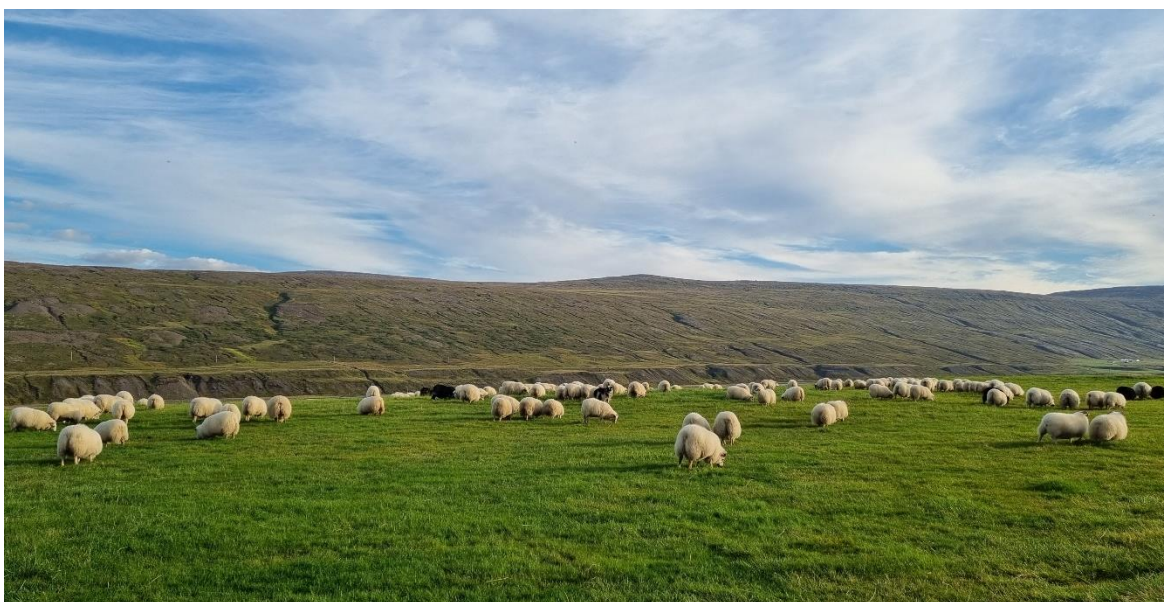




Ræktun gegn riðu

Áhrif mismunandi leiða við innleiðingu verndandi arfgerða
metin með slembihermunum



Júlí 2023

Ráðgjafarmiðstöð landbúnaðarins

Ræktun gegn riðu – Áhrif mismunandi leiða við innleiðingu verndandi arfgerða metin með slembihermunum

Skýrsla þessi er unnin með styrk úr þróunarsjóði sauðfjárræktarinnar. Óheimilt er að afrita skýrsluna á nokkurn hátt nema með leyfi rétthafa.

Forsíðumynd: Þórdís Þórarinsdóttir.

© Ráðgjafarmiðstöð landbúnaðarins, Ísland, 2023

Starfshópur:

Þórdís Þórarinsdóttir verkefnisstjóri - RML

Jón Hjalti Eiríksson – LBHÍ

Egill Gautason – LBHÍ

Eyþór Einarsson – RML

Eyjólfur Ingvi Bjarnarson - RML

Efnisyfirlit

Ágrip.....	2
1 Inngangur	4
2 Aðferðir.....	6
2.1 Kindur.....	6
2.2 Stofn.....	7
2.3 Sviðsmyndir við riðumótstöðuræktun	9
2.4 Skyldleikarækt og virk stofnstærð	10
2.5 Aukasviðsmynd	10
2.6 Framkvæmd rannsóknarinnar	11
3 Niðurstöður	12
3.1 Fjöldi arfgerðagreininga	12
3.2 Arfgerð príonpróteingensins	13
3.3 Erfðaframfarir	15
3.4 Skyldleikarækt og virk stofnstærð	18
3.5 Aukasviðsmyndir	21
4 Umræður	22
4.1 Áhrifaþættir	22
4.2 Skyldleikarækt og virk stofnstærð	23
4.3 Töpuð erfðaframför	24
4.4 Takmarkanir.....	24
4.5 Hagnýting og frekari rannsóknir.....	26
5 Ályktanir	27
6 Þakkir	27
7 Heimildir	28
8 Viðauki I	31
8.1 Sæðingastöðvarfyrirkomulag.....	31
8.2 Arfgreiningar	32
8.3 Ásetningur heima á búum.....	33
9 Viðauki II.....	35
9.1 Þróun arfgerða á sölusvæðum og skyldleikarækt á riðu- og sölusvæðum	35
9.2 Erfðafrömfor á sölusvæðum	36
9.3 Erfðaframför á riðusvæðum.....	38

Ágrip

Riðuveiki er ólæknandi og langvinnur Príon-sjúkdómur í sauðfé. Víða erlendis hefur tekist að fækka riðutilfellum með því að velja skipulega fyrir fé með ARR. Arfberar ARR-samsætunnar fundust veturinn 2021 til 2022 á einum bæ hér á landi. Það vekur vonir um að hægt sé að rækta riðumótstöðu í íslenska stofninn en fáir arfberar í upphafi vekja áhyggjur um að innleiðing verndandi samsætunnar geti verið dýr, tímafrek, dregið úr erfðafrámför, valdið óhóflegri skyldleikarækt og tapi á erfðafjölbreytni. Markmið verkefnisins voru að meta áhrif mismunandi sviðsmynda á innleiðingu ARR í íslenska sauðfjárstofninn. Helstu áhrifaþættir til skoðunar eru: Hraði innleiðingar verndandi arfgerða, skyldleikarækt, virk stofnstærð og erfðafrámför.

Settar voru upp 12 sviðsmyndir fyrir 20 ár af riðumótstöðuræktun, með hermilíkani í tölvu þar sem ARR-samsætan var innleidd í 130.000 áa stofn sem líkir eftir íslenska sauðfjárstofninum. Þrjár breytur aðskildu sviðsmyndirnar: 1) hvort áhersla á riðumótstöðuræktun var sú sama í öllum stofninum eða minni utan riðusvæða, 2) hversu stórt hlutfall lamba var arfgerðargreint, og 3) hvort hrútar með verndandi arfgerðir voru aðeins notaðir í eitt ár eða í allt að þrjú ár. Til samanburðar var sett upp grunnsviðsmynd þar sem aðeins var valið fyrir framleiðslueiginleikum.

Mikill munur var á fjölda arfgerðargreininga á milli sviðsmynda. Ef mikið er arfgerðargreint og ARR er innleitt hratt í allan stofninn gæti þurft að arfgerðargreina næstum eina og hálfa milljón kinda á næstu 20 árum og yfir 300 þúsund kindur árið sem mest þarf að greina miðað við að 350 þúsund ær séu til á landinu. Ef lægra hlutfall er greint og aðeins riðusvæði hefja riðumótstöðuræktun af fullum krafti dugar aftur á móti að greina um 300 þúsund kindur samtals næstu 20 ár, að hámarki 30 til 40 þúsund á ári. Í öllum sviðsmyndum báru nánast allar kindur minnst eina ARR-samsætu eftir 20 ár af riðumótstöðuræktun og á riðusvæðum eftir 9 ár. Í öllum sviðsmyndum dró riðumótstöðuræktun úr erfðafrámför framleiðslueiginleika, jók skyldleikarækt og minnkaði virka stofnstærð samanborið við grunnsviðsmyndina. Þó var lægsta virka stofnstærðin við riðumótstöðuræktun 86, sem er mun lægra en við grunnræktunina (342) en vel yfir 50 sem mælt er með sem algeru lágmarki. Takmörkun á notkun ARR-hrúta við eitt ár leiddi til minni skyldleikaræktaraukningar og meiri virkrar stofnstærðar án þess að hafa teljandi neikvæð áhrif á aðra þætti. Arfgerðargreining stórs hlutfalls lamba eykur kostnað við verkefnið mikið en hraðar árangri við innleiðingu ARR aðeins lítillega og hefur lítil áhrif á erfðafrámför og skyldleikarækt.

Niðurstöður þessa verkefnis sýna að þrátt fyrir mjög lága upphafstíðni ARR-samsætunnar er hægt að innleiða verndandi samsætur á riðusvæðum á innan við 10 árum og í stofninum í heild á innan við 20 árum með viðráðanlegum fjölda arfgerðargreininga og án þess að setja stofninn í hættu vegna skyldleikaræktar eða lítillar virkrar stofnstærðar. Hermilíkanið sem þróað var í þessari rannsókn getur myndað góðan grunn fyrir frekari rannsóknir á kynbótaskipulagi fyrir íslenska sauðfjárstofninn.

1 Inngangur

Riða er banvænn og ólæknandi taugahrörnunarsjúkdómur í sauðfé sem hefur greinst reglulega í sauðfé á Íslandi (Matvælastofnun, 2023). Veikin er smitandi og orsakast af afbrigðilegu formi príon-próteinsins (PRNP) sem getur dreift sér á milli kinda. Varnir gegn riðu hér á landi hafa hingað til gengið út á að takmarka samgang fjár á milli bæja, niðurskurð á hjörðum þar sem sjúkdómsins verður vart og hreinsun á fjárhúsum og umhverfi (*Reglugerð Um Útrýmingu á Riðuveiki Og Bætur Vegna Niðurskurðar. Nr. 651/2001*).

Arfgerðir PRNP-gensins hafa áhrif á næmi kinda gagnvart riðu, einkum breytileikar sem hafa áhrif á þrjár amínósýrur í príon-próteininu. Þetta eru amínósýrur 136 (V eða A), 154 (R eða H) og 171 (Q eða R) (Goldmann, 2008). Villigerð gensins er táknuð ARQ, byggð á þessum sætum og er algengust í mörgum stofnum, meðal annars í íslensku fé (Thorgeirsdóttir o.fl., 1999). Aðrar samsætur miðaðar við þessa tákna sem fundist hafa hér á landi eru VRQ-samsætan, en arfgerðir með henni sýna mjög aukna áhættu á riðusmiti, AHQ, sem er tengd minnkuðum líkum á riðusmiti, miðað við ARQ, og ARR, sem veitir nær algera vernd fyrir riðusmiti (Eypór Einarsson o.fl., 2022; Goldmann, 2008; Thorgeirsdóttir o.fl., 1999). Arfberar ARR-samsættunnar fundust fyrst veturinn 2021 til 2022 hér á landi og þá bara á einum bæ, Þernunesi í Reyðarfirði (Eypór Einarsson o.fl., 2022).

Víða erlendis hefur tekist að draga verulega úr fjölda riðutilfella með því að velja skipulega fyrir fé með arfgerðir með ARR-samsættunni (EFSA, 2014, 2022). Sem dæmi hafa engin riðutilfelli greinst síðustu ár á Bretlandi þar sem riða var lengi töluvert algeng (Arnold & Rajanayagam, 2020; *Sheep*, 2023). Aðferðin sem beitt var byggðist í fyrsta lagi á útilokun arfgerða með VRQ-samsættunni, og í öðru lagi á notkun hrúta sem bera ARR-samsættuna, oftast arfhreinna.

Árangur og áhrif úrvals fyrir riðumótstöðu hefur verið kannað í allnokkrum erlendum rannsóknum, einkum í Evrópu, með reiknilíkönum og hermilíkönum. Til dæmis skoðuðu Roden o.fl. (2006) og Gubbins og Roden (2006) möguleika á fækkun riðutilfella í Bretlandi með úrvali gegn VRQ-samsættunni og notkun ARR-hrúta og komust að því að riða gæti nánast heyrnt sögunni til þar í landi innan tveggja til þriggja áratuga frá þeirra rannsókn.

Eitt áhyggjuefni varðandi ræktun fyrir riðumótstöðu er að mjög stíft val fyrir einni samsætu gæti leitt til óhóflegrar skyldleikaræktar í stofninum (sjá t.d. Manfredi o.fl. (1998)). Man o.fl. (2007) báru aukningu skyldleikaræktar saman við val fyrir fjölgena framleiðslueiginleikum

annarsveggar og val fyrir verndandi riðuarfgerðum og fjölgena framleiðslueiginleikum hins vegar og komust að því skyldleikarækt var minni þegar valið var fyrir verndandi arfgerðum. Palhiere o.fl.(2008) skoðuðu áhrif úrvals fyrir PRNP-arfgerðum í frönskum sauðfjárkynjum með örtunglagreiningum og fundu ekki afgerandi merki um minnkandi erfðabreytileika nema nærri príon-geninu þrátt fyrir stíft val. Windig o.fl. (2004, 2007) skoðuðu aftur á móti val fyrir verndandi arfgerðum í litlum stofni með frekar lága upphafstíðni verndandi arfgerða, og ályktuðu að það þyrfti að fara hægar í sakirnar en lagt er upp með í stærri stofnum til að forðast of hraða aukningu skyldleikaræktar.

Til þess að velja fyrir verndandi arfgerðum í stórum stíl þarf að greina arfgerð PRNP-gensins í stórum stíl. Hin afskaplega lága tíðni ARR-samsætunnar í íslenska sauðfjárstofninum í upphafi ræktunar fyrir riðumótstöðu gerir stöðuna hér á landi nokkuð sérstaka og vekur upp áhyggjur af því að hröð innleiðing verndandi samsætunnar geti ógnað sjálfbærni stofnsins vegna taps erfðabreytileika og skyldleikaræktar. Þá er ljóst að úrval fyrir riðumótstöðu dregur úr möguleikum á kynbótum annarra eiginleika á sama tíma.

Markmið þessa verkefnis voru að meta áhrif mismunandi leiða við innleiðingu verndandi arfgerða gagnvart riðu í íslenska sauðfjárstofninn á hraða innleiðingar, þörf á arfgerðargreiningum, aukningu skyldleikaræktar, virka stofnstærð og erfðafrámför í öðrum eiginleikum. Við þetta notuðum við slembihermanir þar sem líkt er eftir íslenska sauðfjárstofninum og mismunandi leiðir við kynbætur stofnsins bornar saman.

2 Aðferðir

Í þessari rannsókn var íslenski sauðfjárstofninn og kynbætur á honum hermdur með slembihermun í tölvu. Hermunin fór fram í R tölfraeðiumhverfinu (v4.2.2, R Core Team, 2021) og var þakinn AlphaSimR notaður (Gaynor o.fl., 2021).

2.1 Kindur

Grunneining hermílíkansins var einstakar kindur, ýmist hrútar eða gimbrar/ær. Fyrir hverja kind var kynbóttagildi fyrir þrjá ótengda magnbundna eiginleika hermt, byggt á 100 erfðasætum á hverju 26 litningapara. Eiginleikarnir byggðu á fallþunga, gerð og mæðraeiginleika með arfgengið 0,15, 0,30 og 0,10, í þessari röð og verður vísað til þeirra með þessum nöfnum. Um val fyrir þessum eiginleikum er fjallað nánar seinna.

Í upphafi gerðum við ráð fyrir að allir gripir væru óskyldir. Fyrir hvert ár sem hermunin var keyrð eignuðust ærnar lömb og úr lambahópnum var valinn ásetningur í næsta árgang þannig að stofnstærð hélst stöðug (nánar síðar). Meðalfjöldi og dreifing lamba til nytja undan hverri á byggði á raungögnum úr Fjárnvís. Þannig áttu veturgamlar ær 0 til 2 lömb í hlutföllunum 41%, 47% og 12%. Fullorðnar ær áttu 0 til 3 lömb í hlutföllunum 7%, 27%, 60% og 6%. Fædd lömb höfðu jafnar líkur á að vera hrútar og gimbrar. Náttúruleg afföll áa byggðu á rauntölum, þannig að á hverju ári datt ákveðið hlutfall ána út úr hverjum árgangi sem svarar afföllum úr árgöngum dæmigerðs sauðfjárnvís.

Til viðbótar við fjölgena framleiðslueiginleika fékk hver gripur arfgerð fyrir PRNP-genið. Aðeins var horft til tveggja samsæta, alveg verndandi (ARR) og annarra sem eru táknáðar með ARQ hér til einföldunar. Hver gripur fær þannig tvær samsætur fyrir PRNP-genið sem erfist til afkomenda samkvæmt lögmálum erfðafræðinnar. Í hermílíkaninu var ekki gert ráð fyrir að arfgerð gripanna væri þekkt nema þeir hafi verið arfgerðargreindir eða ef arfgerðin gat verið áætluð út frá arfgerð foreldra. Til að halda utan um vitneskju um arfgerðir einstaklinga byggðum við kerfi þar sem við flokkuðum gripir í sex stöður. Þær eru skýrðar í töflu 1. Í upphafi eru allir gripir með arfgerð ARQ/ARQ og með stöðu 5. Gripir þurftu að vera með stöðu 1, þ.e. arfgerðargreindir ARR/ARR eða báðir foreldrar arfhreinir til að vera viljandi settir á sem ARR/ARR-gripir. Til þess að gripir væru settir á sem ARR/-, þ.e. að minnsta kosti með aðra samsætu PRNP-gensins sem ARR, þurftu þeir að vera með stöðu 1, 2, eða 3.

Tafla 1 – Flokkun einstaklinga í stöður eftir arfgreiningu eða stöðu foreldra

Staða	Lýsing	Ákvörðun við fæðingu		Ákvörðun með greiningu
		Foreldri	Foreldri	
1	R/R þekkt	1	1	Greint R/R
2	R/Q þekkt	1	6	Greint R/Q
3	R/? önnur samsætan þekkt	1	2-5	Ógreint
4	≥50% líkur á R/?	1-2	2-3	Ógreint
5	?/? eða Q/?	Annað	Annað	Ógreint
6	Q/Q þekkt	6	6	Greint Q/Q

R: ARR, Q: ARQ

2.2 Stofn

Upphafsstærð ærstofnsins var 130.000 ær og var þeirri stofnstærð haldið stöðugri og fjöldi á hverju búi hélst fastur. Stofninum var skipt í tvö svæði, sölusvæði (100.000 ær) og riðusvæði (30.000 ær). Stofninum var einnig skipt niður í hjarðir, 100+6, 250+8, 400+12 eða 600+17 ær + heimahrútar í hverri. Í byrjun hermunarinnar var gripum skipt tilviljunarkennt niður í hjarðir og hjarðirnar settar tilviljunarkennt á svæðin tvö ásamt því að velja 30 hrúta til að byrja á sæðingastöð.

Til að líkja eftir ræktun á íslensku sauðfé voru hermdir þrjár eiginleikar: Gerð, þungi og mæðraeiginleiki. Að fordæmi Selle o.fl. (2020) líktum við eftir úrvali eftir svipgerðum og úrvali eftir öruggu kynbótamati með því að búa til tvær svipgerðir fyrir hvern eiginleika. Annarsvegar með háu arfgengi, sem líkir eftir vali eftir afkvæmaupplýsingum, og hins vegar með raunarfgengi, sem líkir eftir svipfarsvali. Fylgni á milli kynbótagildis sama eiginleika var 1,0. Til að velja gripi til ásetnings voru svipgerðir gripa vegnar saman í heildareinkunnir í mismunandi hlutföllum fyrir mismunandi hópa: lambaeinkunn fyrir val á ásetningi, heimahrútaeinkunn fyrir val á milli veturgamalla heimahrúta og sæðingahrútaeinkunn fyrir val á hrútum inn á sæðingastöð. Vægi eiginleikanna í hverri einkunn er skýrt í töflu 2. Mismunandi einkunnir endurspegluðu mismunandi upplýsingar um gripi þegar velja átti gimbrar og lambhrúta til ásetnings eða eldri gripi til áframhaldandi ræktunar.

Tafla 2 – Arfgengi fyrir svipgerðir eiginleikanna og vægi hvers eiginleika í heildareinkunnunum.

	Fallþungi		Gerð		Mæðraeiginleiki	
	Lamba-eiginleiki	Hrúta-eiginleiki	Lamba-eiginleiki	Hrúta-eiginleiki	Lamba-eiginleiki	Hrúta-eiginleiki
<i>Arfgengi</i>	0,15	0,80	0,30	0,80	0,10	0,70
Vægi í einkunn						
Lömb	0,15		0,70		0,15	
Heimahrútar		0,40		0,45	0,15	
Sæðingahrútar		0,10		0,30		0,60

Í upphafi var ám innan hjarða, grunngrípum, skipt í árganga, eins vetra til tíu vetra í sömu hlutföllum og á dæmigerðu sauðfjárbúi. Að sama skapi voru heimahrútar valdir úr hópi grunngrípa og gerðir eins til þriggja ára í hlutföllunum 50-30-20 og sæðingahrútar gerðir fjögurra til sex ára í hlutföllunum 40-35-25. Þessu hlutföll héldust svo stöðug þar sem sömu hlutföll hurfu úr hverjum árgangi og ásetningur var alltaf í sömu hlutföllum.

Hefðbundið ár í hermílikaninu fór fram með eftirfarandi hætti: Innan hveðrar hjarðar voru ærnar paraðar tilviljunarkennt við heimahrúta eða sæðingahrúta. Heimahrútarnir voru notaðir jafn mikið, óháð aldri. Hlutfall sæðra áa í hverri hjörð var ákvarðað af handahófi á bilinu 10-15%. Sæðingahrútar til notkunar innan búis voru valdir af handahófi að öðru leyti en hvað viðkemur PRNP-arfgerðum og þeir sem voru valdir til notkunar á búinu notaðir jafnt. Við gerðum ekki ráð fyrir að hrútar flyttust á milli hjarða nema þeir væru teknir á sæðingastöð.

Þá kom að vali á ásetningsgrípum. Lömbum var fyrst skipt í hópa eftir því hvort feður þeirra voru heimahrútar eða sæðingahrútar. Ef lömbin voru undan heimahrútum fór fyrst fram forval þar sem þyngri helmingurinn var valinn áfram. Allar gimbrar undan sæðingahrútum fóru fram hjá þungasíunni og svo voru lífgimbrar valdar úr þeim sameinaða hóp. Lambhrútar voru valdir í tvennu lagi. Fyrst var helmingur ásetningshrúta valinn úr hópnum undan sæðingahrútum. Þeir af sonum sæðingahrúta sem voru ekki valdir voru settir í hóp með þyngri helmingi hrútanna undan heimahrútum og svo var valið úr þeim.

Eftir hvert ár í hermuninni eltust lifandi grípum um eitt ár og voru annað hvort settir á til næsta árs eða þeim var fargað. Ám var fargað af handahófi úr hverjum árgangi. Heimahrútarnir sem voru notaðir annað ár voru valdir úr hópi veturgamalla hrúta eftir heimahrútaeinkunn. Hrútar sem notaðir voru þriðja árið voru valdir af handahófi úr hópi tveggja vetra hrúta. Nýir

sæðingastöðvarhrútar voru valdir úr hópi fullnýttra (þ.e. eftir þriggja ára notkun) heimahrúta frá sölusvæði. Ákveðnu hlutfalli sæðingahrúta var fargað af handahófi eftir eitt eða tvö ár í notkun til að halda sömu aldurshlutföllum. Enginn sæðingahrútur var notaður lengur en þrjú ár.

2.3 Sviðsmyndir við riðumótstöðuræktun

Til að meta áhrif mismunandi leiða við innleiðingu verndandi arfgerðarinnar ARR í íslensku sauðfé (hér eftir kallað *riðumótstöðuræktun*) voru settar upp þrettán sviðsmyndir. Tólf þeirra snerust um riðumótstöðuræktun en í þrettánda sviðsmyndinni (*Grunnur*) var eingöngu framkvæmd hefðbundin ræktun (engin riðumótstöðuræktun) til samanburðar. Allar sviðsmyndirnar byrjuðu á 15 árum af hefðbundinni ræktun áður en 20 ár af riðumótstöðuræktun hófust. Í lok árs 15 var eitt bú valið sem Þernunes og þar var 23 gripum breytt handvirkt úr ARQ/ARQ yfir í ARR/ARQ. Þaðan voru teknir þrír arfblendnir ARR hrútar og settir á sæðingastöð. Tveir þeirra voru feðgar. Engin önnur hjörð innihélt ARR-gripi í upphafi riðumótstöðuræktunarinnar.

Þrjár meginbreytur aðskildu sviðsmyndirnar. Sú fyrsta var hvort allar hjarðir bæði á riðusvæðum og sölusvæðum færu í riðumótstöðuræktun af fullum krafti eða bara hjarðir á riðusvæðinu og innleiðing færi hægar af stað á sölusvæðum. Önnur breytan var hversu hátt hlutfall lamba sem mögulega báru ARR-arfgerð var arfgerðargreint. Þar voru borin saman tvö stig, annars vegar þar sem aðeins var greint lágt hlutfall hrútlamba sem gátu borið verndandi arfgerðir, og gimbrarlömb aðeins fyrstu ár riðumótstöðuræktunar, og hins vegar þar sem hærra hlutfall hrútlamba var greint og gimbrarlömb einnig á riðusvæðum. Þriðja breytan var hvort endurnýjun hrúta í notkun var flýtt eða ekki fyrstu ár riðumótstöðuræktunar. Í Viðauka I má finna töflur sem lýsa breytum í sviðsmyndunum (sæðingastöðvarfyrirkomulag (töflur 7 og 8), hlutfall arfgreindra lamba (töflur 9 og 10) og ARR/- ásetningshlutfall gimbra og lambhrúta (töflur 11 til 14)). Tafla 3 sýnir hvernig sviðsmyndirnar eru merktar t.d. sem *1_l_gg*, *2_m_ug* o.s.frv..

Tafla 3 – Merking sviðsmyndanna

1	Sama áhersla á riðumótstöðuræktun á báðum svæðum.
2	Minni áhersla á riðumótstöðuræktun á sölusvæði.

l	Lítið arfgerðagreint.
m	Mikið arfgerðagreint.

gg	Hefðbundin endurnýjun hrúta bæði á sæðingastöð og heima á búum.
ug	Fyrstu árin eru allir ásettir ARR/- hrútar á sæðingastöð lambhrútar en hefðbundin endurnýjun hrúta heima á búum.
uu	Fyrstu árin eru allir ásettir og notaðir ARR/- hrútar bæði á sæðingastöð sem og heima á búum lambhrútar .

2.4 Skyldleikarækt og virk stofnstærð

Til að meta aukningu á skyldleikarækt var reiknaður meðal-skyldleikaræktarstuðull (F) allra fæddra gripa í hverri sviðsmynd með pedigree-pakkanum (Coster, 2022). Notast var við perl forrit til að meta meðalsifjastuðul (coefficient of coancestry, f) milli allra gripa innan hvers árgangs. Til að léttu útreikninga voru gögnin þynnt þannig að fyrir hverja 200 sifjastuðla milli einstakra gripa var einn valinn. Þá var árum 32-36 sleppt þegar meðalsifjastuðullinn var reiknaður.

Árleg hækkun skyldleikaræktarstuðuls annars vegar og sifjastuðuls hins vegar var reiknuð með aðhvarfi $-\log(1 - \bar{F})$ eða $-\log(1 - \bar{f})$ á ártal, þar sem \bar{F} er meðaltal skyldleikaræktarstuðuls árganga og \bar{f} er meðaltal sifjastuðuls árganga. Fyrir meðalskyldleikarækt var miðað við ár 16 til 36 en aðeins 16 til 31 fyrir sifjastuðulinn. Virk stofnstærð var metin út frá meðalhækkun sifjastuðuls á kynslóð: $Ne = \frac{1}{2\Delta f_{k.sl.}}$ þar sem $\Delta f_{k.sl.}$ er breyting sifjastuðuls á kynslóð.

2.5 Aukasviðsmynd

Til að meta afleiðingar þess að taka arfhreina ARR-hrúta inn á sæðingastöð strax á ræktunarári tvö (ári fyrr en fyrirkomulag sviðsmyndanna gerði ráð fyrir) var sviðsmynd 2_l_gg tekin og samanburðarútgáfa með nokkrum litlum breytingum var keyrð: $2_l_gg_b$.

Breytingarnar voru að í lok árs 16 voru teknir tveir arfhreinir ARR-lambhrútar úr Þernuneshjörðinni og settir á sæðingastöð og voru í boði sem sæðingahrútar árið eftir.

2.6 Framkvæmd rannsóknarinnar

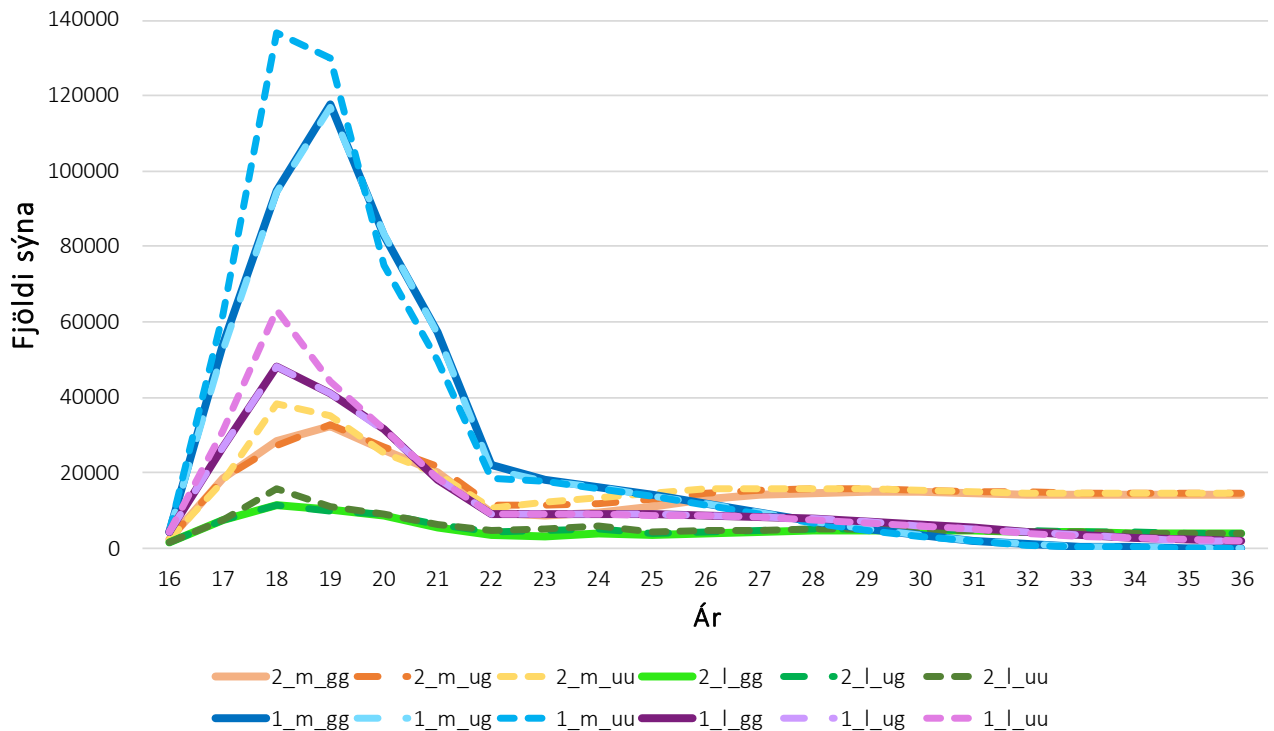
Hver sviðsmynd var keyrð fimm sinnum og birtar niðurstöður eru meðaltöl niðurstaðna þessara endurtekninga.

Áhugasöm um frekari smáatriði í framkvæmd hermíransóknarinnar geta haft samband við Þórdísi Þórarinsdóttur varðandi aðgang að kóðanum sem var skrifaður fyrir verkefnið.

3 Niðurstöður

3.1 Fjöldi arfgerðagreininga

Á mynd 1 má sjá fjölda gripa sem eru arfgerðargreindir á ári miðað við mismunandi sviðsmyndir. Í öllum sviðsmyndum voru mestar greiningar á árum 18 og 19 en allt að því tífaltur munur er á því hve mikið þarf að arfgerðargreina þegar mest er. Í öllum leiðum var lítið arfgerðargreint eftir ár 21.



Mynd 1 - Fjöldi arfgerðargreindra gripa eftir árum riðumótstöðuréktunar mismunandi sviðsmynda (130.000 áa stofn).

Tafla 4 sýnir uppsafnaða 20 ára arfgreiningaþörf sviðsmyndanna ásamt hámarks greiningarþörf á ári, bæði miðað við stofnstærð hermunarinnar og uppreiknað í stofnstærðina 350.000 ær. Einnig er kostnaðarþörf arfgreininga sýnd fyrir 350.000 áa stofn. Mikill munur var á fjölda arfgreininga milli sviðsmynda. Meira þurfti að greina í *m*-sviðsmyndum en *l*-sviðsmyndum og í *l*-sviðsmyndum borið saman við 2-sviðsmyndir. Jafnframt spáir líkanið meiri greiningarþörf ef hrútakosturinn er endurnýjaður hratt, þ.e. í *uu*-sviðsmyndunum. Mest var arfgreint í sviðsmynd *1_m_uu* en þar er hámarks uppreiknuð árleg þörf í 350.000 áa stofni tæp 370 þúsund sýni og uppsafnaður kostnaður yfir 20 ár nálgast 3,8 milljarða. Minnst var arfgreint í sviðsmyndum *2_l_gg* of *2_l_ug* en þó var hámarksþörf, uppreiknuð fyrir allan íslenska sauðfjárstofninn, um 30 þúsund sýni og kostnaður yfir 20 ár yfir 700 milljónir króna.

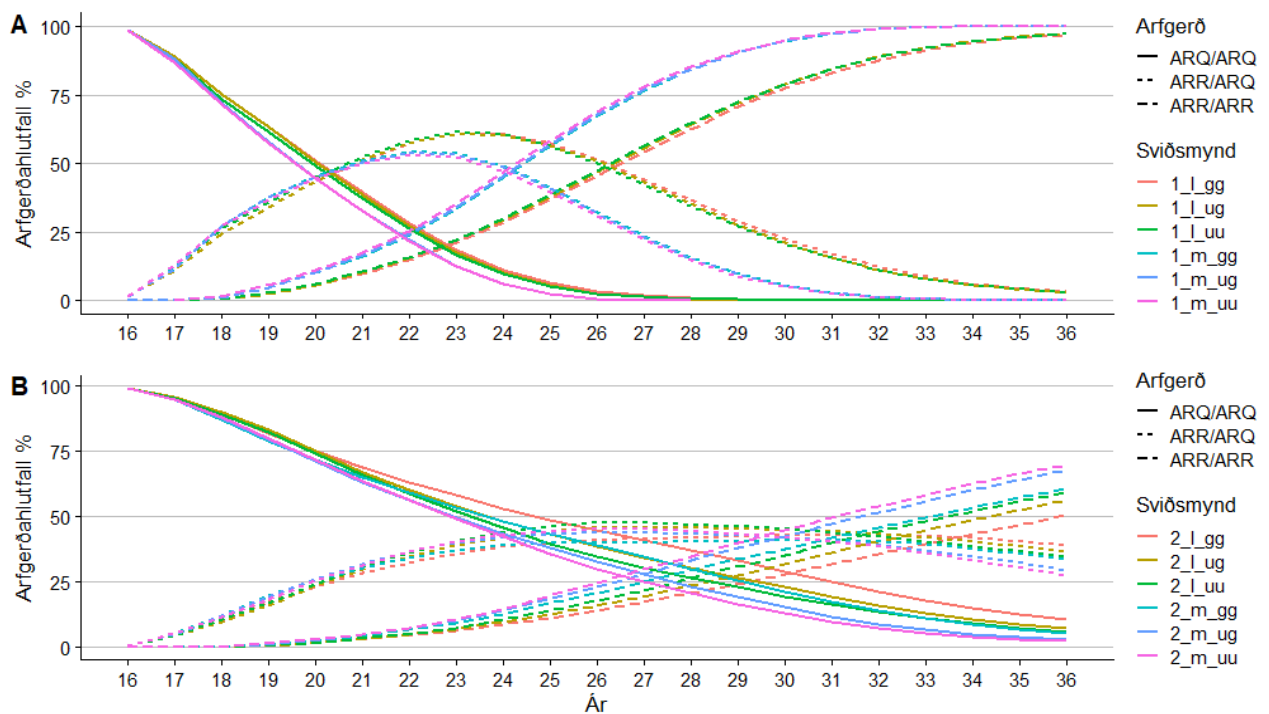
Tafla 4 – Fjöldi gripa sem eru arfgerðargreindir samtals á 20 árum og á því ári sem mest er arfgerðargreint miðað við mismunandi sviðsmyndir (Hámark), annarsvegar miðað við 130.000 skv. hermílikaninu og hinsvegar uppreiknað miðað við 350.000 ær. Kostnaður var reiknaður fyrir 350.000 áa stofn.

Sviðsmynd	130.000 ær		350.000 ær		Kostnaður*	
	Samtals	Hámark	Samtals	Hámark	Samtals	Hámark
2_m_gg	323.112	32.369	869.173	87.072	2.173 m.kr.	218 m.kr.
2_m_ug	340.137	32.840	914.968	88.340	2.287 m.kr.	221 m.kr.
2_m_uu	354.040	38.315	952.367	103.068	2.381 m.kr.	258 m.kr.
2_l_gg	104.793	11.209	281.894	30.152	705 m.kr.	75 m.kr.
2_l_ug	111.393	11.256	299.648	30.279	749 m.kr.	76 m.kr.
2_l_uu	118.571	15.599	318.956	41.961	797 m.kr.	105 m.kr.
1_m_gg	520.805	117.583	1.400.966	316.298	3.502 m.kr.	791 m.kr.
1_m_ug	515.343	116.884	1.386.272	314.418	3.466 m.kr.	786 m.kr.
1_m_uu	560.534	136.612	1.507.836	367.486	3.770 m.kr.	919 m.kr.
1_l_gg	263.435	48.053	708.640	129.263	1.772 m.kr.	323 m.kr.
1_l_ug	261.251	48.142	702.765	129.502	1.757 m.kr.	324 m.kr.
1_l_uu	283.081	63.279	761.488	170.222	1.904 m.kr.	426 m.kr.

*Miðað við 2.500 kr. á grip

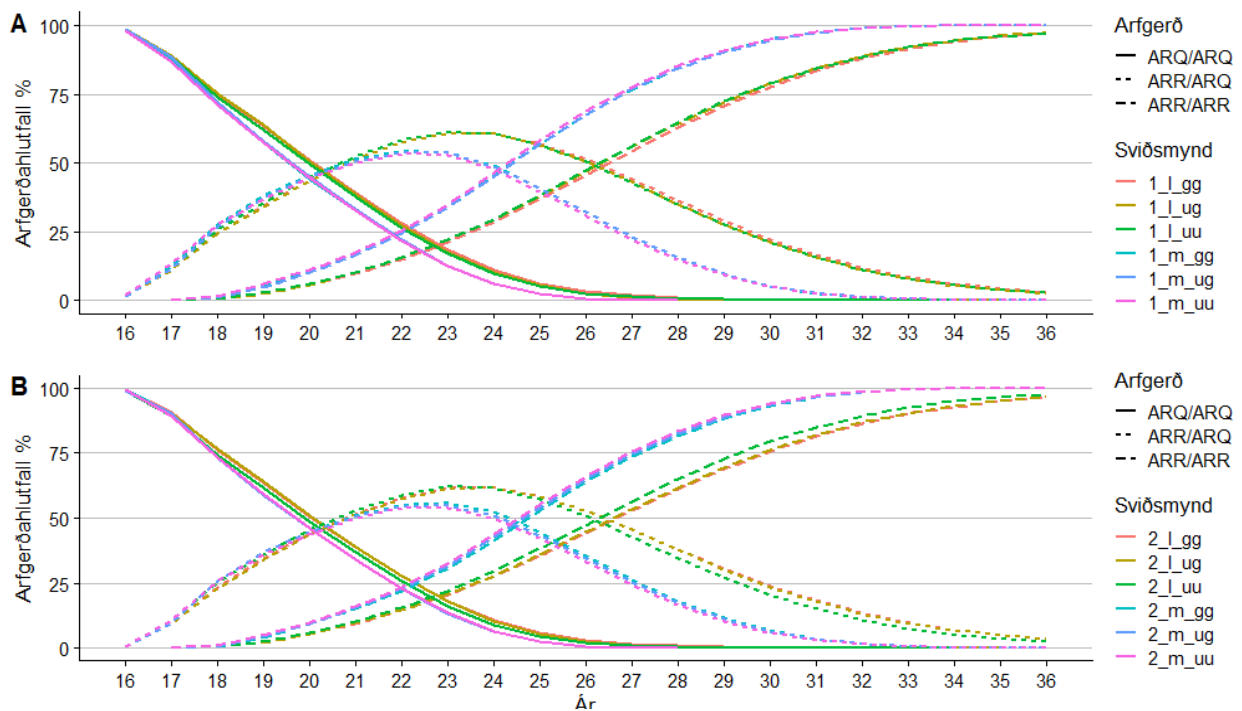
3.2 Arfgerð príonpróteingensins

Á mynd 2 sést þróun arfgerða í stofninum öllum á hverjum tíma (fyrir lifandi gripum hvert ár) frá því að riðumótstöðuræktunin hefst (ár 16) og næstu 20 ár. Allnokkur munur var á árangrinum eftir því hvort allur stofninn var ræktaður fyrir riðumótstöðu af fullum krafti eða minni áhersla var á sölusvæðunum. Eftir tuttugu ár er hlutfall arfhreinna ARR-gripa farið að nálgast 100% í 1-sviðsmyndunum en er aðeins á bilinu 50 til 70% á 2-sviðsmyndunum. Aftur á móti er fjöldi arfhreinna ARQ-kinda að nálgast núll í öllum sviðsmyndum. Innan 1-sviðsmyndanna er lítill munur á árangri; þó verður heldur meiri árangur í m-sviðsmyndunum, þ.e. þegar mikið er arfgerðargreint. Niðurstöður um arfgerðahlutföll voru mjög stöðugar á milli endurtekninga, staðalfrávik hlutfallanna var alltaf innan við 1 prósentustig.



Mynd 2 - Þróun arfgerðahlutfalla ærstofnsins á hverjum tíma fyrir A) leiðir þar sem sama áhersla er allsstaðar og B) mismunandi áherslur eru á sölusvæðum og riðusvæðum.

Á mynd 3 er þróun arfgerða á riðusvæðum skoðuð sérstaklega. Lítil munur var á 1 og 2 sviðsmyndunum á riðusvæðunum þar sem sama áherslan á riðumótstöðuræktun er á riðusvæðunum í báðum tilfellum. Helsti munurinn sem kom fram á sviðsmyndunum var að innleiðing verndandi arfgerða gekk aðeins hraðar þegar hærra hlutfall var arfgerðargreint (m). Í öllum sviðsmyndum voru um 75% af ærstofninum orðin arfhrein eða arfblendin fyrir ARR-samsætunni 6 árum eftir að val fyrir henni hefst. Fyrir riðusvæðin takmarkast hraði innleiðingar aðallega af endurnýjunarhraða ærstofnsins. Endurnýjuninni var haldið óbreyttri í öllum tilfellum og ærnar verða allt að því 10 ára gamlar þannig að full innleiðing getur ekki náðst á innan við 10 árum miðað við þessar forsendur. Í Viðauka II eru sambærilegar myndir fyrir þróunina á sölusvæðum (mynd 10).

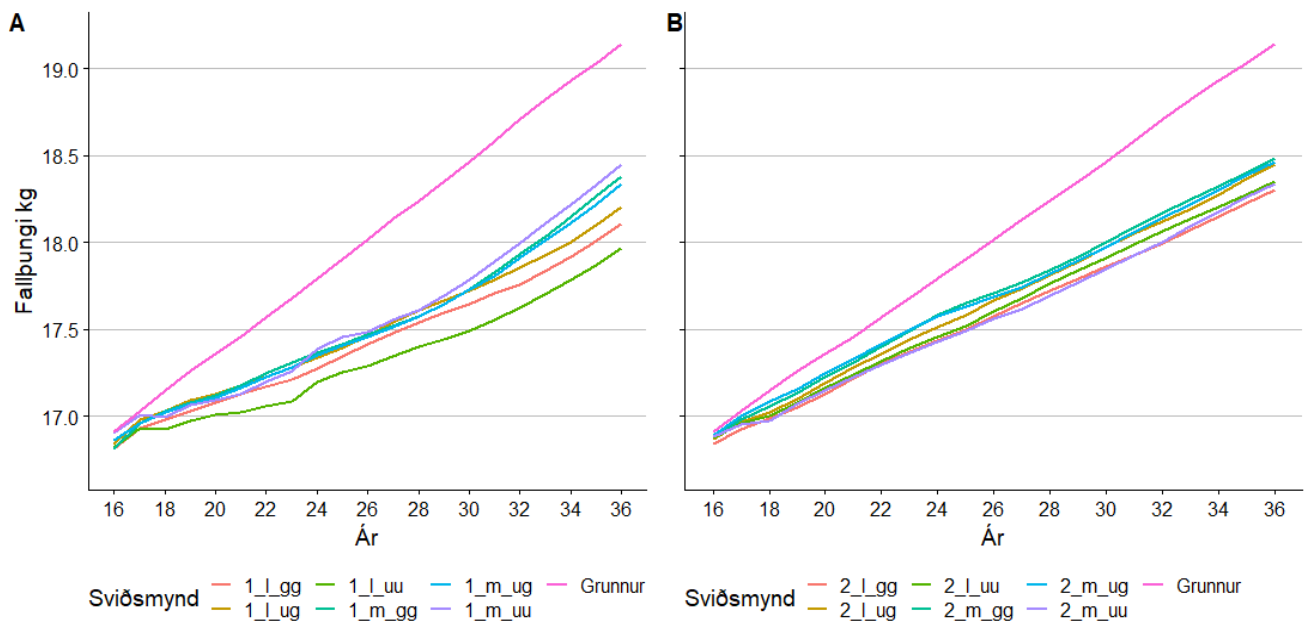


Mynd 3 - Þróun arfgerðahlutfalla ærstofnsins á riðusvæðum á hverjum tíma fyrir A) leiðir þar sem sama áhersla er allsstaðar og B) mismunandi áherslur eru á sölusvæðum og riðusvæðum

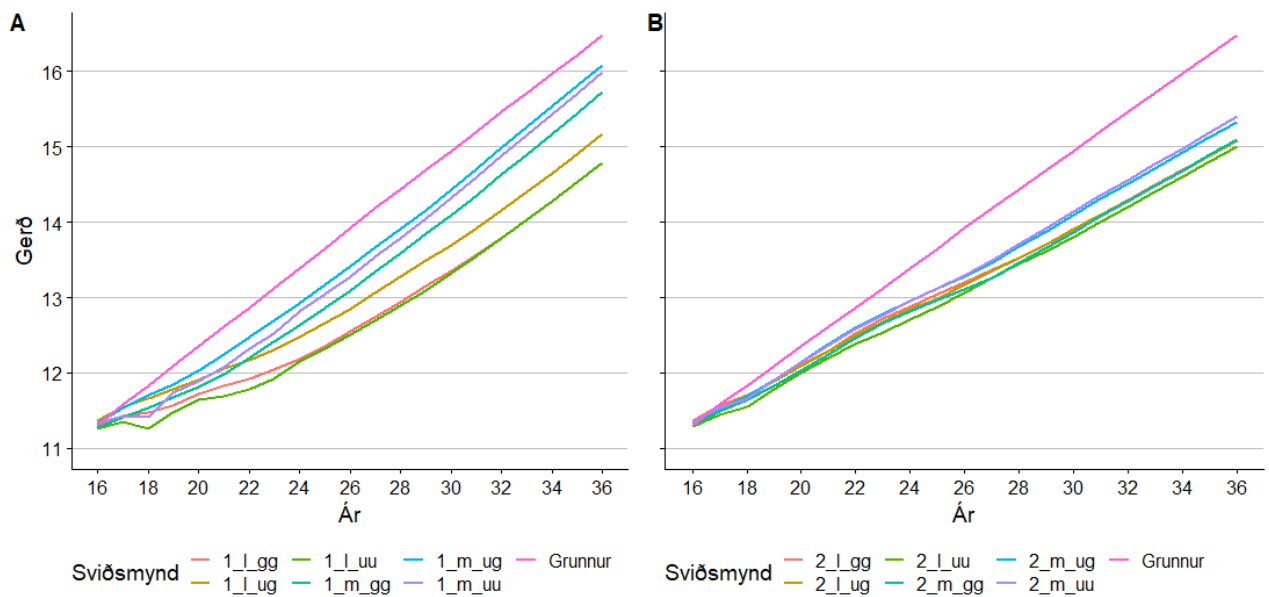
3.3 Erfðaframarir

Á myndum fjögur til sex má sjá þróun meðalkynbóttagildis fyrir framleiðslueiginleikana þrjá í stofninum miðað við mismunandi sviðsmyndir. Í öllum tilfellum dró riðumótstöðuræktunin úr erfðaframbör, samanborið við grunnsviðsmyndina og það er einkum áberandi fyrstu ár riðumótstöðuræktunarinnar. Almennt var meiri breytileiki á milli endurtekninga í mati á erfðaframbör en í öðrum þáttum sem við skoðuðum úr hermílkaninu. Vegna þessa breytileika þyrfti fleiri endurtekningar til að bera saman erfðaframbör fyrir sviðsmyndir sem liggja nærri hver annarri en stærri línurnar eru mjög skýrar.

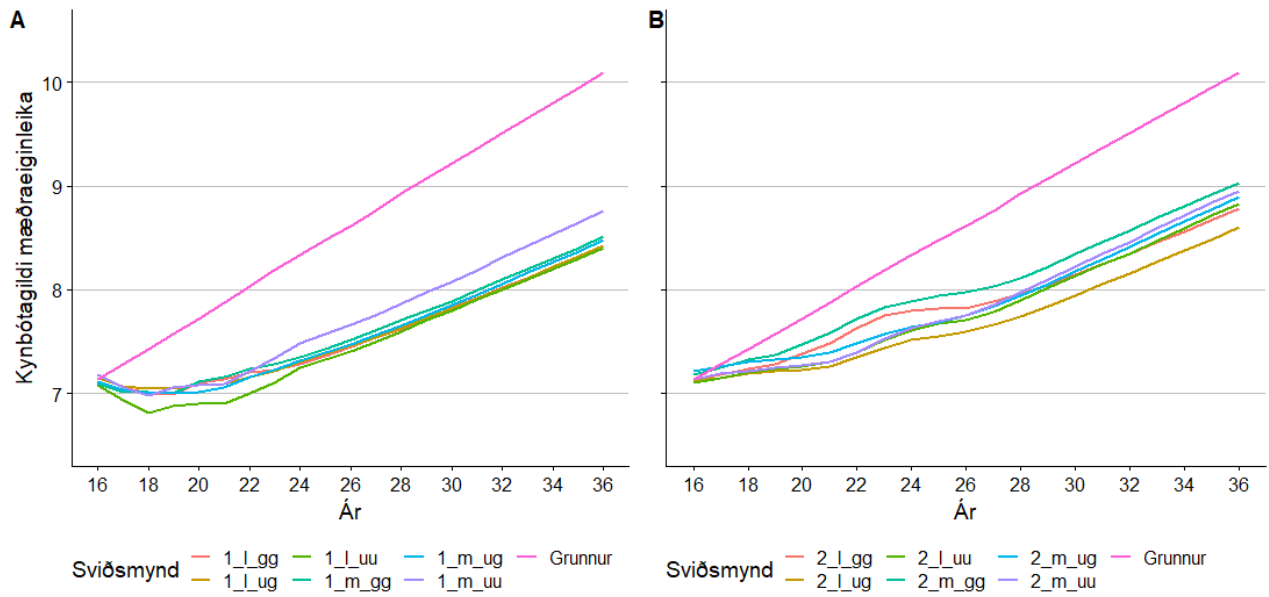
Riðumótstöðuræktunin hafði almennt heldur minni áhrif á erfðaframbör fyrir gerð en fyrir aðra eiginleika. Sviðsmyndir *1_m_ug* og *1_m_gg* raðast næst á eftir grunnræktuninni fyrir gerð. Fyrir mæðraeiginleika varð engin erfðaframbör fyrstu ár riðumótstöðuræktunar í *1*-sviðsmyndunum. Í viðauka II eru myndir þar sem þróun meðalkynbóttagildis er skipt eftir riðusvæðum og sölusvæðum (myndir 13 til 18).



Mynd 4 - Þróun meðalkynbótagildis fyrir fallþunga fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.



Mynd 5 - Þróun meðalkynbótagildis fyrir gerð fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.



Mynd 6 - Þróun meðalkynbótágildis fyrir mæðraeiginleika fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

Tafla 5 sýnir hlutfallsleg erfðafrámför á árum 16 til 36 fyrir sviðsmyndir

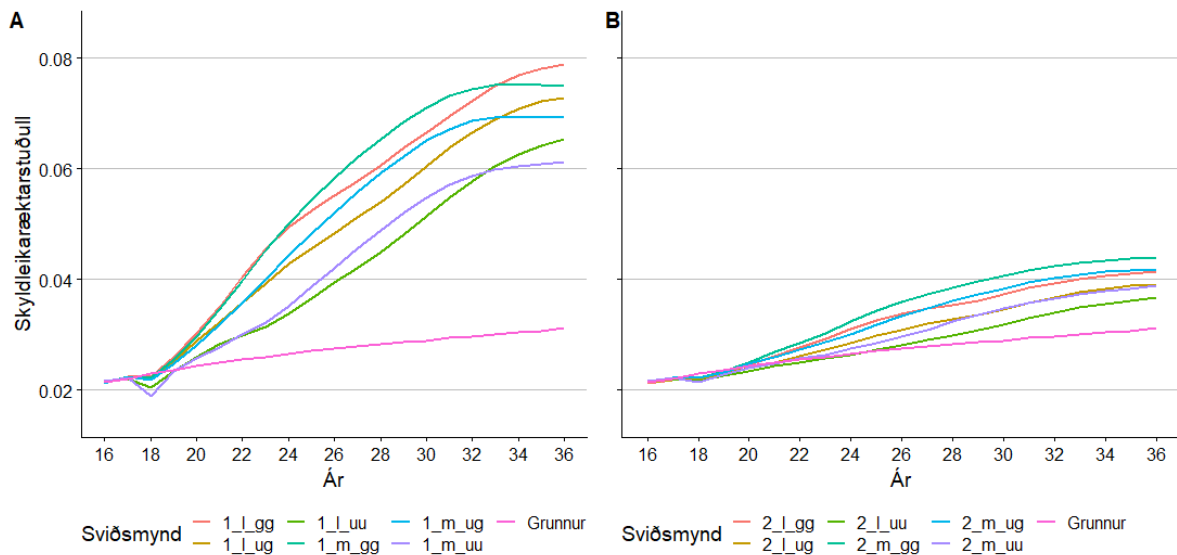
riðumótstöðuræktunar samanbornar við grunnræktun. Þar sést að fyrir mæðraeiginleika var erfðafrámför á þessu tímabili um helmingur þess sem hefðbundin ræktun skilar. Áhrifin voru minni fyrir lambaeiginleikana, á bilinu 50 til 68% fyrir fallþunga og 64 til 87% fyrir gerð. Þegar mikið er arfgerðargreint og allur stofninn undir er lítill samdráttur í erfðafrámför fyrir gerð en aftur á móti í meira lagi fyrir mæðraeiginleikana. Í 2-sviðsmyndum með miklar arfgerðargreiningar er mikil erfðafrámför í öllum eiginleikum.

Tafla 5 – Hlutfallsleg erfðaframbærni fyrir framleiðslueiginleika í riðumótstöðuræktunarsviðsmyndum samanborið við grunnræktunina á árunum 16 til 36.

Sviðsmynd	Fallþungi	Gerð	Mæðraeiginleiki
<i>2_m_gg</i>	68%	70%	59%
<i>2_m_ug</i>	67%	74%	54%
<i>2_m_uu</i>	62%	74%	58%
<i>2_l_gg</i>	62%	68%	53%
<i>2_l_ug</i>	67%	69%	47%
<i>2_l_uu</i>	63%	68%	55%
<i>1_m_gg</i>	67%	82%	46%
<i>1_m_ug</i>	63%	87%	44%
<i>1_m_uu</i>	66%	86%	51%
<i>1_l_gg</i>	55%	64%	40%
<i>1_l_ug</i>	58%	70%	41%
<i>1_l_uu</i>	50%	65%	43%

3.4 Skyldleikarækt og virk stofnstærð

Á mynd 7 má sjá hvernig meðalskyldleikaræktarstuðull stofnsins þróaðist með mismunandi sviðsmyndum. Allar sviðsmyndir riðumótstöðuræktunar leiddu til meiri skyldleikaræktar en hefðbundin ræktun. Munurinn var afgerandi meiri í *1*-sviðsmyndunum heldur en *2*-sviðsmyndunum. Jafnframt sést að *uu*-sviðsmyndirnar, þar sem hrútar voru endurnýjaðir hratt bæði á sæðingastöð og heima á búunum, leiddu til minni skyldleikaræktaraukningar en *ug*- og *gg*-svipmyndirnar, óháð öðrum breytum. Á síðustu árum tímabilsins sem við hermdum var farið að draga verulega úr skyldleikaræktaraukningunni í mörgum sviðsmyndum. Þessi minnkandi skyldleikaræktaraukning er sérstaklega áberandi í *1_m_gg*-, *1_m_ug*-, og *1_m_uu*-sviðsmyndunum, en sú breyting kom í kjölfar mikillar skyldleikaræktaraukningar árin áður. Í viðauka II eru myndir sem sýna þróun skyldleikaræktarstuðla fyrir riðusvæði og sölusvæði aðskilin (myndir 11 til 12).

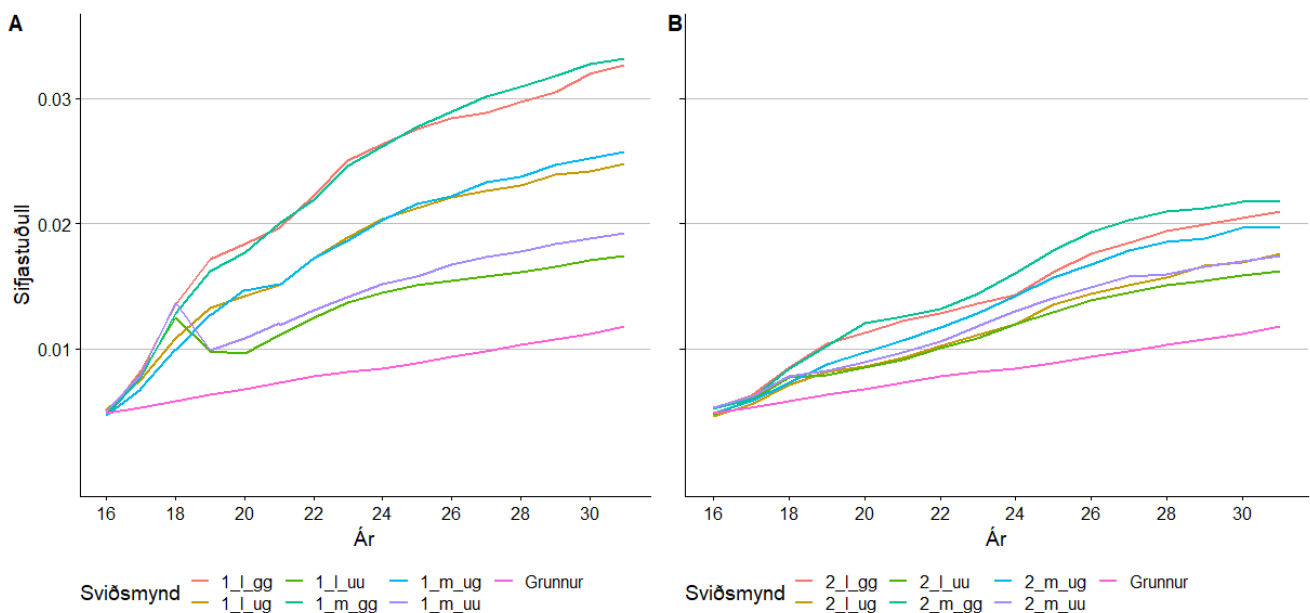


Mynd 7 - Þróun meðalskyldleikaræktarstuðuls í stofninum fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

Tafla 6 sýnir hækkun skyldleikaræktarstuðuls á ári og á kynslóð fyrir hverja sviðsmynd. Niðurstöðurnar sýna glögg mun meiri skyldleikaræktaraukningu í riðumótstöðuræktun en í grunnræktuninni. Samt sem áður voru bara tvær sviðsmyndir, *1_m_gg* og *1_l_gg*, þar sem aukning skyldleikaræktar á kynslóð var meiri en 1%. Til viðbótar tölum um skyldleikarækt eru upplýsingar um árlega hækkun á meðalsifjastuðli gripa innan árgangs og virk stofnstærð sýndar í töflu 5. Þó að þörun hafi verið af handahófi innan búa var hún það alls ekki í stofninum í heild þar sem hann skiptist í hjarðir og genaflæði á milli hjarða einskorðast við sæðingar. Árleg hækkun meðalsifjastuðuls var minni en aukning meðalskyldleikaræktarstuðuls í öllum tilfellum. Virk stofnstærð reiknuð út frá aukningu meðalsifjastuðuls hermda stofnsins var 342 fyrir grunnræktunina. Þrátt fyrir að riðumótstöðuræktunin hafi minnkað virka stofnstærð verulega var hún í öllum tilfellum yfir 50 sem er oft miðað við sem algert lágmark fyrir búfjárstofna (FAO, 1998). Minnsta virka stofnstærð var 86 og 93 fyrir *1_m_gg* og *1_l_gg* sviðsmyndirnar. Samkvæmt töflu 6 var mesta virka stofnstærðin fyrir utan grunnræktunina í *1_l_uu* sviðsmyndinni. Aftur á móti sést á mynd 8 að meðalsifjastuðull var minni á síðustu árum hermunarinnar í sviðsmynd *2_l_uu*. Jafnframt sést að áberandi toppur var í meðalsifjastuðli á ári 18 í *1_m_uu* og *1_l_uu* sem hafði áhrif á matið á aukningu meðalsifjastuðuls sem aðhvarfslínu, og þar með matið á virkri stofnstærð. Virk stofnstærð reyndist meiri og aukning skyldleikaræktar minni með því að fara ekki í riðumótstöðuræktun alstaðar af fullum krafti (2 sviðsmyndirnar) nema í *uu* sviðsmyndunum. Jafnframt sýna niðurstöðurnar að hraðari endurnýjun hrúta jók virka stofnstærð, og þau áhrif eru sérstaklega greinileg í *l* sviðsmyndunum.

Tafla 6 - Meðalaukning skyldleikaræktarstuðuls á ári ($\Delta F/\text{ár}$), meðalaukning skyldleikaræktarstuðuls á kynslóð fyrir ár 16 til 36 ($\Delta F/k.sl.$), meðalaukning sifjastuðuls á ári fyrir ár 16 til 31 ($\Delta f/\text{ári}$), meðalaukning sifjastuðuls á kynslóð fyrir ár 16 til 31 ($\Delta f/k.sl.$) og virk stofnstærð fyrir ár 16 til 31 (N_e).

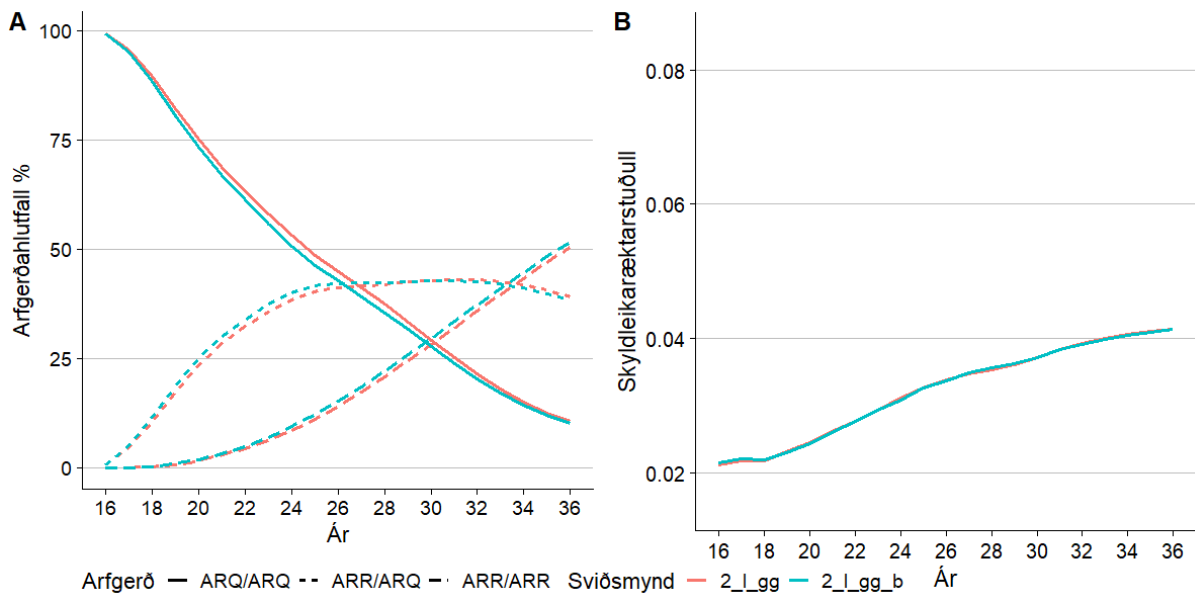
Sviðsmynd	$\Delta F/\text{ár}$ (%)	$\Delta F/k.sl.$ (%)	$\Delta f/\text{ár}$ (%)	$\Delta f/k.sl.$ (%)	N_e \pm staðalskekkja
Grunnur	0,047	0,153	0,045	0,146	342 \pm 4
2_m_gg	0,133	0,442	0,119	0,389	129 \pm 4
2_m_ug	0,121	0,394	0,107	0,344	148 \pm 9
2_m_uu	0,101	0,325	0,085	0,271	186 \pm 9
2_l_gg	0,116	0,383	0,107	0,348	149 \pm 14
2_l_ug	0,102	0,331	0,089	0,286	178 \pm 12
2_l_uu	0,085	0,273	0,078	0,248	203 \pm 9
1_m_gg	0,338	1,080	0,187	0,595	86 \pm 7
1_m_ug	0,304	0,962	0,139	0,438	115 \pm 4
1_m_uu	0,253	0,773	0,083	0,250	200 \pm 4
1_l_gg	0,337	1,028	0,175	0,555	93 \pm 9
1_l_ug	0,276	0,875	0,127	0,399	126 \pm 5
1_l_uu	0,257	0,789	0,072	0,217	232 \pm 10



Mynd 8 - Þróun meðalsifjastuðuls gripa eftir fæðingarárum fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

3.5 Aukasviðsmyndir

Mynd 9 sýnir þróun arfgerða og skyldleikaræktar á milli 2_l_gg og 2_l_gg_b. Enginn munur var á skyldleikarækt á milli þessara leiða en 2_l_gg_b gefur ögn hraðari innleiðingu ARR og er munurinn á arfgerðahlutföllum marktækur sum árin. Ekki var hægt að greina mun á erfðafrámför á milli þessara leiða með 5 endurtekningum vegna þessa að staðalskekkja er meiri en munur á milli leiða. Virk stofnstærð reiknuð út frá meðalskyldleika var 140 fyrir leið 2_l_gg_b, sem er ekki marktækt, frábrugðið niðurstöðunum fyrir 2_l_gg (149).



Mynd 9 - Þróun arfgerða (A) og þróun skyldleikaræktar (B) í sviðsmynd 2_l_gg og breyttri útgáfu af sviðsmynd 2_l_gg þar sem arfhreinir ARR hrútar eru teknir inn á stöð ári fyrr en í öðrum sviðsmyndum (2_l_gg_b).

4 Umræður

Okkar niðurstöður sýna að þrátt fyrir hverfandi lága tíðni ARR-samsættunnar í upphafi er hægt að innleiða samsættuna í allan stofninn á innan við 20 árum. Aftur á móti nemur kostnaður við arfgerðargreiningar samkvæmt þeim sviðsmyndum sem við skoðuðum frá 700 milljónum næstu 20 ár og allt upp í 3,7 milljarða, með þeim forsendum að hvert sýni kosti 2.500 kr. Jafnframt hefur val fyrir riðumótstöðu neikvæð áhrif á framfarir í öðrum eiginleikum og neikvæð áhrif á þróun skyldleikaræktar og virka stofnstærð í stofninum.

4.1 Áhrifaþættir

Eins og við var að búast gengur innleiðing verndandi arfgerða í stofninn í heild hraðar ef valið fer fram af miklum krafti jafnt á riðusvæðum og öðrum svæðum (mynd 2). Aftur á móti benda niðurstöðurnar ekki til þess að það hafi áhrif á hraða innleiðingar á riðusvæðunum hvor leiðin er farin á sölusvæðum. Þegar erfðaframbörin er skoðuð yfir allt 20 ára tímabilið er lítil munur á 2- og 1-sviðsmyndunum, áhrifin færast aðallega til í tíma (myndir 4 til 6). Aftur á móti er mikill munur á skyldleikaræktinni eftir því hvor leiðin er farin (mynd 7).

Þær sviðsmyndir sem við skoðum hér ganga skemur í upphafi en flestar riðumótstöðuræktunaráætlanir Evrópusambandsins (EFSA, 2014; Roden o.fl., 2006), að því leyti að ekki er farið strax í notkun arfhreinna hrúta heldur er hlutfall hrúta í notkun sem bera ARR, fyrst arfblendinna og svo arfhreinna, aukið í skrefum. Ástæðan fyrir þeirri nálgun er í fyrsta lagi að framboð á slíkum hrútum er takmarkað í upphafi, og í öðru lagi að geta valið á milli hrúta að einhverju marki. Á móti kemur að hér á landi er lítil lagskipting stofnsins í kynbótahjarðir og framleiðsluhjarðir. Sums staðar í Evrópu var einungis miðað við að stjórna hrútanotkun í kynbótahjörðum sem síðan selja gripi til framleiðsluhjarðanna (EFSA, 2014). Valið reyndist aftur á móti árangursríkara þar sem allar hjarðir notuðu arfhreina ARR-hrúta, svo sem á Kýpur þar sem minni lagskipting er til staðar, og í Hollandi þar sem farið var í verkefnið af meiri þunga (EFSA, 2014).

Samanburður á sviðsmyndum með lítilli og mikilli arfgerðargreiningu (töflur 9 og 10 í Viðauka I sýna hlutföll arfgreindra lamba) bendir til þess að aukinn fjöldi greininga geti flýtt lítillaga fyrir innleiðingu verndandi arfgerða (myndir 2 og 3) og aukið erfðaframbör (tafla 5). Aftur á móti sjást lítil áhrif á þróun skyldleikaræktar og arfgerðagreiningarnar sem *m*-sviðsmyndirnar gera ráð fyrir eru óraunhæfar vegna kostnaðar. Miðað við þessar niðurstöður er ekki mikið að græða á mjög umfangsmiklum arfgerðargreiningum svo sem að greina gimbrar mörg ár fram í tímann. Sem dæmi kostuðu arfgerðagreiningar í sviðsmyndum 2_

u.þ.b. 1,5 milljarði meira en í sviðsmyndum 2_1 yfir 20 ára tímabil, uppreiknað í 350.000 áa stofn (tafla 4).

Það hvort hrútar voru aðeins notaðir í eitt ár eða allt að þrjú ár, bæði heima á búum og á sæðingastöð, hafði hverfandi áhrif á hraða innleiðingar ARR og erfðaframbör. Sviðsmyndir merktar *uu* kröfðust aftur á móti heldur meiri arfgerðargreininga, en drógu úr skyldleikarækt og juku virka stofnstærð. Þessar niðurstöður sýna að takmörk á notkun hvers ásetts hrúts er mjög virk leið til draga úr neikvæðum áhrifum riðumótstöðuræktunar án þess að hægja á árangri.

4.2 Skyldleikarækt og virk stofnstærð

Neikvæð áhrif úrvals fyrir riðumótstöðu á skyldleikarækt eru ekki í samræmi við niðurstöður Man o.fl. (2007) sem bentu til frekar minnkaðrar skyldleikaræktar við val fyrir prionpróteinarfgerðum samfara vali fyrir framleiðslueiginleikum. Ástæðan fyrir því gæti legið í mun lægri upphafstíðni ARR í okkar rannsókn. Jafnframt eru framleiðslueiginleikarnir sem við völdum fyrir fleiri. Þrátt fyrir aukna skyldleikarækt við val fyrir ARR benda niðurstöður okkar ekki til að þær sviðsmyndir sem voru skoðaðar leiði til þess að virk stofnstærð fari niður fyrir hættumörk. Fyrir sauðfjárkyn með litla stofnstærð bentu niðurstöður Windig o.fl. (2004) til að ef strax í upphafi riðumótstöðuræktunar væri gerð krafa um að nota eingöngu arfhreina ARR-hrúta gæti lítil virk stofnstærð sett stofninn í hættu. Allar sviðsmyndir sem við skoðuðum byrja því að nota arfblendna hrúta fyrstu árin, enda ekki framboð af arfhreinum gripum strax.

Virk stofnstærð í grunnræktarsviðsmyndinni byggð á meðalsifjastuðli var 342 (tafla 6). Þetta er nokkuð meiri virk stofnstærð en raungögn úr Fjávís benda til (Egill Gautason, óbirtar niðurstöður). Þetta gæti verið vegna minni hreyfanleika erfðaefnis á milli búa í hermuninni en í raunheimum, til dæmis vegna þess að ekki er gert ráð fyrir flutningi lifandi gripa á milli hjarða. Annað atriði sem gæti haft áhrif á þessar stærðir er skipulag hrútanotkunar. Það sem við miðuðum við sem venjulega hrútanotkun miðar við slembipörun, jafna notkun hrúta og að helmingur heimahrúta í notkun væru lambhrútar. Trúlega er nokkur hluti búa sem notar einstaka hrúta mun meira en þetta.

Í ljósi þess möguleika að hermunin ofmeti virka stofnstærð nokkuð, er rétt að hafa nokkur öryggismörk á virkri stofnstærð við val á leiðum byggðum á niðurstöðum þessa verkefnis. Ef matið á virkri stofnstærð fyrir sviðsmyndirnar er lækkað hlutfallslega til samræmis við muninn á grunnsviðsmyndinni og raunmati verður lágsta gildið á virkri stofnstærð (fyrir

I_m_gg) 51 í stað 86. Aðrar sviðsmyndir sýndu hærri virka stofnstærð en það og því yfir viðmiðum FAO.

4.3 Töpuð erfðaframbör

Allar sviðsmyndir riðumótstöðuræktunar leiddu til minni erfðaframbora en grunnræktunin (tafla 5 og myndir 4 til 6). Þar sem virkt kynbótastarf er í gangi í íslenska sauðfjárstofninum sem miðar að því að auka verðmæti framleiðslunnar og gera hana hagkvæmari, þýðir minnkuð erfðaframbör tap fyrir greinina. Ekki hefur verið gerð ýtarleg greining á hagrænum ávinningi kynbótastarfsins í íslenskri sauðfjárrækt. Gróflega má þó áætla hagræn áhrif kynbóta fyrir fallþunga og kjötmat út frá metinni erfðaframbör og verðskrá sláturhúsa. Samkvæmt slíku mati byggðu á verðskrá frá haustinu 2022, er árlegur ávinningur vegna beinna áhrif á fallþunga um 47 milljónir, mæðraáhrif á fallþunga um 22 milljónir og áhrif vals fyrir gerð um 12,5 milljónir¹. Ef við skoðum þessar tölur í samhengi við hlutfallslegt tap á erfðaframbör í töflu 5 fyrir *2_lug*-sviðsmyndina er tapaður ágóði upp á 618 milljónir á 20 árum. Stærðargráða þessa taps er mjög svipuð fyrir aðrar sviðsmyndir.

4.4 Takmarkanir

Þrátt fyrir að við höfum leitast við að láta hermílíkanið líkja eftir stofnbyggingu íslenska sauðfjárstofnsins þurfti að einfalda ýmislegt.

Í fyrsta lagi var ekki horft til skiptingar stofnsins í hyrnt og kollótt fé. Fyrstu kindur sem fundust með verndandi arfgerðir voru kollóttar og þau sem leggja áherslu á að vera með hyrnt fé gætu verið hikandi að nota kollótta hrúta. Við teljum þó að þessi einföldun hafi lítil áhrif á niðurstöðurnar þar sem strax 2023 eru fæddir hyrindir hrútar sem bera ARR-arfgerðina.

Í öðru lagi gera þær sviðsmyndir sem voru skoðaðar hér ekki ráð fyrir líflambasölu. Aftur á móti gerðum við ráð fyrir að allir bæir notuðu sæðingar. Strax haustið 2022 voru hrútar sem bera ARR-arfgerðir fluttir inn á riðusvæði og veittar hafa verið undanþágur frá reglum varðandi flutning gripa sem bera verndandi arfgerðir fyrir haustið 2023. Þessir lambaflutningar eru líklegir til að flýta innleiðingu verndandi arfgerða á riðusvæðum eitthvað umfram það sem niðurstöður þessa verkefnis gefa til kynna. Almennari notkun sæðinga í hermílíkaninu gæti unnið gegn þessu að einhverju marki. Í líkaninu voru 10-15% áa í öllum hjörðum sæddar ár hvert, en í raunstofninum nota ekki öll bú sæðingar.

¹ Bein áhrif fallþunga er mat á vaxargetu lambanna sjálfra. Mæðraáhrif fallþunga er mat á afurðasemi áa og getu þeirra til að skila af sér vænum lömbum.

Í þriðja lagi gerði hermilíkanið ráð fyrir mjög skipulögðu og markvissu ræktunarstarfi og vali fyrir aðeins þremur eiginleikum. Í reynd er aftur á móti mjög misjafnt hvernig staðið er að vali á ásetningslömbum á milli búna og mun fleiri atriði en þungi, gerð og mæðraeiginleikar skipta þar máli. Þannig er erfðaframingin í þessum eiginleikum ofmetin í öllum sviðsmyndum, en niðurstöðurnar ættu þó að gefa glögga mynd af muninum á milli sviðsmynda.

Í fjórða lagi var gert ráð fyrir vali eftir svipgerðum fyrir framleiðslueiginleika sem í reynd væru valdir eftir kynbótamati. Val eftir kynbótamati sem byggir á ættartölu getur ýtt undir skyldleikarækt (Mrode, 2014) og því gæti þessi einföldun valdið einhverju vanmati á skyldleikarækt. Fyrri rannsókn á kynbótaskipulagi fyrir íslenska sauðfjárstofninn (Bjarnason o.fl., 2020), þar sem einkum var horft til mæðraeiginleika, byggði valið á kynbótamati með ættartölu (BLUP mati), og var sú rannsókn því fullkonnari að þessu leyti. Ef horft er til vals fyrir mæðraeiginleikum í hrútunum er þetta sérstaklega mikilvægt þar sem allt val á ungum gripum hlýtur að vera byggt á ætterni. Í uppsetningu okkar hermilíkans var lítil áhersla á val fyrir mæðraeiginleikum inni á búum en aftur á móti mikil áhersla við val inn á sæðingastöð þegar upplýsingar um dætur ættu að vera til staðar.

Engin af þeim sviðsmyndum sem skoðaðar voru í þessari rannsókn gerir ráð fyrir því að endurnýjun ærstofnsins á búunum sé flýtt umfram venjulega endurnýjun. Í greinargerð Landbúnaðarháskólans fyrir Matvælastofnun (Jón Hjalti Eiríksson og Egill Gautason, 2023) er miðað við að bændur á bæjum á fyrstu forgangssvæðum, þar sem riða hefur komið upp nýlega, gætu viljað skera meira úr stofninum hjá sér og auka ásetning til að flýta fyrir innleiðingu verndandi arfgerða. Slíkar aðgerðir myndu flýta því að arfhreinar ARQ-ær hyrfu af riðusvæðum en ættu annars ekki að hafa mikil áhrif á niðurstöður þessa verkefnis í heild.

Við gerðum ráð fyrir að ætternisskráning væri alltaf rétt og að á það sé treyst til að ákvarða arfgerðir afkvæma arfhreinna foreldra. Í reynd væri rétt að arfgerðargreina mikilvæga gripi svo sem sæðingastöðvahrúta þrátt fyrir að áætla megi arfgerðina eftir arfgerð foreldra. Þetta veldur einhverri fjölgun greininga en ekki verulegri í samanburði við þau þúsund sem þarf að greina.

Allar greiningar á skyldleikarækt og skyldleika voru á grundvelli ættartölu. Þar sem valið er fyrir einu geni má ætla að áhrifin á litningana verði misjöfn og litningur 13, þar sem PRNP-genið er, gæti tapað erfðabreytileika frekar en aðrir hlutar erfðamengisins (Palhiere et al., 2008). Skoðun á áhrifum riðumótstöðuræktunar með aðferðum sem byggja á erfðamengi kindanna væri áhugaverð og gagnleg viðbót en rúmast ekki innan þessa verkefnis.

Í þessari rannsókn var aðeins litið til eins verndandi breytileika, ARR-samsætunnar. Rannsóknaniðurstöður benda til að fleiri arfgerðir en þær sem byggja á ARR-samsætunni geti veitt að minnsta kosti einhverja vernd gagnvart riðusmiti (Goldmann, 2008; Thorgeirsdóttir o.fl., 1999; Vaccari o.fl., 2009). Séu fleiri samsætur álitnar verndandi stækkar hópur upphafsgripa breytileikanna, sem dregur úr aukningu skyldleikaræktar og tapi erfðaframbara samfara vali fyrir verndandi arfgerðum. Aftur á móti breytast forsendur fyrir þörf á arfgerðargreininum við það og gæti hún orðið meiri ef valið er fyrir fleiri samsætum.

4.5 Hagnýting og frekari rannsóknir

Arfgerðargreiningar á því bili sem *2_l*-sviðsmyndirnar gerðu ráð fyrir eru vel gerlegar og skila góðum árangri að flestu leyti. Þó *gg*-sviðsmyndirnar leiði til ásættanlegrar aukningar skyldleikaræktar er greinilegt að hraðari endurnýjun hrúta er virk leið til að koma í veg fyrir mikla hækkun skyldleikaræktarstuðuls og meðalsifjastuðuls. Því teljum við rétt að hvetja til þess að hrútar með verndandi arfgerðir séu hvorki notaðir mikið né í mörg ár, einkum þar sem farið er hratt í innleiðingu verndandi arfgerða.

Ákvörðun hlutfalla lamba sem voru greind á hverju ári við uppsetningu sviðsmyndanna (*l* og *m*) var ekki byggð á miklum rannsóknum. Nær örugglega er hægt að finna önnur hlutföll arfgerðargreindra hrút- eða gimbrarlamba fyrir ákveðin ár sem gefa betri árangur eða minnka greiningarþörf. Eins byggir uppsetning sæðingastöðvarinnar, þ.e. fjöldi hrúta af hvaða arfgerð, ekki á mikilli rannsóknarvinnu og má bæta til að hámarka árangur. Frekari rannsóknir gætu byggt á breytingum á sæðingastöðva-, ásetnings- og arfgerðargreiningaáætlunum í *2_l*-sviðmyndunum og miðað að því að bæta nýtingu arfgerðargreininga og hraða innleiðingu á sölusvæðum. Aukasviðsmyndin (*2_l_gg_b*) sem var skoðuð er dæmi um slíka skoðun þar sem einu atriði var breytt. Niðurstöður úr þeirri skoðun bentu til að breyting á inntöku á sæðingastöð, þó að hún yrði snemma í innleiðingarferlinu, hefði ekki afgerandi áhrif á skyldleikarækt eða erfðaframbör.

Sú grunnvinna sem unnin var í þessu verkefni getur nýst vel fyrir frekari rannsóknir á kynbótaskipulagi fyrir íslenska sauðfjárstofninn. Grunnræktunin líkir af nokkurri nákvæmni eftir stofnbyggingunni og kynbótaskipulaginu eins og það er í dag. Það gefur möguleika á því að rannsaka breytingar á skipulaginu, hvort sem þær tengjast ræktun fyrir riðumótstöðu eða öðru, án þess að setja upp hermilíkan fyrir stofninn frá grunni.

5 Ályktanir

Niðurstöður þessa verkefnis sýna að þrátt fyrir lága upphafstíðni tíðni ARR-samsættunnar er hægt að innleiða samsættuna í allan íslenska sauðfjárstofninn á innan við 20 árum og á riðusvæðum á innan við 10 árum. Þó riðumótstöðuræktunin hafi neikvæð áhrif á skyldleikarækt er þetta hægt án þess að skyldleikarækt fari yfir hættumörk eða virk stofnstærð fari undir hættumörk. Þrátt fyrir það er rétt að hvetja bændur og forsvarsmenn sæðingastöðvanna til að nota ekki sömu ARR-hrútana mikið fyrstu ár innleiðingarinnar og helst skipta þeim út árlega, enda sýna niðurstöður hermílkansins að notkun lambhrúta eingöngu eykur virka stofnstærð verulega.

Arfgerðargreina þarf upp í tugi þúsunda lamba á ári til að ná þessum árangri en greiningarþörfin er þó vel innan viðráðanlegra marka. Mjög umfangsmiklar arfgerðargreiningar, svo sem mikil greining gimbrarlamba til lengri tíma, skilar litlum viðbótarárangri, miðað við kostnað. Val fyrir riðumótstöðu hefur neikvæð áhrif á framfarir í öðrum eiginleikum á meðan verið er að innleiða ARR en hvaða leið er farin við riðumótstöðuræktunina hefur ekki mikil áhrif erfðaframfarirnar.

6 Þakkir

Þróunarsjóði sauðfjárræktar er þakkaður fjárhagslegur stuðningur við verkefnið.

7 Heimildir

- Arnold, M. E., & Rajanayagam, B. (2020). Will there be any more classical scrapie cases in sheep in Great Britain? A modelling study to predict future cases. *Epidemiology and Infection*, *148*, e190. <https://doi.org/10.1017/S0950268820001855>
- Bjarnason, E. I., Eikje, L. S., & Klemetsdal, G. (2020). Stochastic simulation of sheep breeding schemes for Iceland, with a focus on ewe trait improvement. *Icelandic Agricultural Sciences*, *33*, 25–33. <https://doi.org/10.16886/IAS.2020.03>
- Coster, A. (2022). pedigree: pedigree functions. <https://cran.r-project.org/web/packages/pedigree/index.html>
- EFSA. (2014). Scientific Opinion on the scrapie situation in the EU after 10 years of monitoring and control in sheep and goats. *EFSA Journal*, *12*(7), 3781. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2014.3781>
- EFSA. (2022). The European Union summary report on surveillance for the presence of transmissible spongiform encephalopathies (TSE) in 2021. *EFSA Journal*, *20*(11), e07655. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2022.7655>
- Eypór Einarsson, Gesine Lühken, Karólína Elísabetardóttir, Stefanía Þorgeirsdóttir, & Vilhjálmur Svansson. (2022). *Verndandi arfgerðin ARR fundin*. Ráðgjafarmiðstöð landbúnaðarins. <https://www.rml.is/is/starfsemi/frettir/verndandi-arfgerdin-arr-fundin>
- FAO. (1998). *Secondary guidelines for Development of National Farm Animal Genetic Resources Management Plans, Management of small populations at risk* (p. 210). FAO. <https://www.fao.org/3/w9361e/w9361e.pdf>
- Gaynor, R. C., Gorjanc, G., & Hickey, J. M. (2021). AlphaSimR: An R package for breeding program simulations. *G3 Genes/Genomes/Genetics*, *11*(2), jkaa017. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkaa017>
- Goldmann, W. (2008). PrP genetics in ruminant transmissible spongiform encephalopathies. *Veterinary Research*, *39*(4), 1–14. <https://doi.org/10.1051/vetres:2008010>
- Gubbins, S., & Roden, J. A. (2006). Breeding programmes for TSE resistance in British sheep: II. Assessing the impact on the prevalence and incidence of scrapie. *Preventive Veterinary Medicine*, *73*(1), 17–31. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2005.08.001>

- Jón Hjalti Eiríksson og Egill Gautason (2023). Greinargerð um möguleika á ræktun fyrir riðuónæmi. Landbúnaðarháskóli Íslands, Reykjavík.
- Man, W.-Y. N., Lewis, R. M., Boulton, K., & Villanueva, B. (2007). Predicting the consequences of selecting on PrP genotypes on PrP frequencies, performance and inbreeding in commercial meat sheep populations. *Genetics Selection Evolution*, 39(6), 711. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-39-6-711>
- Manfredi, E., Barbieri, M., Fournet, F., & Elsen, J. M. (1998). A dynamic deterministic model to evaluate breeding strategies under mixed inheritance. *Genetics Selection Evolution*, 30(2), 127. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-30-2-127>
- Matvælastofnun (2023). Riðuveiki 2003-2023. <https://www.mast.is/static/files/listar/listiriduveiki2003-2023.pdf>
- Mrode, R. A. (2014). *Linear models for the prediction of animal breeding values* (3ja útgáfa.). CABI.
- Palhiere, I., Brochard, M., Moazami-Goudarzi, K., Laloeë, D., Amigues, Y., Bed'hom, B., Neuts, E., Leymarie, C., Pantano, T., Cribiu, E. P., Bibé, B., & Verrier, E. (2008). Impact of strong selection for the PrP major gene on genetic variability of four French sheep breeds. *Genetics, Selection, Evolution*, 40(6), 663–680. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-40-6-663>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reglugerð um útrýmingu á riðuveiki og bætur vegna niðurskurðar. Nr. 651/2001.*
- Roden, J. A., Nieuwhof, G. J., Bishop, S. C., Jones, D. A., Haresign, W., & Gubbins, S. (2006). Breeding programmes for TSE resistance in British sheep: I. Assessing the impact on prion protein (PrP) genotype frequencies. *Preventive Veterinary Medicine*, 73(1), 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2005.08.002>
- Selle, M. L., Steinsland, I., Powell, O., Hickey, J. M., & Gorjanc, G. (2020). Spatial modelling improves genetic evaluation in smallholder breeding programs. *Genetics, Selection, Evolution : GSE*, 52, 69. <https://doi.org/10.1186/s12711-020-00588-w>
- Sheep: TSE surveillance statistics.* GOV.UK. <https://www.gov.uk/government/publications/sheep-tse-surveillance-statistics>

- Thorgeirsdottir, S., Sigurdarson, S., Thorisson, H. M., Georgsson, G., & Palsdottir, A. (1999). PrP gene polymorphism and natural scrapie in Icelandic sheep. *Journal of General Virology*, *80*(9), 2527–2534. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-80-9-2527>
- Vaccari, G., Scavia, G., Sala, M., Cosseddu, G., Chiappini, B., Conte, M., Esposito, E., Lorenzetti, R., Perfetti, G., Marconi, P., Scholl, F., Barbaro, K., Bella, A., Nonno, R., & Agrimi, U. (2009). Protective effect of the AT_137RQ and ARQK_176 PrP allele against classical scrapie in Sarda breed sheep. *Veterinary Research*, *40*(3), 1–11. <https://doi.org/10.1051/vetres/2009002>
- Windig, J. J., Eding, H., Moll, L., & Kaal, L. (2004). Effects on inbreeding of different strategies aimed at eliminating scrapie sensitivity alleles in rare sheep breeds in The Netherlands. *Animal Science*, *79*(1), 11–20. <https://doi.org/10.1017/S1357729800054485>
- Windig, J. J., Meuleman, H., & Kaal, L. (2007). Selection for scrapie resistance and simultaneous restriction of inbreeding in the rare sheep breed “Mergellander.” *Preventive Veterinary Medicine*, *78*(2), 161–171. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2006.10.003>

8 Viðauki I

8.1 Sæðingastöðvarfyrirkomulag

Tafla 7 - Sæðingastöðvarfyrirkomulag í sviðsmyndum uu og ug.

Ár	ARR/ARR	ARR/ARQ	ARQ/ARQ	Hrútar notaðir viðkomandi ár	Tölur þýða
16	0	3	27	ARR/- „Gimsteinn og félagar“, notaðir í eitt ár	Fjöldi hrúta
17	0	8	22	ARR/- lambhrútar	Fjöldi hrúta
18	2	10	18	ARR/- lambhrútar	Fjöldi hrúta
19	7	10	13	ARR/- lambhrútar	Fjöldi hrúta
20	10	12	8	ARR/- lambhrútar	Fjöldi hrúta
21	18	12	0	ARR/- lambhrútar	Fjöldi hrúta
22	0,7	0,3	0	Skipt yfir í venjulega endurnýjun	Hlutfall valinna
23 - 36	1	0	0	Venjuleg endurnýjun	Hlutfall valinna

Tafla 8 - Sæðingastöðvarfyrirkomulag í sviðsmyndum gg.

Ár	ARR/ARR	ARR/ARQ	ARQ/ARQ	Hrútar notaðir viðkomandi ár	Tölur þýða
16	0	3	27	ARR/- Gimsteinn og félagar	Fjöldi hrúta
17	0	8	22	Venjuleg endurnýjun	Fjöldi hrúta
18	2	10	18	Venjuleg endurnýjun	Fjöldi hrúta
19	7	10	13	Venjuleg endurnýjun	Fjöldi hrúta
20	0,4	0,5	0,1	Venjuleg endurnýjun	Hlutfall valinna
21	0,5	0,5	0	Venjuleg endurnýjun	Hlutfall valinna
22	0,7	0,3	0	Venjuleg endurnýjun	Hlutfall valinna
23 - 36	1	0	0	Venjuleg endurnýjun	Hlutfall valinna

8.2 Arfgreiningar

Tafla 9 - Hlutfall arfgreindra lamba í sviðsmyndum 2_m. Í sviðsmyndum 1_m arfgreina bæði svæðin samkvæmt riðusvæðahlutfallinu.

Ár	Hrútlömb (staða 3 & 4)		Gimbralömb (staða 4)	
	Riðusvæði	Sölusvæði	Riðusvæði	Sölusvæði
16	100%	100%	100%	100%
17	100%	50%	100%	50%
18	50%	50%	100%	30%
19	50%	30%	100%	0%
20	50%	30%	70%	0%
21	50%	30%	50%	0%
22	20%	20%	50%	0%
23	20%	20%	50%	0%
24	20%	20%	50%	0%
25-36	20%	20%	30%	0%

Tafla 10 - Hlutfall arfgreindra lamba í sviðsmyndum 2_1. Í sviðsmyndum 1_1 arfgreina bæði svæðin samkvæmt riðusvæðishlutfallinu.

Ár	Hrútlömb (staða 3 & 4)		Gimbralömb (staða 4)	
	Riðusvæði	Sölusvæði	Riðusvæði	Sölusvæði
16	100%	50%	100%	50%
17	50%	30%	50%	30%
18	30%	20%	50%	0%
19	30%	10%	20%	0%
20	20%	10%	20%	0%
21	20%	10%	0%	0%
22	10%	10%	0%	0%
23	10%	10%	0%	0%
24	10%	10%	0%	0%
25-36	10%	5%	0%	0%

8.3 Ásetningur heima á búum

Tafla 11 - Val ásetningsgimbra í sviðsmyndum 2 uu, ug og gg. Í sviðsmyndum 1 er ásetningur á báðum svæðum samkvæmt riðusvæðaplani.

Hlutfall ARR/-		
Ár	Riðusvæði	Sölusvæði
16	Eins mikið og er í boði	20%
17	Eins mikið og er í boði	20%
18	Eins mikið og er í boði	20%
19	Eins mikið og er í boði	20%
20	Eins mikið og er í boði	20%
21	Eins mikið og er í boði	30%
22-36	Eins mikið og er í boði	50%

ATH: Ásetningshlutfall á sölusvæði á að vera *lágmarkshlutfall* ásettra gripa. Fyrstu árin gæti þetta hlutfall verið lægra í raun.

Tafla 12 - Ásetningshlutfall lambhrúta á riðusvæðum í sviðsmyndum 2 uu og á bæði riðusvæðum og sölusvæðum í sviðmyndum 1 uu.

Ár	Hlutfall ARR/-	Athugasemd
16	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
17	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
18	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
19	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
20	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
21	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
22	Eins mikið og er í boði	Skipt út árlega
23-36	Eins mikið og er í boði	<i>Venjuleg endurnýjun</i>

Tafla 13 - Ásetningshlutfall lambhrúta á riðusvæðum í sviðsmyndum 2 ug og gg og á bæði riðusvæðum og sölusvæðum í sviðmyndum 1 ug og gg.

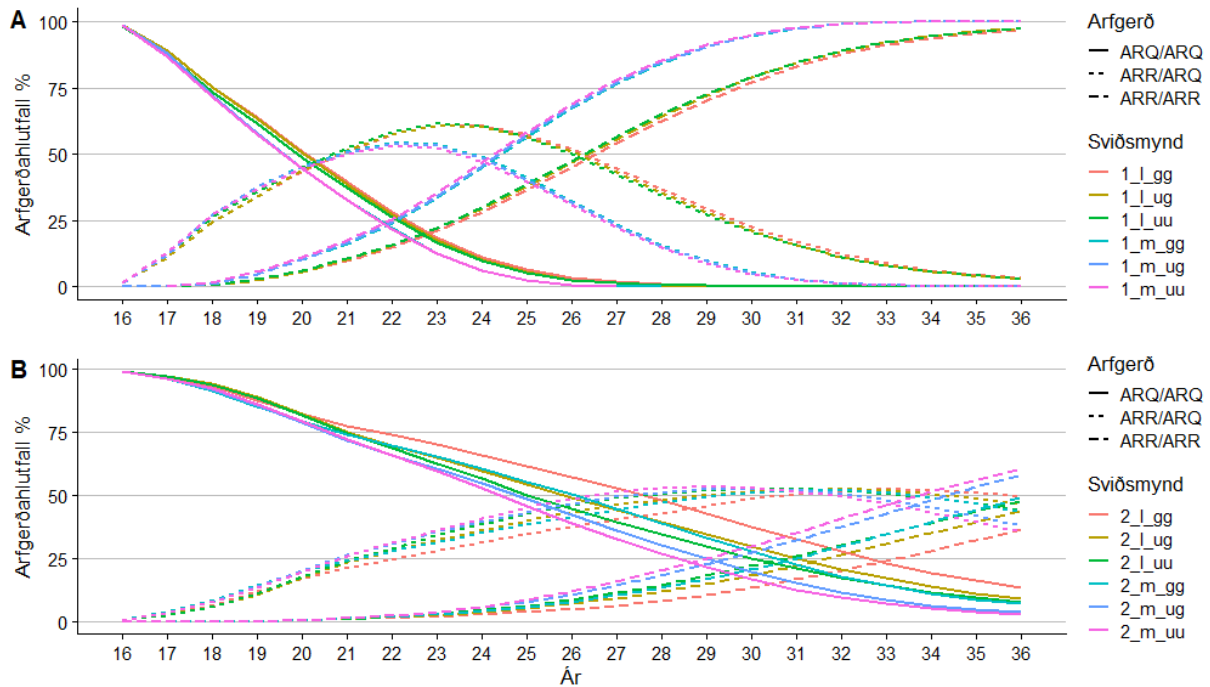
Ár	Hlutfall ARR/-	Athugasemd
16-36	Eins mikið og er í boði	<i>Venjuleg endurnýjun</i>

*Tafla 14 - Ásetningshlutfall lambhrúta á sölusvæðum í sviðsmyndum
2 uu, ug og gg.*

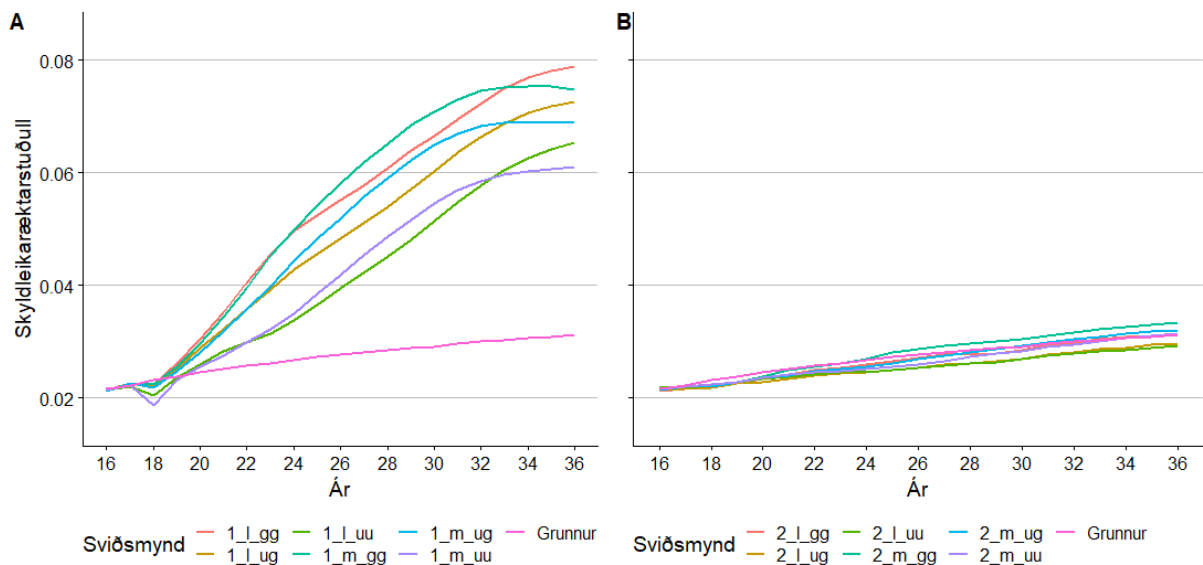
Ár	Lágmark ARR/ARR	Lágmark ARR/-
16	0%	0%
17	0%	10%
18	0%	10%
19	0%	20%
20	0%	20%
21	30%	50%
22	30%	50%
23	50%	80%
24	50%	100%
25	80%	100%
26	80%	100%
27-36	100%	100%

9 Viðauki II

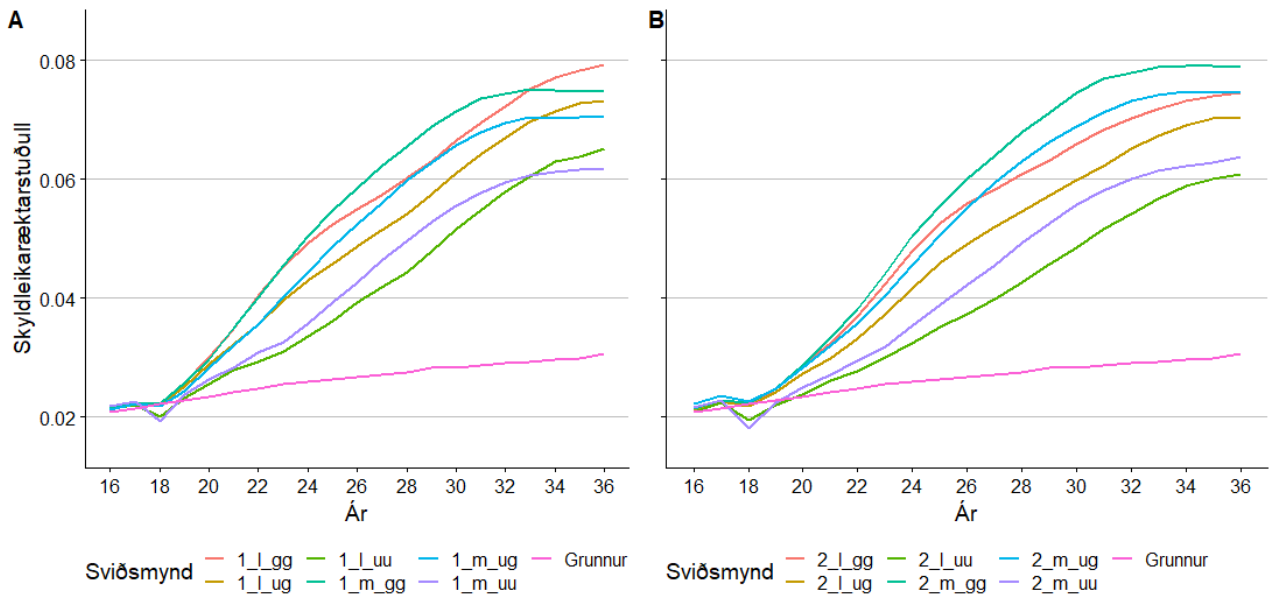
9.1 Þróun arfgerða á sölusvæðum og skyldleikarækt á riðu- og sölusvæðum



Mynd 10 - Þróun arfgerðahlutfalla ærstofnsins á **sölusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

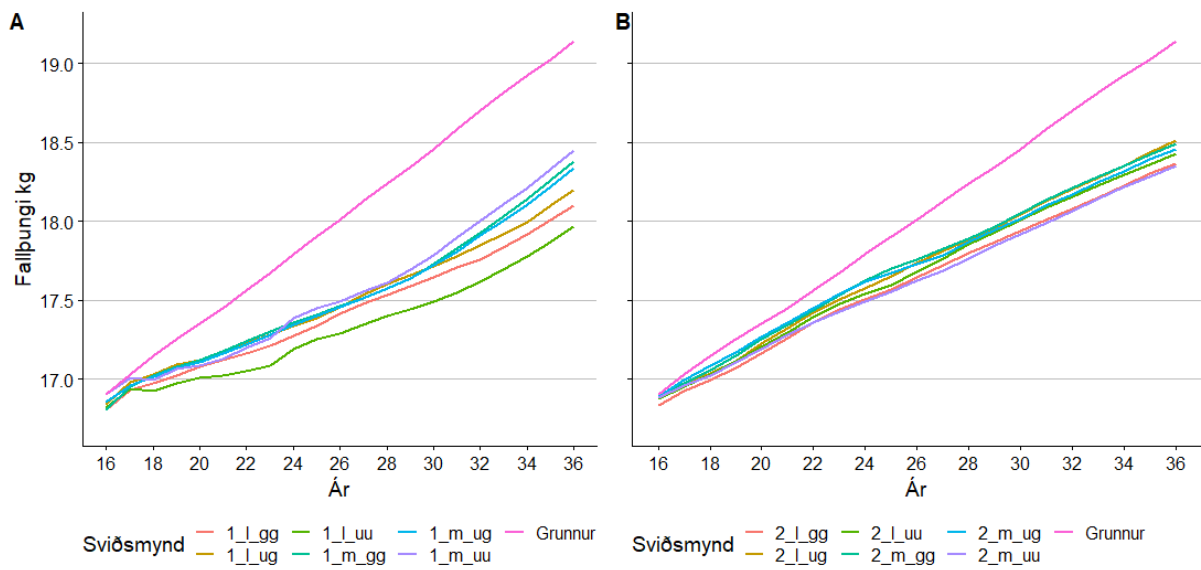


Mynd 11 - Þróun skyldleikaræktar á **sölusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

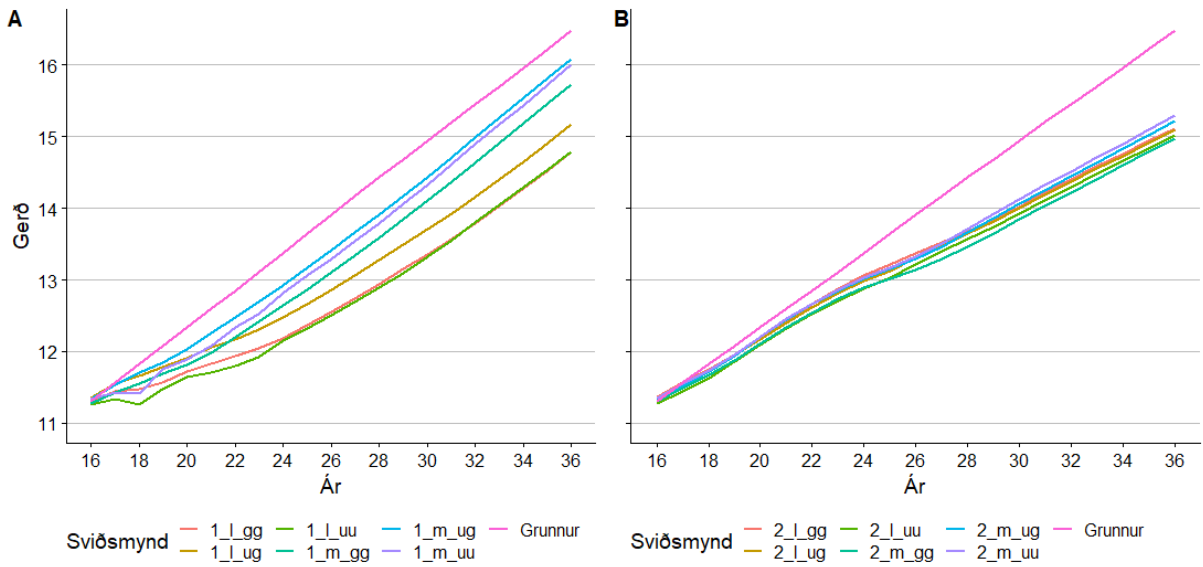


Mynd 12 - Þróun skýldleikaræktar á **riðusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

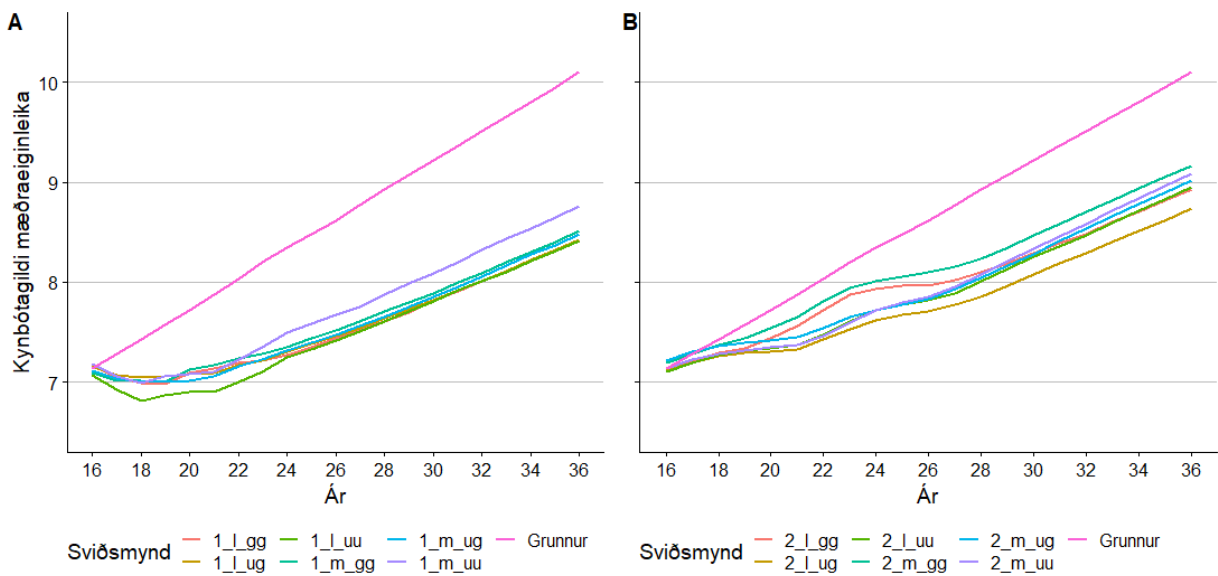
9.2 Erfðafrömfor á sölusvæðum



Mynd 13 - Þróun meðalkynbótagildis fyrir fallþunga á **sölusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

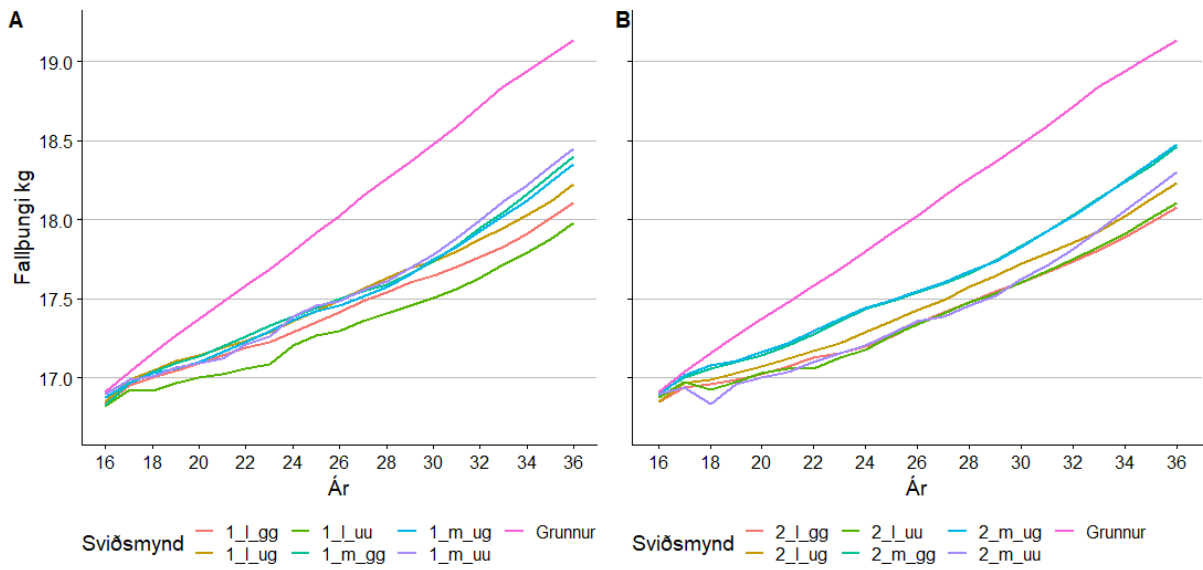


Mynd 14 - Þróun meðalkynbótagildis fyrir gerð á **sölusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

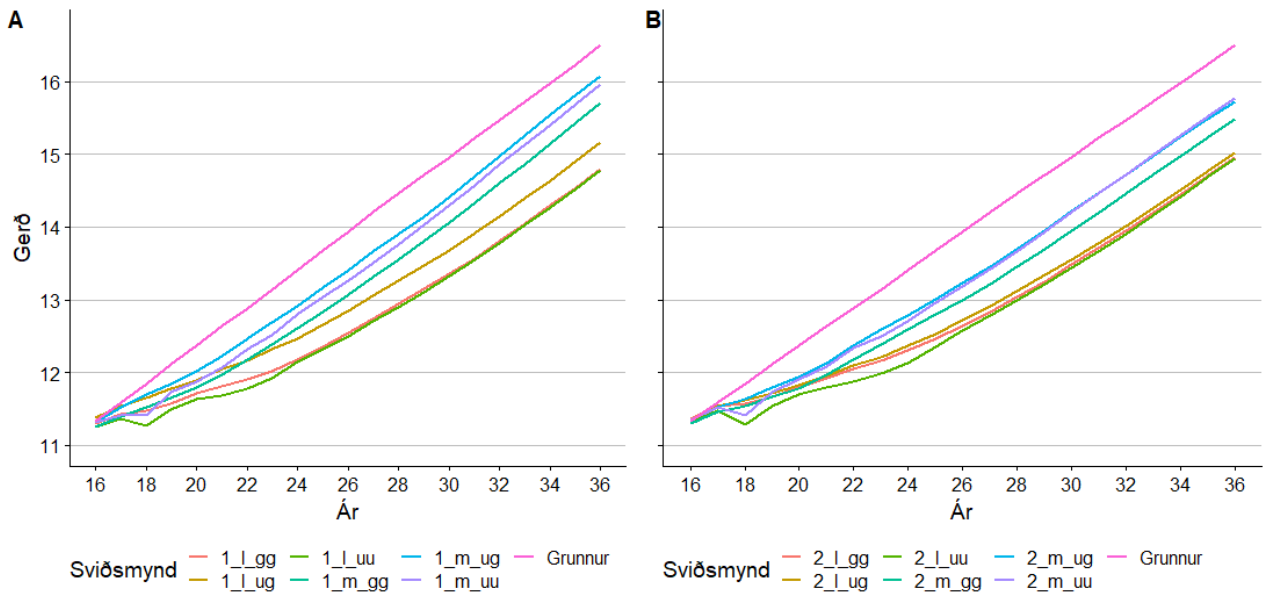


Mynd 15 - Þróun meðalkynbótagildis fyrir mæðraeiginleika á **sölusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.

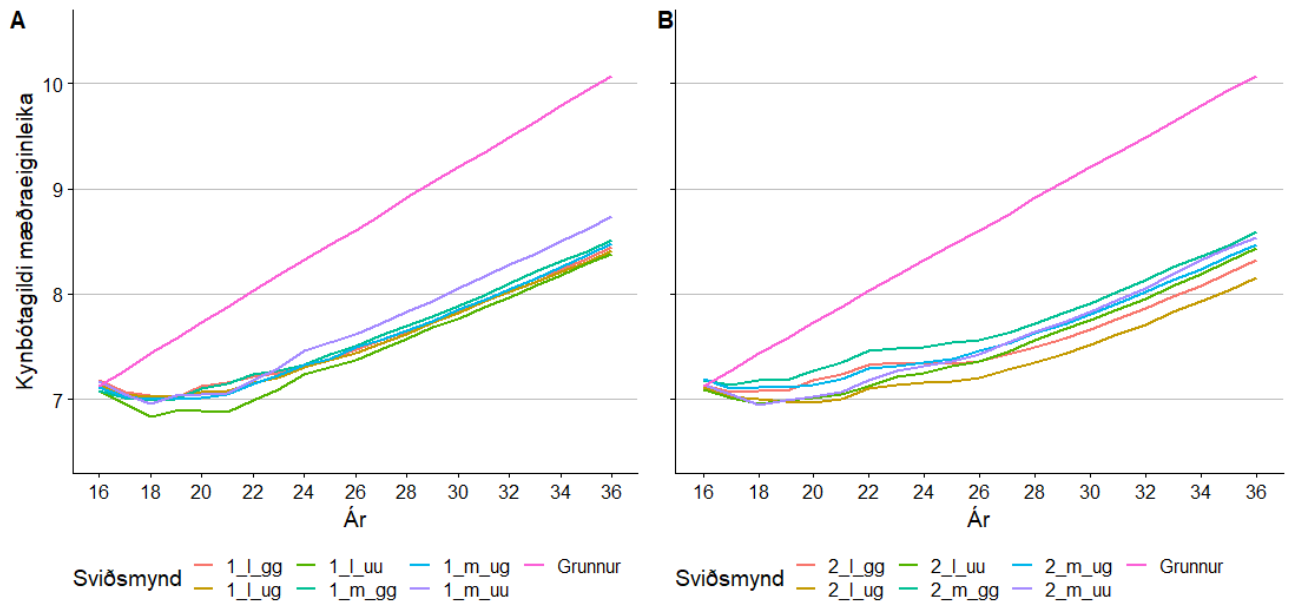
9.3 Erfðafrámför á riðusvæðum



Mynd 16 - Þróun meðalkynbóttagildis fyrir fallþunga á **riðusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.



Mynd 17 - Þróun meðalkynbóttagildis fyrir gerð á **riðusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.



Mynd 18 - Þróun meðalkynbótagildis fyrir mæðraeiginleika á **riðusvæðum** fyrir A) sviðsmyndir þar sem allur stofninn er valinn jafn hratt fyrir verndandi arfgerðum og B) þar sem mismikil áhersla er á riðumótstöðuræktun eftir svæðum.