned above did not deviate significantly from the recurrent parents in agronomic traits apart from

plant height in a few cases, whereas the line with gene *ml-o5* (cf. above) significantly reduced grain yield and grain weight. The undesirable, pleiotropic effects of powdery mildew resistance genes in locus *ml-o* can be modified or eliminated by the background genotype. This is evidenced by the appearance of several high-yielding spring barley varieties in Europe (cf. Kjær et al 1990b) and recent experiences from Norway (Bjørnstad & Aastveit, 1990).

The present study was conducted in order to measure more precisely the possible effects on agronomic traits of a series of gene-for-gene barley powdery mildew resistance genes when "unnecessary".

MATERIAL AND METHODS

Ten pairs of near-isogenic lines of barley (*Hordeum vulgare* L.) were used; these have been described in detail by Moseman (1972). Ten donor parents were back-crossed four times to 'Manchuria' barley - the resistance loci were held heterozygous throughout 12-15 subsequent generations of selfing - and finally, one homozygous resistant plant and another homozygous susceptible plant were selected and multiplied. The ten resulting pairs of near-isogenic lines differ in their reactions to isolate CR3 of the powdery mildew fungus (*Erysiphe graminis* DC. Fr.: f.sp. *hordei*). They are expected to be reasonably similar between pairs because of the four back-crosses to the recurrent parent 'Manchuria'. The two members within each pair of lines are expected to be extremely similar due to the subsequent generations of selfing, except for alleles in the locus conferring reaction to isolate CR3 and in loci in a short adjacent chromosome segment.

The ten pairs of near-isogenic lines were tested in yield trials at Risø over two years. The two members of each pair were always in neighbouring plots and mutually oriented systematically in one

year and randomly in the other. These 10 "split-plots" were in a randomized block experiment with three replications and a plot size of 5.3 m². The seeds were fungicide-dressed before sowing and the trial was sprayed during the growing season according to demand in order to keep the trial disease-free. The individual plots were scored for heading date, i.e. the day in June when about 50% of the tillers were heading, and for lodging on a 0-10 scale with 0 = no lodging and 10 = completely lodged. At yellow-ripeness, the straw length was measured in centimeters from ground level to the spike basis at four positions per plot in the first year and two in the second. After harvest the grain yield per plot (at water content 15%) was determined, and the grain weight was estimated from counting and weighing about 500 seeds per plot. The data for these five agronomic traits were subjected to an analysis of variance.

The 20 barley lines were tested for admixtures by sowing seeds in the greenhouse harvested in the first year. The emerging seedlings were then checked for reaction to powdery mildew isolate CR3. A very low frequency of admixtures and/or outcrosses was found in one line.

RESULTS

The data from the yield trials and the powdery mildew resistance genes known to be present in the 20 lines are summarized in Table 1.

The data show that the ten pairs of lines differ considerably in most properties. The 'Iso 1' pair is 3-5 days later in heading than the others; it has a fairly high grain yield and a low 1000 grain weight. 'Iso 10' has a fairly high 1000 grain weight. 'Iso 12' is low in lodging score and has a grain yield nearly 25% below that of 'Iso 1'. 'Iso 4' has a shorter straw than the other pairs and 'Iso 5' has a higher lodging score. The differences between pairs are statistically highly

significant ($p < 0.001$) except for those for lodging.

The differences within pairs of lines are small (Table 1) and not statistically significant, except for one case (Table 2) where the 1000 grain weight in year 2 of the iso-lines with resistance genes is significantly lower than that of the iso-lines without resistance genes. This deviation is not found in the data from year 1, and must be ascribed to random variation.

In conclusion, the data reflect the origin of the material. The ten pairs differ considerably, as expected from the ten diverse donors crossed only four times to the recurrent parent, and they differ very little within pairs, as expected from 12-15 generations of selfing. Further, the data reveal no signs of differences that can be ascribed to the presence vs. absence of powdery mildew resistance genes or to genes closely linked to these genes.

DISCUSSION

The data presented here representing apparently 17 different resistance genes in at least five loci (Table 1) and those presented by Kjær et al. (1990a) on the linked genes *Ml-a9* and *Ml-k* have shown no sign of negative effects on important agronomic properties of the presence of "unnecessary" gene-for-gene powdery mildew resistance genes in barley. These materials represent four cases of single resistance genes, six of at least two closely linked resistance genes, and one case of 'Iso 26R' (Table 1) with three or more closely linked resistance genes. The near-isogenic lines described by Kølster et al. (1986) and Kølster & Stølen (1987) add at least nine more resistance genes in five more loci, which - in those less extensive tests - showed no effect on agronomic traits when "unnecessary". This leads to the conclusion that neither powdery mildew resistance genes in many loci nor possible, closely linked QTL's (quantitative trait loci) have any sig-

Table 1. Agronomic properties in disease-free yield trials over two years of ten pairs of 'Manchuria' barley lines near-isogenic for powdery mildew resistance genes (R = resistant; S = non-resistant)

| Ten pairs of barley lines ^{a)} | Resistance genes reported ^{b)} | Heading, days in June | Lodging score, 0-10 | Straw length, cm | Grain yield, hkg/ha | 1000 grain wgt., g |
|---|--|-----------------------|---------------------|------------------|---------------------|--------------------|
| Iso 1 Algerian | R Ml-a, Ml-(Al2) ¹⁾ | 21.9 | 4.2 | 98 | 42.3 | 33.7 |
| | S + , + | 21.3 | 4.2 | 97 | 41.5 | 33.6 |
| Iso 20 Franger | R Ml-a6, Ml-a14 ³⁾ | 16.0 | 3.3 | 102 | 38.0 | 35.9 |
| | S + , + | 16.7 | 3.0 | 102 | 38.3 | 36.3 |
| Iso 26 Long Glumes | R Ml-a7, Ml-(LG2), Ml-(LG3), + ^{1,2,5)} | 16.2 | 3.2 | 103 | 32.5 | 39.5 |
| | S + , + , + , Ml-? ⁴⁾ | 16.2 | 3.2 | 107 | 33.0 | 38.6 |
| Iso 10 Multan | R Ml-a7, Ml-(Mu2) ^{2,5)} | 18.5 | 3.2 | 106 | 39.9 | 39.4 |
| | S + , + | 18.5 | 3.0 | 107 | 41.5 | 40.3 |
| Iso 12 Durani | R Ml-a10, Ml-(Du2) ²⁾ | 16.1 | 2.5 | 106 | 32.0 | 35.7 |
| | S + , + | 16.1 | 2.5 | 105 | 31.3 | 36.1 |
| Iso 42 Rupee | R Ml-a13, Ml-(Ru3) ^{2,3)} | 16.7 | 4.0 | 98 | 33.5 | 34.4 |
| | S + , + | 17.4 | 4.0 | 98 | 34.6 | 34.2 |
| Iso 4 Kwan | R Ml-k | 17.8 | 3.8 | 94 | 33.2 | 34.9 |
| | S + | 17.8 | 3.7 | 94 | 32.6 | 35.4 |
| Iso 5 Psaknon | R Ml-p | 18.5 | 5.3 | 98 | 37.2 | 37.3 |
| | S + | 18.9 | 5.2 | 100 | 37.2 | 37.3 |
| Iso 3 Hanna | R Ml-h | 17.0 | 3.7 | 106 | 37.2 | 38.7 |
| | S + | 16.7 | 3.5 | 104 | 39.8 | 38.9 |
| Iso 2 Goldfoil | R Ml-g | 16.0 | 3.5 | 103 | 33.4 | 36.3 |
| | S + | 16.0 | 3.0 | 103 | 32.7 | 37.1 |
| Ten lines, average | R | 17.5 | 3.7 | 101 | 35.9 | 36.6 |
| | S | 17.6 | 3.5 | 102 | 36.1 | 36.9 |

a) Cf. Moseman (1972) via name of donor and R vs. S designation

b) References (other than Moseman (1972)): 1) Unpublished, 2) Giese 1981, 3) Giese et al. 1981, 4) Moseman & Jørgensen 1973, and 5) Torp et al. 1978

nificant effects on agronomic properties of barley.

Another, but more speculative viewpoint, is that the "susceptibility alleles" present in the non-resistant barley lines may well be "defeated" resistance genes. Several experiences from, e.g. barley and lettuce (cf. Jørgensen 1987, Crute & Lebeda 1981), show that crop plant

varieties susceptible in one geographical region can express resistance in another, and that resistance expressed in different geographical regions may be conferred by different resistance genes. This reflects that several - if not most - "susceptibility" genes are perfectly normal resistance genes, and that the decisive factor is whether the frequency of the

Table 2. Agronomic properties in two years of disease-free yield trials in each of two years of ten pairs of 'Manchuria' barley lines near-isogenic for powdery mildew resistance genes (R = resistant; S = non-resistant), and LSD values for differences between groups of R and S lines

| Year | Barley lines | Heading, days in June | Lodging score, 0-10 | Straw length, cm | Grain yield, hkg/ha | 1000 grain wtg., g |
|------|---------------------|-----------------------|---------------------|-------------------|---------------------|--------------------|
| 1 | 10 R lines | 20.03 | 3.97 | 103.3 | 33.04 | 37.14 |
| | 10 S lines | 20.23 | 3.70 | 103.8 | 32.54 | 37.21 |
| | LSD _{0.05} | 0.40 ^{ns} | 0.30 ^{ns} | 1.4 ^{ns} | 0.90 ^{ns} | 0.44 ^{ns} |
| 2 | 10 R lines | 14.90 | 3.37 | 99.2 | 38.82 | 35.95 |
| | 10 S lines | 14.87 | 3.33 | 99.9 | 39.60 | 36.50 |
| | LSD _{0.05} | 0.21 ^{ns} | 0.12 ^{ns} | 2.8 ^{ns} | 0.80 ^{ns} | 0.45* |

ns not significant

* p < 0.05

corresponding virulence genes is fixed at 100% in one region and not in another.

These considerations lead to a reinterpretation of the present issue, namely that the possible "penalty" of resistance genes is frequently compared to that of other allelic resistance genes, and infrequently, if ever, to true susceptibility genes. The question of a possible "penalty" of resistance requires that the resistance genes in question be compared to true, universally inactive susceptibility genes.

The implication for disease resistance breeding is, first, that resistance genes can be pyramided without "penalty". Secondly, more or less "defeated" resistance genes can be retained in the host population, especially when pyramided, because they exclude a certain, though modest, part of the pathogen population. Lastly, completely "defeated" resistance genes, i.e. those where the corresponding virulence genes are fixed in the pathogen population, may confer "residual resistance", i.e. contribute to the host's general defence.

REFERENCES

Crute, I.R. & A. Lebeda 1984. Evidence for a race-specific resistance factor in some lettuce (*Lactuca*

sativa L.) cultivars previously considered to be universally susceptible to *Bremia lactucae* Regel. Theor. Appl. Genet. 60: 185-189.

Giese, H. 1981. Powdery mildew resistance genes in the *Ml-a* and *Ml-k* regions on barley chromosome 5. Hereditas 95: 51-62.

Giese, H., J. Helms Jørgensen, H.P. Jensen & J. Jensen 1981. Linkage relationships of ten powdery mildew resistance genes on barley chromosome 5. Hereditas 95: 43-50.

Jeger, M.J. & J.V. Groth 1985. Resistance and pathogenicity: epidemiological and ecological mechanisms. Pp. 310-372 in R.R.S. Fraser (ed.). Mechanisms of Resistance to Plant Diseases. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publ., Dordrecht.

Jørgensen, J. Helms 1983. Durability of barley powdery mildew resistance genes in Denmark 1963-1980. Pp. 397-399 in F. Lamberti, J.M. Waller & N.A. Van der Graaff (eds). Durable Resistance in Crops. Pleum Publ. Corp., London.

Jørgensen, J. Helms 1987. Three kinds of powdery mildew resistance in barley. Barley Genetics V: 583-592.

Kjær, B., V. Haahr & J. Jensen 1990a. Associations between 23 quantitative traits and 10 genetic markers in a barley cross. Plant Breeding (in preparation).

Kjær, B., H.P. Jensen & J. Helms Jørgensen 1990b. Associations between three *ml-o* powdery mildew resistance genes and agronomic traits in barley. Euphytica 46: 185-193.

Kølster, P., L. Munk, O. Stølen & J. Løhde 1986. Near-isogenic barley lines with genes for resistance to powdery mildew. *Crop Sci.* 26: 903-907.

Kølster, P. & O. Stølen 1987. Barley isolines with genes for resistance to *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in the recurrent parent 'Siri'. *Plant Breeding* 98: 79-82.

Leonard, K.J. 1984. Population genetics of gene-for-gene interactions between plant host resistance and pathogen virulence. Pp. 131-148 in V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma & H.C. Bansal (eds.) *Genetics: New Frontiers. Proc. XV International Congress of Genetics.*

Moseman, J.G. 1972. Isogenic barley lines for reaction to *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* *Crop Sci.* 12: 681-682.

Moseman, J.G. & J. Helms Jørgensen 1973. Differentiation of resistance genes of *Ml-a* locus in six pairs of isogenic barley lines. *Euphytica* 22: 189-196.

Nelson, R.R. 1984. Strategy of breeding for disease resistance. Pp. 32-50 in P.B. Vose & S.B. Blixt (eds.) *Crop Breeding - A Contemporary Basis.* Pergamon Press, Oxford.

Østergård, H. 1987. Estimating relative fitness in asexually reproducing plant pathogen populations. *Theor. Appl. Genet.* 74: 87-94.

Pedersen, W.L. & S. Leath 1988. Pyramiding major genes for resistance to maintain residual effects. *Ann. Rev. Phytopathol.* 26: 369-378.

Torp, J., H.P. Jensen & J. Helms Jørgensen 1978. Powdery mildew resistance genes in 106 northwest European spring barley varieties. *Kgl. Vet. - og Landbohøjsk. Årsskr.* 1978: 75-102.

Van der Plank, J.E. 1975. *Principles of Plant Infection.* Academic Press, New York.

Van der Plank, J.E. 1978. *Genetic and Molecular Basis of Plant Pathogenesis. Adv. Series Agric. Sci.* 6. Springer-Verlag, Berlin.

Wolfe, M.S. 1984. Trying to understand and control powdery mildew. *Plant Pathology* 33: 451-466.

Hvordan kan foredling nyttes til å øke havrens plass i norsk kosthold

MAGNE GULLORD

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Apelsvoll forskingsstasjon, Kapp

Havren kan spores tilbake til omkring år 2000 før Kristi fødsel. Arkeologiske funn viser at havren har sin opprinnelse i Midt-Østen, spesielt i områdene rundt Middelhavet. Noen av de første funnene ble gjort i Egypt og på gamle boplasser rundt innsjøene i det som nå er Sveits.

Havreslekten inkluderer diploide, tetraploide og hexaploide arter. Mer enn 75% av den dyrka havren i verden er sorter av *Avena sativa* (6x). De resterende 25% utgjøres av *A. byzantina* (6x) og *A. strigosa* (6x) (Coffman, 1961).

Vår dyrka havre har trulig oppstått som ugras i bygg- og hveteåker. I det kjølige og fuktige klimaet i Nord-Europa trivdes havre bedre enn bygg og hvete, og ble etter hvert den dominerende arten i åkrene. Av funn i Osebergskipet er det konstatert at havre ble dyrket i vårt land allerede omkring år 900.

Mesteparten av havreproduksjonen i verden foregår på den nordlige halvkule, mellom den 35. og den 50. breddegrad. Sovjet er den dominerende havreproducent. I 1984 utgjorde landets produksjon 30% av den totale verdensproduksjonen på 45 mill. tonn. USA, Vest-Tyskland og Polen kommer på de neste plassene. I global sammenheng er havredyrkinga i tilbakegang. Med unntak av Danmark står havredyrkinga fortsatt sterkt i Norden.

I Norge utgjør havrearealet vel en tredjedel av det totale kornarealet, dvs. ca 1,2 mill. da. I forbindelse med den ensidige korndyrkinga på Østlandet, spiller havre en nøkkelrolle. Veksling med havre sanerer sjukdomssmitte i

jorda slik at bygg og hvete får bedre vilkår.

Her i landet er det lange tradisjoner med å bruke havre til mat. Havre inn gikk som en viktig komponent i velling, grøt og lefse. I begynnelsen av tredveåra utgjorde havre og bygg til mat, 12% av det totale kornkonsumet. I 1976 var forbruket redusert til 3%. I de to siste åra har igjen forbruket av havre til mat økt. I 1989 gikk det med 16.000 tonn havre til produksjon av ca 8000 tonn havregryn og -mjøl. Dette utgjorde omlag 3-4% av den totale havreproduksjonen.

Havre har lenge vært kjent for sitt høgverdige protein, umetta fettsyrer og gode diettiske virkning. I de siste åra har havre kommet i søkelyset, spesielt pga. sitt fiberinnhold. Forsøk med både mennesker og dyr har vist at en havrediett kan redusere innholdet av kolesterol i blodet vesentlig. Havrefiber synes også å påvirke reguleringen av blodsukker og regulerer mage-/tarmsystemet og motvirker tykktarmskreft.

Havreprodukter som brukes til mat er vanligvis laget av hele kjerner, bare det fiberrike skallet er fjernet fra havrekornet. Derfor inngår frøskall, frukt-skall, aluronlag, frøhvite og embryo/skuttellum i matproduktene. Til nå har havremøllene tilfredsstillet den relativt beskjedne etterspørselen etter havregryn, ved å selekere de mest velegna havrepartiene fra en eller flere kornsiloeer. De selekterte partiene har som regel vært blandinger av flere sorter. Systemet har ikke på noen måte stimulert havreforedlerne til å legge vekt på

karakterer som har spesiell betydning for matkvaliteten.

Fra og med sesongen 1990 har Norsk Frøforsyning i samarbeid med Moss Aktiemølle og kontrakt dyrkere, satt igang en prøveordning for kontrakt dyrking av havre til mat. Opplegget fokuserer på sortsmateriale som egner seg til grynframstilling, og som ellers har god matkvalitet og riktig dyrkningsteknikk. Foredling av havresorter til mat vil derfor bli meningsfylt og interessant.

For å øke interessen for havre til mat vil det være nødvendig å forbedre kvaliteten i de eksisterende produkter og lage sortene slik at framstillingsprosessen blir billigere og mer miljøvennlig. Det blir også viktig å lage sorter som trenger ennå mindre innsats av plantevernmidler og vekstregulatorer. Ellers må en regne med at havre kan bli interessant som råstoff for framstilling av utradisjonelle matprodukter.

I denne artikkelen vil jeg drøfte hvordan en ved hjelp av planteforedling kan gjøre havre ennå mer velegnet til mat i tradisjonell sammenheng og som råstoff for diverse raffinerte matprodukter.

FOREDLING FOR ØKT NÆRINGSINNHALD

Proteininnhold

Økt proteininnhold vil a) øke verdien av havre i frokostblandinger og b) øke havrens potensiale for bruk som protein-tilsetninger i mat. Proteinkonsentrat fra havre er mild på smak, har passende oppløslighet og potensiale for en tilstrekkelig produksjonskapasitet (McClusky et al. 1979).

Mer enn 90% av det totale proteinet finnes i aleuronlaget og endospermen (Youngs 1972). Proteinkvaliteten i havre er meget god sammenliknet med bygg og hvete. Dette henger sammen med høyere innhold av flere essensielle aminosyrer, spesielt lysin. I motsetning til bygg og

hvete reduseres ikke proteinkvaliteten ved økning i proteininnholdet. Grunnen til dette er at den lysinrike globulinfraksjonen dominerer lagerprotein i havre (Tabell 1).

Tabell 1. Osborns proteinfraksjoner i prosent av totalprotein i havre (Draper 1973, Peterson and Smith 1976, Robert et al. 1985, Robert et al. 1983)

| Fraksjon | Prosent av total protein | Lyseininnhold |
|------------|--------------------------|---------------|
| Albuminer | 10 | Høgt |
| Globuliner | 70-80 | Moderat-Høgt |
| Prolaminer | 10-15 | Lågt |
| Glutelin | <10 | Moderat-Høgt |

I havre fant Frey (1951) at andelen av prolamin var konstant sjøl om proteininnholdet varierte. Biologisk vurdering av havreprotein ved foringsforsøk underbygger data fra kjemiske analyser med hensyn til næringsverdi (Howe et al. 1965, Wahlstrøm and Libal 1975, Wahlstrøm and Libal 1979).

I de siste 20 åra har mye av oppmerksomheten blitt rettet mot *A. sterilis* (6x) med sikte på å øke proteinprosenten i havre. I de seinere åra har også andre ville havrearter, f.eks. *A. magna* (4x) vist seg å være interessante i denne sammenhengen (Thomas et al. 1980).

Proteininnholdet er en kvantitativ karakter og er følgelig styrt av en rekke gener. Antall gener, eller kromosomsegment som er involvert varierer mellom 1 og 25 (Campell and Frey 1972, Iwig and Ohm 1978, Sraon et al. 1975). Additiv genvirkning med delvis dominans for lågt proteininnhold synes å gå igjen i de fleste undersøkelser (Campell and Frey 1972, Ohm and Patterson 1973, Sraon et al. 1975). Det synes å være bevis for at gener i enkelte interspesifikke krysninger virker på en komplementær måte ved å produsere transgressjoner med høgt proteininnhold (Cox and Frey 1985, Kuenzel and Frey 1985). Den

gjennomsnittlige arvbarheten for proteinprosent er ifølge en rekke undersøkelser 45%, med en variasjon fra 15% til 89% (Murphy 1988). Dette skulle betinge rimelig framgang ved seleksjon.

I havre som i andre kornarter er det funnet negativ sammenheng mellom proteininnhold og kornavling. Denne sammenhengen synes å være avhengig av genmaterialet det arbeides med. Kuenzel og Frey (1985) viste at populasjoner som inneholdt gener som ga høgt proteininnhold både fra *A. sativa* og *A. sterilis* ga genotyper med høgt proteininnhold og høg avling.

Her i landet bør foredling for høgt proteininnhold ta utgangspunkt i de mest lovende utspaltinger fra kryssinger mellom *A. sativa* og *A. sterilis* og krysse disse inn i markedsførte sorter og de mest lovende linjer. For å konsentrere alleler for høgt proteininnhold i agronomisk akseptable genotyper, må utspaltinger med høgt proteininnhold og god agronomi krysses sammen i flere omganger.

Fettinnhold

Havre inneholder mer fett enn de andre kornslagene. For framstilling av havregryn blir fett i havre betraktet som en ugunstig bestanddel. For å unngå harskning av fett og vond smak på havreprodukter, inaktiveres lipase (oksydasjonsenzym) ved oppvarming før produksjon av havregryn.

Mesteparten av fett finnes i aleuronlaget og i endospermen, skjønt den høyeste konsentrasjonen finnes i embryo (Youngs et al. 1977).

Havre har aldri blitt brukt som oljevekst. Når foredling for økt fettinnhold ble satt igang, var hensikten å øke energiinnholdet i havre til fôr. Flere har imidlertid påpekt at det også kan være interessant å øke fettinnholdet fra et ernæringssynspunkt. Frey og Hammond (1975) viste at havresorter med minst 17% fett, kombinert med dagens proteininnhold og kornavling kunne konkurrere med soyabønne som frøljevekst i Iowa. Under norske forhold med rybs og raps som eneste oljevekster, bør havre med høgt fettinnhold være et meget interessant alternativ.

I nordiske havresorter varierer fettinnholdet mellom 6,5 og 8,3% i korn med skall (Tabell 2).

I dyrka havre i USA varierte fettinnholdet i avskallet kjerne mellom 3,8 og 9,8% (Brown et al. 1966).

Som for protein synes *A. sterilis* å være den mest interessante og aktuelle kilde for høgt fettinnhold. Undersøkelser over nedarving av fettinnholdet i kryssinger hvor *A. sativa* og *A. sterilis* er involvert, viser at fettinnholdet er styrt av mange gener, vesentlig med additiv geneffekt, uten genotype x miljø effekt og høg arvbarhet (Baker and McKenzie 1972, Frey et al. 1975, Thro and Frey 1985). Branson and Frey (1989) viste at

Tabell 2. Fettinnhold og fettsyresammensetning i 8 havre-sorter og dyrket på Apelsvoll i 1988 og 1989

| | % av den totale fettmengde | | | | | Fett % |
|-------------|----------------------------|-------|-------|-------|-------|--------|
| | C16:0 | C18:0 | C18:1 | C18:2 | C18:3 | |
| Veli | 17,6 | 1,2 | 39,1 | 38,7 | 1,6 | 7,1 |
| Kapp | 17,2 | 1,3 | 40,3 | 38,3 | 1,4 | 8,3 |
| Martin | 16,7 | 1,2 | 39,9 | 39,1 | 1,4 | 8,1 |
| A85012 | 18,1 | 1,6 | 36,4 | 40,6 | 1,5 | 6,9 |
| Svea | 17,1 | 1,5 | 38,3 | 39,9 | 1,5 | 7,6 |
| Mustang | 17,8 | 1,3 | 37,9 | 39,9 | 1,4 | 7,3 |
| Lena | 17,2 | 1,4 | 35,2 | 43,0 | 1,6 | 7,0 |
| Frigg | 18,0 | 1,6 | 34,0 | 42,6 | 1,8 | 6,5 |
| Signifikans | n.s. | n.s. | ** | ** | n.s. | ** |

det ved hjelp av recurrent seleksjon er det mulig å øke fettinnholdet i skallfri kjerne til 14-15%.

De viktigste fettsyrene i havre er palmitensyre (16:0), stearinsyre (18:0), oljesyre (18:1), linsyre (18:2) og linolensyre (18:3). Innholdet av disse i de viktigste havresortene i Norge er vist i tabell 2. Palmitin-, olje- og linolensyre utgjør tilsammen mer enn 95% av de målte fettsyrene. Fettsyresammensetningen er stabil over lokalitet, men er avhengig av fettprosenten. Når fettprosenten øker går innholdet av oljesyre opp, mens innholdet av palmitin-, linol- og linolensyre går ned (Youngs and Puskulcu, 1976).

Undersøkelser viser at fra få til mange gener er involvert i nedarvingen av palmitin-, olje- og linsyre (Karow and Forsberg 1984, Karow and Forsberg 1985, Thro et al. 1985). Additiv genvirkning er viktigst, men delvis dominans og epistasi er også påvist. Arvbarheten er moderat til stor.

Kvaliteten av vegetabiliske oljer bestemmes av det relative innholdet av de ulike fettsyrene. Mettede fettsyrer som palmitinsyre, bidrar til oljestabilitet, mens de umettede fettsyrene, bidrar til de nødvendige fysiske egenskapene. Det er viktig å merke seg at innholdet av den flerumettede linolensyren, som er viktig bidragsyter til ustabilitet mhp. smak, er vesentlig lågere i havreolje enn i soyaolje.

I norsk havreforedling bør en først og fremst ta sikte på å øke det totale fettinnholdet. Etter hvert som en får tilgang på raske og billige metoder for å bestemme fettsyresammensetningen bør en i tillegg selekttere for stabil fettsyresammensetning.

Gener for høgt fettinnhold bør krysses inn fra to til tre høg-fett linjer i Frey's program til de beste norske markedsførte sortene og avanserte linjer. Ved hjelp av NIR/NIT teknikken vil høg-fett genotyper effektivt kunne selekteres. Tilbakekryssing til markedsorter

bør gjentas inntil en har tilstrekkelig adaptert materiale med høgt fettinnhold.

Fiber

På grunn av medisinske og næringsfysiologiske årsaker er det knyttet stor interesse til havrens fibre. De viktigste fibre er β -glukaner, arabinoxylaner, cellulose og råfiber (tabell 3). De tre første er polysakkarider som finnes i celleveggene. β -D-glukaner som er en blanding av $\beta(1-3)$ og $\beta(1-4)$ polymerer, finnes vesentlig i subaleuronet. Lignin som vesentlig består av fenolpolymerer er hovedbestanddel av ikke karbohydrater i celleveggene i skall (inneragner), fruktskall og frøskall.

Tabell 3. Innhold av forskjellige fiberbestanddelar (% av tørrstoff) i havre (n = 16) med forskjellig stivelsesinnhold (Åman og Westerlund 1988)

| Bestanddel | Gjennomsnittsverdi % | Spredning | Cv % |
|-------------------|----------------------|-------------|------|
| Stivelse | 47,3 | 38,8 - 54,7 | 10,5 |
| β -glukaner | 3,2 | 2,7 - 3,6 | 9,7 |
| Arabinoxylaner | 8,0 | 4,1 - 14,5 | 37,3 |
| Cellulose | 9,1 | 6,0 - 12,9 | 20,9 |
| Lignin | 9,1 | 5,8 - 13,3 | 19,7 |

Havre med skall inneholdet i middel ca 30% fiber, hvorav 3,2% er β -glukaner. I det undersøkte svenske materialet varierte β -glukaninnholdet mellom 2,7 og 3,6. I amerikansk sortsmateriale var variasjonen større og nivået høgere (4,8-6,6), (Prentice et al. 1980).

I egne undersøkelser som omfattet 5 havresorter/-linjer som var dyrket i 3 år på 5 ulike steder, var nivået lågere og variasjonen mindre (tabell 4). Sortene reagerte likt over sted og år.

Mye tyder på at det er de løslige β -glukanene som senker innholdet av LDL (low density lipoprotein) - kolesterol i blodet og har positiv innvirkning på glukoseomsetningen hos mennesker. I et

Tabell 4. Innhold av β -glukaner i 5 havresorter - linjer i middel over 5 steder i Norge i årene 1985-87

| Sort | % β -glukaner |
|------------|---------------------|
| Svea | 2,4 |
| Veli | 2,2 |
| Lena | 2,6 |
| Kapp | 2,5 |
| A82016 | 2,1 |
| Middelfeil | 0,1 |

materiale på 121 svenske havresorter fant Åman og Graham (1987) et gjennomsnittlig innhold på 3,2% totalt (20% uløslige og 80% løslige) β -glukaner. Den løslige fraksjonen varierte fra 65-90%. Det er først og fremst denne fraksjonen det ville være ønskelig å øke ved foredling.

Det er gjort få studier på ned-arvingen av β -glukaner i havre. Egne undersøkelser tyder på at det er ubetydelig genotype x miljø samspill for egenskapen. Dette innebærer innholdet av β -glukaner relativt lett kan økes ved foredling.

I mangel av sorter med høgt innhold av β -glukaner, har norske havremøller framstilt havreprodukter med høgt innhold av β -glukaner, ved å sortere bort β -glukanfattig endosperm. På sikt bør det satses på å foredle havresorter med høgt innhold av løslige β -glukaner. Verdenssortimentet for havre i Beltsville, USA, undersøkes med sikte på å finne fram til genotyper med høgt β -glukaninnhold. Dernest bør diverse spørsmål vedrørende nedarvingen avklares. En bør også forsikre seg om at β -glukaner er den komponenten i havre som virkelig har den gunstige virkningen på kolesterolinnholdet hos mennesker.

Mineraler

Korn og kornprodukter er viktige bidrag til vårt mineral- og vitaminbehov. Inn-

holdet av mineraler i kornet er påvirket av en rekke faktorer som klima, jordart, gjødsling, modningsgrad og sort. En undersøkelse av 171 tilfeldig utvalgte havreprøver i Wales viser dette (tabell 5).

Tabell 5. Innholdet av mineraler i 171 havreprøver fra Wales (Morgan 1968)

| Mineral | Middel | Variasjonsbredde | CV % |
|---------|--------|------------------|------|
| Ca % | 0,11 | 0,07 - 0,18 | 18,2 |
| P % | 0,38 | 0,29 - 0,59 | 10,5 |
| Na % | 0,02 | 0,004 - 0,06 | 47,8 |
| K % | 0,47 | 0,31 - 0,65 | 17,0 |
| Mg % | 0,13 | 0,10 - 0,18 | 13,1 |
| Cu ppm | 4,7 | 3,0 - 8,2 | 17,0 |
| Co * | 0,05 | 0,03 - 0,17 | 53,0 |
| Mn * | 45 | 22 - 79 | 28,9 |
| Zn | 37 | 21 - 70 | 27,0 |

Peterson et al. (1975) bestemte mineralinnholdet i en rekke amerikanske sorter og sammenliknet det gjennomsnittlige innholdet i seks av sortene med anbefalt daglig inntak av de samme mineralene (tabell 6).

Tabell 6. Gjennomsnittlig innhold av mineraler i 6 havresorter (Peterson et al. 1975)

| Mineral | Mengde mg/28g | % av anbefalt daglig inntak/28g |
|---------|---------------|---------------------------------|
| Ca | 15,4 | 2 |
| P | 155 | 19 |
| K | 120 | 6 |
| Mg | 52 | 15 |
| Fe | 1,3 | 13 |
| Zn | 1,0 | 7 |
| Mn | 1,3 | 52 |
| Cu | 0,13 | 7 |

Resultatet viste at havre er en god kilde for magnan, magnesium og jern.

Innholdet av mikronæringsstoffer er ikke jamt fordelt i havrekjernen. Mesteparten av mineralene er konsentrert i fruktskall og frøskall og vesentlig mindre i endospermen. Heldigvis inngår mesteparten av frukt- og frøskall i de fleste havreprodukter.

Det er få opplysninger i litteraturen om den genetiske variasjonen for de ulike mineraler. En finsk undersøkelse viser at det er betydelig større variasjon i mineralinnholdet mellom arter enn mellom sorter (Koivistoinen et al. 1974). Mellom åtte havresorter ble det bare funnet sikre forskjeller for innholdet av Mg og Na. Foreløpig synes det derfor lite aktuelt å starte foredling for å øke mineralinnholdet i havre.

Vitaminer

Korn er en viktig vitaminkilde i det norske kostholdet. Innholdet av vitaminer i havrekjerne er vist i tabell 7.

Tabell 7. Vitamininnholdet i havrekjerne (Shukla 1975)

| Vitamin | Innhold mg/100 g | % av anbefalt daglig inntak/28g |
|-----------------|---------------------|---------------------------------------|
| Thiamin (B1) | 0,77 | 15 |
| Riboflavin (B2) | 0,14 | 2 |
| Niacin | 0,97 | 2 |
| Pantotensyre | 1,36 | 10 |
| Pyredoksin (B6) | 0,12 | 2 |
| Folinsyre | 0,06 | 4 |

Tabellen viser at havre er en god kilde for thiamin og pantotensyre. I følge undersøkelser gjort av Holman og Godden (1974) finnes det så å si ikke thiamin i inneragnene og i endospermen, mens mesteparten av vitaminet finnes i fruktskall, frøskall, skutellum og kime. Med hensyn til de andre vitaminene er det gjort lite for å finne ut hvor de er lokalisert.

Variasjon i vitamininnholdet mellom havresorter og med ulike vekstbetingelser er også lite undersøkt.

Foreløpig vet en ikke nok om den genetiske variasjon for å sette igang foredlingsarbeid for å øke vitamininnholdet i havre. Derimot er det viktig at de vitaminene som allerede finnes bevares ved produksjon av diverse havreprodukter.

Antioksydanter

Havre har gjennom tidene blitt brukt som antioksydant i matvarer. Antioksydantegenskapen i havre er knyttet til fenolforbindelser, bl.a. kaffesyre.

Tilgang på billige syntetiske antioksydanter har gjort at bruk av havre ikke har fått stort omfang. En voksende motstand mot syntetiske tilsetningsstoffer har igjen aktualisert havrebaserte antioksydantsystemer.

Før det kommer på tale med foredling for denne karakteren, må den genetiske variasjonen for de ulike komponentene kartlegges og nedarvingsforholdene undersøkes.

FOREDLING FOR ANDRE EGENSKAPER

Morfologiske egenskaper

For framstilling av havregryn er en rekke kjerneegenskaper viktige for det økonomiske utbyttet. Store ensarta korn, tynt skall, liten avskallingsprosent og høy hektolitervekt øker grynutbyttet. I et foredlingsprogram for mathavre vil det være viktig også å legge vekt på disse mer tekniske karakterene. Siden det blir selektert for flere av karakterene i arbeidet med å lage nye förhavresorter, vil ikke et slikt opplegg være ressurskrevende.

Det er også mulig å foredle havresorter uten skall (naken havre). Naken havre vil være mer energirik enn havre med skall og vil følgelig være gunstig som för (Doyle and Valentine 1988). Til framstilling av havregryn eller andre

produkter vil vesentlige kostnader til avskalling kunne spares med naken havre som råvare. Ulempene med naken havre er reduserte kornavlinger, problematisk å lagre, redusert spireevne mer utsatt for dryssing. Flere av de nevnte ulempene kan reduseres ved foredling eller mer skånsom behandling av varen. Naken havre har så mange interessante aspekter at det bør vurderes i foredlingsarbeidet.

Sjukdomsresistens, stråstyrke m.m.

Det er stadig økende interesse for matvarer med lite eller ingen rester av plantevernmidler, vekstregulatorer m.m. Siden havre er lite utsatt for sjukdommer og dekker godt mot ugras, er behovet for bruk av plantevernmidler i utgangspunktet mindre enn i bygg og hvete. Likevel vil foredling for resistens mot viktige sjukdommer som gul dvergsjuka og havrebrunfleck og/eller bedre konkurranse overfor ugras, føre til ytterligere redusert kjemikaliebruk og et ennå mer akseptabelt råstoff for matproduksjon.

Foredling for stivere strå vil redusere fare for legde, redusert avling, utvikling av mykotoksiner m.m. Sorter med stivt strå vil dessuten redusere behovet for vekstregulerende midler.

De nevnte foredlingsmessige tiltak vil i tillegg til «renere mat» bidra til at havre kan dyrkes på en ennå mer miljøvennlig måte enn før.

KONKLUSJON

Forbruket av havre til mat er lågt, sjøl om en har registrert en gledelig økning i forbruket de siste par årene. Det er som kjent meget vanskelig å endre spisevaner. Dessuten er konsumentene meget prisbevisste hvilket innebærer at prisnivået må være akseptabelt. Det er også behov for mer interessante produkter enn havregryn og havremjøl for å øke konsumet. Det vil også være nødvendig

med en gjentagende markedsføring av de ulike havreproduktene.

Foredling er et meget langsiktig tiltak for å øke forbruket av havre til mat. Ikke desto mindre er det kanskje det viktigste tiltaket som må prioriteres høgt.

LITTERATUR

- Baker, R.J. and McKenzie, R.I.H. 1972. Heritability and oil content in oats, *Avena sativa* L. *Crop Sci.* 12:201-202
- Branson, C.V. and Frey, K.J. 1989. Recurrent selection for groat oil content in oat. *Crop. Sci.* 29:1382-1387
- Brow, C.M., Alexander, D.E. and Carmer, S.G. 1966. Variation in oil content and its relation to other characters in oats (*Avena sativa* L) *Crop. Sci.* 6:190-191
- Campell, A.R. and Frey, K.J., 1972. Inheritance of groat protein in interspecific oat crosses. *Can. J. Plant Sci.* 52:735-742
- Coffman, F.A. 1961. Oats and oat improvement. F.A. Coffman, ed. *Am. Soc. Agron.*, Madison, W.I. 650 pp.
- Cox, T.S. and Frey, K.J. 1985. Complementarity of genes for high groat-protein percentage from *Avena sativa* L and *A. sterilis* L. *Crop Sci.* 25:106-109
- Doyle, C.J. and Valentine, J. 1988. Naked oats: an assessment of the economic potential for livestock feed in the United Kingdom. *Plant Varieties and Seeds.* 1:99-108
- Draper, S.R. 1973. Amino acid profiles of chemical and anatomical fractions of oat grains: *J.Sci. Food Agric.* 24:1241-1250
- Frey, K.J. 1951. The relation between alcohol-soluble and totalnitrogen contents of oats. *Cereal Chem.* 28:506-509
- Frey, K.J. and Hammond, E.G. 1975. Genetics, characteristics and utilization of oil in caryopses of oat species. *J.Amer. Oil. Chem. Soc.* 52:358-362
- Holman, W.I.M. and Godden, W. 1947. Aneurine content of oats. *J. Agric. Sci.* 37:51-59
- Howe, E.E., Jansen, G.R. and Gilfillan, E.W. 1965. Amino acid supplementation of cereal grains as related to the world food supply. *Amer. J. Clin. Nutr.* 16:315-320

- Iwig, M.M. and Ohm, H.W. 1978. Genetic control for percentage groat protein in 424 advanced generation lines from an oat cross. *Crop. Sci.* 18:1045-1049
- Karow, R.S. and Forsberg, R.A. 1984. Oil composition in parental, F1 and F2 populations of two oat crosses. *Crop. Sci.* 24:629-632
- Karow, R.S. and Forsberg, R.A. 1985. Selection for linoleic acid concentration among progeny of a high x low linoleic acid oat cross. *Crop. Sci.* 15:45-47
- Koivistoinen, P., Nissinen, H., Varo, P. and Ahlström, A. 1974. Mineral element composition of cereal grains from different growing areas in Finland. *Acta Agric. Scand.* 24:327-334
- Kuenzel, K.A. and Frey, K.J. 1985. Protein yield of oats as determined by protein percentage and grain yield. *Euphytica* 34:21-31
- McClusky, Y., Wu, V., Wall, J.S. and Inglett, G.E. 1979. Food applications of oat, sorghum and *Triticale* protein products. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 56:481-483
- Morgan, D.E., 1968. Note on variations in the mineral composition of oat and barley grown in Wales. *J. Sci. Food Agric.* 19:393-395
- Murphy, J.P. 1988. Oats for human food: Protein and oil. In proceedings from the 3rd International oat conference. Lund, Sweden 1988
- Ohm, H.W. and Patterson, F.L. 1973. Estimation of combining ability, hybrid vigor, and gene actions for proteins in *Avena* spp. *L. Crop. Sci.* 13:55-58
- Petersson, D.M., Senturia, J., Youngs, V.L. and Schrader, L.E. 1975. Elemental composition of oat groats. *J. Agric. Food Chem.* 23:9-13
- Petersson, D.M. and Smith, D. 1976. Changes in nitrogen and carbohydrate fractions in developing oat groats. *Crop. Sci.* 16:67-70
- Prenetice, N., Babler, S. and Faber, S. 1980. Enzymic analysis of β -D-glucans in cereal grains. *Cereal Chem.* 57:198-202
- Robert, L.S., Nozzolillo, C. and Altosar, I. 1985. Characterization of oat (*Avena sativa* L.) residual proteins. *Cereal Chem.* 62:276-279
- Robert, L.S., Nozzolillo, C., Cudjoe, A. and Altosar, I. 1983. Total solubilization of groat protein in high protein oat (*Avena sativa* L. cv. Hinoat): Evidence that glutelins are a minor component. *Can. Inst. Food Sci. Technol. I.* 16:196-200
- Shukla, T.P. 1975. Chemistry of oats: Protein food and other industrial products. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 6:383-431
- Sraon, H.S., Reeves, D.L. and Rumbaugh, M.D. 1975. Quantitative gene action for protein content in oats. *Crop. Sci.* 15:668-670
- Thomas, H., Haki, J.M. and Arangzeb, S. 1980. The introgression of characters of the wild oat *Avena magna* ($2n = 4x = 28$) into the cultivated oat *A. sativa* ($2n = 6x = 42$). *Euphytica* 29:391-399
- Thro, A.M. and Frey, K.J. 1985. Inheritance of groat oil content and high oil selections in oats (*Avena sativa* L.). *Euphytica* 34:251-263
- Thro, H.M., Frey, K.J. and Hammond, E.G. 1985. Inheritance of palmitic, oleic, linoleic and linolenic fatty acids in groat oil of oats. *Crop. Sci.* 25:40-44
- Wahlström, R.C. and Libal, G.W. 1975. Varying levels of high protein oats in diets for growing finishing swine. *J. Anim. Sci.* 41:809-812
- Wahlström, R.C. and Libal, G.W. 1979. Effect of high-protein oats in diets for young weaned pigs. *J. Anim. Sci.* 48:1374-1378
- Youngs, V.L. 1972. Protein distribution in the oat kernel. *Cereal Chem.* 49:407-411
- Youngs, V.L. and Pusculcu, H. 1976. Variation in fatty acid composition of oat groats from different cultivars. *Crop. Sci.* 16:881-883
- Youngs, V.L., Pusculcu, M. and Smith, R.R. 1977. Oat lipids. 1. Composition and distribution of lipid components in two oat cultivars. *Cereal Chem.* 54:803-812
- Åman, P. and Graham, H. 1987. Analysis of total and insoluble mixedlinked (1->3), (1->4)- β -D-glucans in barley and oats. *J. Agric. Food Chem.* 35:704-709
- Åman, P. and Westerlund, E., 1988. Dietary fibers in oats. In proceedings of the 3rd international oat conference. Lund, Sweden, July 4-8 1988. pp 223-228

Genetiske forhold ved frosttoleranse hos gramineer

ARILD LARSEN

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Vågønes forskingsstasjon, Bodø

Overvintringsevnen hos vinteranuelle og flerårige vekster avhenger av flere egenskaper hos plantene. I dette komplekset er frosttoleranse en viktig karakter. Hvor mye frosttoleransen betyr for overvintringsevnen beror på vinterklimaet. I områder med stabilt, nedbørfattig innlandsklima vil låg temperatur være viktigste årsak til vinterskadene. Her er det funnet svært god sammenheng mellom plantenes overvintringsevne og frosttoleranse (Gusta et al. 1982). I områder med ustabilt kystklima opptrer flere skadefaktorer i overvintringsperioden. Skadene blir her mer kompliserte og sammenhengen mellom overleving i felt og frosttoleranse er svakere (Larsen 1989).

Kjennskap til genetisk bakgrunn for frosttoleranse og hvordan karakteren nedarves i forskjellige plantematerialer, er viktig for å få framgang i forødlingsarbeidet for bedre overvintringsevne. Likedan er det av betydning å få klarlagt sammenhengen mellom frosttoleranse og andre resistenskarakterer, og med agronomiske egenskaper hos aktuelle arter.

FROSTTOLERANSENS NATUR

Frosttoleranse er i seg selv en sammensatt karakter. Den utvikles i plantene under herding ved låg temperatur. Flere fysiologiske og biokjemiske forandringer fører til økt toleranse. Skader av låg temperatur kan skje på forskjellige nivå i plantene, fra sprekning av vev på grunn

av isdannelse, til strukturelle forandringer i membraner og cytoplasma. Skadetype og omfang vil avhenge av hvordan plantene fryser og av deres fysiologiske tilstand. Siden frostskadene kan være av forskjellig natur, er det sannsynlig at flere gensystemer kan være involvert i styring av egenskapen.

Genetiske studier av frosttoleranse på grunnlag av overvintring i felt kan derfor være vanskeligere å tolke. I kontrollert klima kan planteutvikling og fryseprosess kontrolleres og reproduseres. Plantenes frosttoleranse kan uttrykkes mer direkte og genetiske analyser blir enklere. I denne oversikten tas det derfor bare med resultater fra forsøk som helt eller delvis er gjennomført i kontrollert klima. Frostskadene antas i disse tilfellene vesentlig å ha skjedd på cellenivå, i membraner og cytoplasma.

HØSTKORNARTENE

Det er utført mange studier av frosttoleranse hos høstkornartene. Den store økonomiske betydning av høsthvete, gjør at resultatene fra denne arten er i stor overvekt. På tross av mange undersøkelser, konkluderer Brule-Babel og Fowler (1988) med at det ikke er noen generell enighet om genetisk styring av frosttoleranse i denne arten.

Cytoplasmatiske virkninger

Ved analyse av resiproke kryssninger i hvete fant verken Gullord (1974) eller Brule-Babel og Fowler (1988) at cyto-

plasmatiske faktorer hadde noen genetisk virkning på frosttoleransen. De sistnevnte fant heller ikke holdepunkter for slik virkning hos rug. Limin og Fowler (1984) fant også at cytoplasmaet hadde liten direkte genetisk virkning på frosttoleranse hos allopoloider av rug-hvete.

Genvirkninger

Kryssninger og tilbakekryssninger mellom en vintersvak og en hardfør høsthvetesort ble utført av Gullord (1974). Foreldre og avkomsfamilier ble prøvd ved to intensiteter av frysing. Ved begge typer av frysestress ble frosttoleransen nedarvet kvantitativt. Den ikke additive komponenten av genetisk variasjon var betydelig høyere ved låg enn ved høy fryseintensitet. Dette tydet på at forskjellige gener kontrollerte frosttoleransen ved de to typer av frostpåkjenning.

Brule-Babel og Fowler (1988) krysset fem hvetesorter med store forskjeller i hardførhet, inkludert en vårtype, i alle kombinasjoner. Frosttoleransen ble undersøkt hos foreldresortene, F_1 , F_2 og F_3 populasjoner. Frosttoleransen hos F_1 og F_2 populasjoner etter kryssninger mellom høsthvetesorter, avvek ikke sikkert fra foreldrenes middelerdi, slik at forskjellene mellom disse sortene måtte skyldes ren additiv genvirkning. Avkom etter kryssningene mellom vårhvete og vinterhvete viste imidlertid delvis dominans for høy frosttoleranse. Alle de fire høsthvetesortene måtte ha minst ett dominant gen for høy frosttoleranse.

Etter kryssningene mellom sorter med forholdsvis låg frosttoleranse, ble det påvist transgressiv spaltning, slik at enkelte avkom var mer tolerante enn den sterkeste av foreldrene. Antallet av slikt avkom avtok med mer hardføre foreldre. Avkom etter foreldre med høgst frosttoleranse, viste bare i liten grad transgressiv spaltning mot låg frosttoleranse. Dette viser at det er liten mulighet for å øke frosttoleransen ved vanlig kryssning

over det som er kjent i de mest hardføre høsthvetesortene.

Diallele kryssninger mellom innavla linjer er en effektiv metode for analyse av genetiske parametre. I høsthvete har avkom fra flere diallele kryssninger blitt frosset under kontrollerte forhold. Resultater fra analyse av følgende kryssninger er gjennomgått:

Gullord (1974); to fullstendig dialleler, en 6x6 og en 4x4. Begge ble frosset ved både høg og låg intensitet.

Parodi et al. (1983); en 6x6 halv diallel.

Sutka (1981); en 6x6 fullstendig diallel.

Sutka et al. (1986a); en 10x10 halv diallel.

Analysene av disse viste følgende felles resultater:

1. Det eksisterte både sikker additiv og ikke additiv genetisk kontroll av frosttoleransen.
2. Den ikke additive delen av den genetiske variasjon var rent dominant.
3. De dominante virkningene var ufullstendige og betydelig lågere enn den additive variasjon.
4. Gener med additive og dominante virkninger var uavhengig fordelt mellom foreldrene.
5. Recessive og dominante gener var i omtrent samme proporsjoner.
6. Gjennomsnittlig generell og spesifikk kombinasjonsevne var begge signifikante.

Imidlertid viste Gullord (1974) at dominansen hovedsaklig var i retning av høy frosttoleranse, mens Sutka (1981) fant at dominans var for låg frosttoleranse. Forandringer i genvirkning ved hardere frysestress er blitt rapportert av både Gullord (1974) og Parodi et al. (1983). Sutka (pers. med.) har senere i et tilfelle funnet at dominansen kan skifte retning etter hvor hardt plantene fryses. Ved svak frysing var dominansen for høy toleranse, men ved senkning av frysetemperaturen snudde

dominansen slik at ved lågeste fryse-temperatur, var svak toleranse dominant. Dette kan kanskje forklares ved at forskjellige vitale deler i plantene skades ved økning av frysepåkjenning, og at ulike genkomplekser er i funksjon.

Diallele krysninger har også vært utført og analysert for frosttoleranse i høstbygg (Eunus et al. 1962) og høsthavre (Jenkins 1969). I disse artene ble det funnet at frosttoleranse ble styrt av både dominante og recessive gener, med vesentlig additiv virkning. Blant F₃-linjer i havre ble det observert betydelig transgressiv spaltning.

Fra høstrug fins det få undersøkelser om genetisk kontroll av frosttoleranse. Brule-Babel og Fowler (1989) krysset tre sorter, en vårrug, og en middels hardfør og en svært hardfør høstrug. Ingen av F₁ og F₂ populasjonene avvek fra foreldrenes middelvei i toleranse. Imidlertid viste F₃ populasjoner etter krysningene med vårrugsarten, en tendens til å ligge nærmest denne svakeste av foreldrene i frosttoleranse. Dette viser at frosttoleranse hos høstrug hovedsakelig styres av gener med additiv virkning, men at gener med dominans for låg toleranse kan eksistere.

Arvbarhet

Beregninger av arvbarhet for frosttoleranse i høstkornartene viser oftest høge verdier. Noen eksempler er vist nedenfor:

| Forfatter | Art | Materiale | Arvbarhet | |
|------------------|------------|------------------------|-----------|--------|
| | | | Vid | Snever |
| Gullord (1974) | Høstbivete | Diallel 6x6 | 0,76 | 0,69 |
| " | " | Diallel 4x4 | 0,77 | 0,70 |
| Sutka (1981) | " | Diallel 6x6 | 0,98 | 0,81 |
| Brule-Babel & | " | F ₃ -linjer | 0,28-0,84 | |
| Fowler (1988-89) | Høstrug | F ₃ -linjer | 0,48-0,82 | |

Brule-Babel og Fowler (l.c.) fant både i hvete og rug, at låg arvbarhet forekom etter krysninger mellom sorter med høg frosttoleranse, mens krysninger mellom sorter med større forskjeller i toleranse ga høyere beregnet arvbarhet.

Lokalisering av gener

Lokalisering av gener som styrer utvikling av frosttoleranse, har vesentlig vært forsøkt i hvete. I slike undersøkelser har det vært brukt linjer hvor forskjellige kromosomer fra en hardfør sort, f. eks. Cheyenne (giver), var byttet ut med tilsvarende kromosomer i en svak sort, Chinese Spring (mottaker) (Sutka et al. 1986b). En annen teknikk har vært å bruke monosome linjer, der enkelte kromosompar har bare ett kromosom (Sutka & Kovacs 1985).

Minst 10 av hvete-genomets 21 kromosompar kan være involvert i utviklingen av frosttoleranse hos plantene (Sutka & Snape 1989). Gener på forskjellige kromosomer kan være aktive etter som plantene herdes (Veisz & Sutka 1989). Flere undersøkelser viser at gener på kromosomene i den homologe gruppe 5 (A,B,D), har betydelig virkning på frosttoleransen. Spesielt har kromosom 5A gener med stor virkning på frosttoleransen. Andre kromosomer som i flere undersøkelser har vist seg å ha gener med virkning på frosttoleransen, er 4B, 4D og 7A.

Roberts (1990) mente å kunne markere to loci på kromosom 5A som styrer frosttoleranse. Markeringene kunne gjøres fordi det ene genet er sterkt koblet til et gen for vernalisering (Vrn1) og det andre er koblet til et gen som reduserer bladvekst hos herdete planter.

Somaclonal variasjon

Lazar et al. (1988) i Saskatoon, Canada, var de første som viste at variasjon i frosttoleranse hos kalluskulturer av hvete kunne utnyttes i intakte planter. Planter ble regenerert fra kalluskulturer utviklet fra umodne embryoer av Norstar høstbivete. Etter oppformering ble frøplanter prøvd for frosttoleranse. Det ble påvist variasjon både innen og mellom familier. Noen få planter hadde sikkert bedre frosttoleranse enn den vintersterke opphavssorten.

Omtrent samtidig regenererte Galiba og Sutka (1989) i Ungarn planter

fra kalluskulturer utviklet fra embryoer av den middels hardføre høsthvetesorten GK Csongor. Etter oppformering over tre generasjoner fra regenerering (SC₄), ble planter frosset ved -11 og -13°C. De fleste SC₄-familiene hadde lågere frosttoleranse enn opphavssorten, mens etter lågest frysetemperatur, hadde 5 familier sikkert høyere frosttoleranse.

Videre utvikling av frosttoleranse i høsthvete må skje ved overføring av gener fra andre gramineer, eller ved utnyttning av mutasjoner i cellesuspensjoner og kalluskulturer.

GRASARTENE

Detaljerte undersøkelser av genetisk styring av frosttoleranse i grasartene er ikke rapportert. Seleksjon for høy frosttoleranse etter kontrollerte frysinger over to til tre generasjoner har vist seg effektiv (Hides 1979, Larsen 1979, 1983). Beregning av arvbarhet på grunnlag av frysing av replikerte kloner og prøving av avkomsgrupper etter seleksjon, ble utført for noen grasarter (Larsen 1979):

| Grasart | Sort | Arvbarhet vid | Seleks.-retning | Realisert arvbarhet |
|-------------|--------------|---------------|-----------------|---------------------|
| Hundegras | Unke | 0,73 | Høg | 0,50 |
| | " | | Låg | 0,35 |
| " | Hattfjelldal | 0,55 | Høg | 0,35 |
| | " | | Låg | 0,13 |
| Eng.raigras | Kleppe | 0,74 | Høg | 0,39 |
| | " | | Låg | 0,43 |
| Engsvingel | Løken 2x | 0,65 | Høg | 0,39 |
| | " | | Låg | 0,33 |
| | Løken 4x | 0,63 | Høg | 0,30 |
| | " | | Låg | 0,42 |

Den realiserte arvbarheten etter seleksjon i en generasjon, var forholdsvis høg, noe som tilsier en betydelig andel av additiv genvirkning. Hundegrassorten Hattfjelldal som er naturlig selektert for overvintringsevne, viste lågere realisert arvbarhet enn den danske Unke. Dette

kan tyde på mer dominante gener for frosttoleranse i Hattfjelldal.

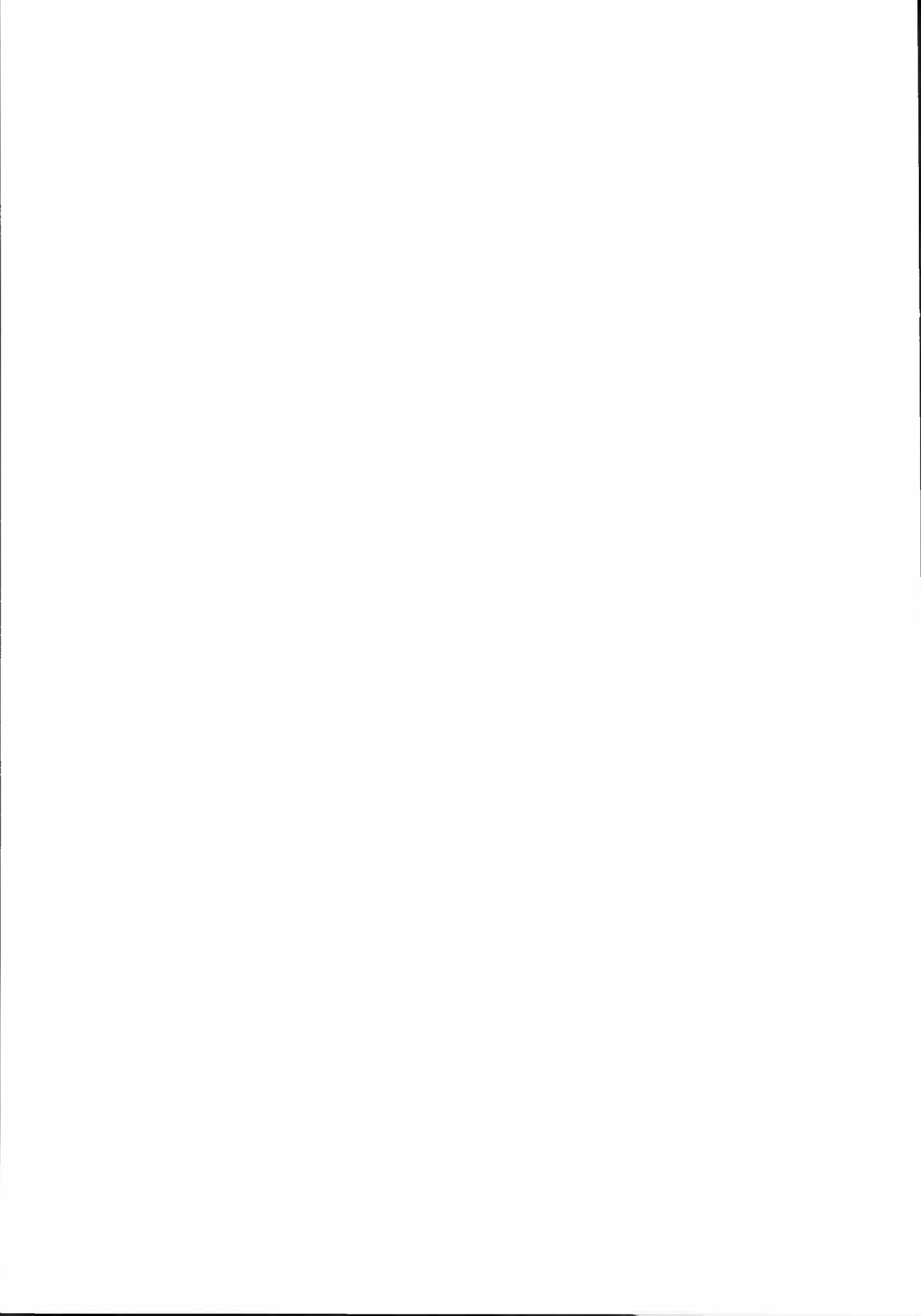
Kontrollert frysing av halvøskenfamilier etter polycross-grupper i hundegras har også gitt høge verdier av beregnet arvbarhet, fra 0,50 til 0,72 (Trosmo upubl.)

De undersøkelser som er utført, viser at det i grasartene er en betydelig naturlig variasjon for frosttoleranse som kan utnyttes ved seleksjon.

LITTERATUR

- Brule-Babel, A.L., and D.B. Fowler, 1988. Genetic control of cold hardiness and vernalization requirement in winter wheat. *Crop Sci.* 28: 879-884.
- Brule-Babel, A.L., and D.B. Fowler, 1989. Genetic control of cold hardiness and vernalization requirement in rye. *Genome* 32: 19-23.
- Enus, A.M., L.P. Johnson and R.A. Keel, 1962. Inheritances of winter hardiness in an eighteen-parent diallel cross in barley. *Can. J. Genet. Cytol.* 4: 356-376.
- Galiba, G. and J. Sutka, 1989. Frost resistance of somaclones derived from *Triticum aestivum* L. winter wheat calli. *Plant Breeding* 102: 101-104.
- Gullord, M. 1974. Genetics of freezing hardiness in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Ph.D. dissertation. Michigan State University: 70 pp.
- Gusta, L.V., D.B. Fowler and N.J. Tyler, 1982. Factors influencing hardening and survival in winter wheat. In *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress Mechanisms and Crop Implications*. Vol. II. Eds. P.H. Li and A. Sakai. Academic Press, New York: 23-40.
- Hides, D.H. 1979. Winter hardiness in *Lolium multiflorum* Lam. III. Selection for improved cold tolerance and its effect on agronomic performance. *Grass and forage Sci.* 34: 119-124.
- Jenkins, G. 1969. Transgressive segregation for frost resistance in hexaploid oats (*Avena spp.*). *Jour. Agric. Sci.* 73: 477-482.
- Larsen, A. 1979. Freezing tolerance in grasses. Variation within populations and response to selection. *Meld. Norg Landbr.høgsk.* 58 (42): 28 s.
- Larsen, A. 1983. Response to selection for freezing tolerance and associated effects on vegetative growth in *Dactylis glomerata*. In *Plant Production*

- in the North (ed. Kaurin, Junttila & Nilsen).
Norweg. Univ. Press: 134-140.
- Larsen, A. 1989. Foredling for overvintringsevne hos engvekster. Norsk landbruksforskning. Supplement No. 5: 75-80.
- Lazar, M.D., T.H.H. Chen, L.V. Gusta and K.K. Kartha, 1988. Somaclonal variation for freezing tolerance in a population derived from Norstar winter wheat. *Theor. Appl. Genet.* 75: 480-484.
- Limin, A.E. and D.B. Fowler, 1984. The effect of cytoplasm on cold hardiness in alloplasmic rye (*Secale cereale* L.) and triticale. *Can. J. Genet. Cytol.* 26: 405-408.
- Parodi, P.C., W.E. Nyquist, F.L. Patterson, and H.F. Hodges, 1983. Traditional combining-ability and Gardner-Eberhart analysis of a diallel for cold resistance in winter wheat. *Crop Sci.* 23: 314-318.
- Roberts, D.W.A., 1990. Identification of loci on chromosome 5A of wheat involved in control of cold hardiness, vernalization, leaf length, rosette growth habit, and height of hardened plants. *Genome* 33: 247-259.
- Sutka, J. 1981. Genetic studies of frost resistance in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 59: 145-152.
- Sutka, J. and G. Kovacs, 1985. Reciprocal monosomic analysis of frost resistance on chromosome 5A in wheat. *Euphytica* 34: 367-370.
- Sutka, J., O. Veisz and G. Kovacs, 1986a. Genetic analysis of the frost resistance and winter hardiness of wheat under natural and artificial conditions. *Acta. Agron. Scient. Hungarica* 35: 227-234.
- Sutka, J., G. Kovacs and O. Veisz, 1986b. Substitution analysis of frost resistance and winter hardiness of wheat under natural and artificial conditions. *Cereal Res. Comm.* 14: 49-53.
- Sutka, J. and J.W. Snape, 1989. Location of a gene for frost resistance on chromosome 5A of wheat. *Euphytica* 42: 41-44.
- Veisz, O. and J. Sutka, 1989. The relationships of hardening period and the expression of frost resistance in chromosome substitution lines of wheat. *Euphytica* 43: 41-45.



Kvalitetsforedling i fôrvekstar

LIV ØSTREM

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Fureneset forskingsstasjon, Fure

Å betra kvaliteten av grovfôret er eit prioritert område i norsk grovfôrforedling. I tillegg til gras for eng og beite omfattar fôrvekstane også belgvekstar og grønfôrvekstar. Oversikta er knytta til desse plantegruppene nytta som grovfôr.

«Kvalitet i fôrvekstar» vert definert som «fôr kvalitet» eller «fôr verdi» til drøvtyggjarar generelt. Fôr kvaliteten blir i stor grad avgjort av meltegrad og fôropptak (Raymond 1969). Energiinnhaldet er nært knytta til meltegraden av fôret. Frivillig fôropptak er avhengig av meltegrad, smak og ulik fylling og opphaldstid for fôret i vomma (Jones 1974). Visse artar inneheld kvalitetsnedsetjande stoff som ein må ta omsyn til i foredlinga. Dette gjeld silisium, alkaloid, saponin og glukosinolat.

Meltegrad og fôropptak blir best bestemt utifrå dyreforsøk, noko som ikkje let seg gjennomføra ved store plantemateriale. Foredling for kvalitet må difor måtta byggja på indirekte seleksjon. Den mest lovande metoden for å estimera mange kvalitetskomponentar med tilstrekkeleg effektivitet er den optiske analyseteknikken NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) (Shenk et al. 1979). Denne metoden vert nå nytta i norsk grøvfôrforedling.

Dei mest nytta karakterane for å måla ulike kvalitetskomponentar er følgjande: In vitro meltegrad (av tørrstoff: IVDMD, av organisk stoff: IVOMD), råtreklar, råprotein, celleinnhald (NDS), delvis melteleg trevlefraksjon (CWC, NDF) og lite eller ikkje melteleg trevlefraksjon (ADF, ADL).

GENETISK OG MILJØBESTEMT VARIASJON M.O.T. KVALITETSKOMPONENTAR

Det er funne stor genetisk variasjon i kvalitetskomponentane for dei aktuelle fôrvekstane både på populasjonsnivå og ved plantemateriale frå store geografiske område. Dette gjeld in vitro meltegrad, ulike trevlekomponentar og celleinnhald.

Meltegraden kan forklara ein stor del av variasjonen i frivillig fôropptak (Walters 1971). Også nedbrytingsfarten av celleveggstoffa vil påverka fôropptaket (Forbes 1986). For surfôr vil dette tilhøvet lett verta overskugga av eigenskapar knytta til konserveringsevna, til dømes tørrstoffinnhaldet og bufferkapasiteten.

Arvegradsestimata varierer med art og utviklingsstadium og vil dermed innehalda ein god del feil. For dei viktigaste kvalitetskarakterane er arvegraden likevel stor nok til å kunna nyttast som seleksjonskriterium (Frandsen & Fritsen 1982, Frandsen 1986, Østrem 1988).

GENETISKE OG MILJØBESTEMTE SAMANHENGAR MELLOM FÔR KVALITET OG ANDRE VIKTIGE KARAKTERAR

Følgjande oppstilling viser ein del tilgjengelege resultat over generelle samanhengar som er funne mellom meltegrad og andre fysiologiske og morfologiske karakterar, samt korrelasjonar mellom ulike kvalitetskarakterar (Hovin et al. 1976, Marum et al. 1979, Stratton et al. 1979, Nguyen et al. 1982):

| | | |
|-----------|---------------------|-----------------------|
| | - Skyting | Ofte negativ |
| In vitro | - Tørrstoffavling | Negativ (0, pos.) |
| Meltegrad | - Tørrstoff% | Ingen |
| | - Råprotein | Positiv |
| | - Råtreklar | Negativ |
| | - ADF, CWC, NDF, DL | Sterk negativ |
| ADF, DL | - Råprotein | M o d e r a t negativ |
| | - CWC, NDF | Sterk positiv |
| ADF, CWC | - Tørrstoffavling | Positiv |

Ein klar tendens til redusert meltegrad med sein skyting er vist av m.a. Dent & Aldrich (1963), men resultatene er ikkje eintydige (Julen & Lager 1966). Samanhengen mellom alder og meltegrad er enno meir uklar for belgvekstane (Frederiksen 1972). Medan in vitro meltegrad måler sluttresultatet vil nedbrytingsfarten vera langt større i belgvekstane enn i gras og dermed gi grunnlag for større fôropptak. Ved same meltegrad vil belgvekstane dermed ha betre fôrkvalitet.

Kvalitetskarakterane er relativt ustabile og plantemateriale bør evaluert i meir enn eit år (Christie & Mowat, 1968). Samspelseffektane inkluderer både utviklingsstadiet, hausting og år. Det er også påvist samspel mellom kvalitetskarakterar og plantetettleik (Lazenby & Rogers 1964).

Seleksjon for betre meltegrad må utifrå dei korrelasjonane ein kjenner til påverka andre plantekaraktarar. Spørsmålet vil vera kor mykje ein kan eller vil ofra av andre viktige karakterar, td. avling, for å oppnå betre kvalitet.

FOREDLINGSPROSESSEN

Det er ingen eintydig foredlingsmetode for krysspollinerande vekstar, og metodikken vert vanskeleggjort ved at desse artane i praksis blir dyrka i tett bestand der konkurransen mellom enkeltindividene er sterk. Foredlingsprosessen vil omfatta følgjande komponentar:

Foredlingsmål

Eit foredlingsmål for fôrqualität bør vera samansett av:

* meltegrad

Det er eit mål å finna det beste tidspunktet for måling av meltegrad, altså ein metode som standardiserer utviklingsgraden (Tyler & Hayward 1982). Dette bør også gjera det mogleg å selektera populasjonar med ein opphavleg høg meltegrad med langsam reduksjon etter skyting.

* fôropptak

Mål for fôropptak kan knytast til fordøyingsfarten, mengde og samansetjing av cellevegger og vekt og volum av trevleinnhald. van Soests fiberanalyse som omfattar NDF, ADF og LIGNIN (van Soest, 1976) vert i dag nytta som indirekte karakter for fôropptak. Råtrevlemetoden som er nytta her i landet, er ikkje fullgod, men det er praktisk vanskeleg å gå over til noko anna før ein veit at dette er betre.

* protein

Protein i grovfôr vert i stor grad nedbrotte av mikrobane i vomma. Samstundes vert mikrobeprotein bygd opp, avhengig av kor mykje fôr som vert melta i vomma, og tilgangen på ammoniakk frå proteinnedbrytinga. Meltegraden har difor betydning for proteinverdien. Optimalt innhald av råprotein (N*6,25) er 13-16%, høgare innhald vil vera ressurskrevjande for dyra.

* lettløseleg KH

Vassløselege karbohydratar er viktige for ensileringsprosessen.

Frigjering av variasjon og skaping av ny

Dei klimatiske tilhøva våre krev eit adaptert plantemateriale der utalandsk materiale vert trekt inn for å betra einskildkaraktarar. Ulike metodar har vore eller vert nytta for å få fram alt eksisterande variasjon eller skapa ny for kvalitetskaraktarar.

* Induksjon av polyploid

Kromosomdobling er ein usikker metode for å betra fôrkvaliteten fordi det på førehand er uråd å seia verknaden. Unntak finst i tetraploid raigras og raudkløver (Kivimae 1959).

* Artskryssingar (Artshybridar)

I artskryssinga *Lolium x Festuca* har ein kombinert palatabilitet og fôrverdi i raigras med ein meir hardfør svingel, vist m.a. av Buckner et al. (1967). Berg et al. (1979) påviste redusert in vitro meltegrad i hybridmaterialet, men variasjonen var stor nok til å kunna retta opp ein del av desse manglane.

* Sortskryssingar - utnytting av heterosis

For fôrgrasa gir dette eit framtidsetta perspektiv gjennom produksjon av F1-hybridar. I gras kan reine linjer skaffast anten gjennom hansterile linjer eller via haploidar.

Seleksjon

Kvalitet er eit av fleire foredlingsmål, og ulike seleksjonsmetodar for fleire karakterar samtidig er gitt av Aastveit (1983). Indeksseleksjon er teoretisk sett den optimale seleksjonsmåten, og gir størst genetisk framgang. Her kan kvalitetskarakterane vera enkeltkomponentar eller danna ein subindeks i den totale indeksen.

KVA ER OPPNÅDD MED OMSYN TIL KVALITETSFOREDLING

Resultat frå seleksjonsforsøk i Norge for dei vanlegaste grasartane viser stor potensiell genetisk variasjon innan populasjonane for m.a. kvalitetskarakterane (Aastveit, upubl.). Under føresetnad av at avkomsfamiliane held mål i andre karakterar vil ei betring i meltegrad på 2-3 % vera verdfull fordi ein når eit meir optimalt mål for meltegrad.

Seleksjonsframgang og produksjon av «høg» og «låg» grupper av genotypar er

rapportert av m.a. Frandsen (1986). Fôr-kvaliteten har blitt betra ved direkte seleksjon både i luserne (*Medicago sativa* L.) og i bladfaks (*Bromus inermis*) (Casler 1986).

Dersom seleksjonsresultata skal verifiserast i fôringsforsøk, kan ein alternativ meltegradsanalyse vera nylonpose-teknikken. Metoden går ut på å plassera ei rekkje nylonposar med fôrprøvar i vomma via ein fistel. Ved å ta ut att posane til ulik tid, kan ein finna både meltegraden og nedbrytingsfarten. Nytt tidleg i seleksjonsprosessen med eit større sortstal kan metoden gi nyttige indisjar på fôropptaket.

OPPSUMMERING OG FRAMTIDSUTSIKTER

Kvalitetsforedling i fôrvekstar er vanskeleg fordi der - i motsetning til andre planteslag - ikkje er noko veldefinert sluttprodukt. Det er også vanskeleg å definera eit næringskrav i og med at det endelege produktet blir bestemt i form av dyreprodukt.

Fôr-kvalitet i form av meltegrad, fôropptak, protein og karbohydrat kan verka som eit snevert foredlingsmål så lenge me veit at det også burde omfatta mange mineral og dessutan proteinsamansetjing for nokre artar. Med dei vanskane grovfôrproduksjonen slit med i dag, er det likevel nokså tvilsomt om komplekse kvalitetsbetringar vil kunna utnyttast i det heile.

Eit foredlingsprogram kan heller ikkje tilpassast alle artar like godt, og etter kvart må det bli ei større differensiering mellom artane m.o.t. foredlingsstrategi. Artane vil vera på ulike nivå, og med ulik innsats på dei ulike foredlingsmåla. For artar og sortar som alt har høg kvalitet, bør kvalitetsarbeidet i mykje større grad vera knytta til utviklinga i tidsrommet etter byrjande skyting. Arbeidet med belgvekstar må intensiverast for å utnytta kvalitetspotensialet i desse vekstane.

LITTERATUR

- Aastveit, K. 1983. Measurement of variation and selection in plant breeding. *Acta Agric.Scand. Suppl.* 23:68-71.
- Berg, C.C., Hill, R.R.jr., Buckner, R.C. & Barnes, R.F. 1979. Forage production and quality of synthetics derived from *Lolium x Festuca* hybrids. *Crop Sci.* 19: 89-93
- Buckner, R.C., Todd, J.R., Burrus, P.B. & Barnes, R.F. 1967. Chemical composition, palatability, and digestibility of ryegrass - tall fescue hybrids, «Kenwell» and «Kentucky 31» tall fescue varieties. *Agron.J.* 59: 345-349.
- Casler, M.D. 1986. Causal effects among forage yield and quality measures of smooth bromegrass. *Can.J.Plant Sci.*: 66: 591-600.
- Christie, B.R. & Mowat, D.N. 1968. Variability of in vitro digestibility among clones of bromegrass and orchardgrass. *Can.J.Plant Sci.*48: 67-73.
- Dent, J.W. & Aldrich, D.T.A. 1963. The inter-relationship between heading date, yield, chemical composition and digestibility in varieties of perennial ryegrass, timothy, cocksfoot and meadow fescue. *J.Nat.Inst.Agr.Bot.*9: 261-281.
- Forbes, J.M. 1986. Voluntary intake. In: Principles and practice of feeding dairy cows. (Eds. W.H. Broster, R.H. Phipps & C.L. Johnson). National Institute for Research in Dairying, Technical Bulletin 8. Reading.
- Frandsen, K.J. 1986. Variability and inheritance of digestibility in perennial ryegrass (*Lolium perenne*), meadow fescue (*Festuca pratensis*) and cocksfoot (*Dactylis glomerata*). II. F1 and F2 progeny. *Acta Agric.Scand.* 36: 241-263.
- Frandsen, K.J. & Fritsen, H. 1982. Variability and inheritance of digestibility in perennial ryegrass (*Lolium perenne*), meadow fescue (*Festuca pratensis*), and cocksfoot (*Dactylis glomerata*). I. Parent clones. *Acta Agr.Scand.* 32: 437-453.
- Frederiksen, J. Højland 1972. In vitro fordøjeligheden af organisk stof i græsmarksavgrøder. *Ugeskr.f.Agronomer/Hortonomer* 20: 404-409.
- Hovin, A.W., Marten, G.C & Stucker, R.E. 1976. Cell wall constituents of reed canarygrass: Genetic variability and relationship to digestibility and yield. -*Crop Sci.* 16: 575-578.
- Jones, D.I.H. 1974. Some recent developments in techniques for assessing the digestibility and intake characteristics of grasses. -*Rep.Welsh Pl.Breed.Sta. for 1974*, pp 128-133.
- Jones, D.I.H., Walters, R.J.K. & Breese, E.L. 1974. The evolution of herbage breeding programmes for improved voluntary intake and other nutritive characteristics. -*Växtodling* 29: 111-120.
- Julen, G. & Lager, A. 1966. Use of the in vitro digestibility test in plant breeding. -*Proc.X Intern.Grassl.Congr., Helsinki*: 652-657.
- Kivimäe, A. 1959. Chemical composition and digestibility of some grassland crops. -*Acta Agric. Scand. Suppl.* 5
- Lazenby, A. & Rogers, H.H. 1964. Selection criteria in grass breeding. III. Chemical composition. -*J.Agric.Sci.* 63: 323-333.
- Marum, P., Hovin, A.W., Marten, G.C. & Shenk, J.S. 1979. Genetic variability for cell wall constituents and associated quality traits in reed canarygrass. -*Crop Sci.* 19(3): 355-360.
- Nguyen, H.T., Sleper, D.A. & Matches, A.G. 1982. Inheritance of forage quality and its relationship to leaf tensile strength in tall fescue. -*Crop Sci.* 22: 67-72.
- Raymond, W.F. 1969. The nutritive value of forage crops. -*Adv. Agron.* 21: 1-108.
- Shenk, J.S., Westerhaus, M.O. & Hoover, M.R. 1979. Analysis of forages by infrared reflectance. -*Dairy Science* 62: 807-812.
- Stratton, S.D., Sleper, D.A. & Matches, A.G. 1979. Genetic variation and interrelationship of in vitro dry matter disappearance and fiber content in orchardgrass herbage. -*Crop Sci.* 19: 329-333.
- Tyler, B.F. & Hayward, M.V. 1982. A sampling technique for assessing digestibility of italian ryegrass populations. -*Euphytica* 31: 349-355.
- Van Soest, P.J. 1976. The estimation of digestibility from chemical composition. -*Misc.Papers, Landb.Hogesch. (Wageningen)* 12: 137-145.
- Walters, R.J.K. 1971. Variation in the relationship between in vitro digestibility and voluntary dry-matter intake of different grass varieties. -*J.Agric.Sci., Camb.* 76: 243-252.
- Østrem, L. 1988. Studies of the genetic variations of reed canarygrass, *Phalaris arundinacea* L. II. Forage yield and quality. -*Hereditas* 108: 103-113.

Bestemmelse av kvalitet i fôrvekster ved hjelp av NIRS og metodens muligheter i engvekstforedlingen

PETTER MARUM

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Løken Forskingsstasjon, Heggenes

Bedre fôr kvalitet er et viktig mål innen engvekstforedlingen. Det har i lang tid vært kjent at det innen ulike arter av engvekstene er store forskjeller i fôr kvaliteten mellom ulike planter. Inntil for få år siden var det vanskelig å utnytte disse forskjellene i foredlingsarbeidet fordi det har tatt for lang tid å bestemme kvaliteten til et tilstrekkelig antall enkeltplanter. Skal en få genetisk framgang er en avhengig av å analysere tusener av planter. Først ved utviklingen av NIR-metoden fikk en reelle muligheter til å foredle for bedre fôr kvalitet.

Kvaliteten eller næringsverdien av fôret er bestemmende for den produksjonsmengden en får ut av fôret i form av kjøtt eller melk. Den beste måten å bedømme kvaliteten på er direkte i form av mengde kjøtt eller melk som dyrene produserer. Men arbeidstiden og den kostnad dette ville innebære begrenser denne direkte metoden.

Laboratorie-metoder som beregner fôrverdien ut fra kjemisk innhold og *in vitro* fordøyelighet er utviklet, men disse er også dyre og arbeidskrevende.

Omkring 1965 demonstrerte Karl H. Norris en metode for å bestemme kvaliteten av plantemateriale ved hjelp av nær-infrarød refleksjonsspektroskopi (NIRS) (Norris og Hart 1965, Ben Gera og Norris 1968). Norris arbeider ved det amerikanske landbruksdepartementets forsøkssted i Beltsville. Denne analyseteknikken ble først brukt til å bestemme olje og protein i korn og oljevekster på

begynnelsen av 1970-tallet (Hyrnowitz et al. 1974 og Rinne et al. 1975).

I 1976 rapporterte Norris et al. om mulighetene til å bruke NIRS til å bestemme fôr kvalitet. Undersøkelsen viste at analysemetoden kan brukes til å bestemme fôrets kjemiske innhold og sammensetning såvel som fôrets virkning på dyra.

I 1975 begynte en ved Pennsylvania State University, i samarbeid med USDA, å undersøke mer grunnleggende og praktiske aspekter med denne analysemetoden brukt på fôrprøver. Dette arbeidet, som er ledet av John Shenk, har bidratt vesentlig til at analysemetoden ble brukbar til praktisk bruk. En del av de resultatene de er kommet til er publisert i Crop Science (Shenk et al. 1981, 1985a og 1985b).

HVORDAN VIRKER NIRS-TEKNIKEN

NIRS er en analysemetode som baserer seg på absorpsjon av lys i det nær-infrarøde området. Det infrarøde området i det elektro-magnetiske spektret ligger mellom det synlig lys og det midt-infrarøde området fra 800 til 2.500 mm. Mest brukt er bølgeområdet fra 1.100 - 2.500 mm.

Når molekylene i et stoff tilføres energi i form av lys, absorberes denne energien ved at elektronene flyttes til mere energirike baner. Spektre av fôrvekstene i dette området består av har-

moniske overtoner av de fundamentale absorpsjonsbanda i det midt-infrarøde området, og av kombinasjonsband vanligvis assosiert med strekking og bøyning av hydrogenbindinger (Barton 1985).

Vanligvis finner vi de harmoniske overtonene fra 800 nm til 2.100 nm og kombinasjonsbanda fra 2.000 nm til 2.500 nm.

En harmonisk overtone er den frekvensen som er dobbel, firdobbel osv. av den fundamentale absorpsjonsbandet i det midt-infrarøde området.

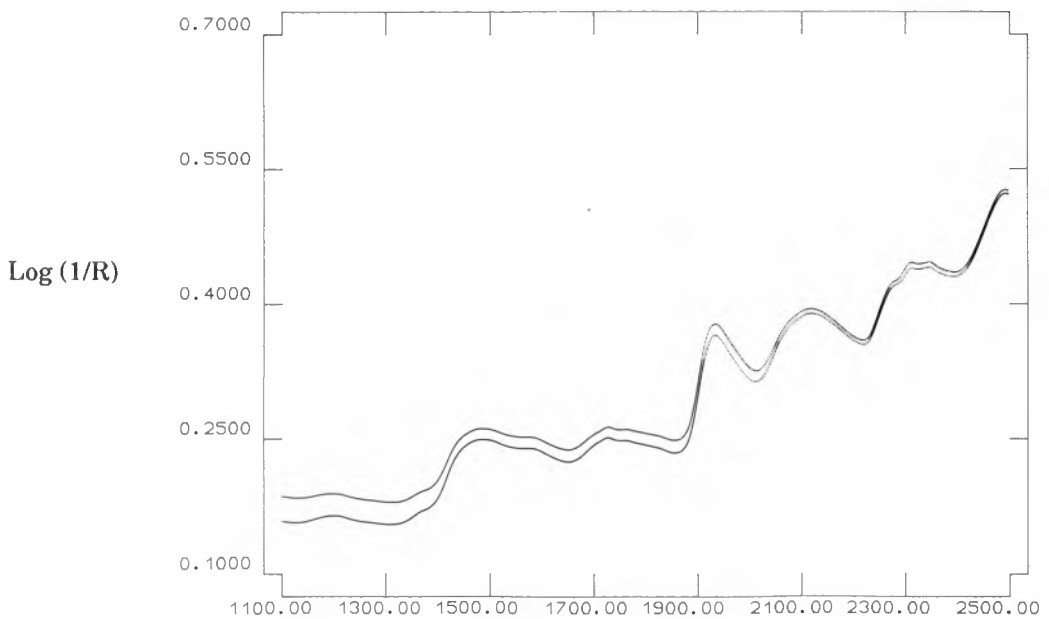
Et kombinasjonsband er summen av forskjellene mellom frekvensene av to eller flere fundamentale eller harmoniske svingninger. I NIRS-området er kombinasjonsbanda vanligvis harmoniske (Barton 1985).

Teoretisk kan NIRS-spektra av enhver funksjonell gruppe bli beregnet. Men dette er ikke praktisk mulig for sammensatte biologiske prøver.

Mengde absorbert lys ved en bestemt bølgelengde er avhengig av mengden av den absorberende forbindelsen. Ulike kjemiske forbindelser gir absorpsjon i ulike bølgelengder, og forskjellige bindinger i et materiale påvirker absorpsjonen i andre enkelt bindinger gjennom interferens. Dette fører til at vi får kompliserte NIRS-spektrum.

Noen viktige absorpsjonsområder for bestemmelse av noen komponenter i grovfôr er vann ved 1.940 nm, protein ved 2.150 - 2.180 nm og karbohydrater ved 1.300 nm, 2.200 nm og 2.350 nm.

Ved analyse av fôrprøver er det mest vanlig at en måler refleksjonen i området 1.100 nm til 2.500 nm. Dette blir gjort for hver 2. mm, slik at en i alt får 700 datapunkter. Refleksjonen blir målt som $\text{Log}(1/R)$ hvor R er refleksjonen. Disse 700 datapunktene danner grunnlaget for NIRS-spekteret. Et eksempel på et slikt spektrum er gitt i fig. 1.



Figur 1. Eksempel på et absorpsjonsspektrum av to ulike fôrprøver i det nær-infrarøde området. Absorpsjonen er gitt som $\text{Log}(1/R)$ hvor R er mengde reflektert lys. Bølgelengden er gitt i nm

Hver av toppene og forsenkningene i et NIRS-spektrum er sammensatt av flere uoppløste (uskillbare) vibrasjoner (absorpsjonsband). I nesten alle tilfeller har de individuelle vibrasjonene sammenheng med hverandre, og denne sammenhengen er gjengitt flere ganger over spekteret. Med andre ord, så er den samme informasjonen gitt mange steder i spekteret. Betydelig interkorrelasjon er derfor tydelig i NIRS. Dette tillater kalibreringsligninger med flere ledd for å relatere en kompleks kjemisk sammenstilling til et like komplekst-spektrum.

Før NIRS teknikken kan brukes til å bestemme ulike kjemiske verdier, må instrumentet kalibreres mot et sett med prøver med kjente kjemiske verdier.

Det er flere statistiske metoder som brukes til å kalibrere med. Multivariate teknikker (Martens & Jensen 1983, Grant et al. 1986), Fourier analyser (Devaux et al. 1986), Principal component (Cowe et al. 1985 og Dorney et al. 1987) og multipel regresjon (Shenk et al. 1981). Det er den sist-nevnte metoden vi bruker ved SFL Løken.

Kalibrering

Skal NIRS-teknikken gi resultater som både er nøyaktige og presise, må kalibrerings-arbeidet gjøres skikkelig. Det er to ulike måter dette kan gjøres på. En kan lage en snever kalibrering bare for et aktuelt forsøks-spørsmål, eller en kan lage en bred kalibrering som vil være brukbar innenfor mange ulike forhold. Den siste typen kalles vanligvis universiell-kalibrering. Det er vist at disse brede kalibreringene kan gi minst like gode resultater som de mere spesialiserte kalibreringene (Wetherill & Murray 1987).

Til kalibrering må en ta ut et prøve-sett som er av samme type som en senere ønsker å analysere. Skal en lage en bred kalibrering er det viktig at alle tenkelige variasjoner er med i kalibreringssettet. Ulike arter, høstetider, gjødselnivåer, behandlingsmåter osv. må være re-

presentert. Disse prøvene må dekke hele det aktuelle analyseområdet. Kjemiske verdier på disse prøvene må bestemmes så nøyaktig som mulig for å få en god kalibrering.

Innen engvekstene er det hensiktsmessig å dele opp materialet i ulike grupper. Dette vil forbedre nøyaktigheten av kalibreringene. Hvilke kalibreringer som SFL Løken har utviklet går fram av følgende tabell.

| Produkt Materiale | TØRKA GRAS | SILO | HØY |
|----------------------|---------------|------|-----|
| GRAS | 2 | 0 | 0 |
| GRAS/BELGVEKST | 1 | 0 | 0 |
| BELGVEKSTER | 1 | 0 | 0 |

- 2 Ferdig kalibrering
1 Kalibrering er under utarbeidelse
0 Ingen kalibrering

I det siste har en begynt å dele spektra innen de ulike produkt-gruppene inn i egne spektra-grupper, hvor sammenhengen mellom kjemiske verdier og spektra er så like som mulig. Ved rutine analyser er det da tanken at datamaskinen selv vil velge ut den rette kalibreringen på bakgrunn av spekteret. Dette har økt nøyaktigheten ytterligere. På Løken har vi ennå ikke mulighet til å gjøre dette.

Ved SFL Løken har vi så langt satset på universelle kalibreringsligninger. Vi har brukbar kalibrering for tørka gras. For tørka gras/belgvekstblandinger og rene belgvekster vil vi ha brukbare kalibreringer i 1. halvdel av 1990.

Prøver som sendes til kalibrering er plukket ut av et større antall prøver på bakgrunn av deres spektra. Det blir gjort for å holde antall prøver på et minimum ved bare å bruke prøver som har ny informasjon å bidra med.

Kalibreringsligningen vi bruker på tørka gras, LIGN90, er basert på omlag 470 prøver. Vi har kalibrert for i alt 12 ulike parametere. Opplysninger om LIGN90 er gitt i tabell 1. Som det går fram av tabell 1, har en også kalibrert for

Tabell 1. Kalibreringsdata for LIGN90

| PARAMETRE | N | SNITT | SEC | R ² c | SEV | R ² v | # |
|----------------------|-----|--------|-------|------------------|-------|------------------|---|
| RÅPROTEIN | 474 | 16.350 | .925 | .972 | .962 | .971 | 9 |
| IN VITRO FORDØYLIGH. | 474 | 74.340 | 1.967 | .809 | 1.908 | .851 | 9 |
| NDF | 469 | 53.439 | 2.070 | .932 | 2.120 | .930 | 6 |
| ADF | 466 | 27.852 | 1.125 | .952 | 1.193 | .953 | 9 |
| ADL | 467 | 2.060 | .355 | .734 | .351 | .618 | 9 |
| RÅTREVLER | 477 | 26.072 | 1.097 | .948 | .943 | .958 | 6 |
| BUFFER-KAPASITET | 445 | 32.370 | 3.072 | .832 | 2.980 | .834 | 8 |
| VANNLØSLIG KARBOHYD | 444 | 13.871 | 1.475 | .942 | 1.356 | .945 | 6 |
| ASKE | 222 | 7.855 | .825 | .816 | .804 | .801 | 7 |
| K | 473 | 2.591 | .383 | .772 | .418 | .738 | 9 |
| P | 473 | .218 | .045 | .714 | .043 | .742 | 9 |
| MG | 467 | .152 | .031 | .592 | .034 | .566 | 8 |
| CA | 470 | .417 | .108 | .438 | .107 | .406 | 9 |

SEC = Standardfeilen på kalibreringsett (2/3 av prøvene)

SEV = Standardfeilen på testsett (1/3 av prøvene)

R²c = Korrelasjons-koeffisient for kalibreringssett

R²v = Korrelasjons-koeffisient for testsett

= Antall ledd i kalibreringsligningen

Mg, K, P, og Ca. Kalibreringene for disse er ikke så gode som for de andre parametre.

For kjente biologiske analyser der referansemetoden har høy analysefeil, vil også kalibreringen for disse parametre gi høy kalibreringsfeil (SEC).

NØYAKTIGHET OG PREISISJON

Mange tror at tradisjonelle metoder gir bedre resultater enn NIRS. Dette skyldes nok delvis at mange kvalitets-parametre har en høy standardfeil på kalibreringen (SEC). Denne skepsisen bunner nok delvis i at en da forutsetter at referansemetoden alltid gir rett verdi, og at dermed hele feilen ligger på NIRS-analysen. En glemmer dermed at begge analysemetodene er beheftet med feil.

Mange tradisjonelle metoder kan gi dårlige resultater med lav presisjon. Dette i seg selv kan begrense nøyaktigheten av NIRS når referansemetoden som NIRS er kalibrert mot har dårlig presisjon. I tillegg er NIRS vanligvis bedømt, ikke på grunn av presisjon, som alle andre metoder blir, men på sin

nøyaktighet i forhold til referansemetoden. (Osborne & Fearn 1986).

Vi kan anta at feilen i NIRS-bestemmelse skyldes støy i instrumentet og fra feil som kommer fra unøyaktigheter i referansemetoden. Nå er dette delvis sant, men hva en ofte overser er at NIRS og referansemetoden måler ulike ting. Ta for eksempel protein. NIRS måler absorpsjon som skyldes et protein band, mens Kjeldahl måler den totale mengde organisk N. Fra Kjeldahl-N til protein, bruker en i engvekstene en omregningsfaktor på 6.25. Den faktoren er basert på en gjennomsnittlig sammensetning av aminosyrer i engvekstene. Derfor kan en ikke si at Kjeldahl-protein gir det rette svaret på hva som er virkelig protein når metodene viser noe forskjellig resultat.

Kjeldahl-protein er ikke mer enn en akseptert referanse-metode som er like «kunstig» som NIRS (Osborne & Fearn 1986).

På grunn av dette og på grunn av at prøvetakingsfeilen vanligvis er større enn selve feilen i den analysemetoden som blir brukt, vil mange vurdere NIRS på grunnlag av hvor presis metoden er, eller med andre ord, hvor gjentakbare

resultatene er når det bli gjort flere analyser av samme prøve.

For å se nærmere på presisjon og nøyaktighet på fordøyelighet beregnet etter Tilley og Terry-metoden og NIRS-metoden, analyserte Aastveit & Marum (1989) 39 prøver fordelt på 20 gjentak, totalt 780 enkeltprøver, med de 2 metodene. De 20 gjentak ble analysert med et gjentak pr uke for å få med eventuelle variasjoner over tid.

Variansanalysen fra den undersøkelsen er gitt i tabell 2.

Tabell 2. Variansanalyse for de 39 prøvene bestemt med NIRS- og Tilley og Terry-metoden

| | DF | Mean Square | |
|---------|-----|-------------|--------|
| | | NIRS | T & T |
| Prøver | 38 | 208.46 | 252.55 |
| Gjentak | 19 | 1.09 | 32.80 |
| Feil | 722 | 0.074 | 0.789 |

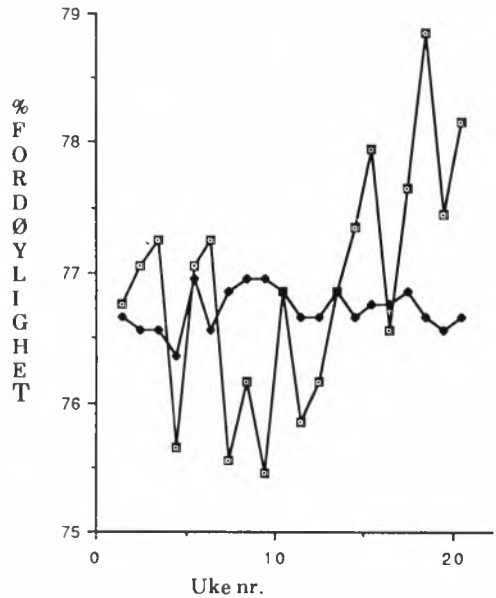
T & T = Tilley og Terry

Feilvariasjonen for Tilley og Terry-metoden var mange ganger så stor som for NIRS-analysene. Også variasjonen som skyldes gjentak var lavere i NIRS enn etter Tilley og Terry-metoden. Det skyldes at middelverdien av de 39 prøvene i de ulike gjentak varierte lite i NIRS (fra 76.3% - 76.9%), mens middelverdier fra Tilley og Terry-metoden varierte fra hele 75.5% til 79.9% (Figur 2). Dette viste at NIRS-analysene ga mye mer presise resultater enn Tilley og Terry-metoden.

Det skyldes trolig at NIRS-analysene er enklere å utføre enn Tilley og Terry-metoden.

Generelt kan en si at andre analysemetoder har vanskelig for å konkurrere med NIRS-teknikken i presisjon fordi den er så enkel å utføre.

Nå hjelper det imidlertid lite med god presisjon på analysene dersom resul-



Figur 2. Gjennomsnittlig fordøyelighet for de 39 prøvene for hvert av de 20 gjentakene (ukene). ■ viser verdiene fra NIRS-metoden og □ gir verdiene fra Tilley og Terry-metoden

tatet er feil. Hvor god nøyaktigheten på NIRS er beror helt på hvor god kalibreringsligningen er. I undersøkelsen til Aastveit og Marum (1989) var det godt samsvar mellom metodene uten noe systematisk bias. Korrelasjonskoeffisienten mellom resultatene fra de to metodene var $r = .93$. Det var vanskelig å sammenligne nøyaktigheten til de to metodene da en ikke har den *virkelige* verdien for fordøyeligheten på prøvene basert på dyreforsøk.

GENETISKE UNDERSØKELSER.

Det er relativt få publikasjoner på bruken av NIRS i genetiske studier av grovfôr.

Den første bruken av NIRS til å bestemme fôr-kvalitet i en genetisk studie og foredlingsprogram, ble rapportert av Marum et al. (1979). De bestemte NDF, ADF, lignin, silisium, råprotein og

fordøyelighet av strandrør. De brukte fra 50 til 72 tilfeldig valgte prøver fra hele populasjonen til å utvikle kalibreringsligninger. Dette var i motsetning til hva som er nevnt tidligere om universelle kalibreringer. De brukte spesialiste kalibreringer. Svakheten med disse ligningene viste seg når en prøvde å bestemme fôr kvaliteten i et engår med ligninger utviklet fra prøver fra et annet år. Det viste seg da at analysefeilen ble mer enn fordoblet. Dette viste tydelig at en trengte en ny kalibrering for hvert år. Hovedårsaken til dette skyldes at NIRS-spektra var «forskjellige» mellom de to åra på grunn av at plantematerialet var blitt behandlet på ulik måte med ulike tørkemetoder. Denne undersøkelsen kastet lys på viktigheten av hvordan prøvene blir behandlet. Prøver som skal til NIRS-analyse må behandles så likt som mulig. En greier aldri å behandle prøvene helt likt. Derfor er det viktig at en i en kalibrering har med prøver som representerer ulike variasjoner i behandlingsmåte. Universelle kalibreringer er blant annet basert på dette.

Østrem (1987) fant i en genetisk undersøkelse i strandrør en bred arvbarehet på fordøyelighet på .60 basert på Tilley og Terry-metoden og .71 basert på NIRS. Den høyere arvbareheten for NIRS-analysene viser at NIRS-analysene er mer presise enn de tilsvarende lab. analysene. Lignende resultater er funnet av Aastveit & Aastveit (1987). Østrem konkluderer at bruken av NIRS i foredlingsprogram er interessant da den tillater en rask analyse av mange karakterer.

NIRS I ENGVEKSTFOREDLING.

I alle foredlingsprogram trenger en en rask metode til å evaluere materialet etter. Likeledes trenger en genetisk variasjon å arbeide med. Mange undersøkelser viser at en finner store forskjeller inne de ulike artene i fôr kvalitetsparametere.

Utviklingen av NIRS-teknikken har nå gjort det mulig å utnytte denne genetiske variasjonen.

NIRS har tre store fordeler framfor de tradisjonelle metodene:

1. Ingen bruk av kjemiske stoffer.
2. Raskt å analysere ei prøve.
3. Mange kvalitetsparametre analyseres samtidig.

Disse fordelene fører til en relativ billig analyse.

Kapasiteten ved SFL Løken er omlag 150 prøver pr. dag pr. person når en bare analyserer prøver. I praksis blir antallet noe lavere over tid da det er mange tilstøtende oppgaver som må gjøres så som å ta imot prøver, returnere prøver, liste ut resultater, arbeide med kalibreringsprøver osv.. Men i overkant av 20.000 prøver pr. person pr. år er mulig.

Hver prøve blir analysert for 12 ulike kvalitetsparametre. Med andre ord omlag 240.000 enkeltanalyser pr. år.

Kapasiteten på NIRS-analysene er så stor og presisjon og nøyaktighet er så god at selve analysedelen ikke lenger er en hindring i foredling for fôr kvaliteten.

Foredling for bedre kvalitet er et viktig foredlingsmål i engvekstene. Utviklingen av NIRS-teknikken har gjort det mulig å arbeide mot dette målet.

LITTERATUR

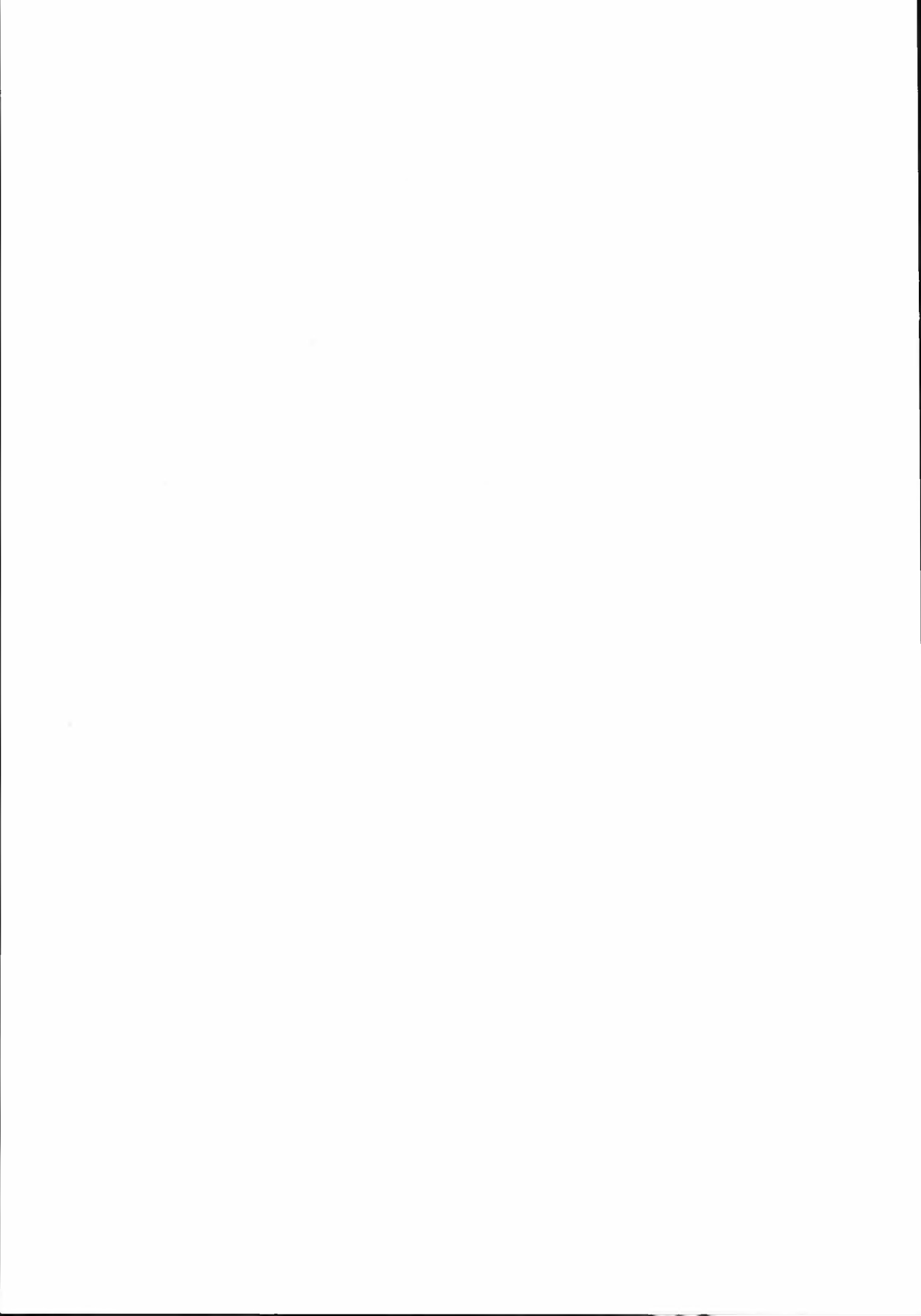
K. Aastveit og A.H. Aastveit. Personlig meddelelse.

A.H. Aastveit og P. Marum 1989. Accuracy of near infrared reflectance spectroscopy in the determination of IVDMD in forage. *Norwegians Journal of Agricultural Sciences*, 3:211-219.

Barton II, F.E. 1985. Spectra. In G.C. Marten, F.E. Barton, II, and J.S. Shenk (eds.) *Near infrared reflectance spectroscopy (NIRS); analysis of forage quality*. USDA Agri. Handb. 643.

Ben Gera. og K.H. Norris 1968. Determination of moisture content in soybeans by direct spectrophotometry. *Israel J. of Agr. Res* 18 (3):125.

- Cowe, I.A., and J.W. McNicol 1985. The Use of Principal components in the Analysis of Near-Infrared Spectra. *Applied Spectroscopy* 39:257-265.
- Devaux, M.F., D. Bertrand & G. Martin 1986. Discrimination of Bread-Baking Quality of Wheats According to Their Variety, by Near-Infrared Reflectance Spectroscopy. *Cereal Chem.* 63(2): 151-154.
- Downey, G., P. Robert, D. Bertrand og M.F. Devaux 1987. Near-Infrared Analysis of Grass Silage by Principal Component. Analysis of Transformed Reflectance Data. *J. Sci. Food Agri.* 41:219-229.
- Grant, A. J.G. Frankling og A.M.C. Davies 1988. Near Infra-red Analysis: the Use of Multivariate Statistics for Investigation of Variables in Sample Preparations and Presentations of Tea Leaf. *J. Sci. Food Agric.* 4: 129-139.
- Hymowitz, T., J.W. Dudley, F.I. Collins and C.M. Brown. 1974. Estimation of protein and oil concentration in corn, soybean, and oat seed by near-infrared light reflectance. *Crop Sci.* 14: 713-715.
- Martens H., S.Å.Jensen 1983 Two-stage partial least squares regression on latent factors: a new NIR calibration method, in Proceedings of the Seventh World Cereal and Bread Congress, Progress in Cereal Chemistry and Technology. Holas J, Kratochvil (eds). Elsevier: Amsterdam Part S: 607-47.
- Marum, P., A.W. Hovin, G.C. Marten og J.S. Shenk, 1979. Genetic Variability for Cell Wall Constituents and Associated Quality Traits in Reed Canarygrass. *Crop. Sci.* 19: 353-360.
- Norris, K.H. og J.R. Hart 1965. Direct spectrophotometric determination of moisture content of grain and seeds. Proc. 1963 Intl. Symp. on Humidity and Moisture. Principals and Methods of Measuring Moisture in Liquids and Solids. Humidity and Moisture 4:19.
- Norris K.H., R.F. Barnes. J.E. Moore and J.S. Shenk 1976. Predicting forage quality by infrared reflectance spectroscopy. *J. Anim. Sci.* 43:889-897.
- Osborne, B.G. og T. Fearn 1986. Near Infrared Spectroscopy in food analysis, Longman Scientific & Technical. ISBN 0-58-49489-3.
- Rinne, R.W., S. Gibson, J. Bradley, R. Seif and C.A. Brim. 1975. Soybean protein and oil percentages determined by infrared analysis. *Agr. Res. Pub. ARS-NC-26, USDA.*
- Shenk, J.S. og M.O. Westerhaus, 1985a. Accuracy of NIRS instruments to analyze Forage and Grain. *Crop. Sci.* 25:1120-1122.
- Shenk, J.S., M.O. Westerhaus og W.C. Templeton Jr. 1985b. Calibration Transfer Between Near Infrared Reflectance Spectrophotometers. *Crop. Sci.* 15:159-161.
- Wetherill, G.Z. & I. Murray 1987. The spread of the calibration set in near-infrared reflectance spectroscopy. *J. Agric. Sci.* 109:539-544.



Bruk av fremmed genmateriale i norsk foredling av engvekster

ELI TORGERSEN SOLBERG

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Løken forskingsstasjon, Heggenes

Norge er et vidstrakt land med varierende vekstforhold. Klimaet er svært forskjellig fra nord til syd og fra høyfjell til havnivå. De topografiske forholdene gir store variasjoner i lokalklima, og i de mest utsatte områdene er forholdene helt marginale for plantevekst. Jordbunnsforholdene er også vidt forskjellige fra sted til sted, og selv over ganske korte avstander kan flere ulike jordarter være representert. Det sier seg selv at vi trenger et variert sortstilbud, og at vi med våre spesielle miljøforhold har behov for en egen engvekstforedling.

Engvekstene er relativt nye i kultursammenheng. Gras og urteaktige vekster har riktignok lenge vært brukt som et billig fôrgrunnlag for drøvtyggere, men det var først for ca 200 år siden at de første spede forsøkene ble gjort på å bedre avkastningen på eng- og beitearealene. Enkelte bønder i de beste jorbruksdistriktene begynte da å pløye om og så til ny eng. Til å begynne med ble det i alt vesentlig brukt utenlandsk frø, stort sett med elendige resultater, og mange gårder satte igang med egen frøavl. Dette ga opphav til tallrike lokalstammer, og ennå i dag er de fleste av våre godkjente sorter opprinnelig slike stammer.

Offisiell engvekstforedling har vi hatt siden 1912 da det ble startet opp et utvalgsarbeid på gården Forus i Rogaland. Til å begynne med var det særlig timotei og rødkløver som ble viet oppmerksomhet. Etter som dette med engdyrking ble mer utbredt, ble det imidlertid aktuelt med arter også for mer ekstensive forhold, slik som rapp, rødsvingel, kvein, bladfaks og strandrør. I

de siste 20 åra har endringer i driftsmåten gjort engsvingel og hundegras til viktige arter. De suverent mest betydningsfulle artene ellers i Europa, raigrasartene, er foreløpig ikke vinterherdige nok hos oss. Strandsvingel og arter fra *Agropyron*-komplekset som er mye brukt i USA har heller ingen særlig interesse her. Luserne derimot er en innført art som har fått en viss aktualitet.

Grunnlaget for all planteforedling er tilgang på materialer med tilstrekkelig genetisk variasjon. Hos unge kulturvekster finnes slik variasjon i rikt monn i naturlige populasjoner og økolyter. Først når denne variasjonen til fulle er undersøkt og så langt det er mulig utnyttet ved seleksjon, vil det bli nødvendig å skaffe til veie ny variasjon for videre foredling. Dette kan gjøres ved

- Seksuelle kryssninger
 - * Mellom linjer eller genotyper
 - * Mellom ulike populasjoner eller økolyter
 - * Mellom forskjellige mer eller mindre beslektede arter
- Somatisk hybridisering
- Rekombinant DNA-teknikk
- Kromosomtallsmanipulasjoner
- Induksjon av mutasjoner

Så lenge det finnes tilstrekkelig genetisk variasjon kan man ved gjentatt seleksjon og samkryssing av genotyper innenfor de enkelte populasjoner oppnå betydelig framgang. Dette er demonstrert ved langvarige seleksjonsforsøk i bl.a. mais (Woodworth et. al., 1952). Ved kryssninger mellom populasjoner med ulik opp-

rinnelse og tilpasning, kan det skapes foredlingspopulasjoner med enda større variasjon. Først når dette ikke lenger er tilstrekkelig til å oppnå framgang, er det aktuelt å skape ny variasjon, noe som altså kan gjøres ved induksjon av mutasjoner, manipulering med kromosomtall og ved inkorporering av nytt (fremmed) genmateriale.

Norsk engvekstforedling befinner seg forløpig på det første nivået, d.v.s. utnyttelse av den naturlige forekommende variasjon. De fleste av våre godkjente sorter i dag er oppstått ved utvalg av gode lokalstammer, og tildels ved gjentatt masseseleksjon innenfor disse. Genetiske undersøkelser av slike stammer viser at det finnes stor genetisk variasjon i en rekke ulike egenskaper (tabell 1).

Ved vurdering av ulike materialer og genressurser i et foredlingsprogram er det tvingende nødvendig med klare og entydige foredlingsmål. Engvekstene er imidlertid en sammensatt gruppe. Tradisjonelt betyr de et billig forgrunnlag for drøvtyggere, og eventuell framgang ved

planteforedling gir seg ikke uttrykk direkte. Virkningen av et forbedret plantemateriale kommer først til syne gjennom økt avdrått i husdyrproduksjonen eller som reduserte kostnader ved dyrking. Foredlingsmål når det gjelder engvekster er fastsatt i grovfôrprogrammet, og omfatter

- Avkastning
- Kvalitet
- Vinterherdighet (stabilitet)
- Sykdomsresistens
- Frøproduksjonsegenskaper

Alle disse egenskapene, med mulig unntak av sykdomsresistens, er sammensatte, kvantitative karakterer som kan være vanskelige å håndtere i foredlingsammenheng. De har imidlertid fordelene av at de er relativt lette å måle både på populasjons- og enkeltplantebasis, og betydningen av dem kan vurderes økonomisk. Andre egenskaper som er svært aktuelle, men vanskeligere å måle, er intra- og interspesifikk konkurransev-

Tabell 1. Oversikt over en del studier over genetisk variasjon innen populasjoner av norske engvekster

| | | |
|------------|---|---|
| Timotei | Tidlighet, plantehøyde, helhetsinntrykk av 1. og 2. slått. Herdighet, soppresistens, plantehøyde, avkastning. Frøavling, fertilitet, 1000-frøvekt, plantehøyde, plantestørrelse, tidlighet. | (Simonsen, 1968) (Schjelderup, 1982) (Rognli, 1987a, 1987b) |
| Engsvingel | Tidlighet, råavling, plantehøyde. Frosttoleranse. | (Simonsen, 1977) (Larsen, 1979) |
| Hundegras | Tidlighet, vekstrytme, plantehøyde, avling. Frosttoleranse. | (Honne, 1973, 1979) (Larsen, 1979) |
| Engrapp | Strå lengde, tidlighet. Herdighet, soppresistens, plantehøyde, avkastning. | (Nilsen, 1974) (Schjelderup, 1982) |
| Rødsvingel | Tidlighet, veksttype, avling, tørrstoff%. Tidlighet, fertilitet, frøavling, 1000-frøvekt. | (Brynjolfsson, 1976) (Rognli, 1987b) |
| Raigras | Tidlighet, råavling. Frosttoleranse. | (Simonsen, 1976) (Larsen, 1979) |
| Rødkløver | Avling, veksttype, vekstkraft, herdighet, kvalitet m. fl. | (Wexelsen, 1937) |

ne, og evne til å utnytte næringsstoffer (rotsystem, N-fiksering, vekstrytme). En egenskap som det kan bli aktuelt å ta hensyn til i framtida er tilpassingsevne til nye driftsformer og bruksområder. Bruksmessige endringer vil også kunne føre til at plantenes egenskaper vektlegges på en helt annen måte enn hva tilfellet er i dag.

Som vist ovenfor finnes det i de fleste tilfeller rikelig med variasjon innen de enkelte populasjoner (lokalstammer/økotyper). Alle de arter som er i foredling her i landet er i hovedsak fremmedbefruktede, dersom vi ser bort fra apomixis i engrapp. De fleste av dem er dessuten polyploide. Dette medfører at mye variasjon er bundet i heterozygoter. Når fri variasjon utnyttes ved seleksjon, vil heterozygotene være en kilde til mer variasjon i svært mange generasjoner. Mulighetene for framgang ved foredling skulle altså være tilstede uten at man går til spesielle skritt for å øke variasjonen. Når man likevel i mange tilfeller ønsker å få inn ny variasjon, kan dette ha flere årsaker.

- Større variasjon gir muligheter for raskere framgang.
- Man ønsker å kombinere egenskaper hos forskjellige populasjoner, eller hente inn helt nye egenskaper.
- Utnyttelse av heterozygoti.
- Forsøk på å bryte koplinger.

BRUK AV FREMMED GENMATERIALE I NORSK ENGVEKSTFOREDLING

I grove trekk kan vi definere fremmed genmateriale ut fra to forskjellige synsvinkler.

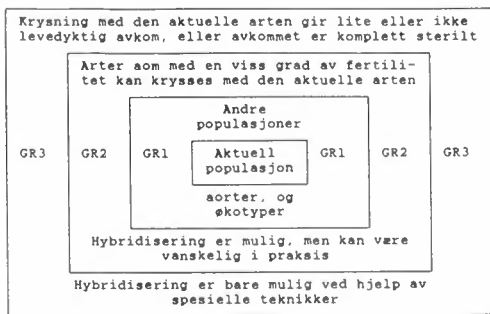
- 1) Geografisk opphavssted og økologisk tilpassing.
- 2) Botanisk systematikk.

Geografisk fremmed genmateriale

Norsk engvekstforedling har hittil i stor grad vært basert på utvalg av egnede lokalstammer og delvis på masseseleksjon innenfor disse. Fremmed genmateriale har bare i svært liten grad vært inkludert, og det er mye som tilsier at lokalt tilpassede økotyper fortsatt bør danne grunnlaget i foredlingsarbeidet (Simonsen, 1985). Et stort antall lokale populasjoner er skaffet til veie gjennom et omfattende innsamlingsarbeid. Disse blir nå testet i systematiske forsøk sammen med utenlandske sorter og det som ennå finnes av gamle gårdsstammer. Mange av populasjonene er nå lagret i Nordisk genbank, slik at mest mulig av mangfoldet blir bevart for ettertiden. De beste populasjonene blir valgt ut, og etter samkrysninger lagt til grunn for nye foredlingsmaterialer. Det legges imidlertid vekt på at disse foredlingspopulasjonene skal ha en så vid genetisk basis som mulig, og derfor er også en del utenlandske sorter/økotyper inkludert. Mye av dette geografisk fremmede materialet stammer fra Sovjet. I Sibir (nordlige og østlige områder) finnes en kolossal økotyperikdom, og denne er utnyttet i et stort antall lokalstammer og sorter. Dette gjelder alle de arter som er aktuelle for norske forhold (Goncharov, 1982). Disse sortene har allerede vært gjennom en viss seleksjon, og er pr. definisjon bedre egnet til jordbruksformål enn naturlige populasjoner, selv om forskjellene ofte er heller små. Mange av sortene er tilpasset lange, harde vintre og korte vekstsesonger med forsommertørke, og er økologisk sett ganske godt tilpasset våre forhold. Ellers henter vi en del sortsmateriale fra Canada, og i dag rettes også en del oppmerksomhet mot de høyere-liggende områdene i Sentral-Europa.

Botanisk fremmed materiale

Her defineres "fremmed" ut fra morfologiske og cytologiske egenskaper. I denne forbindelse kan det være greit å ta utgangspunkt i Harlan & DeWet's klassifisering av en arts genreserver (figur 1).



Figur 1. Schematisk klassifisering av en arts primære (GR1), sekundære (GR2), og tertiære (GR3) genreserver. (Harlan & de Wet, 1971)

- 1) Lett tilgjengelige genmaterialer (primære genressurser). Disse omfatter andre økotyper, lokalstammer og -sorter, samt syntetiske sorter og mer avanserte foredlingsmaterialer av samme art. Det som ovenfor er omtalt som geografisk fremmed genmateriale faller i denne kategorien.
- 2) Mindre lett tilgjengelige genmaterialer (sekundære genressurser). Dette er nærbeslektede arter/underarter som i alle fall til en viss grad lar seg krysse med individer fra den aktuelle populasjonen. Slike arter finnes gjerne innenfor samme polyploide artskompleks som denne.
- 3) Lite tilgjengelige genmaterialer (tertiære genressurser) som omfatter arter som ikke, eller bare svært vanskelig lar seg utnytte i foredlingen av den aktuelle populasjonen.

Man kan være fristet til å ta med et fjerde punkt; ikke-biologisk materiale. Produksjon og inkorporering av syntetisk arvestoff kan være virkelighet i en ikke alt for fjern framtid.

Det teoretiske grunnlaget for utnyttelse av sekundære og tertiære genreserver ble lagt tidlig i dette århundre (Winge, 1917). Karpechenko's *Raphanobrassica*-hybrid og Müntzings resyntese av *Galeopsis tetrahit* bidro til å skape store forventninger til hva som kunne oppnås ved hjelp av polyploidi og arts-hybridisering. De utroligste kombinasjoner ble prøvd, med heller magre resultater i de fleste tilfellene. Levedyktig hybridavkom med en viss grad av fer-

tilitet oppnås bare mellom forholdsvis nær beslektede arter, d.v.s. arter som hører inn under de sekundære genreserver. Dette gjelder også i engvekstsektoren. Viktigst i Europa i dag er arbeidet med *Lolium/Festuca*-komplekset (Breese et al., 1981, Lewis, 1982), og enkelte hybrid-sorter i raigras er blitt godkjent. I USA vies relativt mye oppmerksomhet til *Agropyron*-arter og slektninger av disse (Mujeeb-Kazi & Kimber, 1985). I Norge er det gjort en del krysninger med raigras og engsvingel, (Berg, 1979, Solberg, 1988) og *Deschampsia*-krysninger er også forsøkt (Sæbø, 1982). Ingen av disse arbeidene har resultert i kommersielle sorter hittil.

Tertiære genreserver har det hittil ikke vært mulig å utnytte i praktisk planteforedling. På dette området skjer det imidlertid en svimlende rask utvikling. Ulike in vitro-teknikker gjør de utroligste hybrider mulige, i alle fall på cellenivå, og rekombinant DNA-teknikk åpner teoretisk for muligheten av å benytte et hvilket som helst eksisterende gen, og for så vidt også for bruk av syntetiske gener. Ethiske normer bør sette klare grenser for aktiviteten på dette området. Forøvrig virker det av og til som at det snart bare vil være forskerens fantasi som begrenser mulighetene.

Hvilken betydning vil fremmed genmateriale få i framtida?

Framtidig bruk av fremmed genmateriale vil være avhengig av flere forhold. Det viktigste er kan hende hvilke landbrukspolitiske beslutninger som fattes, hva slags forskningsmessige ressurser som stilles til rådighet og hvilken teknologi som blir tilgjengelig innenfor planteforedlerens fagområde. Innenfor de grensene som dette setter blir spørsmålene:

- 1) Hvilke genressurser finnes for de aktuelle artene?
- 2) Hva har vi bruk for?

3) Hvordan skal vi gjøre bruk av fremmed genmateriale?

Alle de artene som er aktuelle i norsk engvekstforedling hører hjemme i mer eller mindre omfattende polyploide arts-komplekser. Noen eksempler er gitt i tabell 2.

Når det gjelder kløver ser forholdene mindre lovende ut. *Trifolium* utgjør et meget artsrikt kompleks, men arts-hybrider har det vært svært vanskelig å få til (Julén, 1959, Fergus & Hollowell, 1960). Cellehybrider kan kanskje bidra til å øke mulighetene. Det arbeides en god del på dette feltet, men det er langt igjen til dette får betydning i praktisk foredling. Både rød- og hvitkløver består for øvrig av flere underarter som kan krysses med hverandre, og formrikdommen er svært stor i begge arter.

Hensikten med planteforedling er å skaffe til veie stadig bedre plantesorter til ulike formål. Ved å hente inn fremmed genmateriale kan man for det første skape en økt variasjon for agronomisk viktige egenskaper, og for det andre hente inn egenskaper som ikke fantes i den

aktuelle arten/populasjonen fra før. Hva som skal tillegges størst vekt vil variere fra art til art. I alle tilfeller er det imidlertid viktig at man vet hva man er på jakt etter og hvor det er mest sannsynlig at man finner det.

I engvekstforedlingen er man som tidligere nevnt først og fremst opptatt av avkastning, varighet, kvalitet, resistens og frøavlsegenskaper. For å øke variasjonen i avkastningsevne vil det antakelig være mest hensiktsmessig å hente inn materiale som er selektert under mer gunstige forhold enn våre, d.v.s. økologisk/geografisk fremmed genmateriale. Ville slektninger har i de fleste tilfeller mindre å bidra med, da de artene vi dyrker er valgt ut framfor disse nettopp på grunn av sitt avlingspotensiale. Her er imidlertid ingen grunn til å være kategorisk, unntak finnes, og det finnes nok en del arter som har unngått oppmerksomheten rett og slett fordi de er mindre vanlige enn de tradisjonelle engvekstene.

Varigheten er ofte en svakhet hos kulturvekster, og engvekstene er ikke noe unntak. Villarter mangler den store

Tabell 2. Antall nærbeslektede arter hos en del av våre viktigste engvekster

| Slekt | Antall krysnings-fertile arter | Kromosomtall hos disse artene | Referanser |
|-----------------|--------------------------------|-------------------------------|---|
| <i>Phleum</i> | 4 | 14 28 42 | Gregor & Sansome, 1930 Nordenskiöld, 1937 m.fl |
| <i>Dactylis</i> | 5 | 14 28 | Hertzsch, 1959a |
| <i>Festuca</i> | 4 | 14 28 42 | Brynjolfsson, 1974 |
| <i>Lolium</i> | 6 | 14 | Jenkin, 1955 |
| <i>Poa</i> | 5 | 14 - ca 150 | Clausen et al., 1952 |
| <i>Bromus</i> | 11 | 14 28 42 56 70 | Elliot, 1949 Hertzsch, 1959b |
| <i>Agrostis</i> | 7 | 14 28 42 56 | Björkman, 1954 |
| <i>Phalaris</i> | 9 | 14 28 42 56 | Hertzsch, 1959c McWilliam, 1962 |

yteevnen, men er gjerne mer nøysomme og herdige. I en del tilfeller har disse artene også bedre kvalitet enn de artene vi dyrker (Vigerust, 1935). Artshybridisering kan være en måte å skape ny variasjon for disse egenskapene og dermed et bedre utgangspunkt for seleksjon.

Resistens mot plantepatogener er kanskje den gruppen av egenskaper som det er oppnådd flest praktiske resultater med. Et klassisk eksempel på dette er overføring av rustresistens til brødhvete fra en viltvoksende slektning (Sears, 1956). I forbindelse med engvekstforedling kunne man kanskje tenke seg noe liknende i hundegras. Hos denne arten er bladfleksykdommer et stort problem, og det kunne være bryet verdt å lete etter resistensilder hos de diploide slektnin-gene.

I prinsippet finnes det to ulike måter å utnytte fremmed genmateriale på. Den første og opprinnelige måten er at man tar nye arter/typer i kultur slik de er eller etter en forutgående seleksjon. Det er slik kulturartene har oppstått, og vi skal fortsatt være åpne for at nye vekster kan få en berettigelse også i grovfôrproduksjonen. Den tetraploide engsvingelvarianten *Festuca pratensis* var. *apennina* (Solberg, 1988) og engbelgveksten kaukasiske strekbelg (*Galega orientalis*) (Lunnan, 1988), er eksempler på arter med svært lovende egenskaper. Belgvekstene er en spesielt interessant gruppe. Studerer man eldre litteratur på området ser man at et anselig antall arter er viet stor oppmerksomhet. Tilgangen på handelsgjødsel gjorde disse artene uaktuelle, men i dag kan det være all mulig grunn til se nærmere på dem.

Den andre måten å utnytte fremmed genmateriale på er ved inkorporering i eksisterende foredlingspopulasjoner. Mulighetene til dette har vært, og er fortsatt begrenset av de krysningsbarrierer som finnes mellom artene. Nye teknikker utvider imidlertid disse grensene, og artshybridisering kommer trolig til å bli et viktig hjelpemiddel i plante-foredlingen i tida som kommer. Hoved-

vekten i norsk engvekstforedling bør nok fortsatt ligge på tradisjonelle metoder. Vi bør imidlertid følge nøye med i den utviklingen som skjer når det gjelder in vitro-teknikker, og bygge opp tilstrekkelig kompetanse til at slike metoder kan tas i bruk når tida er inne. Samtidig bør grunnen legges for et utstrakt samarbeid mellom botanikere, plantefysiologer og foredlere. Framtidige foredlingsmål bør drøftes, og tilgjengelige genressurser kartlegges. På dette grunnlaget skulle fremmed genmateriale ha mye å bidra med i norsk engvekstforedling.

LITTERATUR.

- Berg, T., 1979. Studies on hybrids between perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.). Melding nr. 51 fra Institutt for genetik og planteforedling, NLH, 15 s.
- Björkman, S.O., 1954. Chromosome studies in *Agrostis*. *Hereditas* 40, 245-258.
- Breese, E.L., Lewis, E.J., and Evans, G.M., 1981. Interspecies hybrids and polyploidy. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Biological Sciences* 292, 487-497.
- Brynjólfsson, R., 1974. Systematikk innen slekten *Festuca*. En litteraturoversikt. Stensiltrykk fra institutt for genetik og planteforedling, NLH, 48 s.
- Brynjólfsson, R., 1976. Studier over den genetiske variasjonen mellom og innen populasjoner av rødsvingel (*Festuca rubra* L.). Lisensiatavhandling ved NI.H, 1976, 82 s.
- Clausen, J., Hiesey, W.M. Grun, P., and Nobs, M., 1952 Survey of the range-grass program. *Carnegie Institute, Washington, Yearbook* 51, 107-111.
- Elliot, F.C., 1949, The cytology and fertility relations of *Bromus inermis* and some of its relatives. *Agronomy Journal* 41, 298-303.
- Fergus, E.N., and Hollowell, E.A., 1960. Red Clover. *Advances in Agronomy* 12, 365-436.
- Goncharov, P.L., 1982. Siberian genofond used in fodder grass breeding. Report of the Meeting of Eucarpia Fodder Crop Section: "The Utilization of Genetic Resources in Fodder Crop Breeding". Aberystwyth, Wales, 13-16 September 1982, 265-270.

- Gregor, J.W., and Sansome, F.W., 1930. Experiments on the genetics of wild populations. II. *Phleum pratense* and the hybrid *P. pratense* x *P. alpinum*. *Journal of Genetics* 22, 373-387.
- Harlan, J.R., and de Wet, J.M.H., 1971. Towards a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20, 509-517.
- Hertzsch, W., 1959a. Knau gras, (*Dactylis glomerata* L.). *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, Band IV, 377-391.
- Hertzsch, W., 1959b. *Bromus*- und *Ceratocloa*-Arten. *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, Band IV, 453-467.
- Hertzsch, W., 1959c. *Phalaris*-Arten. *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, Band IV, 480-487.
- Honne, B.I., 1973. Vekstrytme og genetisk variasjon i fire populasjoner av hundegras (*Dactylis glomerata* L.). Del av lisensiatoppgave, NLH 1973, 138 s.
- Honne B.I., 1979. Experiments with clones of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). I Variability within and between four populations. *Meldinger fra Norges landbrukshøgskole nr. 12*, vol. 58, 50 s.
- Jenkin, T.J., 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. *Journal of Genetics* 53, 81-130.
- Julén, G., 1959. *Trifolium*-Arten. *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, Band IV, 239-330.
- Karpechenko, G.D., 1928. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. *Zeitschrift für ind. Abst. und Vererb. - lehre* 48.
- Larsen, A., 1979. Frosttoleranse hos gras. Variasjon innen populasjoner og utslag for seleksjon. *Meldinger fra Norges landbrukshøgskole nr. 42*, vol. 58, 28 s.
- Lewis, E.J., 1982. Cytogenetic aspects of interspecific hybridization in relation to breeding in the ryegrass/fescue complex. Report from the Welsh Plant Breeding Station 1982, 218-235.
- Lunnan, T., 1988. Timotei i blanding med raudkløver, kvitkløver, luserne eller kaukasisk strekbelg (*Galega orientalis* Lam.) "Vallbaljväxter, odling och utnyttjande". NJF-seminar nr 136, 3-8.
- McWilliam, J.R., 1962. Interspecific hybrids in *Phalaris*: hybrids between *P. tuberosa* and the hexaploid race of *P. arundinacea*. *Australian Journal of Agricultural Research* 13, 585-598.
- Mujeeb-Kazi, A., and Kimber, G., 1985. The production, cytology and practicality of wide hybrids in the Triticeae. *Cereal Research Communication* 13, 111-124.
- Müntzing, A., 1932. Cytogenetical investigations on synthetic *Galeopsis tetrahit*. *Hereditas* 16, 105-151.
- Nilsen, O., 1974. Genetisk variasjon i Holt engrapp (*Poa pratensis alpigena*). *Melding nr. 45 fra Institutt for genetik og planteforedling, NLH*, 11 s.
- Nordenskiöld, H., 1937. Intra- and interspecific hybrids of *Phleum pratense* and *Phleum alpinum*. *Hereditas* 23, 304-316.
- Nordenskiöld, H., 1949. Synthesis of *Phleum pratense* L. from *Pleum Nodosum* L. *Hereditas* 35, 190-202.
- Rognli, O.A., 1987a. Genetic variation in arctic populations of timothy (*Phleum pratense* L.). I. Seed production characters. *Hereditas* 107, 27-54.
- Rognli, O.A., 1987b. Estimation of genetic variation and stability of seed production characters by means of clonal experiments with natural grass populations. Proceedings of the Meeting of the Eucarpia Fodder Crop Section: "Natural Variation and Breeding for Adaptation". Lusignan, France, 22-24 September 1987, 71-78.
- Schjelderup, I., 1982. Test of local populations in North Norway. Report of the Meeting of Eucarpia Fodder Crop Section: "The Utilization of Genetic Resources in Fodder Crop Breeding". Aberystwyth, Wales, 13-16 September 1982, 168-171.
- Sears, E.R., 1956. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Genetics and plant breeding. Brookhaven Symposia Biologica 9, 1-22.
- Simonsen, Ø., 1968. Undersøkelser over cytologi og variasjon av kvantitative karakterer i populasjoner av timotei (*Phleum pratense* L.)
- Simonsen, Ø., 1976. Genetic variation in diploid and autotetraploid populations of *Lolium perenne* L. *Hereditas* 84, 133-156.
- Simonsen, Ø., 1977. Genetic variation in diploid and autotetraploid populations of *Festuca pratensis*. *Hereditas* 85, 1-24.
- Simonsen, Ø., 1985. Herbage breeding in northern areas. In: Kaurin, Å., Junttila, O., Nilsen, J., (Eds). Plant production in the North. Norwegian University Press, 277-295.

Solberg, E.T., 1988. Genetiske og cytologiske studier av induserte og naturlige polyploide populasjoner av engsvingel (*Festuca pratensis*). Avhandling for Dr.Scient-graden, NLH, 1988, 87 s.

Sæbø, B., 1982. En populasjonsgenetisk undersøkelse i sølvbunke med hovedvekten lagt på siliusiuminnhold. Sluttrapport fra nr. 14/82, NLVF, 16 s.

Vigerust, Y., 1935. Våre viktigste grasarter i eng og beiter. Landbruksdirektørens Årsmelding for 1935, tillegg H. 47 s.

Wexelsen, H., 1937. Undersøkelser over norsk rødkløver. Variasjonen innenfor stammene. Tidsskrift for det norske landbruk 1937, 135-149 og 161-183.

Winge, Ø., 1917. Studier over planterigets kromosomtall og kromosomernes betydning. Meddelelser fra Carlsberglaboratoriet 13, 127-267.

Woodworth, C.M., Long, E.R., and Jugenheimer, R.W., 1952. Fifty generations of selection for protein and oil in corn. Agronomy Journal 44, 60-65.

Rødkløver i norsk engdyrking. Fortid og framtid

REIDAR VESTAD

Institutt for genetik og planteforedling, NLH, Ås

Kløverartene var viktige engplanter i Norge fram til 1950-årene, men mange forhold har redusert bruken av kløver i de siste 30 år (Valberg 1987). Nye problemer (forurensning, energiforbruk og priser etc.) i jordbruket og samfunnet for øvrig har vekket ny interesse for kløver og andre belgvekster i framtidens jordbruk (Valberg 1987 og Lunnan 1989).

Forutsetningen for øket bruk av kløver i norsk engdyrking er sikker tilgang på frø av gode kløversorter. De tidligste forsøk med kløversorter viste at en rekke av de norske rødkløversortene (lokalsorter, gårdssorter) var betydelig bedre enn utenlandsk rødkløver (Vik 1915, 1917 og 1920, Glærum 1918, Sakshaug 1923, Elle 1930, Løvø 1932, Foss 1934 og Wexelsen 1937). Disse resultatene har seinere blitt bekreftet ved nyere forsøk som viste at norske, svenske og finske sorter var overlegne i forhold til sorter fra land lenger syd (Eikeland 1943, Vestad og Skaare 1958, Vestad og Foss 1971 og Bø 1987).

De refererte forsøk og praktiske erfaringer fra 1900 til 1930-årene førte til at mange norske bønder år etter år dyrket engfrø til eget bruk og for salg til frøfirmaer som distribuerte dette til andre norske bønder. I 1930- og 1940-årene var den årlige norske frøavl av rødkløver 400-500 tonn.

I 1948-50 samlet Institutt for genetik og planteforedling inn opplysninger om norske gårdstammer av rødkløver ved spørreskjemaer til 1110 frøavlere og fikk opplysninger fra i alt 581 avlere. 352 av disse hadde dyrket samme sort på

gården i mer enn 20 år, mange i 40-50 år og noen opp til 80-90 år (Wexelsen 1951). Størstedelen av rødkløverfrøavlens foregikk i Østlandsområdet og i Nord-Trøndelag som dermed hadde nesten alle av de gamle gårdssortene,

80 av disse gårdssortene ble tatt med i orienterende forsøk som viste stor variasjon innen sortene (populasjonene), men noe mindre forskjeller mellom sortenes (populasjonenes) gjennomsnittsverdi for viktige karakterer. 26 sorter ble tatt med i mer omfattende forsøk som viste at de fleste av disse ga omtrent samme avling som den mest kjente gårdssorten Molstad (Vestad 1963). Molstad skal visstnok stamme fra innført kløverfrø omkring 1850-70. Molstadkløver har siden vært frøavlet i 80-90 år på gården Molstad i Brandbu, og fra 1930-årene på mange gårder på Østlandet. Molstad ble godkjent sort for stamsædavl i 1953. 14 av de beste gårdssortene er tatt vare på i Nordisk genbank.

FOREDLING VED INSTITUTTET SOM HAR GITT NYE SORTER

I 1947 startet instituttet polyploidiforedling i flere vekster, bl.a. i rødkløver, og det er etter hvert framstilt og prøvet et stort materiale av tetraploid rødkløver. Tetraploid rødkløver har gitt større foravlinger, er mer resistente mot kløverråte og dermed mer varige en diploid rødkløver. I 1964 ble instituttets nye tetraploide sort, Triplo godkjent (Vestad

1964). Men tetraploidene har generelt vist dårlig fertilitet og dermed gitt små frøavlinger. Det har derfor vært vanskelig å få til lønnsom praktisk frøavl og dermed utnytting av tetraploidenes gode fôravlinger i praktisk engdyrking. Årsakene til den dårlige frøsettingen i tetraploid rødkløver er diskutert i en rekke publikasjoner bl.a. av Bragdø-Aas (1970) som ga en god oversikt over problemene. Flere forfattere har vist at fertilitet og frøsetting i tetraploid rødkløver er genetisk betinget (Eskilsson 1963, Nitzche 1967 og Bragdø-Aas 1970). Eskilsson fant bl.a. at eldre tetraploide populasjoner som hadde blitt påvirket av naturlig seleksjon i flere generasjoner ga bedre frøavlinger enn nye populasjoner. Ved sterk seleksjon skulle det derfor være mulig å bedre fertiliteten hos tetraploidene.

I 1948 fikk instituttet tilsendt en del frøprøver fra viltvoksende rødkløver samlet inn ved forsøksgården Vågønes ved Bodø og i perioden 1948-54 ble det samlet inn frø fra villkløvertyper i fjellbygdene i Sør-Norge. Dette materialet viste stor variasjon i mange karakterer og de fleste typene var lite produktive (Wexelsen 1965). Men noen populasjoner: Opdal (600 m.o.h.), Kongsvoll (880 m.o.h, Sælid i Valdres (625 m.o.h.) og Vågønesmaterialet var relativt hardført, varig og produktivt. Etter seleksjon innen disse 4 populasjonene ga de gode avlinger særlig i dal- og fjellbygdene på Østlandet og i Trøndelag. I 1981 ble en ny diploid sort, Pradi, godkjent for markedsføring. Pradi har gitt 4-5 prosent større fôravlinger enn Molstad i dal- og fjellbygder, og omtrent samme avling som Molstad i lågereliggende områder.

Arbeid med foredling for resistens mot kløverråte (*Scherotinia trifolium* Erikss.) ble startet ved instituttet i 1950-årene. Norske lokalsorter viste klart bedre resistens enn gode utenlandske sorter og tetraploid foredlingsmateriale var klart mer resistant enn diploid rødkløver (Vestad 1971). Sterk seleksjon for kløverråter resistens ble gjennomført over flere

generasjoner både i diploide og tetraploide populasjoner. Etter 6 generasjoners seleksjon i diploide populasjoner kom disse opp på samme resistensnivå som gode tetraploide populasjoner, men seleksjonseffekten i tetraploidene var mindre (Vestad 1974). Dette er også ventet idet en må regne med betydelig ikke additiv arv for denne resistensen og da vil seleksjonseffekten ved midlere og høge genfrekvenser bli betydelig mindre i tetraploide populasjoner enn i diploide populasjoner (Aastveit og Honne 1971).

To av populasjonene fra dette seleksjonsarbeidet ble godkjent som nye sorter i 1989. Nordi er en ny diploid sort som er en seleksjon i Molstadkløver og Nordi har gitt 5 prosent høyere avling enn opphavspopulasjonen Molstad i den offisielle verdiprøvingen.

Kolpo er en ny tetraploid sort som er en seleksjon i en tetraploid populasjon fra kromosomfordobling av gårdssorten Kolstad fra Ringsaker i Hedmark. I den offisielle verdiprøvingen ga Kolpo 10 prosent høyere avling enn Molstad, og Kolpo sto spesielt godt på forsøksgården Løken i Valdres. Men fertiliteten og frøavlingene er ikke helt tilfredsstillende, men brukbar. Den naturlige seleksjon gjennom 6-7 generasjoners formering har bedret fertiliteten betydelig og ved videre formering i noen generasjoner kan en muligens forbedre frøavlingen litt til slik at det skulle være mulig med praktisk frøavl av denne tetraploide sorten.

FRAMTIDSMULIGHETER VED FOREDLING AV RØDKLØVER

Litt om foredlingsmål og foredlingsteknikk

Viktige foredlingsmål i rødkløver er sjukdomsresistens, hardførhet, varighet, fôravling og avlingskvalitet og sortene må produsere tilstrekkelige frømengder av god kvalitet og til akseptable priser. Foredling av rødkløver og andre engvekster har vært drevet i lang tid i

mange land, også i Norden, men som oftest i begrenset omfang og resultatene har vært beskjedne i forhold til de fleste andre viktige jordbruksvekster. Lenge ble det brukt relativt enkle foredlingsmetoder: a) masseutvalg, b) familieutvalg etter åpen blomstring av utvalgte enkeltplanter, c) isolert formering av enkeltplanter med avstandsisolering for videre formering av avkom, d) parkryssninger, enkle eller dialelle, med prøving av F_1 og F_2 familier, e) innavl og seleksjon av innavlede linjer for samkryssing (Frandsen 1969 og Wexelsen 1971).

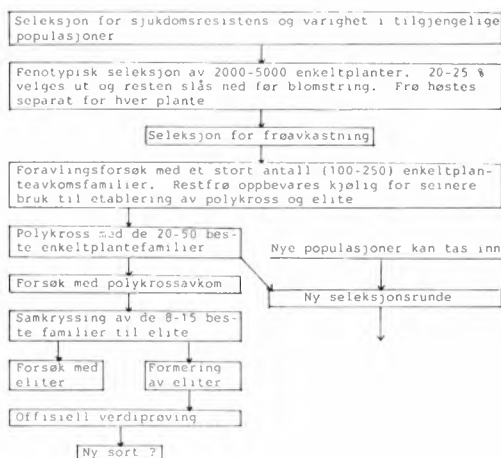
Masseutvalg ofte kombinert med naturlig utvalg med sterkt seleksjonspress over flere generasjoner har gitt enkelte positive resultater for sjukdomsresistens og hardførhet. Som eksempler kan nevnes resistens mot kløvernematoder (Bingefors 1957) og kløverrråte (Vestad 1974). Men de nevnte metodene har vært lite effektive for kvantitative egenskaper som avling, førkvalitet, frøsetting og andre egenskaper som også er sterkt påvirket av miljø.

Sorter av fremmedbefruktende planter er populasjoner med stor genetisk variasjon og sortenes genetiske gjennomsnitt er avgjørende for bruksverdien i det aktuelle dyrkingsmiljø. Populasjonsgenetikken har lært oss at forbedring av populasjonenes bruksverdi må bygge på avkomsprøving som grunnlag for seleksjon. Enkeltplanter og familier med høy avlsverdi er sjeldne, og derfor må en arbeide med relativt store materialer og foreta sterk seleksjon om en skal ha håp om å forbedre populasjonenes genetiske gjennomsnitt dvs. bruksverdien av nye sorter.

I 1940-årene ble polykrossmetoden utviklet av Frandsen og Frandsen (1948), Tysdal og Cranhall (1948) og Wellensiek (1952) og denne metoden ga nye muligheter for god avkomsprøving. Men polykrossmetoden krever mye arbeid og areal og dermed blir det relativt snevre grenser for antall mødregentotyper som kan testes. Avkomsprøving etter åpen blomstring av enkeltplanter

gir mindre sikre resultater, men kan med stor fordel brukes til grovseleksjon av et stort antall mødregentotyper og polykrossmetoden kan deretter nyttes til videre seleksjon innen det grovselekterte materiale.

Rødkløverforedlingen ved instituttet følger nå en langsiktig plan med gjentatt seleksjon ("recurrent selection") over flere seleksjonsrunder. Planen er vist skjematisk i figur 1.



Figur 1. Foredlingssystem for rødkløver ved institutt for genetikk og planteforedling

Foredling og testing av flerårige kryssbefruktende engvekster er meget tidkrevende og en seleksjonsrunde som er skissert i figur 1, fra enkeltplanteutvalg til eventuelt ferdig godkjent sort tar minimum 20 år. Det er derfor viktig at det er kontinuitet og fleksibilitet i foredlingsarbeidet.

I tillegg til effektive metoder for avkomsprøving og seleksjon er resultatene avhengig av at primærpopulasjonene inneholder tilstrekkelig genetisk variasjon i de egenskaper som har betydning for de nye populasjonenes (sortenes) produktivitet. Det er derfor viktig at det legges betydelig arbeid på å bevare mange primærpopulasjoner (genbanker) og videre utvikle ny genetisk variasjon ved hjelp av egne foredlingsmaterialer og supplere dette med annet tilgjengelig

plantemateriale med annen genetisk bakgrunn. I foredlingskjemaet i figur 1 kan lovende foredlingsmateriale når som helst suppleres med innføring av nye plantematerialer for start av nye foredlingsrunder. Dette er viktig for å spare tid. Men det medfører at flere plantematerialer er under testing samtidig, som oftest på forskjellige trinn i testingsskjemaet, avhengig av ressurser og kapasitet for testing av materialene.

NOEN NYE FOREDLINGS- RESULTATER

Diploid materiale, föravlinger

I 1979 ble 2400 enkeltplanter fra 7 populasjoner med god sjukdomsresistens bedømt for vegetative karakterer. Kasserter planter ble slått ned før blomstring og 473 planter fikk produsere frø ved åpen blomstring. Etter seleksjon for frøavling ble 102 enkeltplantefamilier prøvet i föravlingsforsøk i 1980-84, 2 toårige felter med 2 høstinger hvert år:

| Sorter-familier | Rel. avl. |
|----------------------|---------------|
| Molstad 2x | 100 |
| Bjørn 2x | 114 |
| Tripo 4x | 124 |
| 102 familier | 115 (100-131) |
| 22 utvalgte familier | 124 (120-131) |

Forsøk med 22 polykrossfamilier ble utført i 1985-1988, 2 toårige forsøk med to høstinger hvert år:

| Sorter-PK-familier | Rel. avl. |
|----------------------|---------------|
| Molstad 2x | 100 |
| Bjørn 2x | 111 |
| Tripo 4x | 130 |
| 22 polykrossfamilier | 120 (116-129) |
| 10 familier i elite | 123 (120-129) |

En ser at seleksjonen av enkeltplanter etter skjønnsmessig visuell bedømmelse er usikker idet avkommet etter 102 enkeltplanter varierer fra nivået med den diploide sorten Molstad til over nivået for den tetraploide sorten Tripo. Derfor er det viktig med avkomstest av mange enkeltplanter. Valg av familier som går videre til polykrosstest bygger på avkomstest og er langt mere sikker, noe som også viser seg i øket gjennomsnitt og mindre variasjon. Det endelige resultat får en først etter mer omfattende forsøk med eliten (syntetisk sort) som er laget ved samkryssing av de 10 beste polykrossfamiliene. Denne eliten (Syn 1/88 2x) er innmeldt til offisiell verdiprøving som starter i 1990. Den endelige vurdering av den nye sorten får en først når Syn 2 (stamsæd) og Syn 3 (bruksfrø) har vært med i den offisielle verdiprøvingen.

Diploid materiale, frøavlinger

I 1979 fikk de 473 enkeltplantene som hadde de beste vegetative karakterer produsere frø ved åpen blomstring. Gjennomsnitt frøavling pr. plante ble 28,3 g, men med en stor variasjon fra 6,2 til 83,9 g. Avkomsfamiliene fra 102 planter med frøavling fra 35,1 til 83,9 g/plante ble valgt ut til videre forsøk. Etter testing for föravling ble 22 av disse familiene plantet i polykross i 1983 og i 1985. Gjennomsnitt frøavlinger for disse 22 polykrossfamiliene ble 63,2 g/plante (78 kg/daa) i 1984 og 34,9 g/plante (43 kg/daa) i 1986. 1984 var et normalt frøavlsår med omtrent normal temperatur og nedbør i juli-september. I 1986 var det mange regnværsdager i siste del av juli og i august (dårlig bestøvning) og hele 3 grader under normaltemperatur i august-september (dårlig modning). Frøavlingene i polykrossfeltene var derfor meget tilfredsstillende og dette må for en stor del tilskrives den sterke seleksjonen av enkeltplantene.

Tetraploid materiale, föravlinger

I 1979 ble 3600 enkeltplanter fra 9 tetraploide populasjoner med god sjukdoms-

resistens bedømt for vegetative karakterer. Kasserte planter ble slått ned før blomstring og 1005 planter fikk produsere frø ved åpen blomstring. Etter seleksjon for frøavling ble 136 enkeltplantefamilier prøvet i föravlingsforsøk i 1980-84, 2 toårige felter med 2 høstinger hvert år:

| Sorter-familier | Rel.avl. |
|----------------------|---------------|
| Molstad 2x | 100 |
| Bjørn 2x | 110 |
| Tripo 4x | 115 |
| 136 familier | 114 (97-135) |
| 22 utvalgte familier | 127 (123-135) |

Forsøk med 22 polykrossfamilier ble utført i 1985-88, 2 toårige forsøk med to høstinger hvert år:

| Sorter-PK-familier | Rel. avl. |
|----------------------|---------------|
| Molstad 2x | 100 |
| Bjørn 2x | 104 |
| Tripo 4x | 124 |
| 22 polykrossfamilier | 137 (123-146) |
| 8 familier til elite | 143 (141-146) |

Den skjønsmessige bedømmelsen av enkeltplantene viser seg relativt usikker idet avkommet etter de 136 enkeltplantene som ble valgt ut varierer sterkt fra 97 til 135 prosent av avlingen for den diploide sorten Molstad. Men denne avkomstesten av mange enkeltplantefamilier gir et godt grunnlag for valg av et rimelig antall familier til polykrosstest. I dette materialet viser dette seg ved en betydelig heving av gjennomsnittsavlingene for polykrossfamiliene sett i forhold til gjennomsnittet for enkeltplantefamiliene. Blant polykrossfamiliene var det også betydelig variasjon og de 8 beste polykrossfamiliene er samkrysset til elite (Syn 1/88 4x) som er innmeldt til den offisielle verdiprøvingen som starter

i 1990. Den offisielle verdiprøvingen må fortsette med prøving av Syn 2 (stamsæd) og Syn 3 (bruksfrø) før eventuell godkjenning av ny tetraploid sort.

Tetraploid materiale, frøavlinger

Som påpekt tidligere er frøavlingene i tetraploid rødkløver generelt betydelig mindre enn i diploid rødkløver og dette er en vesentlig hindring for utnytting av tetraploidenes gode föravlinger i praktisk engdyrking. Men det er også vist at de faktorer som påvirker fertilitet i tetraploid rødkløver er genetisk betinget (Povalaitis og Boyes 1956, Eskilsson 1963, Picard og Berthaut 1966, Nitzsche 1967 og Bragdø-Aas 1970). I vår tetraploide sort Kolpo har den naturlige seleksjon over 6-7 generasjoner frøformering bedret fertiliteten betydelig og tilsvarende effekt av naturlig seleksjon er vist av Eskilsson (1963).

Uansett hvilke faktorer (irregulære meioser, aneuploide gameter, abortering av embryo, lange kronrør med dårlig pollinering, frømodning m.m.) som påvirker fertiliteten i tetraploid rødkløver, vil summen av disse faktorene bestemme frøavlingene i enkeltplanter, familier og sorter (populasjoner). Frøavlingene er sluttresultatet av prosessene og dette vil være det mest entydige, enkleste og billigste grunnlag for seleksjon.

I 1979 startet instituttet med sterk seleksjon for frøsetting i tetraploid rødkløver kombinert med seleksjon for vegetative karakterer og sjukdomsresistens. Av 3600 enkeltplanter fra 9 populasjoner med god resistens fikk de 1005 enkeltplantene som hadde de beste vegetative karakterer produsere frø ved åpen blomstring:

Gjennomsnitt gram frø pr. plante

| | |
|--------------------|------------------|
| 1005 enkeltplanter | 23,9 (2,4-75,4) |
| 136 beste planter | 45,3 (36,4-75,4) |

Etter testing av 136 enkeltplantefamilier for föravling ble 22 utvalgte familier plantet i polykross i 1983 og i

1985. Gjennomsnitt frøavling for de 22 familiene ble:

| År | Gram frø/plante (kg frø/daa) |
|------|------------------------------|
| 1984 | 40,2 (50) |
| 1986 | 34,6 (43) |

1984 var et normalt frøavlsår, men en ser at frøavlingene ble noe mindre for de tetraploide familiene enn for de diploide familiene (side 4). 1986 var et mindre godt frøavlsår og dette året ble frøavlingene like for de to typene. Frøavlingene for disse tetraploide familiene må betegnes som rimelig gode og dette må utvilsomt for en stor del tilskrives den sterke seleksjon av enkeltplantene.

Vinteren 1985-86 ble disse 22 polykrossfamiliene testet for nematoderesistens og 2100 resistente planter ble plantet i enkeltplantefelt i 1986. Etter skjønnsmessig bedømmelse for vegetative karakterer fikk 801 enkeltplanter produsere frø ved åpen blomstring i 1987:

Gjennomsnitt gram frø pr. plante

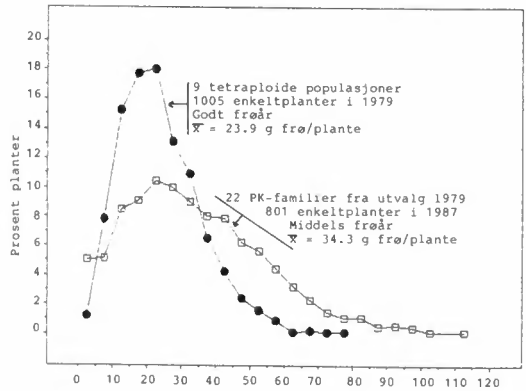
| | |
|-------------------|-------------------|
| 801 enkeltplanter | 34,3 (07-112,5) |
| 170 beste planter | 64,1 (49,9-112,5) |

De 170 enkeltplantefamiliene er nå under testing for fôravling.

Etter en generasjons sterk seleksjon for frøavling er det grunnlag for å vurdere seleksjonseffekten. Figur 2 viser gjennomsnitt frøavlinger pr. plante og fordeling av prosent planter i grupper 0-5, 5-10, 10-15 osv. gram pr. plante i 1979 og 1987.

En sammenligning av resultatene fra to forskjellige frøavlsår er sjølsagt usikker, men på grunnlag av værforhold i juni-september kan 1979 betegnes som et godt frøår og 1987 må betegnes som noe under middels frøår:

| | 1979 | 1987 | Normal |
|------------------------------|------|------|--------|
| Sum nedbør juni-sept. | 240 | 402 | 331 |
| Gj.sn. temperatur juni-sept. | 13,7 | 12,1 | 14,4 |



Figur 2. Gram frø pr. plante i 1979 og i 1987. Resultat av en generasjon sterk seleksjon for frøsetting i tetraploid rødkløver

Sommeren 1979 hadde litt under normal temperatur og under normal nedbør rimelig fordelt. Sommeren 1987 var kald og svært fuktig.

Figur 2 viser at en generasjons sterk seleksjon har øket gjennomsnittsavlingene med 10.4 gram frø pr. plante. I begge år er det ca. 10 prosent planter med mindre enn 10 gram frø pr. plante, mens planter med mer enn 40 gram frø pr. plante var hele 35 prosent i 1987 mot bare 9,6 prosent i 1979. På grunnlag av de tall som er referert ovenfor er arvbaheten beregnet til $\frac{10,4}{21,4} = 0,49$, noe som viser at enkel seleksjon for frøavling i tetraploide populasjoner kan være effektiv.

Noen hovedpunkter for videre foredling:

1. Sterk seleksjon innskrenker den genetiske variasjon i foredlingsmaterialet. Derfor bør en bevare mange norske primærpopulasjoner og supplere foredlingspopulasjonene med innføring av egnet, ubeslektet materiale for å etablere ny genetisk variasjon.

2. Produksjon av tetraploid foredlingsmateriale av rødkløver bør skje ved kromosomfordobling av et stort antall diploide planter fra flest mulig gode di-

ploide populasjoner. Mange tetraploide planter fra hver av de diploide primærpopulasjonene bør formeres som tetraploide populasjoner ved fri kryssing mellom alle plantene.

3. For å finne gode mødregenotyper i foredlingen må en teste et stort antall genotyper ved avkomsprøving.

4. Hvis en ønsker å få fram nye sorter innen rimelig tid må en drive seleksjon for resistens, hardførhet, avling, kvalitet og frøsetting parallelt. I tidlige trinn i foredlingsprosessen må en nøye seg med få, men gode forsøk, slik at en kan klare å teste mange mødregenotyper.

5. For å redusere innavlsvirkning over flere formeringsgenerasjoner bør nye sorter baseres på minimum 6-8 mødregenotyper, som dermed sikrer bedre stabilitet over flere generasjoners formering.

LITTERATUR

- Aastveit, K. og B.I. Honne 1971. Avkomsprøving i fremmedbestøvende vekster. NLVFs symposium i planteforedling på Jønsberg 1970: 181-190.
- Bingefors, S. 1957. Studies on breeding red clover for resistance to stem nematodes. Skrifter från Inst. f. växtodlingslära vid Kungl. Lantbrukshögskolan 8: 1-123.
- Bragdø-Aas, M. 1970. Fertility of tetraploid red clover. Meld. Norges Landbr.høgsk. 49 (4): 1-34.
- Bø, S. 1987. Verdiprøving i raudkløver. NLVF/SFL Dyrking og utnytting av førvekster II, 1987: 129-133.
- Eikeland, H.J. 1943. Jamsføring av raudkløverstammer. Meld. fra st. forsøksgård Voll 1940-41: 96-108.
- Elle, T. 1930. Foreløbig resultat av forsøk med utenlandske og innenlandske engfrøslag. Beretn. f. Statens forsøksgård Møistad 1929: 10-40.
- Esquilsson, L. 1963. Om frøsettingen i tetraploid rødkløver. Ber. Nord. jordbr. for. 12. kongress, Helsingfors 1963, del 1: 173-176.
- Foss, H. 1934. Forsøk med engvekster, kløverstammer. Meld. fra St. forsøksstasjon for fjellbygdene 1933: 20-23.
- Frandsen, H.N. og K.J. Frandsen 1948. Polycross-metoden, massekryssningsmetode ved forædling av fremmedbefruktende planter. Nord. jordbr. forskn. 28: 239-261.
- Frandsen, K.J. 1969. Problems connected with progeny test selection of crossfertilizers. Sveriges Utsädesförenings tidsskr. Supplem. 1969. 61-68.
- Glærum, O. 1918. Engforsøk på oplændt jord. Beretn. om Statens forsøksgård Vold 1917: 10-47.
- Lunnan, T. 1989. Belgvekster i grovførdyrkinga. Norsk landbr. forskn. suppl. 5: 81-86.
- Løvø, P.J. 1932. Forsøk med engvekster. Beretn. fra Statens forsøksgård Voll 1929-30: 61-71.
- Nitzsche, W. 1967. Samenansatz bei polyploidem rotklee (*Trifolium pratense* L.). Agrobotanica 7: 61-66.
- Picard, J. and J. Berthaut 1966. Fertility problems in autotetraploid red clover, an insight into the efficiency of selection at the diploid level. Proc X Int. Grassl. Congr. Helsinki, 1966: 664-666.
- Povilaitis, B. and J.W. Boyes 1956. A cytological study of autotetraploid red clover. Am. J. Bot. 43: 169-174.
- Sakshaug, B. 1923. Forsøk med slag og blandinger i høivekster. Beretn. om Statens forsøksgård på Voll 1923: 9-68.
- Tysdal, H.M. and B.H. Crandall 1948. Polycross progeny as an index of combining ability of alfalfa clones. Jour. Amer. Soc. Agron. 40: 293-306.
- Valberg E. 1987. Flerårige belgvekster, dyrking og varighet. NLVF/SFL Dyrking og utnytting av førvekster II 1987: 143-151.
- Vestad, R. og S. Skaare 1958. Forsøk med utenlandske rødkløverstammer. Forskn. og fors. i landbr. 9: 221-232.
- Vestad R. 1963. Forsøk med norske lokalsorter av rødkløver. Forskn. og fors. i landbr. 14: 697-717.
- Vestad, R. 1964. Tetraploid rødkløver. Samvirke 59: 85-89.
- Vestad, R. 1971. Langvarige seleksjonsforsøk for kløverråteresistens i diploid og tetraploid rødkløver. NLVFs symposium i planteforedling på Jønsberg 1970: 181-190.

Vestad, R. og S. Foss 1971. Forsøk med rød-
kløversorter. Forskn. og fors. i landbr. 22: 433-464.

Vestad, R. 1974. Langvarige seleksjonsforsøk med
kløverråterestens i diploid og tetraploid rød-
kløver. Nord. jordbr. forskn. 56: 366-368.

Vik, K. 1915. Sammenligning av endel inden- og
utenlandske græs- og kløverslag. 25. aarsberetning
om NLHs akervekstforsøk: 57-73.

Vik, K. 1917. Noen hovedresultater av våre forsøk
med ulike slag og blandinger av høivekster. 27.
aarsberetning om NLHs akervekstforsøk: 58-115.

Vik, K. 1920 Dyrkingsforsøk med kløver på
Vollebæk 1902-1918. 29. årsberetn. om NLHs
akervekstforsøk: 31-35.

Wellensiek, S.J. 1951. The theoretical basis of the
polycross test. Euphytica 1: 15-19.

Wexelsen, H. 1937. Undersøkelser over norsk
rødkløver. Stammeundersøkelser. Tidsskr. f.d.
norske landbr. 44: 41-67.

Wexelsen, H. 1951. Lokalstammer av norsk
rødkløver. Forskn. og fors. i landbr. 2: 185-191.

Wexelsen, H. 1965. Studies on wildgrowing
populations of red clover. (*Trifolium pratense*). Acta
Agralia Fennica 107: 30-43.

Wexelsen, H. 1971. Erfaringer og problemer i
foredling av eng- og beitevekster. Forskn. og fors. i
landbr. 22: 361-375.

Prøving av nye engvekster - tilfelle Beringsbunke på Island

RÍKHARD BRYNJÓLFSSON
Hvanneyri landbruksskole, Island

I gjennom tidene har såvel bevisst som ubevisst planteforedling hovedsaklig fulgt to retninger. Den første, og den som en vanligvis forbinder med begrepet, er utnyttelse av plantemateriale innenfor eller på grensen av sitt utbredelsesområde gjennom krysninger og seleksjon, noen ganger med innblanding av fremmede arter eller genotyper som kilde til ønskede gener. Den andre, som ofte ikke regnes som planteforedling, er flytting av genotyper eller arter utenfor sine naturlige opphavsområder til berikelse av det plantemateriale som finnes der fra før.

Grensen mellom disse er langt fra klar. Flytting av potet og mais fra Amerika til Europa er kvalitative eksempler på det sistnevnte, mens den gradvise utbredelsen av hvete og bygg fra Midtøsten til NV-Europa er et grensetilfelle som må tolkes etter den tidsskala en bruker.

I isolerte områder som f.eks. på Island, vil naturlige barrierer hindre gradvis forflytting og akklimatisering av arter. Det er derfor rimelig å vente gode resultater ved innføring av nye arter, ikke kun til dyrkningsformål, men også til utnyttelse av udyrket mark. I slike tilfeller er det viktig å kunne utnytte den naturlige eller kunstige seleksjonen som eventuelt er gjort andre steder under tilsvarende miljøforhold.

Island var nesten helt dekket med is i den siste istid. Man antar at noen plantearter har overlevd istiden. Andre har kommet til landet med trekkfugler eller kan ha drevet over havet, men denne prosessen har gått langsomt. De

som bosatte Island omkring år 900 har beskrevet vegetasjonen som meget frodig, men en vet at floraen var meget artsfattig. I fravær av beitedyr, med unntak av fugler og lavere dyr, hadde ingen naturlig tilpassning til beiting funnet sted. Man vil derfor vente, at når landet ble bosatt fikk man en meget rask forandring i vegetasjonen.

Et viktig ledd i dette var innføring av nye arter. Man vet at bygg ble dyrket, og sammen med såkornet har man rimeligvis innført en del ugrasarter. Landnåmsmenn brakte sine husdyr til Island. Sammen med fór, i dyrenes pels og bagasje forøvrig har man også brakt med seg frø av nye arter. Her får man altså plutselig inn to nye elementer, beitedyr i en vegetasjon som ikke er tilpasset, og nye arter som var godt tilpasset beiting, men som må ha krevd en viss tilpasning til nye klimatiske forhold. Samlet mener man at bortimot fjerdeparten av den Islandske flora er brakt til landet gjennom bosetningen. Blant disse finnes viktig arter i eng og beite, slik som engrapp (*Poa pratensis*), kvein (*Agrostis* ssp.) og sølvbunke (*Deschampsia caespitosa*) (Steindórsson 1962).

I det forrige århundret gjorde man noen spredte forsøk med å innføre nye arter av engvekster, og ved opprettelsen av forsøksstasjoner omkring århundreskiftet ble prøvingen av disse mer systematisk. Siden har man prøvd et stort antall arter og sorter av engvekster (Fridriksson 1954, Helgadóttir 1982, Björnsson og Thorvaldsson 1983). De aller fleste nye arter har vist seg å være uegnet på Island. Et meget viktig unntak

fra dette er dog timotei (*Phleum pratense*). Sorter med nordlig opphav har vist seg vinterherdige og produktive nok til bruk i islandsk engdyrking. Andre arter, slik som engrevhale (*Alopecurus pratense*) mangler enten vinterherdighet, eller har agronomiske svakheter.

Man har også prøvd et stort antall arter for oppdyrking av eroderte områder på Island. De aller flest har vist seg ubrukbare (Arnalds et al. 1978). Sorter som har overlevd har stort sett vært av arter som finnes fra før. Også på dette området finnes det et viktig unntak. Alaskalupin (*Lupinus nookalensis*), som ble innført 1945, har vist seg svært hardfør og egnet på erodert land.

Selv om både timotei og lupin er viktige arter og godt egnet til sin bruk så har de sine svakheter. Timoteien overlever ikke i utmark, og lupinen inneholder giftstoffer som gjør den uegnet som beiteplante. Men begge viser klart at gode resultater kan oppnås gjennom prøving av nye arter. Et bevis på dette er Beringsbunke (*Deschampsia beringensis*) fra Alaska. Den ble først innført til Island i 1974 (Tómasson 1979), og har siden vært prøvd under vidt forskjellige forhold.

Jeg vil i denne artikkelen forsøke å sammenstille resultater fra prøvinger av Beringsbunke på Island, og i lys av disse resultatene vurdere hvordan utprøvingen av et ukjent plantemateriale bør legges opp.

2. Utprøving av Beringsbunke

Beringsbunke, som har sin naturlige utbredelse i det sørlige Alaska, ble prøvd sammen med mange andre arter i forsøk på å hele de sår som oljeledningen tvers over Alaska forårsaket. Den viste seg da å ha meget kraftig tilvekst, og det ledet til at man fikk tilsendt frø av noen populasjoner. Disse ble sådd i observasjonsruter på Korpa forsøksstasjon og på Hvanneyri landbruksskole (Tómasson 1984a;1984b). Det viste seg straks at arten var interessant for islandske forhold. Det var stor variasjon mellom popu-

lasjonene og, ikke mindre viktig, på mjeleholdig jord på Korpa døde plantene allerede den første vinteren, mens de tvivdes utmerket godt på forholdsvis sur myrjord på Hvanneyri. Dette viser klart viktigheten av å prøve ukjent plante-materiale under forskjellige forhold allerede i den første prøvingen.

2.1 Sammenlikning med Korpa timotei

Etter de første positive resultater på Hvanneyri anla man i 1977 et stort sammenlikningsforsøk med Korpa timotei (Brynjólfsson 1984). Frøbeholdningen av populasjon IAS-19, som hadde stått best i observasjonsfeltet, var meget begrenset, slik at en måtte blande den med frø fra populasjon IAS-24S. Sammenlikning med felt med ren IAS-19 tyder dog på at resultatene kan tas som representative for IAS-19.

Forsøksplanen var faktoriell med ledd arrangert i en split-split-plot plan med slåttetid på storruiter, gjødseltidspunkt på mellomruiter og arter på småruiter. Såvel slåttetider som gjødseltider var tenkt å dekke aktuelle forhold i praktisk dyrking.

De tre slåttetidene fulgte timoteiens utvikling, den første ved begynnende skyting, de andre henholdsvis 2 og 4 uker senere. Gjødseltidene var faste datoer, dvs. 15. mai, 30. mai og 14. juni. Gjenveksten ble høstet omkring 7 uker etter dato for 1. slått.

Forsøket ble høstet etter planen i 5 år, og tidspunkt for 1. slått var som følger:

| | |
|------|----------|
| 1978 | 5. juli |
| 1979 | 27. juli |
| 1980 | 30. juni |
| 1981 | 6. juli |
| 1982 | 6. juli |

Forskjellene i tidspunkt for 1. slått viser stor årsvariasjon med 1979 som det ekstreme år. Dette året var blant de kaldeste i dette århundre.

Tabell 1. viser at Beringsbunke gir betydelig høyere avling enn Korpa

Tabell 1. Hovedeffekter av gjødslings- og slåttetid på totalavling av Beringsbunke og Korpa i de enkelte forsøksår, samt hovedeffekter av totalavling og 1. slått over år. Hkg tst/ha

| | Forsøksår | | | | | Gjennomsnitt | |
|---------------------|-----------|------|------|------|------|--------------|------|
| | 1979 | 1979 | 1980 | 1981 | 1982 | Total | 1.sl |
| Beringsbunke | | | | | | | |
| Slåttetid 1 | 76,6 | 66,8 | 55,5 | 50,4 | 51,6 | 60,2 | 35,4 |
| " 2 | 83,6 | 57,2 | 57,9 | 47,7 | 51,0 | 59,5 | 47,0 |
| " 3 | 88,8 | 62,9 | 90,4 | 55,0 | 69,1 | 73,2 | 67,3 |
| Gjødselt. 15.5. | 88,0 | 63,3 | 74,9 | 54,6 | 63,3 | 68,8 | 56,2 |
| " 30.5. | 80,4 | 61,6 | 65,5 | 50,8 | 56,0 | 62,8 | 49,2 |
| " 14.6. | 80,4 | 61,9 | 63,4 | 47,7 | 52,4 | 61,2 | 44,4 |
| Gjennomsnitt | 83,0 | 62,3 | 67,9 | 51,0 | 57,2 | 64,3 | 49,9 |
| Korpa | | | | | | | |
| Slåttetid 1 | 57,1 | 40,2 | 40,9 | 30,8 | 38,1 | 41,4 | 28,6 |
| " 2 | 71,0 | 50,7 | 47,2 | 36,9 | 46,3 | 50,4 | 45,7 |
| " 3 | 79,8 | 59,6 | 60,2 | 54,6 | 54,4 | 61,7 | 61,0 |
| Gjødselt. 15.5. | 71,1 | 54,7 | 55,7 | 49,7 | 54,4 | 57,1 | 54,1 |
| " 30.5. | 73,7 | 48,4 | 50,9 | 37,4 | 44,2 | 50,9 | 44,5 |
| " 14.6. | 63,1 | 47,3 | 41,8 | 35,2 | 40,3 | 45,5 | 36,5 |
| Gjennomsnitt | 69,3 | 50,1 | 49,4 | 40,8 | 46,3 | 51,1 | 45,1 |

timotei i alle forsøksår. I gjennomsnitt over år er differansen på 13,2 hkg tst/ha.

Samspillet mellom slåttetid og art når det gjelder totalavling er forholdsvis stort. Det kan forklares med at avlingen av timotei øker omtrent linært med utsettelse av tidspunkt for 1. slått, mens Beringsbunken derimot gir omtrent samme totalavling ved de to første slåttetidene. Dette er for øvrig i samsvar med det som man ofte finner i islandske slåttetidsforsøk, nemlig at totalavling av timotei gjenspeiler avlingen i 1. slått. I andre arter er totalavlingen nærmest uavhengig av tidspunktet for 1. slått fordi gjenveksten for det meste utlikner forskjellene i førsteslått (Brynjólfsson 1981).

Tilveksten mellom 1. og 3. slåttetid er omtrent den samme i de to artene, men samspillet og slåttetidspunkt for 1. slått er likevel signifikant, fordi Beringsbunken har klar konveks vekst-

kurve mens den er heller konkav hos Korpa timotei. Med unntak av 1978 for Beringsbunke og 1981 for Korpa finner man det samme i alle år. Unntakene viser linær tilvekst.

Artene reagerer også forskjellig på gjødslingstid, men effekten er i begge tilfeller lineær. Timoteien har en sterkere nedgang i totalavling ved seinere tilførsel av gjødsel enn Beringsbunken. Forskjellen i totalavling er henholdsvis 11,6 mot 7,5 hkg tst/ha. Dette er ennå tydeligere i 1. slått hvor tilsvarende tall er 17,7 og 11,8 hkg tst/ha. Det er årsvariasjon på effekten, desto tidligere slått desto større virkning, minst i 1979 og størst i 1980. Sen gjødsling resulterte i større gjenvekst etter første slåttetid, slik at virkningen er betydelig større i 1. slått, fra 2,6 og 9,0 hkg tst/ha mellom første og siste gjødseltid for Beringsbunke og Korpa i 1979, til 18,5 og 25,9 i 1980.

Dette samspillet mellom gjødseltid og slåttetid var det samme over arter, nemlig at gjødseltidens virkning er minst markert ved tidlig 1. slått som vist i tabell 2.

Tabell 2. Samspill mellom gjødslings- og slåttetid i totalavling. Hkg tst/ha

| Slåttetid | Gjødslingstid | | |
|-----------|---------------|------|------|
| | 15.5 | 30.5 | 14.6 |
| 1 | 53,3 | 50,6 | 48,5 |
| 2 | 61,2 | 54,5 | 48,8 |
| 3 | 74,1 | 65,6 | 62,8 |

For å se nærmere på hvordan artene reagerte ble det regnet en variansanalyse for artene hver for seg. De enkelte feil i 1. slått og totalavling var nokså like med unntak av feil (a) i 1. slått som var langt større i timotei. Dette kommer av, at i et av gjentakene viser storrute med slåttetid 2 meget stor positiv feilkomponent. Sannsynligvis falt denne storrute på den best drenerte del av forsøksfeltet, og her var avling av artene omtrent lik. Dette kan tyde på at sammenlikningen er gjort under jordbunnsforhold som favoriserer Beringsbunke.

Samspillet mellom år og slåttetid er langt høyere i Beringsbunke enn timotei såvel i 1. slått som for totalavling (se tabell 1.). Dette er ikke uventet da slåttetid var bestemt ut fra timoteiens utvikling. For øvrig er samspillenes kvadratsum nokså lik, dog generelt litt høyere i timotei.

Fordøyeligheten i 1. slått var nøyaktig den samme i begge artene, men som vist i Tabell 3. reagerte de litt forskjellig på slåttetidspunktet.

Samspillet i fordøyelighet mellom arter, slåttetid og år er forholdsvis stort. Det skyldes at i 1978 falt fordøyeligheten av Beringsbunke meget sterkt, fra 74 til 57%, fra første til siste slåttetid. Av notater fra dette året fremgår det at den

Tabell 3. Fordøyelighet (% tørrstoff) i Beringsbunke og Korpa ved hver slåttetid

| Art | Slåttetid 1 | 2 | 3 |
|--------------|-------------|----|----|
| Beringsbunke | 74 | 68 | 64 |
| Timotei | 77 | 66 | 63 |

var sterkt angrepet av rustliknende bladsopper. Disse ble ikke nærmere identifisert. I de andre årene falt fordøyeligheten med fra 6 til 10% ved utsatt slåttetid. Tilsvarende tall for Korpa timotei er mere uregelmessige, fra 9% i 1982 til 18% i 1978.

Seinere gjødsling gav litt høyere fordøyelighet i begge arter. Analyse av samspillet mellom gjødseltid og slåttetid viser at gjødseltiden ikke har effekt på fordøyelighet ved første slåttetid, men at tidlig gjødsling leder til raskere fall utover vekstsesongen.

I helhet kan en si at forskjeller i fordøyelighet mellom artene er så små at de forandrer ikke det bilde som analysen av tørrstoffproduksjonen gir i sammenlikning av artene, men den utligner den forskjell i avling som skyldes slåttetid. Totalavling i føreheter for artene ved de enkelte slåttetider går fram av Tabell 4, og viser klart de begrensinger tørrstoffavling har som mål for avling.

Ettervirkninger ble målt 1983 ved samme gjødslings- og høstetid for alle ledd. Ettervirkning av slåttetid var betydelig høyere i timotei en Beringsbunke, men begge arter gav størst avling fra ruter med seineste slåttetid.

3. Beringsbunke som konkurrent med andre arter

Forsøket som startet i 1977 måtte avsluttes i 1982 da det var betydelig innblanding, spesielt av engrapp og Beringsbunke, på noen av timoteirutene. Beringsbunke hadde da en gjennomsnittlig dekning på omkring 90%, uavhengig av behandling. Både gjødseltid og slåttetid påvirket derimot timoteien.

Tabell 4. Totalavling av Beringsbunke og Korpa etter forskjellig slåttetid. Fôrenheter/ha

| Art | Slåttetid | | | Gjennomsnitt |
|--------------|-----------|------|------|--------------|
| | 1 | 2 | 3 | |
| Beringsbunke | 4657 | 4118 | 4625 | 4467 |
| Korpa | 3355 | 3345 | 3797 | 3499 |

Den hadde størst dekning på de forsøksrutene som var gjødslet tidlig og slått seint. Forsøket var breisådd, og da vil en alltid kunne vente en viss innblanding mellom ruter. Rutene med Beringsbunke var helt frie for timotei, men i mange timoteiruter hadde Beringsbunken klart å etablere seg, særlig ved siste gjødseltid hvor den dekket omkring 10%. Dette viser klart at arten er en sterk konkurrent mot timotei, iallfall ved sein gjødsling. Dette ble bekreftet i et annet forsøk som ble sådd i 1980 på Hvanneyri. Her prøvde man bl.a. frøblandinger av Beringsbunke og Korpa, og Beringsbunke og engrapp, ved to høstetider, begynnende skyting for timotei og tre uker senere. Gjennomsnittsavlinger for forsøksperioden (5 år), samt andel arter i avlingen i ettervirkningsåret er vist i tabell 5.

Beringsbunk er en klart sterkere konkurrent enn timotei og engrapp, men tidspunkt for 1. slått påvirker dette forholdet.

4. Prøving under varierende klima og jordbunnsforhold

Erfaringer fra de første observasjonsfeltene og forsøket fra 1977 er meget gode eksempler på at nytt plante-materiale må prøves under forskjellige forhold, så vel hva angår bruksmåte som jordbunn.

Dessverre ble det ikke anlagt noen andre forsøk av liknende karakter andre steder, men resultatene var såpass lovende at man satte i gang arbeid for å skaffe frø til utprøving i praktisk skala (Tómasson 1984). Utprøvingen ble delvis utført på nydyrkningsfelter. I rader tvers over feltet sådde man noen kjente arter og sorter, samt Beringsbunke. Dessuten fikk noen bønder i alle landsdeler frø nok til såing av større felt. Hermannsson (1985) vurderte resultater fra disse observasjonsfeltene, og sammenliknet Beringsbunkens dekning etter 3-4 år med dekning av timotei og hardføre sorter av engrapp. Resultatene var meget varierende og viste klart jordsmonnets betydning. Beringsbunken stod

Tabell 5. Avling av Beringsbunke (IAS-19), Korpa timotei og engrapp (gjennomsnitt av linje 05 og 06) i rendyrking og blanding (hkg ts/ha) i middel over 5 år, samt sammensetning av avling i ettervirkningsåret. Andre arter var hovedsaklig sølvbunke og Rumex acetosella. T=timotei, E=enrapp, B=Beringsbunke

| | Avling | Slåttetid 1 | | | Avling | Slåttetid 1 | | |
|-----------------|--------|-------------|----|-----|--------|-------------|----|-----|
| | | % avling | | | | % avling | | |
| | | T | E | B | | T | E | B |
| Korpa | 33,7 | 63 | 17 | | 57,1 | 83 | 3 | |
| IAS-19 | 52,0 | | | 100 | 68,1 | | | 100 |
| Korpa + IAS-19 | 47,9 | 7 | | 93 | 63,5 | 27 | | 73 |
| Enrapp | 25,7 | | 39 | | 31,3 | | 40 | |
| Enrapp + IAS-19 | 40,6 | | 12 | 75 | 58,6 | | 6 | 91 |

godt på myrjord, men på mjeleholdig jord døde den raskt etter en eller to vintre. Dette forklarte han med at plantene lett fryser opp. Beringsbunke danner aldri tett grasrot, og det gjør at temperatur-svingninger i jordoverflaten blir store.

Gudmundsson (1982) sendte spørreskjema til de bøndene som fikk frø til såing i praktisk skala. Svarene var temmelig enstydig positive, både når det gjaldt etablering, avlingsmengde og beiting, samt dens egenskaper som konserverte fôr (silo og høy).

I Alaska hadde man gode erfaringer med Beringsbunke i forbindelse med oppdyrking av marginale områder. Det var derfor naturlig at man på Island også prøvde dens egenskaper under slike forhold. Det virker bakvent at en art som er tilpasset myrjord, slik som de første engforsøk viste, skulle kunne brukes på sand og grusjord. På Island hadde man dog tilsvarende erfaring med sølvbunke. Beringsbunke viste seg straks lovende. I senere forsøk har de to bunkene vist seg langt overlegne andre arter på det islandske høyland, både når det gjelder avling og varighet. Beringsbunke tåler derimot beiting dårligere enn sølvbunke (Helgadóttir 1988).

5. Beringsbunke som fôr

Forsøksrutene i det artsforsøket som ble sådd på Hvanneyri i 1977 var såpass store (36m²) at avlingen kunne brukes til et pilotforsøk med Beringsbunke som fôr til sau (Gudmundsson 1982). Resultatene viste at det var meget liten forskjell i fôrverdi mellom Beringsbunke og timotei. Dette ble bekreftet i et annet forsøk hvor man sammenliknet flere grasarter. Forsøksdyrene var fire måneders gamle gimmerlam, som etter en forsøksperiode på 10 uker ble slaktet. Dette var et forsøksopplegg som viste seg meget godt egnet til å avdekke forskjeller i artenes fôrverdi. I det samme forsøket sammenliknet man også artenes egenskaper ved tørking til høy. Resultatet viste at Beringsbunken trenger forholdsvis lang tid for å tørke (Gudmundsson 1984).

Svar fra de bøndene som fikk frø av Beringsbunke til såing i 1980 er i samsvar med ovennevnte forsøksresultater (Gudmundsson 1982).

6. Frøavl og foredling

I begynnelsen var frøavl av Beringsbunke et problem. Populasjonen IAS-19, som nå er registrert som sorten Norcoast, ble førsøkt frøavlet i Alaska. Det ga ikke tilfredsstillende resultater. Frødyrking på Island har derimot vært forholdsvis vellykket, og i 1988 høstet en nærmere tre tonn frø av brukbar kvalitet (Björnsson 1988).

IAS-19 er en naturlig populasjon, og en kan derfor vente stor variasjon innen populasjonen, noe som er blitt bekreftet ved variasjonsforsøk med enkeltplanter. Ved Landbrukets forskningsinstitutt i Reykjavík har man satt i gang for-edlingsprosjekt for å utnytte av denne variasjon.

Jeg har i denne artikkelen presentert en del forsøksresultater med Beringsbunke på Island. Andre forsøk har i store trekk gitt tilsvarende resultat. Den gode erfaringen med Beringsbunke har vekket en viss interesse i Norge, og arten har vært med i forsøk ved NLH. Den har imidlertid ikke vist seg overlegen andre arter i Nord-Norge (Arild Larsen, pers. opplys.).

7. Utprøving av nytt plantemateriale

Introduksjonen av Beringsbunke er et interessant eksempel på et vellykket forsøk på innføring av en ny planteart. Erfaringene som er høstet bør kunne brukes som en pekepinn på hvordan prøvingen av ukjent plantemateriale best kan utføres.

Det er sjelden en finner så stor følsomhet overfor bestemte jordarter som Beringsbunke viser overfor mjele. Hadde den i første omgang vært prøvd utelukkende på Korpa, som klimamessig er et meget gunstig sted, ville man umiddelbart ha avskrevet arten p.g.a manglende vinterherdighet. Dette ville ha vært en svært misvisende konklusjon

fordi det bare er en spesiell type overvintringsskader den er svak for. Tilsvarende reaksjonsmønster kan en vente i alle plantearter, om enn ikke så utpreget som med Beringsbunken. Den første prøvingen må derfor skje på flere jordarter og steder med forskjellig klima, særlig vinterklima. En omfattende prøving er ofte vanskelig på grunn av små frømengder, og nøye planlegging er derfor viktig. I tillegg kommer at kostnaden må holdes så lav som mulig. Det er også viktig at en en godkjent sort, som det er naturlig å sammenlikne den nye arten med, er med som målestokk i prøvingene. Flere målestokksorter med forskjellige miljøkrav er ønskelige.

Laboratorietest av vinterherdighet kan tenkes å erstatte dette steget, eller iallfall begrense det antallet arter/populasjoner som skal prøves. Metoden er likevel ikke sikker. I laboratorietester har Beringsbunke vist mindre frostherdighet enn Salten engsvingel, som ikke overlever under islandske forhold, mens den derimot er sterkere mot isdekke (Gudleifsson 1982). Laboratorietester vil dog være av stor hjelp ved tolking av den første prøvingen i felt.

Etter to år bør man ha et grovt bilde av introduksjonens egenskaper, om den er verd videre prøving, og i tilfelle hvor.

Tradisjonell sortsprøving med en standard behandling av alle sorter/arter har begrenset verdi i denne sammenheng. Forsøksplanen må inneholde behandlinger som dekker forskjeller i bruksmåte. Antall målestokksorter i slikt forsøk beror på hvilke arter/sorter det er sannsynlig at den nye arten vil erstatte. På dette stadiet bør en heller legge vekt på få, faktorielle forsøk enn mange forsøk med få forsøksledd. Ved valg av forsøkssteder må en ta hensyn til at jordbunnsforholdene kan favorisere enten den nye arten eller målestokken, og selv om faktorielt forsøk vil gi mange typer sammenlikninger mellom artene må en være varsom i generalisering av resultater.

I et slikt forsøksopplegg er forskjellig slåttetid et kjernepunkt. Bare da kan forsøket avdekke vekstrytmen og evne til gjenvekst, og mulig innvirkning av driftsmåten på varighet eller konkurranse mot andre plantearter. Slåttetidspunkt er heller ikke bare et forsøksledd i seg selv, men det er også et tidspunkt hvor man måler effekter av andre faktorer. Dersom de sorter/arter en prøver har forskjellig vekstkurve, eller forsøksfaktorene påvirker den, er det innlysende at for tolkning av resultatene må en kjenne til hvor på kurven en befinner seg til en hver tid. Dette ble vist i forsøket på Hvanneyri hvor virkningen av gjødseltid var avhengig av når den blir målt (jfr. tabell 2). I dette forsøket fulgte slåttetiden timoteiens, d.v.s. målestokkens utvikling. Dette begrenser mulighetene til tolkning av resultatene betraktelig da man ikke kan se artenes vekstkurve og evne til gjenvekst uavhengig av hverandre. Som eksempel kan en ta året 1979, da timoteien skjøt nærmere tre uker senere enn normalt. I praksis ville en ikke ha slått timoteien tidligere, men Beringsbunken var slåtteferdig to uker tidligere. Resultatene gir derfor bare opplysninger om hvordan Beringsbunken ville oppføre seg dersom den ble behandlet som timotei, og det gjør en sammenlikning av artenes vekstkurve vanskelig.

Forsøksfaktorer kan også påvirke utviklingen av målestokken. Timoteien skjøt litt tidligere ved siste gjødsletid, antakelig skyldtes dette N-mangel i første vekstfase.

Erfaringene fra dette forsøk, og andre slåttetidsforsøk, tilsier at det er bedre å ha faste datoer for 1. slått enn tidspunkt knyttet til bestemte utviklingstrinn av et av forsøksleddene. Faste slåttetidspunkter krever imidlertid at de spenner over mulige slåttetider i forskjellige år. Det bør heller ikke være for langt mellom slåttedatoer, 4 slåttledd med 10 dages intervall fra ca. 25. juni ville være tilstrekkelig for islandske forhold.

Spørsmålet om faste datoer for spredning av gjødsel er av en annen karakter. Det er klart at gjødslespredning før plantene kan utnytte den har liten eller ingen hensikt. Faste datoer krever mange gjødseltidspunkter, og leder automatisk til størst virkning av gjødseltid i gode år, og minst i år med sein vekststart. Variabel dato, hvor første dato er bestemt ved veksstart om våren og den andre f.eks. 10 dager seinere, ville gi opplysninger om artenes følsomhet overfor gjødslingstid.

Samtidig som en anlegger sammenlikningsforsøk bør en forberede første prøving i føringsforsøk. Laboratorietest av kvalitet vil supplere avlingstall i feltforsøk, men kan ikke fullt ut gi svar på hvordan dyrene aksepterer arten som før.

8. Sluttkommentar

Jeg har i denne artikkelen beskrevet utprøvingen av Beringsbunke som engvekst på Island. Hovedvekten er lagt på resultatene fra et forsøk på Hvanneyri som eksempel på sammenlikning av arter i et faktorielt forsøk. Jeg har brukt dette til å vurdere hvordan prøving av nytt plantemateriale i engvekstene bør foregå.

Beringsbunke og timotei er de eneste blant svært mange prøvde engvekstarter i dette århundre som har vært vellykket i den forstand at de har fått praktisk betydning i Islandsk landbruk. I praksis er det derfor lite sannsynlig at en finner nye arter som vil komme lenger enn første steg i en slik prøving som er beskrevet foran. Men den samme framgangsmåten burde brukes for andre arter engvekster, f.eks. arter til bruk i oppdyrking av erodert land. Til slike formål er det sannsynligvis større muligheter til å finne nytt, egnet plantemateriale. Til dels gjelder dette også prøving av fremmede treslag.

Prøving av nytt sortsmateriale, som stadig er i gang, er derimot analog med utprøving av mere eksotisk plante-

materiale, selv om det som regel er bedre kjent på forhånd.

Det første utvalget må gjøres på foredlingsstasjoner, men så snart som det praktisk er mulig bør enkle prøvinger skje på flere steder for å få opplysninger om sortenes «rekkevidde». Et nylig praktisk eksempel på dette er Nordgrass, hvor sortsmateriale fra Island og Nordkalotten prøves samlet over hele området (Helgadóttir 1989). En endelig vurdering av sortsmaterialet, dvs. om det skal markedsføres, og til hvilke områder og bruksmåter det skal anbefales, bør skje på grunnlag av en liknende prøving som beskrevet foran for nye arter.

LITTERATUR

- Arnalds, A., T.Ö. 'Arnason, T. Lawrence og B. Sigurbjörnsson 1978. Grass variety trials for reclamation and erosion control. Fjölrit Rala nr. 37.
- Björnsson, H. og G. Thorvaldsson 1983. Prófanir á stofnum af vallarfoxgrasi, vallarsveifgrasi og túnvingli 1955-1975. (Sammenlikning av sorter av timotei, engrapp og rødsvingel 1955-1975). Fjölrit Rala nr. 103.
- Björnsson, H. 1988. Jadræktartilraunir 1988 (editor). (Forsøk i plantekultur 1988). Fjölrit Rala nr. 136.
- Brynjólfsson, R. 1981. Sláttutími og uppskera nokkurra grastegunda. (Slåttetid og avling av noen grasarter). Rádunautafundur 1981, 155-159.
- Brynjólfsson, R. 1984. Beringspundur í tilraunum á Hvanneyri. (Beringsbunke í forsøk på Hvanneyri). Rádunautafundur 1984, 117-129.
- Fridriksson, S. 1956. Grasa- og belgjurtategundir í íslenskum sádtílaunum. (Gras- og belgvekstarter i islandske forsøk). Rit Búnadardeildar, B-flokkur nr. 9.
- Gudleifsson, B. 1982. Vetrarhol tegunda og stofna grasa. (Vinterherdighet av grasarter og sorter). Rádunautafundur 1982, 26-31.
- Gudmundsson, B. 1982. Beringspundur - thurrkun, lystugleiki og fódunarvirði heysins. (Beringsbunke - tørking, smakelighet og høyets føringsverdi). Fjölrit Bændaskólans á Hvanneyri nr. 44. 25 sider.

Gudmundsson, B. 1984. Verkun og nýting turrheys úr nokkrum grastegundum. (Konservering og fóring með høg av noen grasarter). Rádunautafundur 1984, 143-157.

Helgadóttir, A. 1982. Samanburður á stofnum vallarfoxgrass, vallarsveifgrass, túnvinguls og hávinguls 1975-1981. (Sammenlikning av sorter av timotei, engrapp, rødsvingel og engsvingel 1975-1981). Fjölrit Rala nr. 92.

Helgadóttir, A. 1988. Testing grass species and varieties for land reclamation in Iceland. Journal of Agricultural Science in Finland, 60,191-200.

Helgadóttir, A. 1989. Breeding Herbage Species for Northern Areas. 1. Variety Trials with Timothy (*Phleum pratense* L.). Acta Agric. Scand., 39, 243-254.

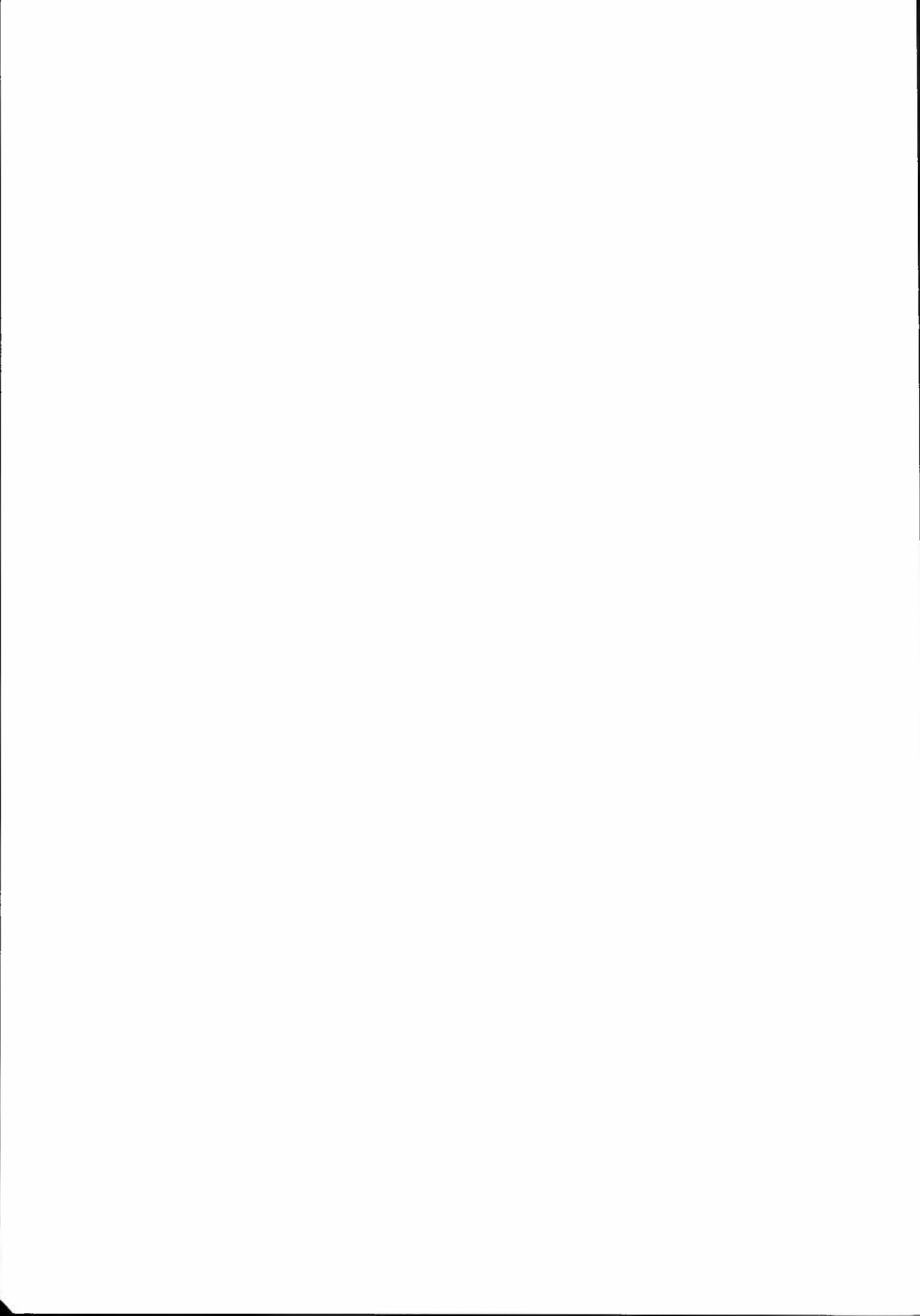
Hermannsson, J. 1985. Grastegundir og stofnar í túnrækt. (Grasarter og sorter til engdyrkning). Rádunautafundur 1985, 167-178.

Steindórsson, S. 1962. On the age and immigration of the Icelandic Flora. Vísindafélag Íslendinga. Reykjavík.

Tómasson, T. 1979. Beringspundur (*Deschampsia beringensis*). Framtíðargras á 'Islandi? (Beringsbunke, et fremtidsgras for Island?). Freyr, 75,309-315.

Tómasson, T. 1984a. Beringspundur. (Beringsbunke). Rádunautafundur 1984, 158-167.

Tómasson, T. 1984b. A Grass from Alaska Gives Promising Results in Icelandic Trials. Agroborealis, 15,33-36.



Hva er oppnådd, og hvilken framtid har norsk grønnsakforedling?

GRY SYNNEVÅG

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Landvik forskingsstasjon, Grimstad

Grønnsakvekstene er en stor og variasjonsrik plantegruppe som omfatter mange arter og kryssingssystemer. Hver art og varietet krever individuell oppmerksomhet i foredlingsammenheng. De fleste grønnsakvekstene er hovedsakelig fremmedbestøvere. Utgangspunktet for foredling i disse vekstene er genetisk variasjon for viktige karakterer i utgangspopulasjonene. På kvantitativt nivå er det gjort lite i grønnsakvekstene. Det er likevel klart at det i eksisterende norsk foredlingsmateriale av løk, hodekål, kålrot og kinakål finnes stor variasjon for viktige produksjonskarakterer, og denne kan utnyttes ved seleksjon (Synnevåg 1984, Hansen 1989, Davik 1989).

Her i landet ligger vi på nordgrensen for dyrking av frilandsgrønnsaker. Det er også et ønske om stor geografisk spredning av produksjonen. For flere arter er vekstfaktorene marginale, og utviklingsprosessen blir annerledes enn under optimale vilkår. For frilandsgrønnsaker er særlig temperatur og fotoperiode viktige begrensninger for optimal vekst og utvikling. Formålet med en norsk vekstforedling av grønnsaker er derfor å frambringe norske grønnsaksorter som er tilpasset de klimatiske forholdene vi har her i landet, både i de viktigste produksjonsdistriktene og i de mer marginale dyrkingsområdene.

HISTORIKK

Norsk grønnsakforedling ble fram til 1960-70 årene hovedsakelig utført av interesserte produsenter som så behovene for forbedringer i sortsmaterialet som ble importert fra utlandet. Ifølge Moen (1944) tok den første planlagte foredlingen til da S.J. Sandved foretok masseseleksjon i hodekålssorten 'Dansk Amager' i 1890. I årene som fulgte startet også andre seleksjoner i hodekålpopulasjoner, og dette resulterte i sorter som ofte dekket lokale behov rundt i landet, spesielt i nordlige landsdeler. Utgangsmaterialet var tilpasset sørligere breddegrader. Masseseleksjon i en sort i Trøndelag-fylkene resulterte i en avlingsøkning fra 1200 til 3000 kg/daa i løpet av få år (3-4 generasjoner). En senere lokal sort ('Håløygen') ga avlinger på 7000 kg/daa. De fleste norske kål-sortene som finnes på sortslista i dag har sin bakgrunn i dette pionérbildet som ble påbegynt rundt århundreskiftet.

I matkålrot og nepe er også de meste benyttede sortene i dag framkommet på grunnlag av privatpersoners innsikt og interesser. Kålrot har vært dyrket her i landet siden begynnelsen av 1800-tallet. Dyrking er beskrevet i Aust-Agder i 1847 (Vevstad 1981). Genmateriale fantes som landsorter eller gårdsstammer fram til 1920-årene, da kålrot-dyrkinga gikk sterkt tilbake. Mange stammer gikk tapt i denne perioden, men etter 1945 ble det som kunne oppspores innsamlet. Karakteristisk for disse stam-

mene var stor stokkløpingsresistens, og den beste stammen ('Stenhaug') var en tid en mye brukt sort. Senere har kryssing og utvalg i avkommet fra disse lokalstammene gitt opphavet til den mest brukte matkålrota på landsbasis ('Vige').

Grønnsakforedling i offentlig regi tok til i midten av 1950-årene. Ved Institutt for grønnsakdyrking, NLH, startet Weisæth i 1956 arbeidet med å lage hodekålssorter med resistens mot klumprot (*Plasmodiophora brassicae*). Arbeidet resulterte bl.a. i sorten 'Resista' som er selektert fra kryssingen 'Jåtunsalgets vinterkål' x 'Böhmerwaldkohl'. Ved instituttet ble det senere satt i gang foredlingsarbeid i mindre viktige grønnsakslag som frilandstomat, melon og fenikel. Dette resulterte i foredlingsmateriale som nå er oversendt Nordisk genbank. Ved Statens forskingsstasjon Landvik tok Jon Vik til med foredling av kepaløk i begynnelsen av 1960-årene. Målsettingen var å lage sorter med god lagringsevne som kunne dekke det norske markedet året rundt. I slutten av 60-årene ble det også startet utvalg i tidlig hodekål. I begynnelsen av 1970-årene ble det foretatt masseutvalg i seine hodekålpopulasjoner på Kvithamar, spesielt med tanke på trønderske vekstforhold, men også for Nord-Norge og marginale strøk av Trøndelag. Dette arbeidet resulterte i sortene 'Kvislar' og 'Aglo'. På Holt startet på omlag samme tid arbeidet med kryssinger og seleksjoner i kålrot med tanke på tilpasning til nord-norske forhold. Ved Institutt for genetik og planteforedling ble det satt igang et foredlingsprogram i brytsukkerert, et linjeutvalg etter kryssingen 'Lav margosukkerert' x 'Paramount'.

NORSK GRØNNSAKFOREDLING I DE SENERE ÅR

Et initiativ til å samordne den offentlige innsatsen innen grønnsakforedling ble tatt i 1978 da NLVF oppnevnte et utvalg

for å se på alle sider ved norsk vekstforedling av grønnsaker. NLVF-utredning nr. 109, «Norsk vekstforedling av grønnsaker», konkluderte med at på grunnlag av faglige og fagpolitiske vurderinger burde det bygges opp en selvstendig norsk vekstforedling med hovedvekt på vekstene hodekål, kålrot, kepaløk, rødbeter, gulrot, frilandsagurk og sukkererter. Innen disse artene burde det drives foredling i et slikt omfang at det ble tilgang på norske sorter med tilfredsstillende klimatilpasning. Statens forskingsstasjoner i landbruk ved stasjonene Landvik og Kvithamar skulle ha ansvar for den praktiske foredlingsvirksomheten, mens ansvaret for grunnleggende foredlingsforskning og utdanning av foredlere skulle skje ved NLH. Rapporten var ute til omfattende høring, og uttalelsene viste at det stort sett var enighet om en planmessig og økt innsats på dette området.

I 1983 nedsatte SFL en arbeidsgruppe som skulle utarbeide et handlingsprogram for foredling av grønnsaker. Arbeidsgruppa besto av aktive foredlere og samarbeidspartnere, og tok utgangspunkt i NLVF-utredning nr. 109 og uttalelsene til denne. Det ble satt opp en systematisert oversikt over igangværende foredlingsarbeid ved forskjellige institusjoner. Ressursene til grønnsakforedling ble sett i sammenheng med de totale ressursene innen grønnsakforskningen.

Det viste seg snart at med de tilgjengelige ressurser var omfanget av foredlingen som anbefalt i utredningen for ambisiøst, og følgende vekstslag ble prioritert: Hodekål (tidlig kål, vinterkål for lagring), kålrot (matkålrot for lagring), kepaløk (tidlig løk, løk for lagring) og kinakål (tidlig). Foredlingsansvaret for de enkelte vekstene ble fordelt på de enkelte institusjonene, og foredlingsmål og metoder ble utfyllende beskrevet (Synnevåg 1987). I 1989 ble det utarbeidet et revidert handlingsprogram for grønnsakforedling fram til 1993. Handlingsprogrammet er ikke utvidet til

flere vekster, men framdriften i foredlingsarbeidet, nye seleksjonsretninger og ny metodikk er beskrevet (Synnevåg 1988).

Det er en målsetting for norsk grønnsakforedling selv å dyrke bruksfrøet av norske sorter. Løk- og kålfrøavlen er i dag organisert. Stamsædsentralen på Hellerud oppretter lager av elitefrø av alle godkjente sorter og sørger for bruksfrøavlen. Rensing, sortering og omsetning av frø skjer ved stamsædsentralen. I hodekål og løk er det utført flere frøavl-forsøk for å kunne anbefale sikre dyrkingsmetoder som gir høye frøavlinger av god kvalitet (Jonassen 1983, Vik 1984, Vik 1989). Grønnsakfrøproduksjon er i dag en nisjeproduksjon for enkelte produsenter, og Norsk Grønnsakfrødyrkerlag ble stiftet i 1987. Lagets hovedoppgave er å arbeide for å fremme interessen for norske grønnsaksorter, norsk grønnsakforedling, frøprodusentenes faglige og økonomiske interesser og for å opprettholde kunnskap om grønnsakfrøavl.

FOREDLINGSMÅL OG METODER

Klimatilpasning er et viktig foredlingsmål for norsk grønnsakforedling. For arter med snever adaptasjon, som f.eks. kepaløk, finnes det utnyttbar variasjon for tilpasning. Sorter som er tilpasset våre vekstvilkår danner løk når dagen overskrider 14-16 timer. Jo lengre dagen er over den kritiske grensen, jo raskere skjer løkdanningen. For tidlig løkdanning fører til avlingsreduksjon, og problemet øker jo lenger nordover i landet vi kommer. Upubliserte forsøk viser hvordan adaptasjon av sortsmateriale til våre dyrkingsforhold fører til forbedring av egenskaper som har sammenheng med tilpasningsevnen.

Hodekål har generelt en videre adaptasjon enn kepaløk, men også i denne veksten er det funnet variasjon for egenskaper som har sammenheng med tilpasningsevnen (Davik 1989). I hodekål

er utviklingsfart og bladdanning avhengig av temperaturen.

Registreringer av formrelaterte karakterer i marginalt dyrkingsmiljø viser en lengre ytre og indre stengel, og en høyere formindeks enn ved dyrking i optimale miljø. I en kjølig vekstsesong vil sene sorter utviklet i sørligere land få stor internodieavstand, og danne løsere og lettere hoder enn de norske adapterte sortene, selv i de viktigste produksjonsdistriktene.

Andre viktige foredlingsmål er tilpasning til norske markedsforhold og resistens mot sykdommer som er spesielt problematiske her i landet. Generelle foredlingsmål er høy avling og god kvalitet. For å nå disse målene forsøker en å oppfylle avledede mål som f.eks. kort veksttid, stokkløpingstoleranse og frosttoleranse. Det beredskapsmessige hensynet samt ønsket om en stabil frøforsyning av god kvalitet er også et motiv for norsk grønnsakforedling.

Rekombinasjon ved krysninger og seleksjon i populasjoner på basis av halveller helsøskenfamilier har vært den mest anvendte metoden i grønnsakforedlingen fram til i dag. I løk og tidlig hodekål har denne metoden gitt gode resultater i form av sorter som i dag benyttes i stor utstrekning. I vinterkål, kinakål og kålrot vil snevre syntetiske populasjoner, F1-hybrider eller innavelde liner, være et alternativ til de tradisjonelle metodene. I de eldre norske hodekålsortene finnes mye uønsket genetisk variasjon for viktige karakterer. Dette er en vesentlig årsak til at de erstattes av utenlandske F1-hybrider. F1-hybridene, spesielt i hodekål og rosenkål, gir et svært ensartet produkt på feltet.

Arbeidet med utvikling av homozygote planter fra støvknappkulturer i Brassica startet på Ås i 1986. Metoden er i dag tilpasset hodekål (Lillo & Hansen 1987), og vil bli et svært verdifullt hjelpemiddel til å utvikle linjer som kan benyttes i hybridforedling. Den lange og tidkrevende innavlsprosessen kan der-

med spares, og utvikling av norske F1-hybrider blir aktuelt. Utviklingen av haploide planter er til nå foretatt på basis av støvknappkulturer, men i det siste har også mikrospekulturer gitt lovende resultater. Det arbeides i dag med å tilpasse teknikkene til kinakål og kålrot.

RESULTATER OG IGANGVÆRENDE FOREDLINGSARBEID

Kepaløksortene 'Lava' (godkjent 1977), 'Lafort' og 'Laskala' (godkjent 1983), er foredlet ved Landvik forskingsstasjon. Jon Vik har i sin artikkel: «Løkforedling i fortid og framtid» beskrevet arbeidet med foredling av kepaløk og bakgrunnen for utviklingen av disse sortene.

Den tidlige hodekålssorten 'Ladi' ble godkjent i 1979. Sorten er basert på svært få planter selektert fra den tidlige hodekålssorten 'Golden Acre', og representerer en forbedring i forhold til denne i tidlighet, avling og ensartethet (Vik 1983).

'Laskala' og spesielt 'Ladi' har etter hvert vunnet innpass på det norske markedet, og dyrkes i forholdsvis stort omfang. I 1988 utgjorde 'Laskala' ca. 25% av den totale omsetningen av løkfrø, og 'Ladi' utgjorde 80% av frøomsetningen i tidlig hodekål.

En videre utvikling av norsk grønnsakforedling og frøavl er avhengig av nye, norske, konkurransedyktige sorter. Foredlingsprogram er i dag etablert i alle de prioriterte vekstslagene.

Det eksisterer lovende populasjoner for lagringsløk, tidlig løk, tørrstoffrik løk, populasjoner med resistens mot løkgråskimmel og med ekstrem grotreghet. Den siste populasjonen ble utviklet etter innkryssing av primitivt genmateriale, for å øke variasjonen for viktige karakterer i løk (Synnevåg 1984).

I tidlig hodekål er det foretatt nye krysninger og seleksjoner for å forbedre 'Ladi' med hensyn til stokkløpingsresistens, spreking, avling og stilkengde

(Vik 1987). For å forbedre kuldetoleransen i materialet ytterligere, er 'Ladi' krysset til den japanske sorten 'Spring Hero', som er ekstremt frosttolerant.

I vinterkål har foredlingsarbeidet med klumprotresistens fortsatt. Ned-arving av toleranse mot klumprot og andre kvantitative karakterer i kål ble studert i en diallell kryssing (Hansen 1989). En kryssingsgruppe mellom handelssorter og klumprotresistente sorter er etablert, og et foredlingsprogram pågår for å forsøke å kombinere klumprottoleranse med høyest mulig handelsverdi.

Foredlingspotensialet i adapterte hodekålssorter for Nord-Norge og marginale strøk av Trøndelag ble undersøkt av Davik i 1989, og var et ledd i arbeidet med å lage en vinterkålssort for disse områdene. Et av formålene var å kombinere kort veksttid og god lagringsevne i materialet. Det ble benyttet seleksjonsindekser for forbedring av populasjonene og tre metoder for identifisering av ønskelige (stabile) genotyper ble utprøvd.

I matkålrot arbeides det med en klumprotsterk, lagringsdyktig populasjon med fiolett skoltfarge og gode dyrkings- og kvalitetsegenskaper.

I tidlig kinakål er det bygget opp populasjoner med variasjon for stokkløpingsresistens, og seleksjon som er utført har vist stor respons for denne egenskapen.

Foredlingsarbeidet som er igang innen de nevnte vekstene indikerer at det i løpet av få år vil komme nye norske grønnsaksorter på markedet. I tillegg til resultater i form av sorter har arbeidet ført til at vi i dag sitter inne med verdifull basiskunnskap om nedarvingsforhold for en rekke karakterer som vil komme til nytte i det videre arbeidet. Det er også bygd opp en rekke basepopulasjoner med bred genetisk variasjon, som kan komme til nytte på lengre sikt.

NORSK GRØNNSAKFOREDLING I ET INTERNASJONALT PERSPEKTIV

I Norge finnes det ikke privat foredlingsvirksomhet i grønnsaker. I Norden for øvrig har den private grønnsakforedlingen et beskjedent omfang. I Sverige er foredlingsprogram igang ved Weibulls og Hammenhøgs. Danmark har lange tradisjoner i foredling av grønnsaker, ved Ohlsens Enke og Dæhnfeldt. Ohlsens Enke år nå avvirket, og Dæhnfeldt er oppkjøpt av det engelske firmaet Booker Seeds, slik at Danmark i dag for første gang i dette århundret står uten et danskeid foredlingsforetagende innen grønnsaker.

Norsk grønnsakfrøhandel er i dag avhengig av å importere grønnsakfrø fra store utenlandske frøfirma, vesentlig fra firma i Nederland som har spesialisert seg på grønnsakforedling og frøproduksjon. Disse firmaene har i dag størsteparten av salget på verdensbasis, noe som i den senere tid har gitt seg utslag i stadig økende frøpriser. Etter at F1-hybridene kom på markedet ble omsetningen av norske sorter kraftig redusert.

De siste årene har frøbransjen vært preget av en stadig fusjonering av firma. De fleste som er igjen i dag er eid av internasjonale farmasøytiske og kjemiske konsern. Denne tendensen forsterket seg i 1970-årene da bioteknologien, spesielt genteknologien, åpnet nye perspektiver på planteforedlingen. Bare gigantene kunne tåle nødvendige investeringer i forskning og markedsføring, og flere firma bukket under i konkurransen. Mange av disse mindre firmaene spilte ifølge Grant (1984) en vital rolle i grønnsakfrøindustrien, ved å produsere og markedsføre offentlig utviklede sorter. Også offentlig innsats innen plante-foredling falt drastisk i denne perioden, og forsterket selskapenes kontroll over sortsutviklingen og salget på verdensbasis. Rettigheter til patentering av gen vil videre forsterke denne utviklingen.

I framtida kan vi bli avhengig av import av høyteknologisk framstilt «superfrø», hvor bonden må betale prisen. Store investeringer i forskning blir gjort i de mest «lønnsomme» vekstene, hovedsakelig innen de store jordbruksvekstene, men også innen enkelte grønnsakslag. For mange av grønnsakvekstene er imidlertid verdien av produkter for liten til å forsvare en forskningsinnsats som kan gi resultater. Hvis den private industrien alene skulle stå ansvarlig for genetiske forbedringer, ville profittsynet eliminere forskning i marginale vekster. På en konferanse i USA, der forskjellige aspekter ved offentlig og privat foredling ble diskutert, var en av konklusjonene at sortsutviklingen også må gjøres av offentlige institusjoner, hvis den skulle gjøres overhodet. Dette gjaldt først og fremst vekster med begrenset økonomisk verdi, og vekster med regional adaptasjon (Strosnider 1984).

Offentlig grønnsakforedling er igang i flere europeiske land, bl.a. England, Tyskland og Frankrike (Innes 1984). Den altoverveiende andelen av sortsutviklingen er imidlertid på private hender. Offentlige institusjoner arbeider i stedet med mer grunnleggende og langsiktige problemstillinger, ofte i form av oppdragsforskning for industrien.

Offentlig og privat foredlingsvirksomhet har ofte forskjellig strategi for forbedringer av plantematerialet. Privat foredling har ofte kortsiktige foredlingsprogram, hvor målet er nye sorter så fort som mulig. Sortene må egne seg til dyrking og salg over store områder. Avling, ensartethet og ytre kvalitet er viktige foredlingsmål. En vellykket markedsføring er et vesentlig bidrag for å lykkes. Firmaene produserer frø for områder med langt større grønnsakproduksjon enn Norge, med andre klimaforhold og andre krav til sortene. Frøproduksjonen skjer i områder geografisk fjernt fra våre breddegrader, slik at lokal adaptasjon i enkelte tilfeller kan være et problem.

NORSK GRØNNSAKFOREDLING I FRAMTIDA

Metodikk og arbeidsoppgaver

Norsk grønnsakforedling har som mål å ivareta, utvikle og forbedre genmateriale i de vekstslagene som handlingsprogrammet omfatter. For å nå målet bør det arbeides etter en kortsiktig og en langsiktig strategi.

Foredling av nye sorter er et viktig mål for foredlingsarbeidet også i framtida, og bør foretas etter en kortsiktig strategi. Den langsiktige strategien bør innbefatte forbedringer av populasjonene som sortene selekteres fra, ved kontinuerlig seleksjon for å øke populasjonenes evne som sortsdonorer. For å hindre at en stanger hodet i taket med hensyn til variasjon i grunnpopulasjonen er det i enkelte sammenhenger aktuelt å krysse inn «eksotisk» genmateriale for å utvide variasjonen for viktige egenskaper, bryte uheldige korrelasjoner og for på sikt å skape noe nytt. En langsiktig og viktig oppgave for grønnsakforedlingen i årene som kommer er identifisering av resistens mot viktige plantesykdommer og inkorporering av resistensen i resistensforedlingsprogram.

Bioteknologien vil være et viktig hjelpemiddel i grønnsakforedlingen i framtida, og en viktig kilde til ny genetisk variasjon. Det er først og fremst metoder for in vitro oppformering av plantemateriale, utvikling av doble haploider og protoplastkulturer som er interessante i denne sammenhengen. Selv om en på mange felt ser lovende resultater, vil de nye teknikkene ikke erstatte konvensjonelle foredlingsmetoder.

Gengrupper som styrer typisk kvantitative karakterer er lokalisert i mais og tomat. Det finnes imidlertid enda ikke metoder for å isolere og overføre slike egenskaper. Haplo-diplo teknikkene, f.eks. framstilling av homozygote linjer i slekten Brassica, vil bli en rutine i framtidige foredlingsprogram. Plantene skal imidlertid framstilles fra

en populasjon som haplo-diplo teknikken ikke har innvirkning på, det skjer ingen rekombinasjon. I framtida vil derfor tradisjonell seleksjonsmetodikk være vesentlig kunnskap for å handtere nytt genmateriale, slik at det til syvende og sist kommer produsentene og samfunnet for øvrig til gode, i form av dyrkingsverdige sorter og produkter av god kvalitet.

Direkte seleksjon har gitt gode resultater i grønnsaker, og vil også være den viktigste seleksjonsmetoden i framtida. Økt kjennskap til vekstenes fysiologi under marginale forhold kan imidlertid danne grunnlag for indirekte seleksjonsprosedyrer. Utvikling av seleksjonsteknikker i cellekulturer og mikrosporekulturer kan bidra i denne sammenhengen.

Tidlig planteutvikling er en viktig egenskap for planter i nordligere strøk. Rask etablering av et effektivt fotosynteseapparat er viktig for å utnytte vekstsesongen optimalt. Det er mulig at vekstanalyser i framtida kan være til nytte i seleksjonsarbeidet. Hollandske tomatforedlere har benyttet både vekstanalyser og fysiologiske karakteristika for å beskrive tomatsorter tilpasset lavenergiregimer, og foredlingsmateriale som vokser godt ved 5°C lavere temperatur enn optimalt er utviklet (Smeets & Garretsen 1986).

I heterozygote foredlingspopulasjoner som recombines under bedre miljøvilkår enn de en foreder for, kan det skje uønsket pollenseleksjon. Det er funnet klare effekter av lav temperatur på pollenfunksjonen. Pollenseleksjon for sporofyttisk vekst ved lav temperatur er vist i tomat ved å holde lav temperatur i pollinerings- og reproduksjonsfasen (Gadish & Zamir 1987). Pollenseleksjon har i sammenligning med in-vitro teknikkene den fordel at den er enkel rent teknisk. Før metoden kan benyttes praktisk er det flere spørsmål som må avklares. Det som er kjent om pollenseleksjon bør tas hensyn til i foredlingsprogram for lavtemperatur-områder.

Det er foreløpig ikke aktuelt å utvide foredlingsvirksomheten til flere vekster enn de som er prioritert i handlingsprogrammet. Nye behov og problemstillinger kan endre dette. Innenfor det økologiske hagebruket og i småhagene er det behov for sorter med spesielle egenskaper. Igangværende resistensforedlingsprogram kan få betydning i denne sammenhengen, men ellers har det ikke vært ressurser tilgjengelige for å ivareta disse interessene.

I nærmeste framtid er en av de viktigste arbeidsoppgavene å utvikle et hybridforedlingsprogram i kålvekstene (hodekål og kinakål). Utgangsmateriale vil være utenlandske handelssorter og adaptert norsk materiale. Homozygote linjer til dette arbeidet framstilles ved hjelp av støvknapp- eller mikroporekultur. Foredlingsmetodikken, bruk av rene linjer, snevre syntetiske populasjoner eller F1-hybrider, bør avklares. Vegetativ formering ved hjelp av in-vitro teknikker kan bli til stor hjelp ved opprettholdelse av linjer på grunn av redusert fertilitet i materialet.

Hybridforedlingsprogram i kepaløk kan bli aktuelt dersom utviklingen av ovulekulturer i *Allium* gjør framskritt.

Matkålrot har tiltagende popularitet og kålrot kan bli en nisje på det internasjonale markedet. Matkålrotforedlingen bør i nærmeste framtid intensiveres. For tida er det økende import fra Skottland og Canada. Det er i tillegg til sorter med god lagringsevne behov for sorter med kort veksttid (plastkultur), uten tendens til sprekking. Kålrot har et lite effektivt inkompatibilitetsystem, enkelte sorter har opptil 80% selvbefruktning. Hybridforedling kan derfor bli vanskelig i kålrot. Rekombinerte innavslinjer er en alternativ foredlingsmetode.

En offentlig norsk foredling av grønnsaker bør ha en framtid. Hvorvidt den får det er avhengig av viljen fra bevilgende myndigheter til å satse på dette området. I SFL's strategiske langtidspan er planter tilpasset norske for-

hold ett av delmålene. Dette omfatter planteforedling og verdiprøving, som begge er prioriterte arbeidsområder for Statens forskingsstasjoner i landbruk i dag. Bioteknologi er i dag et av NLVF's satsingsområder. Resultatene kan bl.a. anvendes i planteforedlingen. Når det er vilje til å satse på dette området bør det samtidig være vilje til å støtte foredlingssektoren som skal dra nytte av dette arbeidet. Det bør imidlertid foretas en sterk prioritering av arbeidsoppgaver, og det bør arbeides med problemstillinger som er spesielle for norsk klima og/eller markedsforhold.

LITTERATUR

Davik, J. 1989. Quantitative variation in cold climate adapted white cabbage (*Brassica oleracea* L.). Dr.Scient.-oppgave, SFL Kvithamar. Stensiltrykk 101 s.

Gadish, I. & D. Zamir 1987. Differential zygotic abortion in an interspecific *Lycopersicon* cross. *Genome* 29, 1: 156-159.

Grant, V.H. 1984. The Vegetable Seed Industry and Public Plant Breeding: Some Concerns. *Hort. Science* 19 (2): 167-168.

Hansen, M. 1989. Genetic variation and inheritance of tolerance to clubroot (*Plasmodiophora brassicae* Wor.) and other quantitative characters in cabbage (*Brassica oleracea* L.). *Hereditas* 110: 13-22.

Innes, N.L. 1984. Public and Private Plant Breeding of Horticultural Food Crops in Western Europe. *Hort. Science*. Vol. 19 (6): 803-807.

Jonassen, G.H. 1983. Virkning av forskjellig lagring og forbehandling av løk til frøavl. *Forskning og forsøk i landbruket* 23: 21-25.

Lillo, C. & M. Hansen 1987. Anther culture of cabbage. Influence of growth, temperature of donor plants and media composition on embryo yield and plant regeneration. *Norwegian Journal of Agricultural Science* 1: 105-109.

Moen, O. 1944. Kål. Grøndahl & Sons Forlag, Oslo. 146 s.

Norges landbruksvitenskapelige forskningsråd 1978. Norsk vekstforedling av grønnsaker. NLVF-utredning nr. 109, Oslo 1978. 66 s.

Smeets, L. & F. Garretsen 1986. Growth analysis of tomato geno types grown under low night temperature and low light intensities. *Euphytica* 35, 3: 701-715.

Statens forskingsstasjoner i landbruk 1983. Handlingsprogram for vekstforedling av grønnsaker, 1983-1989. Statens forskingsstasjon Landvik. Stensiltrykk 25 s.

Statens forskingsstasjoner i landbruk 1989. Revidert handlingsprogram for vekstforedling av grønnsaker, 1989-1993. Statens forskingsstasjon Landvik. Stensiltrykk 10 s.

Strosnider, A. 1984. A private Seed Company's Views of the Roles of Public and Private Breeders - Cooperation and Support. *Hort. Science* 19 (6): 800-802.

Synnevåg, G. 1984. Reciprocal crosses between common onion (*Allium cepa* L.) and potato onion (*Allium cepa* L. var. *aggregatum* G. Don.). Dr.scient.-oppgave, SFL Landvik. Stensiltrykk 129 s.

Synnevåg, G. 1987. Norsk grønnsakforedling - organisering og metoder. SFFL informasjon nr. 5: 69-77.

Synnevåg, G. 1988. Norsk grønnsakforedling. Landbrukets årbok : 278-289.

Vevstad, A. 1981. Aust-Agder Landbruksselskap gjennom 150 år. Fædrelandsvennens trykkeri 264 s.

Vik, J. & K. Aastveit 1983. Breeding of early cabbage adjusted to culture under plastic tunnels. *Eucarpia Brassica Conference*, Ås: 128-134.

Vik, J. 1984. Dyrking og overvintringsmåtar i kepaløk til frøavl. *Forskning og forsøk i landbruket* 35: 125-132.

Vik, J. 1987. Stokkløpingsresistensen i to tidlegkålsortar og i kryssingen mellom desse. *Norsk Landbruksforskning* 1: 123-126.

Vik, J. 1989. Seedgrowing techniques in early cabbage. *Proceedings 4th International Symposium - Seed Research in Horticulture* (in press).

Løkforedling i fortid og framtid

JON VIK

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Landvik forskingsstasjon, Grimstad

Fleire botanikarar (Regel 1887, Vavilov 1951) peikar på at løk (*Allium cepa*) kjem opphavelig frå Vest-Asia og land som Iran, Pakistan, og fjellandskapet mot søndre Sovjet er nemnt. I Egypt er dyrking og bruk av løk datert så langt tilbake som 3200-2780-åra før Kristus (Jones & Clark 1947). Ein reknar med at spreinga har fylgd immigrantstrau-mane til dei ulike verdsdelar (Kampe 1965). I dag blir *Allium cepa* dyrka meir og mindre over heile verda. Det er å memna at løkdyrking for mat var velkjent i Tyskland i middelalderen.

Løkveksten er relativ varmekrevjande. Frøet spirer godt ved 20- 25°C, god rotutvikling like etter spiring får ein ved 15°C og for vidare god framvekst er kravet ein relativ høg temperatur igjen. God nærings- og vassforsyning er også viktig for ei maksimal avling. I følgje Jones & Louis (1963) hadde ein tidlegare tankar om å laga sortar for store dyrkingsområder, men dette gjekk ikkje. *Allium cepa* er svært vår for temperatur og daglengde, og det har vore turvande å utvikla sortar for relativ snevre dyrkingsområder. I USA t.d. har dei utvikla sortar som passsar for ulike distrikt, frå Sør-California til Alaska.

Foredlingsmetodar brukt i løk

Av foredlingsmetodar synest masseutval å ha vore i bruk i lang tid attende, og ofte i samband med frøavl. Kampe (1965) nemner at den eldste handelssorten i Tyskland 'Zittauer Gelbe' frå 1875, har blitt halden ved lag ved eit slikt utval. Masseutval gir liten genetisk framgang, men måten er fortfarande i bruk, ikkje minst for å halda ein sort vedlike. Deri-

mot fører ei eller anna form for stammeutval (familieutval, linjeutval) til større genetisk framgang og har vore mykje brukt opp til i dag.

I følgje Jones & Clarke (1943, 1947) var foredlarane tidleg klår over føremunane av hybridforedling. Gjennom delvis innavla linjer blei hybridløken ofte svært jamn i utvikling, vekst og mogning. Men fart i denne foredlingsmåten kom det først etter oppdaginga av den cytoplasmatiske hansterilitet i løk i 1925 i Davis i California. Det vart då mogleg å laga både hansterile (A) og fertile (B) linjer, sistenmnde for å halda førstnemnde ved like. Ei tredje linje (C), eller sort, er så kryssingspartnar til linje A som så utgjer hybridene. Hybridsortar er svært vanleg idag, først og fremst i USA, men også i andre verdsdelar. I Europa er det fortfarande ein del gode populasjonssortar.

Norsk løkforedling

Norsk grønsakforedling har opp til 1960-1970 åra for ein stor del vore driven av interesserte amatørar og i mindre grad av den offentlige forsøksetaten. Som nemnt har foredling i mindre skala ofte vore starta i samband med frøavl. Slik var det ved Statens Gartnerskole Dømmesmoen i Grimstad. Stor og velforma løk i sorten 'Zittauer' vart teken ut til frøavl, og i tevlingsfor søka i 1956 vart sorten 'Zittauer Dømmesmoenløk -56' offentleg godkjend. Hagebrukslærer Per Myrann (1959) skriv i eit forelesingshefte for grønsakfrøavl at maktar vi ikkje foredlingsarbeidet i framtida blir det vanskeleg å utvida grønsakfrøavl. Målmedvite foredling i løk vart teken

opp ved SFL Landvik frå sist i 1950-åra, først i mindre skala, men seinare frå 1960-70 åra auka den på etterkvart. Institutt for genetik og planteforedling kom også med i dette arbeidet.

Løkdyrkinga var i sterk ekspansjon i 1950-åra. Skulle dette halda fram måtte løken meir enn tidlegare marknadsførast utover vinteren og våren. Sortane måtte vera meir lagringsføre enn dei utanlandske for å greia dette. Dei brukte sortar var nemleg utvalde og tilpassa dyrkingsvilkår (daglengde og temperatur) som skilde seg nokså mykje frå våre. Eit eige foredlingsarbeid hadde derfor sjansen til å lukkast og kunne bli eit godt bidrag til vidare ekspansjon i løkdyrkinga.

Målsettinga var å laga løksortar som kunne dekke den norske marknaden året rundt. I første omgang tok ein sikte på å laga sortar som hadde betre lagringskapasitet enn dei utanlandske og som var betre tilpassa våre dyrkingsvilkår. Ein sette då opp fleire eigenskapar som ein måtte taka omsyn til, slike var auka lagringsevne, betre skalkkvalitet, ein hard løk, jamn storleik, rund form og gylden gul skalfarge og litt kortare veksttid. Førebuande arbeid for resistensforedling mot sjukdom har ein også sett i gang (gråskimmel og kvitråte), og vidare kryssingsgruppe for å laga ein tidleg sort.

Foredlingsmåtar som har vore brukt i foredlingsarbeidet har vore kryssingsgrupper og parkryssingar, familieutval med avkomsprøving, polykross og masseutval. Masseutval har serleg vore brukt for å ta bort minusvariantar i morløken for elitefrøavl. Hybridforedling har også vore inne i bilete, men då den var svært ressurskrevjande måtte ein gje det opp.

Vi har tre utgangsmaterial i løkdyrkinga vår, såløk, planteløk og sette-løk. I foredlingsarbeidet har ein berre brukt planteløk (gruppeplanting). Kvar løk har då like sjansar til å utvikla seg, samstundes har ein god kontroll med

plantetalet og kan få resultatet av populasjonen i første året etter frøavl.

Frøavl har for det meste blitt gjort i glashus (2,6 m 3,1 m 1,5 m rafthøyde) og i plasthus av varierende storleik. Frøavl har ikkje hatt tilleggsvarme. Bier har vore det pollinerande insekt. I norsk grønsakforedling har ein som målsetting sjølv å dyrka bruksfrøet av norske sortar. Tidlegare røynsler frå løkfrøavl på Statens gartnerskole Dømmesmoen og foredlingsarbeid på SFL Landvik, har vore startgrunnlaget for den praktiske løkfrøavl vår. For tida er det i gang mange frøavlsforsøk i løk som tek sikte på å koma denne frøavl til gode.

Foredling - lagringsløk

Utgangsmaterialet for løkforedlinga på SFL Landvik har stort sett vore vanlege populasjonssortar frå Danmark, Nederland, Polen og England (Vik 1972).

'Lava':

Utgangsmaterialet til sorten 'Lava', som blei godkjent i 1977, var 7 Rijnsburgerstammer og sorten 'Best of All' (Vik 1972). Den beste av desse blei kryssa med kvar av dei andre i 1956. Fram til 1963 gjorde ein i kvar av familiane strengt masseutval. Desse gjekk så vidare inn i ei avkomsprøving fylgd av polykross. Dei beste kombinasjonar, stamme I, II og III blei jamsørt med dei rådande handelssortar på den tid i to to-årige dyrkingsforsøk, 1969-1971 og 1973-1975 (Vik & Aastveit 1977). Tabell 1 gjengjev resultatata frå dyrkingsforsøka i 1973-75.

Særmerkt for desse stammene (stamme III gjekk ut i dyrkingsforsøka i 1969-1973) andsynest handelssortane, var at dei var meir grotrege i lagringstida og hadde betre skalkkvalitet. Dei kunne også konkurrera i bruttoavling med dei utanlandske, og i avling etter lagring låg alle over, serleg då St.II. Den vart offentleg godkjent som sort i 1977 og med namnet 'Lava'. Då denne sorten også hadde eit godt rotsystem synest den å vera meir tørkesterk enn andre. St.I

Tabell 1. Dyrkings- og lagringsforsøk av St.I og St.II jamført med handelssortar 1973-1975 (Vik & Aastveit 1977)

| Stammer og sortar | Haust | Etter lagring | | | | Vurdert skalkvalitet 1-10, 10 = best |
|-------------------|---------------------|---------------|-----------|----------|------|--------------------------------------|
| | Total avling kg/daa | Standard | | % grodde | | |
| | | avling kg/daa | g pr. løk | 2/4 | 28/4 | |
| St.I gul | 5610 | 3206 | 104 | 0 | 1 | 8,1 |
| St.I gylden | 5189 | 3342 | 112 | 0 | 1 | 8,0 |
| St.I original | 5102 | 3329 | 108 | 0 | 3 | 8,0 |
| Merit | 5873 | 2882 | 108 | 10 | 30 | 4,4 |
| Rijnsburger | 5294 | 3103 | 99 | 3 | 10 | 5,9 |
| St.II | 5551 | 3950 | 111 | 1 | 4 | 7,7 |

hadde for mykje genetisk variasjon i seg, serleg i form og skalfarge, til at den kunne stetta marknadskrava. Men populasjonen hadde eit sers høgt tørremneinnhald, sers god lagringsevne og skalkvalitet og kom seinare med i nye kryssingar. Det kan og nemnast at desse resultat viste positiv relasjon til veksttid og avling, skalkvalitet og avling, den siste større enn den første.

'Laskala' og 'Lafort':

Utgangsmaterialet for 'Laskala' og 'Lafort' var ein polsk sort Sochaczewska og St.I. I 1971 vart det gjennomført 15 resiproke kryssingar mellom desse. Plantane i kvar av dei to resiproke kryssingane vart så fritt pollinert i 3 generasjonar. I 3. generasjon vart frøet hausta frå 150 einskildplantar i kvar av desse kryssingane og dyrka i ei avkomsprøving i to samruter.

Tabell 2. Resultat frå den offisielle verdiprøvinga i 1980-1982 (11 forsøk). (Vik & Aastveit 1984b)

| Sort/pop. | Kl. I avling kg/daa | | | Tal vekst døger | Skalkvalitet 1-9,9 = best | Tørremne % i des. | Etter lagring til mai, % | |
|--------------|---------------------|------|------|-----------------|---------------------------|-------------------|--------------------------|-------|
| | haust | des. | mai | | | | groing | rotne |
| 1. Pop. 2 | 6134 | 4840 | 3431 | 105 | 6,8 | 14,9 | 18 | 11 |
| 2. Lava | 6060 | 4815 | 2992 | 102 | 5,7 | 14,0 | 22 | 5 |
| 3. Pop. 3 | 6040 | 5021 | 3321 | 98 | 6,5 | 14,4 | 21 | 7 |
| 4. Pop. 1 | 5815 | 4747 | 3321 | 104 | 7,0 | 14,3 | 19 | 5 |
| 5. Pop. 4 | 5779 | 4621 | 4115 | 108 | 7,6 | 15,3 | 6 | 7 |
| 6. Polina | 5448 | 4235 | 2669 | 113 | 4,7 | 13,1 | 27 | 14 |
| 7. Jumbo | 5373 | 4271 | 3052 | 104 | 6,7 | 12,1 | 23 | 7 |
| 8. Wabast | 5373 | 4467 | 2873 | 110 | 5,8 | 12,8 | 30 | 5 |
| 9. Hygro | 5150 | 4274 | 2503 | 108 | 5,4 | 13,1 | 34 | 5 |
| 10. Balstora | 4946 | 3950 | 2256 | 111 | 6,3 | 12,7 | 31 | |
| 11. Barko | 4813 | 3677 | 2553 | 111 | 5,3 | 13,5 | 33 | 7 |
| 12. Exellent | 4652 | 3757 | 2558 | 103 | 5,0 | 13,2 | 26 | 4 |
| Medel | 5465 | 4390 | 2960 | 106 | 6,0 | 13,6 | 24 | 7 |
| LSD | 578 | 535 | 524 | 7 | 0,9 | 1,5 | 8 | 4 |

I fire utval la ein vekt på følgjande eigenskapar:

- Pop. 1. Stor Kl.I avling etter lagring til april/mai, kort veksttid.
- Pop. 2. Stor hausteavling og kort veksttid.
- Pop. 3. Svært kort veksttid og stor avling.
- Pop. 4. Svært stor lagringsevne (grotreg) og stor avling.

Desse utvala deltok i ei verdiprøving i 1980-82.

Tabell 2 viser at desse populasjonane og sorten 'Lava' ligg for det meste over dei vanlege handelssortar i fleire eigenskapar. I 1983 vart Pop. 3 og Pop. 4 offisielt godkjent som sortar med namna 'Lafort' og 'Laskala'. Eigenskapar som førte til godkjenning av desse sortane var for 'Lafort' kort veksttid, stor avling, høg tørremneprosent, relativ god lagringsevne og skalkkvalitet, og for 'Laskala', sers god lagringsevne og lite svinn etter langtidslagring, uvanleg god skalkkvalitet og sers høg tørremneprosent. Andre forsøk viste at sorten held seg sers godt i marknadsmiljø. I figur 1 er 'Laskala' jamført med 'Jumbo', den mest dyrka lagringssorten. Praksis har vist at sorten også er sers tørkesterk.

I 1975 vart det utført resiproke kryssingar mellom den finske potetløk-stammen og to kepaløksortar St.II og Sochacevska (polsk sort). Innkryssing av primitivt genmaterial hadde fleire formål: 1) Utvida variasjonen for ulike eigenskapar i løk. 2) Granska nedarvingstilhøva og korrelasjonar mellom ei rad av eigenskapar. Kryssingsmaterialet vart analysert i 4 generasjonar og resultatane viste at det var mogeleg å kombinera kepaløken sitt høge avlingspotensial og udelte form med potetløken sin korte veksttid og ekstreme motstandsevne mot groing (Synnevåg 1988).

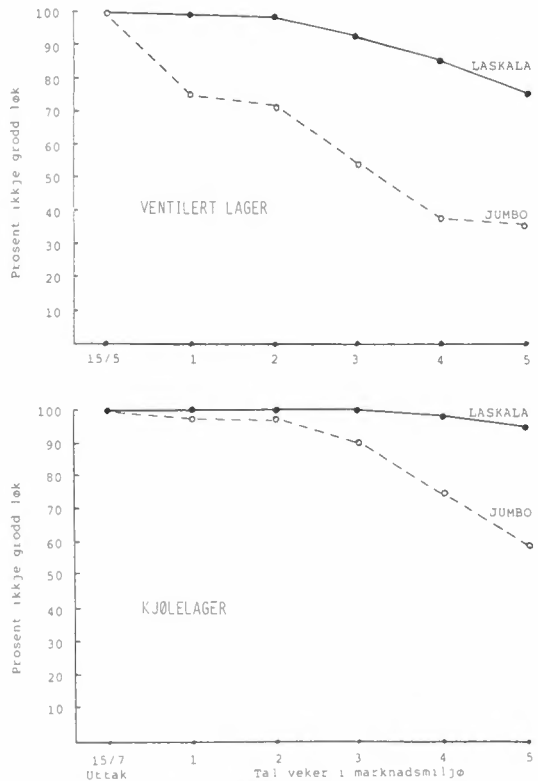


Fig. 1. Prosent ugrodd løk i to sortar: Laskala og Jumbo i marknadsmiljø (1-5 veker) etter lagring i ventilert lager (1-7°C) og kjølelager (-1°C) gjennom vinteren (12/12-15/5) 1983-84

Foredling - tidleg løk

Med tanke på å laga ein løksort med sers kort veksttid vart det ifølgje dyrkingsobservasjonar i 1975 i 17 sortar laga ei kryssingsgruppe i 1976 mellom dei 6 beste: Luctor, Rondex, Producent, Dragon Eye, Keepwell og Express yellow. Etter fri pollinering i 3 generasjonar vart det gjennomført avkomstprøving i 1983. Dei tidlegaste og mest yterike familiene (10 av 100) gjekk då inn i ein ny populasjon: TL 10. Den vart så prøvedyrka i tre sesongar (1985-1987) på SFL Landvik og SFL Kvithamar, i jamføring med tidlege handelssortar. Prøvinga galdt både planteløk og sette-løk. TL 10 hadde omkring 2 veker kortare veksttid enn dei andre sortane. Avlinga var derimot noko mindre. For eventuelt å heva avlinga i denne popu-

lasjonen vart det i 1984 laga ny kryssingsgruppe. Dei same familiar som dan-na grunnlag for TL 10 vart fritt pollinert med sortane Hyper og Buffalo. Denne nye kryssingsgruppa går no vidare til avkomstprøving og utval.

Ein har røynsle for at bruk av solfangar over tidlegløk vil gi ferdig salsløk i juni/juli. Plantane må da plantast 15.-10. april.

Foredling - resistens mot sjukdomar

Dei mest skadelege sjukdomar hos oss er løkgråskimmel (*Botrytis allii*), løkbladskimmel (*Peronospora destructor*) og løkkvittråte (*Sclerotium cepivorum*). Av desse er det resistens mot gråskimmel som ein har gjort mest med. Prosjektet starta i 1971. Utgangsmaterialet var det same som bringa fram St.I og St.II ('Lava'). Både desse stammer synest å ha ein litt større resistens enn anna disponibelt materiale. Resistensprøvinga føregjekk etter ein laboratoriemetode utvikla av van der Meer i Nederland (1970). Den gjekk ut på å laga sår i løken, og fylla desse med sporesuspensjon, og så leggja den smitta løken ved 12°C i 8 døger ved så nær 100% luftråme som mogeleg. Åtaka blei så målt i mm og overført til ei indeks 1-5: 1 minst åtak og 5 mest (Vik 1982). Variasjonen i åtaket var stor i starten, men denne minka når ein gjekk over til ein bestemt og lægre sporesuspensjon i smittevæska, 8¹⁰ sporer pr. ml (Vik & Aastveit 1984a). I tillegg til laboratoriemetoden er det no teke i bruk ein ny smitemåte, Synnevåg 1988. Plantar i tidleg framvekst på åkeren blir sprøyta med ein sporesuspensjon. Det første utvalet for resistens blir såleis gjort på åkeren. Framgangsmåten synest vera god. Det må og nemnast at tidlegare var plantane i veksttida ikkje sprøyta med gråskimmelmiddel, korkje i utval for gråskimmelresistens eller i andre populasjonar. Dette kan vera årsak til at dei fleste populasjonar i prosjekta viste noko meir gråskimmelresistens enn vanlege handelssortar (Vik 1982).

For å høga gråskimmelresistensen i materialet vart det prøvd tre framgangs-måter: 1) strengt masse-utval, 2) familie-utval og 3) innavl. Det viste seg tidleg at masseutval var lite effektivt. Betre var familieutval, og innavl var best. I familieutval auka resistensen opptil 3. generasjon (fig. 2) og ved innavl opptil 2.-3. generasjon (Vik 1982).



Fig. 2. Familieutval for aukande gråskimmelresistens (minkande indeks) i St. I gjennom 5 generasjonsar (Vik & Aastveit 1984a)

Løkkvittråte er i dag å finna i dei viktigaste løkdistribta våre og har vore observert frå 1950-åra (Semb 1964). I 1964-66 byrja ein å leita etter resistens mot denne sjukdomen med tanke på framtidig foredling. I samarbeid med Statens plantevern var resistensen prøvd på ca. 40 sortar på sterkt smitta jord på Justøya ved Lillesand. Svært få sortar viste tendens til resistens, medan ein del arter viste til dels god resistens: *Allium tuberosum*, *A. oflatunense*, *A. shroenoprasum* og *A. obliquum* (Semb, Vik, Hirvonen-Semb 1976), alle med eit anna kromosomtall enn *A. cepa*. P.g.a. skort på høveleg utgangsmaterial vart det ikkje sett i gang resistensforedling mot denne sjukdomen.

Utvikling av løkproduksjonen

Ifølgje Bremer (1941) vart stor gul løk (*Allium cepa*) innført til landet før 1900. Importen i 1900 var 1016 tonn, i 1939 var

den komen opp i 3554 tonn. Det som er å lese om dette gjev inntrykk av at nokon serleg fart i dyrking av kepaløk kom det først etter denne tida, stimulert av ei rekkje dyrkingsforsøk i 1930-40 åra (Bremer 1944, 1950). Produksjonen auka litt etter litt og i 1961 var den komen opp i 6216 tonn (tabell 3).

Produksjonen endra seg ikkje stort frå 1961 til 1975. Men frå då av auka produksjonen monaleg og i 1987-88 var den komen opp i omkring 16000 tonn. Importen derimot har minka år for år, og 1982 var første året marknaden var dekkja av norskavla løk. Seinare har det år om anna berre vore ein mindre suppleringsimport. Årsakene til auka løkdyrking kan vera fleire, ein gradvis betre dyrkingsteknikk (Bremer 1950, Baugerød & Apeland 1965, Vik 1970a, 1986), betre plantevern, kjøleteknikk og nye sortar med betre lagringsevne (Vik & Aastveit 1984b). Forsøk har vist at ein kan få tilfredsstillande store avlingar pr. arealeining både med såing, planting og setteløk (Vik 1970a, b, 1987). For tida er løkproduksjonen mest tufta på setteløk.

Framtidsmål i løkforedlinga

På grunn av giftfaren ved bruken av kjemikalier i plantevernet er det fortfarande ein aukande motvilje mot dette. Av den grunn blir fleire og fleire av plantevernmiddele tekne bort frå marknaden. I arbeidet for å finna fram til alternative rådgjerder mot skadegjerarane er derfor foredling mot auka resistens i grønsaksortane våre ei sers viktig målsetting. Interesse for resistensforedling er også stor i andre land. Det viste dei mange foredraga om dette emnet på det siste Eucarpia løksymposiet i 1988, der dei fleste foredrag om sjukdomar var nettopp om dei som var mest skadelege hos oss, gråskimmel, bladskimmel og kvitråte (Brix et al., Entvisle et al., Koføet et al., Kotlinska 1988).

Vi har no opparbeidd ein tydeleg resistens mot gråskimmel i fleire populasjonar som ligg nær handelssortar i kvalitet og avling. Desse bør no koma med i kryssingsgrupper for framtidig utval.

Løkbladskimmel kan også år om anna forårsaka større avlingstap. Føre-

Tabell 3. Dyrkingsareal, avling/daa, brutto- og nettoproduksjon og import av løk, 1961-1988. *

| År | Dyrkingsareal | | Avling kg/daa | | Tonn løk | | | | |
|------|---------------|-----|---------------|-----|----------|-----|-------|--------|---------|
| | daa | rel | kg | rel | brutto | rel | netto | import | forbruk |
| 1961 | 2376 | 100 | 2617 | 100 | 6216 | 100 | 4973 | 4276 | 9249 |
| 1962 | 2542 | | 2010 | | 5111 | | 4089 | 3220 | 7309 |
| 1964 | 2674 | 109 | 2249 | 97 | 6015 | 106 | 5438 | 4209 | 9675 |
| 1966 | 2100 | 85 | 2123 | 92 | 4458 | 78 | 3566 | 4358 | 7924 |
| 1968 | 2192 | 89 | 2931 | 127 | 6424 | 113 | 5139 | 3714 | 8853 |
| 1970 | 2359 | 95 | 2352 | 102 | 5549 | 98 | 4552 | 4597 | 9149 |
| 1972 | 2405 | 98 | 2199 | 95 | 5718 | 101 | 4928 | 4096 | 9024 |
| 1974 | 3120 | 125 | 2650 | 115 | 8267 | 146 | 6780 | 3564 | 10344 |
| 1976 | 3469 | 141 | 2488 | 107 | 8631 | 152 | 7250 | 3153 | 10403 |
| 1978 | 3870 | 157 | 2850 | 123 | 11031 | 194 | 9485 | 2175 | 11660 |
| 1980 | 4350 | 177 | 2895 | 125 | 12582 | 222 | 10725 | 2609 | 11337 |
| 1982 | 4600 | 187 | 3296 | 142 | 15177 | 267 | 12948 | 348 | 13690 |
| 1984 | 4610 | 188 | 3555 | 154 | 16385 | 289 | 13993 | (9) | 13993 |
| 1986 | 4480 | 182 | 3116 | 134 | 13959 | 246 | 11909 | 2702 | 14611 |
| 1987 | 4905 | 199 | 3089 | 133 | 15150 | 267 | 12964 | 2835 | 15799 |
| 1988 | 4858 | 198 | 3469 | 150 | 16851 | 197 | 14415 | 1091 | 15506 |

* Opplysingar frå Statistisk Sentralbyrå. () eksport

bels må ein fokusera arbeidet på å finna utgangsmateriale for resistensforedling mot denne sjukdomen. Smitte- og utvalsmåtar er også viktige faktorar i oppstartingsfasen.

På bakgrunn av at kvitråte er sers faretruande for norsk løkdyrking, er det også viktig å ta opp kampen mot denne sjukdomen. Både eigne (Semb et al. 1976) og andre sine granskingar (Brix et al. 1988) viser at det er sparsamt med resistensmateriale å finna i vanleg diploide sortar, men at det finst i nokre artar med eit større kromosomtall. Det ser derfor ut til at ein må henta arvemateriale frå desse og overføra det til diploide sortar. Ein må tru at nyare genteknologi vil greia dette (Campion et al. 1988).

Framtidig foredling må også gjelda vidare utvikling av dei alt eksisterande sortar - først og framst i lagringsevne. Målet må vera å laga ein sort som kan lagrast på ventilert lager til ut juni, og som kan omsetjast utan serlege tap for salsmann og kjøpar. 'Laskala' er langt på veg til å tilfredsstilla dette. Men sorten bør betrast i denne eigenskapen og i andre som kunne vera betre. Ein bør også ta sikte på ei litt kortare veksttid enn 'Laskala'. I 1982 vart det laga ei kryssingsgruppe med sortane 'Laskala', 'Jumbo', 'Balstora', 'Wabasto', 'Hyper' og 'Sochaczewska' til dette formålet. Kryssingsgruppa er no under utvikling.

Tidleg på sumaren vil folk flest ha fersk løk i salatbollen. Til det treng vi en «søt» løk. Den populasjonen vi har (TLID), har sers kort veksttid, men burde hatt noko høgare avling. Ei ny kryssingsgruppe med dette formålet er på gang.

Det er også spørsmål etter løksortar med sers høgt tørremneinnhald. Det er steikeløkproduksjonen som treng dette. Ei kryssingsgruppe for dette formålet er også på gang.

Sidan Noreg ligg på dyrkingsgrensa for handelsmessig dyrking av løk, bør ein i all foredling leggja vekt på å tilpassa løkmaterialet til større klimatiske områder. Dette for å få både ei meir høveleg veksttid for dei vanlege

dyrkingsdistrikt, og for å utvida løkdyrkinga til andre distrikt. Sjukdomsfaren ved konsentrert dyrking er også ein viktig grunn for dette.

Som i mange andre grønsakslag er hybridforedlinga for tida den mest nytta foredlingsmåte i løk. Trass i at den har sine føremuner framfor andre måtar, må ein likevel vedgå at den er sers ressurskrevjande og kostbar. Ein vil tru at den nye teknikken med framstilling av haploide planter med diploidisering vil få stor nytte i framtidig løkforedling. Måten er nemleg sers snøgg, og ein blir meir i stand til å styra foredlinga i den lei ein ønskjer, både når det gjeld nye hybridsortar og syntetiske sortar. Det er enno ikkje framstilt dobla haploider i løk, men det er i gang gransking som har denne målsettinga (Campion & Azzimonti 1988).

LITTERATUR

Baugerød, H. & J. Apeland, 1965. Resultat frå forsøk med lagring og bruk av stikklok. Gartneryrket 12: 304-312.

Bremer, A.H., 1941. Løk. Melding frå Statens forsøksgard i grønsakdyrking, Kvithamar 1939, 1940.

Bremer, A.H., 1950. Korleis skal ein i praksis nytta ut dei reaksjonar vanleg lauk (*Allium cepa*) har for ymse daglengder. Melding nr. 3 frå NLH, vol. 30: 185-206.

Brix, H.D., Ch. Bösch & V. Zinkernagel, 1988. Quantitative resistance of *Allium* species against whiterot. Eucarpia 4th *Allium* Symposium. Proceedings Inst. of Hort. Res. Wellesbourne, Warwick, England, p. 21-28.

Campion, B. & M.T. Azzimonti, 1988. Evolution of plasidy level in haploid plants of onion (*Allium cepa*) obtained through in vitro gynogenesis. Eucarpia 4th *Allium* Symposium. Proceedings Inst. of Hort. Res. Wellesbourne, Warwick, England, p. 85-90.

Entwisle, A.R. & K.J. Spence, 1988. Progress in development of a standard method for measuring resistance in *Allium* to whiterot (*Sclerotium cepivarum*). Eucarpia 4th *Allium* Symposium. Proceedings Inst. of Hort. Res. Wellesbourne, Warwick, England, p. 29-38.

- Jons, H.A. & A.E. Clark, 1943. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 43, 189-94.
- Jons, H.A. & A.E. Clark, 1947. The story of hybrid onion. *Science and Farming Jounl. U.S. Dep. Agric.*, pp 320-6.
- Jons, H.A. & L.K. Louis, 1963. Onions and their allies. Leonard Hill Limited. Interscience Publishers, Inc., New York.
- Kampe, F.W., 1965. Neue Zuchtverfahren zur ausnützung von Kombinationseffekten bei der Swibel. *Züchter.*, 35: 30-37.
- Kofoet, A. & V. Zinkernage, 1988. Resistance of *Allium cepa* and other *Allium* species against *Peronospora destructor*. *Eucarpia 4th Allium Symposium. Proceedings Inst. of Hort. Res. Wellesbourne, Warwick, England*, p. 47-50.
- Kotlinska, T., 1988. Influence of recurrent selection on the level of onion resistance to neck rot (*Botrytis allii*). *Eucarpia 4th Allium Symposium. Proceedings Inst. of Hort Res. Wellesbourne, Warwick, England*, p. 47-50.
- Meer, O.P. van der & Bennekom, J.L. van & Giessen, A.C. van der, 1970. Testing onions (*Allium cepa* L.) and other *Allium* species for resistance to *Botrytis allii* Munn. Medeling 310 from Institute for Horticultural Plant Breeding, Wageningen, Nederland.
- Myrann, P., 1959. Frøavl av grønnsaker på Statens hagebruksskole Dømmesmoen, Grimstad. *Ferelesningshefte*
- Regel, E., 1887. *Allii species Asiae centralis*. *Act. Hort. Petrop.*, 10: 1-87.
- Semb, L., 1964. Løkkvitråde. *Gartneryrket* nr. 23: 716-721.
- Semb, L. & Vik, J. & A. Hirvonen-Semb, 1976. Resistance of onion *Allium cepa* and other *Allium* spp. to whiterot fungus (*Sclerotium cepivarum* B k). Onions and carrots, *Eucarpia meeting Warsaw. Res. Inst. of Veg. Crops: 96-100, Skiernicwise, Poland*.
- Synnevåg, G. 1988. Genetic contribution from the multiplier to the breeding of common onion. *Eucarpia 4th Allium Symposium. Proceedings Inst. of Hort. Res. Wellesbourne, Warwick, England*, p. 133-137.
- Vavilov, N.I., 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chron. Bot.* 13: 1-6 (1946-50), Waltham Moss.
- Vik, J., 1970a. Solfangar og plantetalsforsøk i såløk 1967-1969. *Gartneryrket* 60 (17): 358-365.
- Vik, J., 1970b. Forsøk med gruppeplanting i kepaløk 1967-1970. *Forsking og forsøk i landbruket* 37: 115-121.
- Vik, J., 1972. Nedarving og foredlingsmetodar i *Allium cepa* L. - Eit litteratursamandrag. Institutt for genetik og planteforedling NLH. Stensiltrykk: 1-82.
- Vik, J., 1972. Foredling i løk 1956-1971. *Forsking og forsøk i landbruket* 28: 397-407.
- Vik, J. & K. Aastveit, 1976. Recent results of onion breeding in Southern Norway. Onion and carrot *Eucarpia meeting Warsaw. Res. Inst. of Veg. Crops 96-100, Skierniewise, Poland*.
- Vik, J. & K. Aastveit, 1977. Foredling i kepaløk. Avkomstprøving i stamme I. *Forsking og forsøk i landbruket* 28: 397-405.
- Vik, J., 1982. Resistensforedling mot gråskimmel i løk. Informasjonsmøte i plantevern. *Aktuelt fra Statens fagtjeneste for landbruket* nr. 2: 153-160.
- Vik, J. & K. Aastveit, 1984a. Breeding for resistance to neckrot (*Botrytis allii*) in onion (*Allium cepa*). *Euphytica* 33: 257-262.
- Vik, J. & K. Aastveit, 1984b. Recent advances in Norwegian onion breeding. 3rd *Eucarpia Allium Symposium. Inst. for Breeding of Veg. Crops, Wageningen, Nederland*.
- Vik, J., 1986. Plastdekking av setteløk. *Forsking og forsøk i landbruket* 37: 115-121.
- Vik, J., 1987. Dekking og fjerning av plast til såløk. *Norsk landbruksforskning* 1: 127-131.

Kva framtid har fruktforedling i Noreg?

S. H. HJELTNES

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Njøs forskingsstasjon, Hermansverk

Knapt i nokon matnyttige vekstar har sortsualet så mykje å seia som i frukt. Når ein plantar frukttre, inneber dette betydelege investeringar, og bandleggjing av areal i 20 til 30 år. Fruktprodusenten er avhengig av å få selja ein størst mogeleg produksjon til høgast mogeleg pris, og må ta sjansen på at sorten som vert planta er lett å selja også om 20 år. Det fruktsortimentet som står til rådvelde i marginale strok er lite, og vert bestemt ut frå minimumstemperaturen om vinteren, og varmesummen i vekstsesongen. Innafor dette sortimentet skal det veljast sortar som kan gje lønnsam produksjon til produsentar, og lettstelte frukttre med god frukt til hageeigarar.

Varmesummen i vekstsesongen vert bestemt ut frå tal dagar over ein viss basistemperatur, og kor høg temperaturen er. I Noreg er det i fyrste rekkje kort vekstsesong og låg sommartemperatur som set grenser for kva sortar som kan dyrkast. I vekstsesongen skal trea produsera mykje frukt av høg kvalitet, og dei skal produsera blomsterknopp for å sikra god avling året etter. Hjå oss er utvalet i sortar som har genetiske føresetnader for å gje slike resultat svært avgrensa, men utvalet varierer alt etter lokalklima. Eit minstekrav er at sortane produserer god kvalitet i 9 av 10 år.

Frukttre si evne til å tola låge temperaturar om vinteren varierer både mellom arter og sortar, og frosten kan skada både rot og tre. Rotfrost oppstår etter berrfrost, og då er det grunnstamma som i fyrste rekkje avgjer kor vidt eit tre overlever eller ikkje. Dersom

marka er dekkja av snø, vil rota overleva, men låge temperaturar kan føra til greinfrost. I så fall vil det vera sorten si evne til å tola låge temperaturar som avgjer utfallet av vinteren, og frosten kan skada knoppar, greiner eller heile treet.

Sortane si yteevne kan påverkast sterk gjennom kulturtiltak, men sorts-/klonutval og sortsforedling er sjøve grunnsteinen i fruktdyrkinga. Dette har medført at forskingsinnsatsen innan frukt alltid har vore mykje retta mot evaluering av sortar. Nye sortar kjem frå utanlandske eller egne foredlingsprogram, og frå observante dyrkarar som har oppdaga mutasjonar. Det er ein generell tendens at di dårlegare adaptasjon ei art har til norsk klima, di mindre er sjansane for at importert foredlingsmateriale har nokon dyrkingsverdi, og di viktigare er det med nasjonal foredling.

FRUKTARTENE SIN KLIMATISKE ADAPTASJON

Eple (Malus domestica) er forvilla i Noreg, og Stedje & Skard (1947) nemner 28 lokalsortar, inkludert både tilfeldige frøplanter og mutasjonar. Lokalsortar har kome fram både i strok med kalde vintrar og i deler av landet med høg nedbør og kjølige somrar. Dette viser at *Malus domestica* har genetisk potensiale for sortar til mange landsdeler.

Pære (Pyrus communis) er knapt forvilla her i landet, og det finst svært få lokalsortar (Kvåle & Skard, 1958). Herdigheita i sortane med akseptabel kvalitet er ikkje særleg god, og det er

berre eit lite utval av sortar med kort utviklingstid som kan dyrkast. Dette viser at pære er heilt i utkanten av kva som er mogeleg for dyrking.

Plomme. Det finst tre arter av plomme som vert dyrka her i landet, *Prunus domestica* (vanlege plommer), *Prunus salicina* (ferskenblada plomme) og *Prunus cerasifera* (kirsebærplommer). Det aller meste som vert dyrka har opphav i *Prunus domestica*, og denne arta er forvillia frå hagar (Lid, 1974). Gamle seleksjonar i forvillia materiale, som «Gulplomme», «Raudplomme», «Vinterplomme» og «Omboplomme», har for det meste stått som kjerr på eiga rot i gjerde mellom gardar eller i urar, og vorte hausta som sylteplommer, eller vorte nytta som grunnstammer. *Prunus domestica* er ikkje særst frostherdig, men har god tilpassing til klimaet i fruktstoka på Vestlandet.

Ingen av dei to andre plommeartene er viltveksande her i landet. Enkelte sortar med opphav i *Prunus salicina* er godt tilpassa klimaet i fruktstoka våre, men dei har ein smak som skil seg ein del frå dei plommene norske forbrukarar er vane med. Sortar innan *Prunus cerasifera* er svært småfrukta, og dei har inga interesse i kommersiell dyrking.

Søtkirsebær (Prunus avium) er viltveksande i Noreg (Lid, 1974), og det finst lokalitetar med «skogar» av søtkirsebær. Berre to lokalsortar er kjende, Tolleivsbær og Sysebær (Ljones, 1980), men fuglar har spreidd steinar av søtkirsebær, og dette har gjeve opphav til enkeltstående tre som kallast «fuglabær». *Prunus avium* er lite herdig, men det finst sortar som er relativt sterke mot frost.

Surkirsebær (Prunus cerasus) er forvillia (Lid, 1974), og ein reknar med at sorten Hardanger (syn. Frosta, Munkabær,) er forvillia frå klostertida. Surkirsebær krev ikkje særleg høg sommartemperatur, har kort utviklingstid, og er herdig. Dette har ført til at surkirsebær er utbreidd, men dyrkinga har ikkje hatt

stort omfang, fyrst og fremst på grunn manglande interesse for produktet.

Andre arter. I norsk natur finst viltveksande rogn, slåpetorn, nyper, tindved, svarthyll og hassel, men det har ikkje vore kommersiell produksjon av desse artene, sjølv om det har vore prøvd litt planting av svarthyll. Dersom det vert marknad for produkta, vil det vera aktuelt å ta slike arter inn i dyrking.

Sortar av aprikos, fersken og drue vert dyrka i småhagar på dei beste lokalitetane våre, men sortane krev særleg godt stell for å kunna gje avling. Foredlingsarbeid som vart utført på Njøs forskingsstasjon i åra 1930 til 1960 (Hjeltnes, 1983), tyder på at det er vanskeleg å framstilla sortar som kan ha verdi for sal.

Dette kan endra seg om det vert innført nytt genmateriale, for den klimatiske adaptasjonen hjå desse artene er ikkje nemnande studert her i landet.

FOREDLINGSMÅL

Før det vert starta opp nasjonal foredling, er det viktig å vurdera kva ein kan få av sortar frå utanlandske foredlingsprogram. Innan eple og pære har me klimatiske vilkår berre for å dyrka tidlege og ein del halvtidlege sortar, og det er eit avgrensa tal sortar frå utanlandske foredlingsprogram som kan dyrkast. I plomme kan me dyrka ein stor del av dei sortane som vert lanserte, men i utlandet vert plomme lite påakta jamført med t.d. fersken, og lite nytt vert lansert som samsvarar med våre krav. Når det gjeld søt- og surkirsebær, er det god tilgang på sortar frå utanlandske foredlingsprogram, og det er sjeldan vanskar med tilpassinga. Med denne bakgrunn er det satsa på foredling i eple, pære og plomme her i landet.

Føresetnaden for å kunna dyrka frukt med lønsemd, er at sortane er riktberande, og at prisen er høg. Dessutan er resultatet avhengig av kostnad og svinn i prosessen mellom produsent og for-

brukar, og i kor stor grad styresmaktene kjem inn med støttetiltak for å betra økonomien i produksjonen. I dette biletet er det tre nøkkelord som gjeld foredlingsmåla: Høg produktivitet, god kvalitet og haldbare frukter.

Høg produktivitet

Høg produksjon er ein føresetnad for god lønsemd, og i fleirårige vekster som frukttré, er det også viktig at tréa kjem tidleg i produksjon, og at produksjonen er årviss.

Anleggskostnadane er store i frukt-dyrkinga, og det er viktig at tréa kjem tidleg i bering, slik at produsentane får raskast mogeleg inntening av investeringane. Byrjande produksjon vert bestemt ut frå sorten sitt genetiske potensi-ale, grunnstamma og kulturmåten, og det vert lagt stor vekt på tidleg bering i sortsforedlinga.

Eple og pære har ofte vekselvis store og små avlingar (annakvartårsbering), og dette medfører store svingingar i produksjonsinntekter og fruktkvalitet. Nye sortar bør ha liten tendens til annakvartårsbering. Hovudsortane våre innan plomme er sjølvfertile, og det gjev rik fruktsetjing i dei fleste år. Dette medfører at sortane må tynnast, men dette kulturtiltaket må ein akseptera for å ha sikring mot dårleg avling, slik at rik fruktsetjing er målet også for nye sortar.

Vinterfrost kan føra til store skadar på tre og blomsterknopp, med påfølgjande dårlege avlingar. Sommartemperaturen er avgjerande for blomsterknopp-danning, fruktsetjing og fruktstorleik, og såleis avlinga. Seleksjon for produktivitet vil altså i stor grad vera seleksjon for klimatisk adaptasjon.

God kvalitet

Kvalitet er eit nøkkelord når frukta skal seljast på marknaden. Salet av norsk frukt med god kvalitet går lett og oppnår høg pris, men salet går tregt sjølv til reduserte prisar, dersom det skortar på kvaliteten. Forbrukarane er, og vil verta, kvalitetsbevisste.

Fruktkvalitet er i stor grad knytta til klimatisk adaptasjon, då dei ulike sortane må ha ein viss varmesum for å få god nok utvikling. Det må finnast sortar for dei ulike lokalklima, og det må leggjast vekt på dette ved planting - rett sort på rett stad.

I dag er det også snakk om eit utvida kvalitetsomgrep, som gjeld restmengder av plantevernmiddel. Forbrukarane vert meir og meir opptekne av dette, og mange er villige til å akseptera små kvalitetsfeil berre frukta har ein akseptabel «kjemisk» bakgrunn. Likevel er det liten tvil om at den jamne forbrukar ikkje vil akseptera nokon vesentleg nedgang i smaks-kvalitet og ytre kvalitet. I framtida vil det vera marknad både for frukt som er dyrka etter integrerte prinsipp og heilt usprøyta frukt, men foredlinga må leggja mykje vekt på å framstilla resistente sortar som er minst like gode som dei me har, når det gjeld kvalitet og produksjon.

Haldbare frukter

Norsk frukt er som regel mindre haldbar, og er mindre robust for handtering, jamført med den importerte. Dette er fyrst og fremst grunna sortane. For at ei frukt skal kunna utvikla robust skal må den ha lang veksetid, og slike sortar har me ikkje vilkår for å dyrka her i landet. Sortar som me dyrkar er like kjenslege for handtering i sørlegare land, og dei vert lite dyrka.

Kvaliteten hjå den norske frukta vert sterkt forringa frå den vert hausta hjå produsent til den når forbrukar. Kor godt frukta held på kvaliteten er sterkt avhengig av miljøfaktorar som haustetid, lagringstilhøve og omsetnadslinjer, men det er også ein betydeleg sortskilnad. Generelt er kort utviklingstid synonymt med kort holbarheit, og tidlege sortar set såleis strengare krav til rett handtering enn seine.

Eple er mest haldbar av fruktsortane våre. I foredlinga er det viktig å leggja vekt på å selektera sortar som held kvaliteten lengst mogeleg, og er robuste

mot handtering. Enkelte pæresortar kan lagrast fleire månader, men når mogningsprosessane er i gang, går nedbrytinga av kvaliteten fort. Nye sortar må kunna lagrast ei viss tid, og mogningsprosessen må gå seint. Vanlege plommer er relativt lite haldbare, og det beste verkemiddelet ein har attåt rett handtering, er å framstilla sortar som ettermognar til god kvalitet etter at dei er hausta lite mogne.

KVA ER SÆREIGE VED SORTAR FOREDLA I NOREG?

Sortar frå norsk foredling er resultat av målretta kryssing og seleksjon for klimatisk adaptasjon kombinert med høg produktivitet, god kvalitet og god holbarheit. All foredling tek omsyn til klimatisk adaptasjon, men denne komponenten vil vera større di lengre mot utkanten av dyrkingsområda for den aktuelle arta ein er.

Innan eple og pære finst knapt kommersiell produksjon under vanskelegare klimatiske tilhøve enn det er her i landet, og det er einast ved eige, målretta foredling at det kan forventast å få gode sortar. I eple er om lag 70 prosent av trea i norsk handelsdyrking sortar av nordisk opphav, tilsvarande tal for pære er om lag 50 prosent. Dette syner at det ligg eit stort potensiale i nasjonal foredling med målretta seleksjon.

Når det gjeld plomme, vert det satsa lite på sortsforedling innan *Prunus domestica* i andre land, og skal me få sortar som stettar krava våre, må me ha eiga foredling. På mange måtar kan ein kalla plomme for «Nordens fersken», og ingen andre har interesse av å framstilla sortar for oss til dette bruk.

KOR STOR MARKNADSANDEL KAN NORSKE SORTAR FÅ?

Når ein ny sort vert lansert, er det i stor grad dyrkarane som bestemmer kor vidt

denne sorten skal få nokon betydning eller ikkje, og dette heng saman både med avlingsnivået og prisen dei kan oppnå. Til no har me ikkje fått gode norske sortar, men kva som kan forventast kan illustrerast med to relativt nye svenske sortar, eplesorten 'Aroma' og plomme-sorten 'Opal'.

'Aroma' vart lansert i 1973 frå SLU, Balsgård. I 1979 var 4 prosent av epletrea i norsk handelsdyrking av denne sorten, og i 1985 var prosentdelen 10. Sorten har altså blitt ein hovudsart i løpet av 10 år, og det er rimeleg å tru at den vil enda på ein stad mellom 15 og 20 prosent.

Plommesorten 'Opal' vart lansert av SLU, Alnarp i 1946, og det gjekk ei tid før den kom inn i dyrking i særleg omfang. I 1974 var det 9 prosent av sorten i handelsdyrkinga, og i 1985 om lag 19 prosent, altså ein auke på 10 prosent på 11 år.

Desse to døma syner at dersom det kjem ein ny god sort, vil den koma raskt i dyrking. Denne auken vil for det meste gå på bekostning av eldre, mindre lønnsame sortar, men det vil også i noko grad kunna utvida dyrkinga. Dei nye sortane vil styrkja næringa, samstundes som dei vil gje forbrukarane norsk frukt av høgare kvalitet.

ER NORSK FRUKTFOREDNING LIV LAGA?

Dette er eit spørsmål som er heilt avhengig av om norsk frukt dyrking er liv laga. Dersom det også i framtida vert ein norsk salsproduksjon av frukt, vil foredlinga spela ein vesentleg rolle, og resultatata frå foredlinga vil vera avgjerande for framtida i norsk frukt dyrking. Spørsmålet er om ein kom for seint i gang med den satsinga på fruktforedling som vart innleia i starten av 1980-åra.

Norsk frukt dyrking er for tida inne i ein svært vanskeleg periode, med trugsmål om fri import og reduksjon i over-

føringane frå staten. Produksjonsinntektene ser ut til å auka mindre enn produksjonsutgiftene, og krava til effektivitet og kvalitet vert skjerpaa. For at næringa skal overleva, er det naudsynt å auka produksjonsinntektene, og dette kan gjerast gjennom betre kulturmetodar, mindre omsetnadskostnader og betre sortar. Den norske fruktforedlinga kan gje nye sortar om 10 til 15 år; fram til då må problema løysast på andre måtar. Sortsforedlinga vil då kunna bidra med sortar som kan konkurrera i kvalitet og pris. Dersom det ikkje vert framstilt nye sortar med dei nemnde eigenskapane, vil norsk fruktdyrking i si noverande form ikkje kunne overleva. Såleis er det heilt avgjerande at sortsforedlinga gjev dei resultat den er forventaa å gje.

Ein sektor det hittil ikkje er teke stilling til, er sortsforedling med sikte på å tilpassa kravfulle arter til småhagebruket. «Haging» som fritidsaktivitet aukar i popularitet, og hageeigarane har stor interesse for raritetar. Det er uråd å vita potensielt omfang av ein slik produksjon, men interessa for planting av t.d. fersken og aprikos ville vorte større om det fanst klimatilpassa sortar. Det kan neppe forsvarast å ha ei fullstendig statsfinansiert foredling for slike fruktarter, men det kunne her vurderast delfinansiering gjennom innkreving av royalties, og at desse gjekk til dei institusjonane der sortane vert framstilte. Dette kunne også vurderast for sortar av andre arter som vert lanserte til småhagebruket. Hageeigarar er eit kjøpsterkt publikum, og ei avgift på nokre kroner pr. tre ville utgjera lite på eit elles dyrt tre.

VERDISKAPING AV NORSK FRUKTFOREDLING

Det har tidlegare vore utført fruktforedling både ved Njøs forskingsstasjon og ved Institutt for hagebruk, Seksjon frukt og bær, NLH, men fram til i dag

har norsk fruktforedling berre gitt ein sort som er komen ut i dyrking. Det er plommesorten Edda som vart sendt ut frå Njøs forskingsstasjon i 1970. Denne sorten er lite dyrka, noko som har samanheng med for låg produktivitet.

I dag er ressursinnsatsen innan fruktforedling her i landet større enn nokon gong, og foredlinga er basert på eit høgare kunnskapsnivå innan genetik og planteforedling enn den var tidlegare. Vidare er det oppretta eit koordineringsutval for foredling i frukt og bær, som syter for at arbeidet vert koordinert og gjennomført på ein måte som kan forsvarast både ut frå planteforedlingsteori og kunnskap om fruktdyrking og plantevern. Desse faktorane gjer at det er mykje større sjansar for å få ut noko verdfullt av sortsforedlinga i dag enn tidlegare.

Kor stor verdi nye sortar kan få kan illustrerast med fylgjande: Handelsdyrkinga held seg på same nivå som i dag, avlinga pr. tre er 25 kg og prisen pr. kg frukt er kr. 6,-. Ein ny eplesort som når 10 prosent av tretalet vil då representera ein årleg verdi på ca. kr. 15.000.000, ein ny pæresort ca. kr. 2.250.000, og ein ny plommesort ca. kr. 2.500.000. Ein ny sort i kvar av dei artene det er satsa på her i landet vil altså kunna gje ein årleg produksjonsverdi på om lag 20 mill. kr.

KONKLUSJON

Norsk fruktforedling har til no gitt lite bidrag til norsk fruktdyrking, og med dei tidsperspektiv som er innan slik foredling vil det enno gå fleire år før det viser seg om den nye satsinga kan gje noko verdfullt. Med dei opplegg og strategiar det vert lagt opp til i dag, er det likevel store sjansar for at den norske fruktforedlinga skal kunna gje vesentlege bidrag til den norske fruktdyrkinga i framtida. Dette er under føresetnad av at det vert stilt ressursar til rådvelde, og at fruktnæringa får bestå. Utan sortar

frå norsk fruktforedling vil det sjå mørkt ut for norsk fruktdyrking.

LITTERATUR

Hjeltnes, S.H. 1983. Fruktforedling på Njøs - Ei historisk oppsummering. Statens Forskingsstasjon Njøs, stensiltrykk nr. 1/83. 15 s.

Kvåle, E. & O. Skard. 1958. Norsk pomologi. II. Pærer. Grøndahl & Sønns Forlag. Oslo 1958. 156 s.

Lid, J. 1974. Norsk og svensk flora. Andre utgåva. Det Norske Samlaget. Oslo 1974. 808 s.

Stedje, P. & O. Skard. 1947. Norsk pomologi. I. Epler.

3.utgave. Grøndahl & Sønns Forlag. Oslo 1947. 343 s.

Foredling i molte

KÅRE RAPP

Statens forskingsstasjoner i landbruk, Holt forskingsstasjon, Tromsø

Plukking av molte for salg har lange tradisjoner i Nord-Norge og deler av Trøndelag og Østlandet. Verdien av molte bare i Nord-Norge går enkelte år opp i millioner av kroner (Movinkel m.fl. 1972), og kan da sidestilles med verdien av hagebær lenger sør i landet. Etter hvert som molteplukking er blitt en fritidsbeskjeftigelse for svært mange, som følge av mer fritid og gode kommunikasjoner, er det blitt mindre bær å finne for de som tidligere hadde plukking av molte for salg som en binæring. Mens produsentene av hagebær har kunnet øke produksjonen ved hjelp av bedre dyrkingsteknikk og nytt sortsmateriale, ligger molteproduksjonen på samme nivå som tidligere fra ubehandlet, naturlig bestand i utmarka.

Dersom en skal ha som mål å øke produksjonen av molte gjennom dyrking under kultiverte betingelser, er det tre hovedområder en bør satse på innen forskning. Det ene er dyrkingsteknikk, det andre er planteforedling, og det tredje området er oppformering av plantemateriale. Forskning på oppformering kan på mange måter sammenlignes med frøavlsforskning innen jordbruksvekster, og er delvis en gren av foredlingsarbeidet og delvis en del av dyrkingsteknikken. Dette viser at planteforedling, dyrkingsteknikk og frøavlsforskning (oppformering) bør foregå på en koordinert måte.

Av de tre forskningsområdene er en i dag kommet lengst når det gjelder dyrkingsteknikk, mens en har store problemer på oppformeringssiden. I denne artikkelen skal en spesielt ta for seg planteforedlingen, og blant annet se på hvilke muligheter en har til å øke

molteavlingene gjennom foredlingsarbeidet.

TEORETISK BAKGRUNN FOR FOREDLINGEN

Ved starten av foredlingsarbeidet i molte (*Rugus chamaemorus* L.) ved SFL Holt var det spesielt viktig å skaffe seg bedre kjennskap til to hovedområder. Det ene var omkring artens formeringsmåter: Vegetativ formering med ulike organer og kjønnnet formering med pollinering, kjønnsfordeling og kjønnsdifferensiering. Det andre var omkring artens naturlige variasjon i kvantitative egenskaper.

Når det gjelder formeringsmåten har pollinerings-spørsmålet tidligere vært undersøkt av Sandved (1958), som fant at molte blir pollinert av insekter. Artens vegetative formeringsevne er tidligere beskrevet av Pike (1952) og Østgård (1964), men mange ubesvarte spørsmål sto igjen på dette området og er etter hvert studert under molteprosjektet (Rapp 1986). Ser en imidlertid på artens kjønnsmonster, var dette svært lite undersøkt tidligere. At molteplanten er tvebo har riktignok vært kjent lenge (Resvoll 1929), men selve kjønnsfordelingen og kjønnsdifferensieringen har vært lite gransket. Siden arten er tvebo, betyr det blant annet at en alltid må arbeide med forskjellige planter for de to kjønn. Frøformering egner seg derfor ikke så godt som vegetativ formering for praktisk bruk i slike arter. Frøplanter ville også trenge flere år enn stiklingsformerte planter for å nå frem til kjønnsmodning, og er av den grunn også

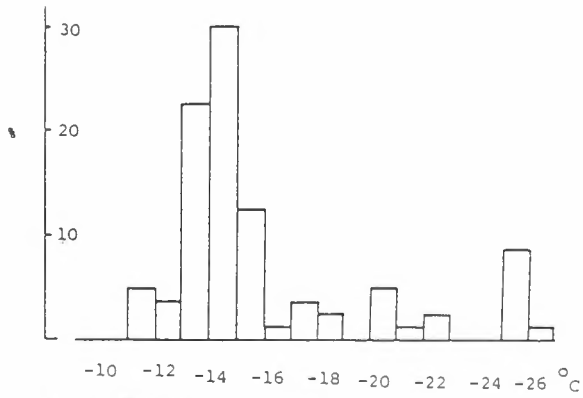


Fig. a. Frøpopulasjon, Pasvik

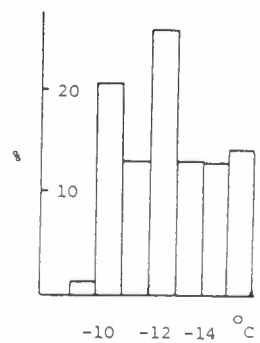


Fig. b. Rhizom populasjon, Pasvik

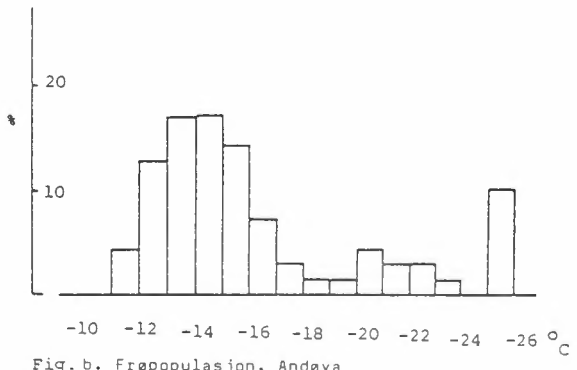


Fig. b. Frøpopulasjon, Andøya

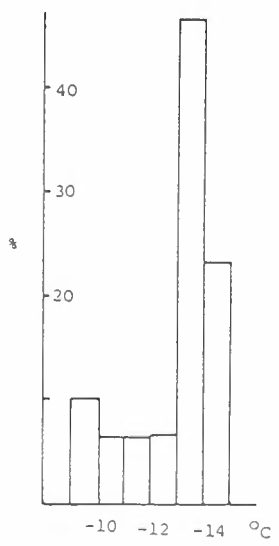


Fig. E. Rhizom populasjon, Andøya

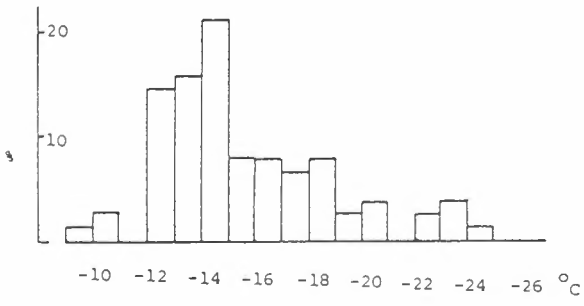


Fig. c. Frøpopulasjon, Ifjord

Figur 1a-E. Frekvensvis (%) fordeling av fryseherdighet i 5 populasjoner av molte

fordyrende. Med stiklingformering (klonformering) vil en kjenne til kjønn hos

småplantene, og en kan selv bestemme andelen av hanplanter i bestandet ved

utplantning. Avkommet blir arvelig ensartet og likt foreldrene.

Når det gjelder artens variasjon mellom og innen populasjoner i kvantitative egenskaper viste en fra før av lite. Andre hadde riktignok påpekt variasjonen i bærstørrelse, bærfarge og bladform (Resvoll l.c., 1930, Rozanova 1928), men en viste ikke om variasjonen var stor nok til å "betale" for en direkte seleksjon innen populasjoner uten at det ble gjort en forutgående krysning for å oppnå krysningsvariasjon.

Den teoretiske bakgrunn tilsa med andre ord at en for molte burde nytte et foredlingsopplegg tilpasset fremmedbestøvende arter. Dette innebærer blant annet at en arbeider med et så stort antall genotyper innen populasjoner og seleksjoner at en får randomisert pollinering og at en unngår innavlsdepresjon (Allard 1960). I selve oppformeringsarbeidet kan en for denne arten likevel benytte seg av en vegetativ metode. Samtidig burde en studere kjønnsmonstret hos arten nærmere, og dessuten skaffe seg bedre kjennskap til variasjonen i kvantitative egenskaper.

Målet med foredlingen var (er) primært å selektere for større bærvling i tvebo populasjoner. Samtidig bør en arbeide for å få fram enbo, hermafroditiske planter. Seleksjon for god vegetativ oppformeringssevne er også et svært viktig mål i denne arten.

ARBEID OG RESULTATER TIL NÅ

Som utgangspunkt for foredling i molte var det mest aktuelt å nytte naturlige populasjoner. Det ble samlet inn frø fra naturlig bestand i kyst-, fjord- og innlandstrøk. Frøene ble sådd i våt torv i november måned, og oppbevart under snøen over vinteren for å få en naturlig stratifisering. I april ble materialet satt til spiring ved ca. 25°C i veksthus. Omlag 100 småplanter fra hver populasjon ble plantet i 12 cm plastpotter, og deretter

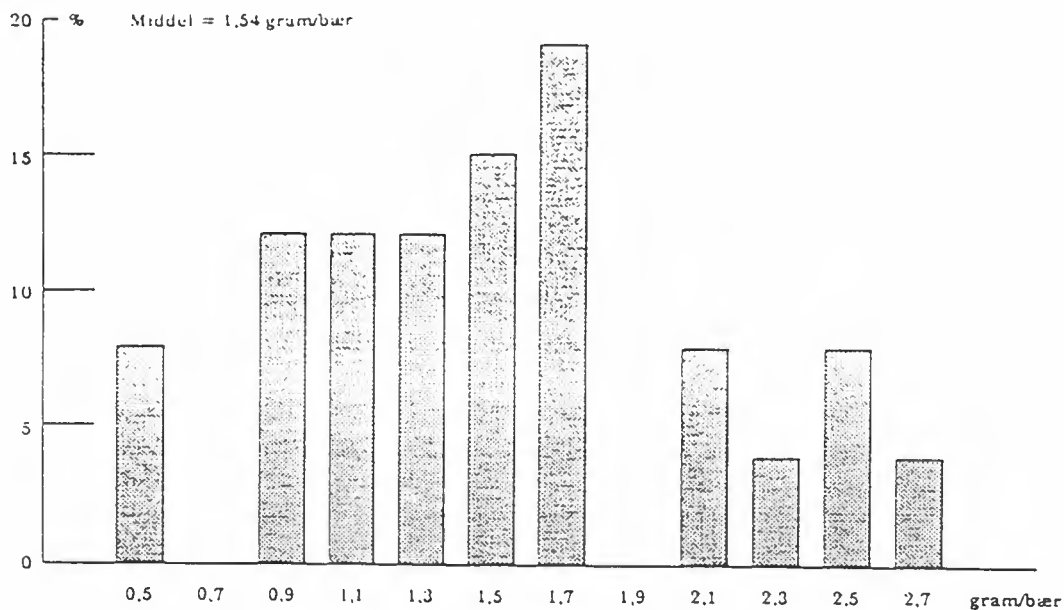
plassert populasjonsvis i et plastveksthus.

På grunn av tilgang til tekniske hjelpemidler ble fryseherdighet den første egenskapen en undersøkte mer grundig (Rapp og Stushnoff 1979). Ved hjelp av laboratoriefryseteknikken "Cryosan" ble fryseherdigheten studert i 2 populasjoner basert på rhizomer og 3 frøpopulasjoner. Variasjonen innen frøpopulasjonene var signifikant større enn innen rhizompopulasjonene, og innen populasjonsvariasjonen var større enn forskjellen mellom populasjonene (se figur 1a-E).

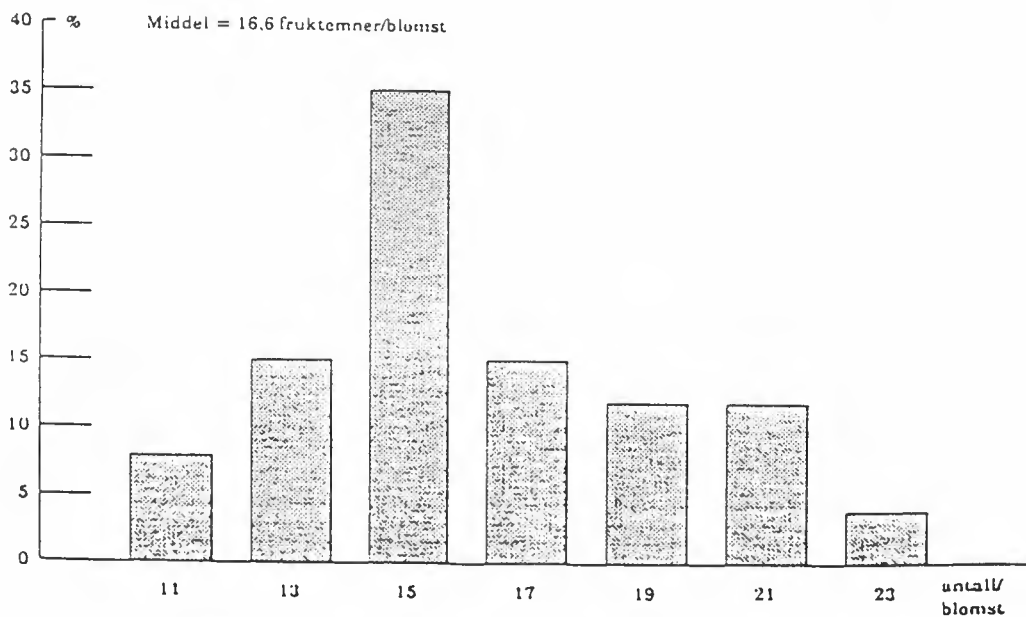
Variasjonsbredden og arvbarheten i videste betydning ($h_b^2 = \text{ca. } 0,8 - 0,9$) gav grunnlag til å forvente arvelig fremgang etter seleksjon på fenotypisk grunnlag innen frøpopulasjoner. Det fremkom ellers at lengden av herdings-tiden har stor betydning for den estimerte arvbarhet for en karakter som fryseherdighet. Med en statistisk beregningsmetode der tiden for herding ble nyttet som en uavhengig variabel varierte arvbarheten i videste betydning (h_b^2) mellom 0,5 og 0,78, mens den uten å ta "tiden" med i beregningen lå mellom (h_b^2) 0,86 og 0,97.

Med støtte i undersøkelsen over fryseherdighet, og etter hvert som frøplantene ble modne for blomstring, startet en seleksjonsarbeidet for større bær og flere blomster pr. plante. Denne seleksjonen er gjort på tvers av frøpopulasjonene. Under dette arbeidet ble en oppmerksom på at variasjonen i bærstørrelse blant populasjonene kunne bero mer på miljømessige enn på arvelige forhold. En blomst med mange fruktemner kunne til eksempel gi et lite bær grunnet dårlig pollinering, mens en blomst med få fruktemner kunne gi et stort bær etter god pollinering. Det ble derfor foretatt en seleksjon for mange fruktemner pr. blomst parallelt med seleksjonen for større bær. Variasjonskurvene for de to karakterene er gitt i figur 2 a-b.

Resultatene av den statistiske analysen og arvbarhetsestimaterne er gitt i



Figur 2a. Frekvensvis (%) fordeling av bærvekt i moltepopulasjonen "Andøya"



Figur 2b. Frekvensvis (%) fordeling av fruktemner i moltepopulasjonen "Andøya"

tabell 1. Variasjonen for antall fruktemner er noe videre, og gir større arvbarhet ($h_b^2 = 0,91$) enn det en fant for bærstørrelse ($h_b^2 = 0,31$). Antall frukt-

emner pr. blomst er derfor ansett som et bedre seleksjonskriterium enn bærstørrelse med tanke på større bæravling i molte (Rapp 1988).

Tabell 1. Fenotypisk (Vp), genotypisk (Vg) og miljømessig (Ve) varians, og arvbarhet i videste betydning (h_b^2) for bærvekt og antall fruktemner i moltepopulasjonen "Andøya"

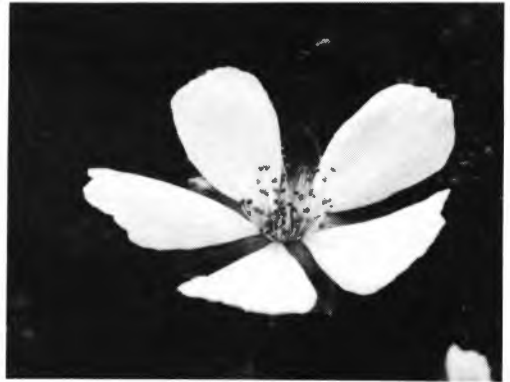
| Karakterer | Antall genotyper | Vp | Vg | Ve | h_b^2 |
|-------------------|------------------|----------|-------|-------|---------|
| Bærvekt | 36 | 38,95*** | 6,05 | 26,85 | 0,31 |
| Antall fruktemner | 36 | 24,64*** | 11,22 | 2,20 | 0,91 |

*** = Signifikant på 0,001% nivå

De selekterte genotypene i molte er etter hvert oppformert vegetativt, og plantet på 1m² ruter i torvjord i benker. Dette kan betraktes som en form for verdiprøving i molte, og skal spesielt teste om seleksjonene for bæravling basert på enkeltplanter i pottesamsvarer med bæravlingene en får fra samme genotyper i et bestand.

En viktig karakter å undersøke i det videre arbeidet er de selekterte genotypenes evne for vegetativ spredning. Dette arbeidet kan sammenlignes med frøavlstesting i jordbruksvekster, og er en svært viktig egenskap for den praktiske dyrking av molte på kultiverte arealer (Rapp 1986).

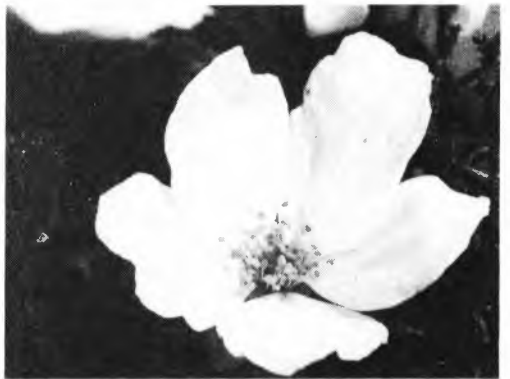
Under studiet omkring kjønnsfordeling og kjønnsdifferensiering i molte, har en funnet uventet stor variasjon. For det første synes fordelingen mellom han- og hunplanter å være delvis arvelig og delvis miljømessig betinget. For det andre synes artens tvebo egenskap å varierer nesten som en kvantitativ karakter. Variasjonsstørrelse og antall av støvdragere og fruktemner hos en og samme genotype tyder dessuten på sterkt samspill med miljøet. Det er også funnet to sikre tokjønnete genotyper i populasjonene, men deres stabilitet er ikke fastslått på grunn av vansker med å få blomstring under kunstige klimabetingelser (Rapp 1987) (se foto 1, 2 og 3).



Molteblomst, tvebo, han



Molteblomst, tvebo, hun



Molteblomst, enbo, hun og han

LITTERATUR

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley & Sons, Inc., New York. 482 p.
- Movinkel, H. m.fl. 1972. Innstilling fra "Molteutvalget" nedsatt av Direktoratet for Statens Skoger. Finnmark landbruksseksjon, Vadsø. 50 s.
- Pike, R.B. 1952. The breeding behaviour of *Rubus chamaemorus* L. Univ. of New Hampshire, Durham, N.H. M.Sc.thesis. 44 s.
- Rapp, K. & C. Stushnoff 1979. Artificial freezing of *Rubus chamaemorus* L. for estimation of genetic components of cold hardiness. Meld. Norges Landbrukshøgskole. 38 (15). 1-14.
- Rapp, K. 1986. Vegetativ oppformering av molte (*Rubus chamaemorus* L.). Jord og Myr nr 1. 1-11.
- Rapp, K. 1987. Om kjønnsfordeling og kjønnsdifferensiering hos molte (*Rubus chamaemorus* L.). Jord og Myr nr 1. 1-11.
- Rapp, K. 1988. Number of pistils, an alternative criterion when selecting for high productivity in *Rubus*. Norwegian Journal of Agricultural Science 2: ISSN 0807-5341. 1-4.
- Resvoll, T.R. 1929. *Rubus chamaemorus* L. En morfologisk biologisk studie. Nyt Mag. Nat. 67. 55-129.
- Resvoll, T.R. 1930. Modne multer med dyprød farge. Naturen 54. 195-196.
- Rozanova, M.A. 1928. On sexual dimorphism in *Rubus chamaemorus* L. Bull. of Appl. Bot. XIX. 315-324.
- Sandved, G. 1958. Undersøkelser av pollineringen hos molte (*Rubus chamaemorus* L.). Norden 62. 54-56.
- Østgård, O. 1964. Molteundersøkelser i Nord-Norge. Forsk. Fors. Landbr. 15. 409-444.