



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2016 30 stp
Institutt for husdyr- og akvakulturvitenskap

Additiv genetisk varians i middeltall og plastisitet for lammetall hos norsk spælsau.

Additive Genetic Variance in Mean and Plasticity in
Litter Size for Norwegian spel.

Anne Kristiansen

Forord

Denne oppgaven avslutter mitt studieløp ved NMBU, det har vært fem lærerike og spennende år der jeg har fått bedre innblikk i norsk husdyrhold. Jeg tror mye av kunnskapen jeg har tilegnet meg her vil komme til nytte senere i livet både som privatperson, men ikke minst i jobb sammenheng.

Under arbeidet med masteroppgaven har det vært utfordringer å lære seg et helt nytt dataprogram. Dette skapte store utfordringer i begynnelsen av semesteret, men ga samtidig en god mestringsfølelse når jeg greide å finne ut av ting på egenhånd.

Jeg vil takke mine veiledere Gunnar Klemmetsdal og Geir Steinheim for uvurderlig hjelp og mange nyttige diskusjoner under arbeidet med denne oppgaven. Jeg vil også takke Inger Anne Boman fra NSG for hjelp med utplukk av data og Animalia for tilgang til data fra Saukontrollen.

Ås mai 2016

Anne Kristiansen

Sammendrag

Det har over flere år vært et ønske blant bøndene om å unngå store kull over 3 lam pr sau. Denne undersøkelsen har prøvd å imøtegå dette behovet ved å prøve kvantitativt bestemme i hvor stor grad variasjon i lammetall hos spælsau skyldes en plastisk respons og dermed er genetisk bestemt. Det ble brukt en bayesian metode med MCMC tilnærming på et datasett bestående av 16 300 ettårige søyer av norsk spæl. Søylene var fordelt på 93 ulike produsenter og data stammet fra perioden 1995-2015. Det ble funnet en korrelasjon mellom middeltall og plastisitet på -1 og en plastisk respons på 1,89 lam, mens variansen for middeltallet kun var 0,21 lam. Variasjonen for plastisk respons er høyere enn den fenotypiske variansen og viser derfor tydelig at noe ikke kan forklares i modellen. Den mest sannsynlige årsaken basert på tidligere studier er en manglende normalfordeling av data. Denne undersøkelsen understreker behovet som er tilstede for mer forskning som kan utvikle en bedre modell som greier å behandle diskre variabler. Til slutt er det foreslått hvilke data som kan være aktuelle ved et videre arbeid med plastisk varians. Dette innebærer enten andre egenskaper som f.eks. fødselsvekt eller metoder som kan skape større varians for lammetall.

Abstract

It has for several years been a desire among the farmers to avoid large litters above 3 lambs per sheep. This study has tried to counter this need by making an attempt to determine the extent to which variation in lamb numbers in Norwegian spel is caused by a plastic response and thus is genetically determined. There were used a Bayesian approach with MCMC on a dataset consisting of 16,300 one year old ewes of Norwegian spel. The ewes were divided between 93 different farms and data originated from the period 1995-2015. It was found a correlation between genetic middle and plasticity of -1 and a plastic response of 1.89 lamb, while the variance of the mean was only 0.21 lamb. The variety of plastic response is higher than the phenotypic variance and therefore clearly shows that something has gone wrong in the model. The most probable cause based on previous studies is a lack of normal distribution in the data. This study underlines the need for more research to develop a better model that also manages to treat discrete variables. Finally, it is suggested which data may be relevant in a future study of plastic variance. This includes either other characteristics such as birthweight or methods that may generate greater variance for litter size.

Innholdsfortegnelse

Forord	2
Sammendrag.....	3
Abstract.....	4
Figurliste	6
Tabelliste.....	6
Innledning	7
1 Teori.....	8
1.1 Spælsau	8
1.2 Plastisitet	8
1.3 Konsekvens ved for stor variasjon	10
1.4 Andre forsøk	10
2 Metode.....	12
2.1 Programvare	12
2.2 Data	12
2.3 Modell	15
3 Resultater	17
4 Diskusjon.....	20
4.1 Korrelasjon	20
4.2 Genetisk varians	21
4.3 Plastisk varians	21
4.4 Konsekvenser hvis resultatene er riktige	22
4.5 Videre arbeid	23
5 Konklusjon.....	25
6 Kilder	27
7 Vedlegg 1.....	28

Figurliste

Figur 1 Plastisk variasjon i forhold til gjennomsnitt for alle miljøer	9
Figur 2 Antall søyer med ulike kullstørrelser	13
Figur 3 Fenotypisk utvikling av middel lammetall basert på faktiske enheter for ulike aldersgrupper og aktuelt utvalg (stiplet linje). Det er begrenset med data før 1995 modell: lammetall =alder*år	14
Figur 4 Fenotypisk utvikling av standardavvik på lammetall i faktiske enheter for ulike aldersgrupper og aktuelt utvalg (stiplet linje). Det er begrenset med data før 1995. Model: lammetall=alder*år.....	14
Figur 5 Fordeling av gruppestørrelse i den systematiske effekten besetning x år	16
Figur 6 Utviklingen i genetisk varians på variansen ved økende antall iterasjoner, per 100 iterasjon.	17
Figur 7 Utviklingen på varians på middelet ved økende antall iterasjoner, pr 100 iterasjon..	17
Figur 8 Sammenheng mellom gjennomsnittlig beregnet lammetall for hver besetning*år klasse, for de to ulike modellene	19
Figur 9 Beregnet avlsverdier for middel lammetall og varians.....	22

Tabelliste

Tabell 1. Systematiske effekter med betydning for for lammetall	14
Tabell 2 Resultater fra kjøring av GSEVM v2 for posterior mean genetic variance for the mean, posterior mean genetic variance for the variance, posterior mean correlation, med SD i klamme.....	17
Tabell 3 Varianser og arvbarheter for lammetall, antall lam pr standardavvik i klamme bak	17

Innledning

Antall lam per sau er en viktig egenskap å ta hensyn til ved avl fordi konsekvensen av et lam mer eller mindre, har stor økonomisk betydning for produksjonen. Ved for få lam per søye vil oppdrettskostnadene/vinterfôring bli stor per lam. På den andre siden vil for mange lam føre til merarbeid for bonden og større slitasje på søya. På diskusjonssidene til Lindholdt data er lammetall et relativt mye diskutert tema blant bøndene. Den rådende oppfatningen er at en voksen sau burde klare 2-3 lam og en ettåring noe mindre. Samtidig er det et ønske om å unngå firlinger og femlinger. Flere trekker frem muligheten for at fôringen kan regulere lammetallet, men at dette krever en flokk som responderer relativt likt på fôrstyrken. Dette kan oppnås i bruksbesetninger der det er få værer i bruk. (Diskusjon Lammetall). For avlsbesetningene er denne balansegangen vanskeligere og det kan være av større betydning å fôre besetningen relativt sterkt for å sikre tilslag av semin, enn å unngå firlinger og femlinger. I tillegg er det et stort antall værer i bruk som fører til en større spredning i det genetiske materialet, spesielt for en egenskap som lammetall hos spæl, som ikke er har vært vektet nok i det totale avlsmålet til å oppnå en klar genetisk fremgang (NSG 2014b). Målet med denne oppgaven er å finne ut om det er mulig å redusere antallet firlinger og femlinger samtidig som dagens høye lammetall kan opprettholdes. Dette skal oppnås ved å dele inn egenskapen for lammetall i en egenskap for gjennomsnittlig lammetall og en egenskap for plastisitet som sier hvor stor genetisk spredning den enkelte væren har for egenskapen. Hypotesen som det arbeides ut fra er at hvis det er mulig å avle på dyr der lammetallet i stor grad er uavhengig av genotype-miljø samspill vil egenskapen være mindre elastisk og dermed ha en mindre spredning. Dette vil muliggjøre et middel lammetall på mellom 2-3 uten store problemkull som trenger ekstra oppfølging. Brekke (2015) har fremsatt et forslag til forsøksmodell i sin bacheloroppgave som danner utgangspunkt for mitt arbeid.

1 Teori

1.1 Spælsau

Spælsau er en korthalesau som stammer fra den norske landrasen med moderat innkryssning av islandsk spæl og finsk landrase. Dette fører til en nøysom sau med god flokkinstinkt, gode morsegenskaper og lite lammingsvansker (NSG 2007). Rasen kan deles inn i to typer kvit eller farga. I 2014 var det registrert 32 000 søyer av kvit spælsau og 6000 søyer av farga spæl i Saukontrollen (Animalia 2015). Dette tilsvarer henholdsvis 10,5 % og 2,0 % av det totale antallet individer i Saukontrollen. I perioden 1996 - 2015 var det totalt 26 avdelinger med spælsau i drift i Norge. Kvit spæl ligger på et middel lammetall på 1,92 levende fødte, mens den farga varianten ligger noe lavere. Det har vært en minimal økning i lammetallet de siste 20 årene, men ser til og med ut til å ha godt noe ned de siste årene. Dette er forsøkt motvirket ved at det er lagt økt vekt på lammetall i avlsmålet (12%) de siste årene (NSG 2014a). De største utfordringene for kvit spæl er dårlig slakteklasse tilsvarende en svak R(-) i EUROP systemet, samt en lav slaktevekt på 16,7 kg (Animalia 2015). Dette betyr at rasen ligger helt på grensen til å få stjernelamtillegg over klasse O(+) og 16,1 kg og gourmetlamtillegg klasse R(-) og 16,1 kg. Disse tilleggene kan være forskjellen på tap eller fortjeneneste for den enkelte produsenten. Stjernelam belønnes med 2,50 pr kg og gourmetlam med ytterligere 2 kr pr kg, i tillegg kommer den vanlige betalingen for klassen. Slakteklassen er forsøkt økt ved import av islandsk spæl, men har ført til at blant annet lammetallet er gått ned (Boman 2016b). Fordelen til spæl relativt til NKS er et noe lavere lammetap frem til høsten og lavere kostnader til vinterfôring.

1.2 Plastisitet

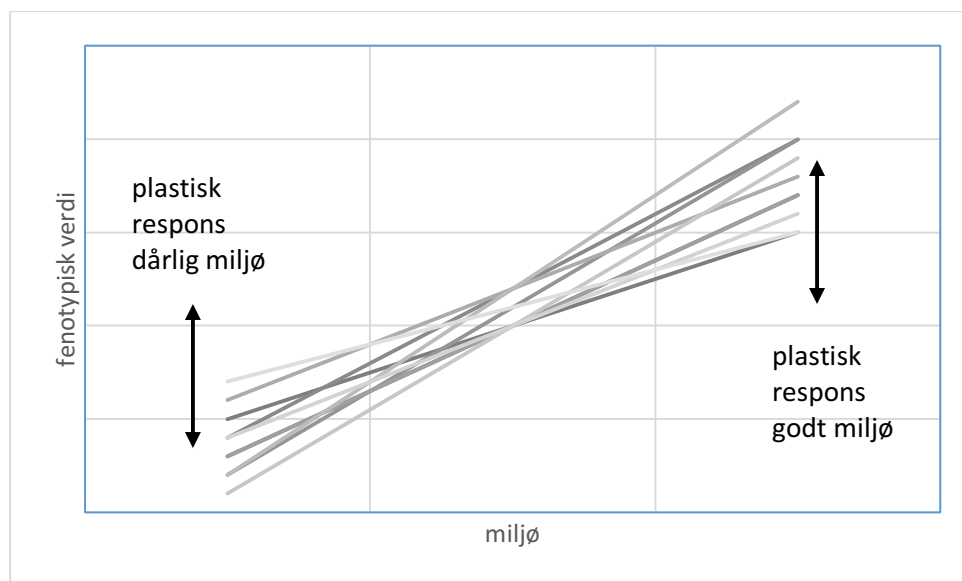
Plastisitet er en egenskap som er vanskelig å definere og det eksisterer diffuse skiller mellom plastisitet og genotype x miljø interaksjon. Det kan allikevel virke som plastisitet og plastisk variasjon er et noe videre begrep enn G x E. Det er fremsatt en rekke definisjoner av hva plastisitet er. I denne oppgaven er det valgt å legge størst vekt på definisjonene fremsatt av Scheiner & Goodnight (1984) og tolkningen til Stearns (1992).

Stearns (1992) oppsummer problemstillingen på en god måte ” *En kan tro at fenotypisk plastisitet på en eller annen måte er bundet opp i genotype-miljø kovarians, men faktum er at dette ordet beskriver en annen effekt - ulik representasjon av genotyper i ulike miljøer. Det er ikke genotype x miljø interaksjon* ”

Ifølge Scheiner & Goodnight (1984) er ”*plastisk variasjon definert som avviket til et gjennomsnittlig fenotypisk uttrykk for en genotype i et gitt miljø i forhold til gjennomsnittlig fenotypisk uttrykk for den samme genotypen over alle miljøer ($\rho_{ij} - \rho_{i..}$).*”

Det vil si at plastisk variasjon for en populasjon er $\sigma_{PL}^2 = \sigma_E^2 + \sigma_{G \times E}^2$ dermed vil plastisitet være definert som andelen av plastisk varians i forhold til fenotypisk varians $pl^2 = \sigma_{PL}^2 / \sigma_P^2$ (Scheiner & Goodnight 1984)

I følge Hill & Mulder (2010) vil arvbarheten til plastisiteten være $h_v^2 = \sigma_{A_v}^2 / 2\sigma_P^4 + 3\sigma_{A_v}^2$ der A_v er den additive genetiske effekten av miljøvariansen og P er fenotypen.



Figur 1 Plastisk variasjon i forhold til gjennomsnitt for alle miljøer. Ulike individer vil reagere forskjellig når de opplever forskjellig miljø. Den delen av variasjonen som skyldes genetik kalles plastisk respons

For lammetall er det rimelig å anta at det i et dårlig miljø vil være kun enkle lam i den del av besetningen som får lam. Dette fører til liten variasjon og at døtrene til en vær som er genetisk disponert for å reagere positivt på miljøet ikke vil skille seg ut. Derimot vil det i et godt miljø kunne være betydelig varians mellom de enkelte værene. Dermed vil det være av interesse å skille ut om deler av den variasjonen som ikke er additivt genetisk forklart, kan forklares genetisk som plastisk variasjon eller om all variasjonen skyldes miljøet. En plastisk variasjon skyldes et genotype- miljø samspill slik at en endring i miljøet vil føre til ulik respons mellom

værene. Videre i denne oppgaven er plastisk respons også omtalt som varians av variansen fordi dette er den benevnningen som brukes av Ibañez-Escriche et al. (2010). Ifølge SanCristobal-Gaudy et al. (2001) vil det være mest aktuelt å avle på plastisitet hvis egenskapen som ligger til grunn er nær sin optimale verdi. Dette gjør at plastisitet på lammetall er en veldig interessant egenskap å utforske siden det stort sett er et ønske om å beholde dagens verdi.

1.3 Konsekvens ved for stor variasjon

Ved stor variasjon i lammetall fører dette til mange store kull, som krever ekstra arbeid for bonden. Ettåringer vil vanligvis ikke klare å ta vare på mer en to lam på egenhånd.

Konsekvensen av dette blir at overskuddslam enten må adopteres bort til andre dyr, noe som krever ekstra oppfølging. Eller at de føres opp som kopplam med det nedsatte dekningsbidraget dette medfører. I tillegg vil mange lam være en ekstra belastning på søya og kan føre til redusert holdbarhet. I motsatt ende vil for få lam føre til et tap ved at vinterfôringen koster mer pr lam, eller merarbeid ved å adoptere lam.

1.4 Andre forsøk

Tidligere er det vist at plastisitet er arvbart og korrelert med den aktuelle egenskapen. I følge en review artikkel skrevet av Hill & Mulder (2010) er det funnet en negativ korrelasjon mellom middeltallet og variansen for de fleste undersøkelsene som er gjort. Unntakene er lammetall (0,19) (SanCristobal-Gaudy et al. 2001), pH i kjøtt på gris (0,79) (SanCristobal-Gaudy et al. 1998), fødselsvekt mus (0,97) (Gutiérrez et al. 2006), eksteriørpoeng for broilere (0,33-0,4) (Wolc et al. 2009) og box-cox transformert kullstørrelse hos kaniner og gris (0,28 og 0,70) (Yang et al. 2010). De andre artiklene for henholdsvis kullstørrelse (Gutiérrez et al. 2006; Ibañez-Escriche et al. 2008a; Sorensen & Waagepetersen 2003; Yang et al. 2010) og vekt parametere (Gutiérrez et al. 2006; Ibañez-Escriche et al. 2008b; Ibañez-Escriche et al. 2008; Mulder et al. 2009; Ros et al. 2004; Rowe et al. 2006; Wolc et al. 2009) viser alle til dels sterke negative korrelasjoner mellom genetisk miljøvariasjon og additiv genetisk variasjon (-0,07 til -0,81). Flere av undersøkelsene viser korrelasjonen som går mot en, særlig tydelig er dette for kullstørrelse og fødselsvekt hos mus (Gutiérrez et al. 2006).

I alle artiklene er det funnet arvegrader mellom 0,00-0,05 for additiv genetisk varians med unntak for (Gutiérrez et al. 2006) som fant en arvegrad på 0,21 for fødselsvekt for mus (Hill & Mulder 2010).

Det er tre mulige fremgangsmåter for å skille ut den genetiske miljøvariansen, den mest brukte metoden er MCMC. Det er også gjort en del analyser ved hjelp av REML, men med stor variasjon i fremgangsmåte. Den siste metoden som er brukt er ANOVA, men virker lite foretrukket (Hill & Mulder 2010).

Ut fra artikkelen til Ibáñez-Escriche et al. (2008) om vektøkning hos mus som viste en korrelasjon på mellom -0,19 til -0,38 avhengig av alder ved veiing ble det utført et praktisk forsøk (Moreno et al. 2012). Dette forsøket viste en nedgang i miljøvariasjon ved seleksjon for økende vekt, men lite endring i fenotypisk variasjon antagelig på grunn av en skalerings-effekt som motvirket nedgangen i miljøvariasjon (Moreno et al. 2012)

En ny modell HTM ble nylig lansert av Fathallah et al. (2016) denne modellen er utviklet for kategoriske data og krever dermed mindre grad av normalfordeling i dataene. Denne modellen viser en korrelasjon på -0,40 for lammetall hos Romanov sauer med minst fire lamninger.

2 Metode

2.1 Programvare

Til utregning av plastisk varians ble det brukt et program kalt GSEVM v2 som er basert på en Bayesian modell med Makarov Chain Monte Carlo (MCMC) algoritmer, heretter kun kalt GSEVM v2. (Ibañez-Escriche et al. 2010). I tillegg ble det brukt statistikk programmene, SAS og R-commander (2016) for hjelp med utplukk av data og utregning av en enkel REML analyse og fenotypisk variasjon for sammenlikning av data. Alle diagrammer er laget i Excel.

2.2 Data

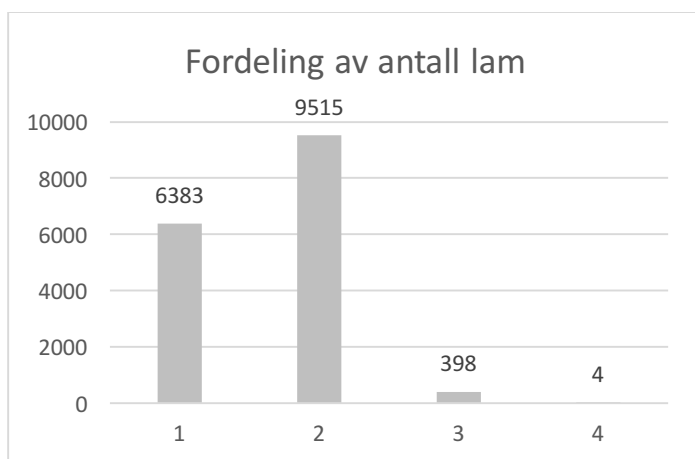
Etter forslag fra Brekke (2015) ble ettårige spælsau fra værringer brukt fordi de er begrenset i størrelse og derfor kunne en stor del av populasjonen brukes i analysen, som sikret et representativt utvalg. Det ble antatt at dette ville gi et utvalg på omtrent 84 000 ettårige søyer, som dermed ville være innenfor de 100 000 individene programmet skulle greie å behandle. I tillegg er det kjent at et enkeltgen med stor betydning for lammetall er relativt mye utbredt hos NKS, mens det antas at utbredelsen hos spæl er mer beskjeden.

Den tilgjengelige databasen bestod av 41 109 ettårige søyer som har lammet pluss slektskapsfil fra værringer med spæl fordelt på lamminger fra 1995-2015. For hver søye var det tilgjengelig registreringer for slektskapsfil, fødselsdato, lammingsdato, besetning, ring og avdeling, paringstype, alder søyemor, paringstype, far til lam og antall lam. Programmet som ble brukt til å analysere dataene GSEVM v2(Ibañez-Escriche et al. 2010) var greide ikke å analysere større datasett enn 35 000 individer i slektskapsfilen.

For å oppnå et datasett som er mest mulig representativt for populasjonen ble ringavdelinger som viste tegn til dårlige genetiske bånd med resten av populasjonen fjernet. Dette gjaldt fem ringavdelinger som hadde brukt <30 av de 115 mest brukte seminværene. På grunn av lav andel av kjent far ble tre besetninger tatt ut av materialet. De gjenværende ringavdelingene har brukt felles værere (minst tre avdelinger) på 10-26% av søyene. Alle ringavdelingene har brukt fra 32-80 ulike værere i minst tre avdelinger og 60% av disse værene er brukt i minst 10 avdelinger. 10

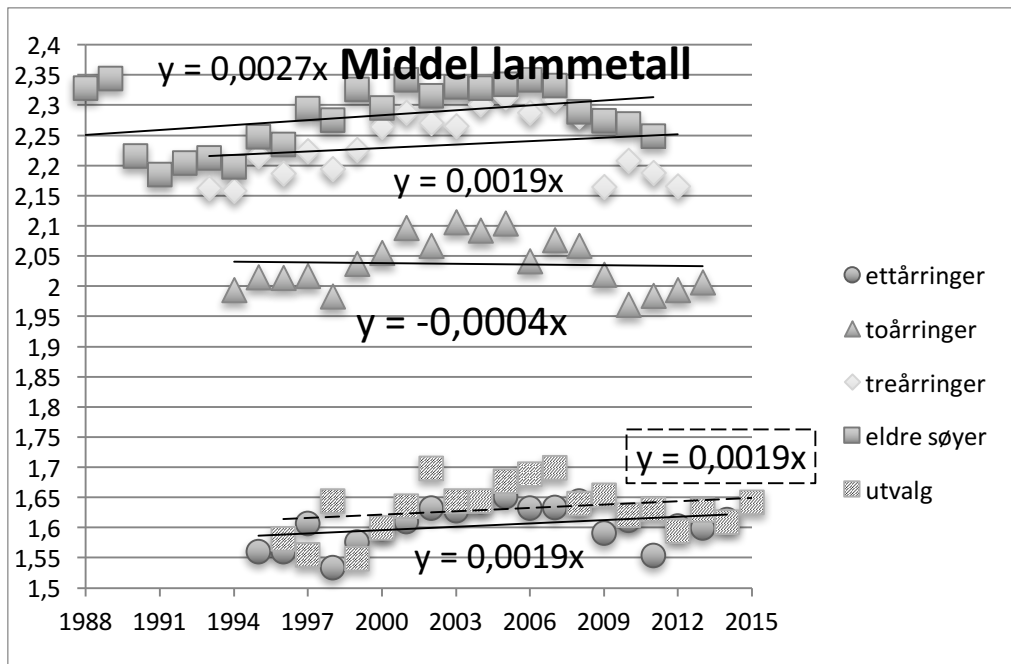
av værene er brukt i 20-21 av 22 avdelinger. Innen de ulike avdelingene er det antatt utstrakt bruk av de samme værene slik at det er tette genetiske bånd innad i avdelingene.

For å ytterligere redusere mengden av data ble det stilt krav om at alle besetning*år skulle inneholde minst 15 søyer og at hver far skulle ha minst 5 døtre i utplukket. Disse kriteriene ble valgt for å sikre størst mulig grad av genetiske bånd og tilstrekkelig mange individer i det enkelte miljøet til å kunne dele variasjonen opp i arv og miljø. Dette førte til et datasett på 16 300 søyer, med tilhørende slektskapsmatrisse på 34 841 individer. Kullstørrelsen til søyene var hovedsakelig ett eller to lam, med noen få individer som fikk tre eller fire lam. (Figur 2)

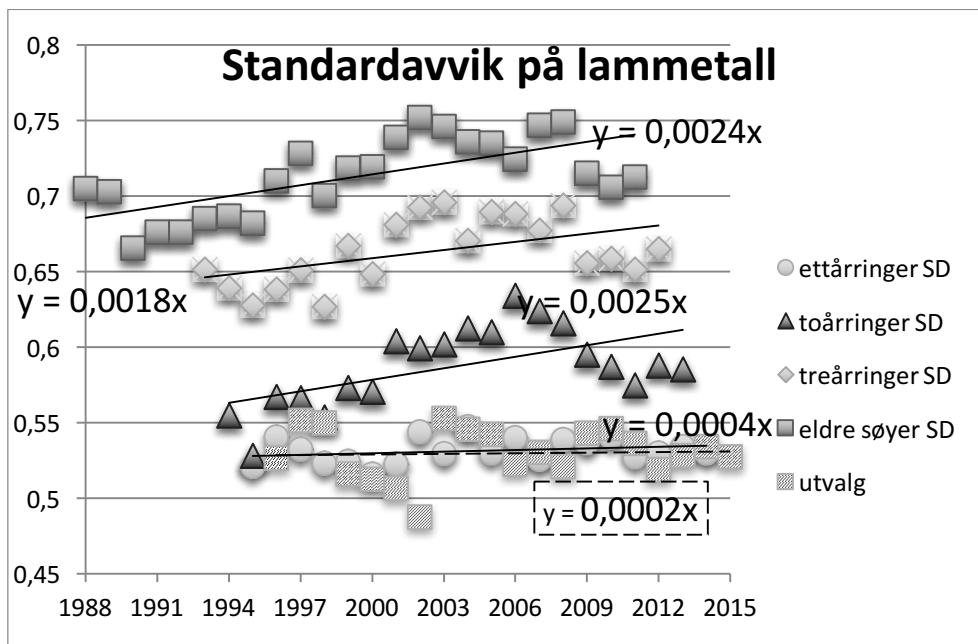


Figur 2 Antall søyer med ulike kullstørrelser

Under arbeidet var det også tilgjengelig et fullstendig datasett for alle lamminger i perioden, dette ble brukt som en pekepinn for genetiske bånd mellom besetninger og til utregning av endring i lammetall i faktiske enheter. I (Figur 3 og Figur 4) kan det observeres en økende trend for både middel og variasjon, men det observeres også at det er relativt store forskjeller mellom år for begge verdiene. Samtidig kan det se ut som at svingningene i middelet og standardavviket mellom de enkelte årene følger hverandre. Økende alder på søya ser ut til å føre til høyere lammetall og større variasjon.



Figur 3 Fenotypisk utvikling av middel lammetall basert på faktiske enheter for ulike aldersgrupper og aktuelt utvalg (stiplet linje). Det er begrenset med data før 1995 modell: lammetall = alder*år



Figur 4 Fenotypisk utvikling av standardavvik på lammetall i faktiske enheter for ulike aldersgrupper og aktuelt utvalg (stiplet linje). Det er begrenset med data før 1995. Modell: lammetall = alder*år

2.3 Modell

Modellen som ble valgt (modell 1) inneholdt besetning*år og parringstype som er de korreksjonene med størst betydning for lammetallet. (Boman 2016) I tillegg har alder på søyemor og lammetidspunkt en signifikant, men liten effekt og ble derfor valgt bort til fordel for en enklest mulig modell. Alle forklaringsvariablene ble behandlet som systematiske effekter for en forenkling av modellen.

Model 1 (Ibanez-Escriche et al. 2010)

$$y|a, b, a^*, b^* \sim N(\mu, \text{diag}(\sigma_i^2)_{i=1}^n)$$

$\text{diag}(\sigma_i^2)_{i=1}^n$ er en diagonal matris med diagonale noteringer for σ_i^2 , n er lengden på y

$$\log((\sigma_i^2)_{i=1}^n) = X^*b^* + Z^*a^*$$

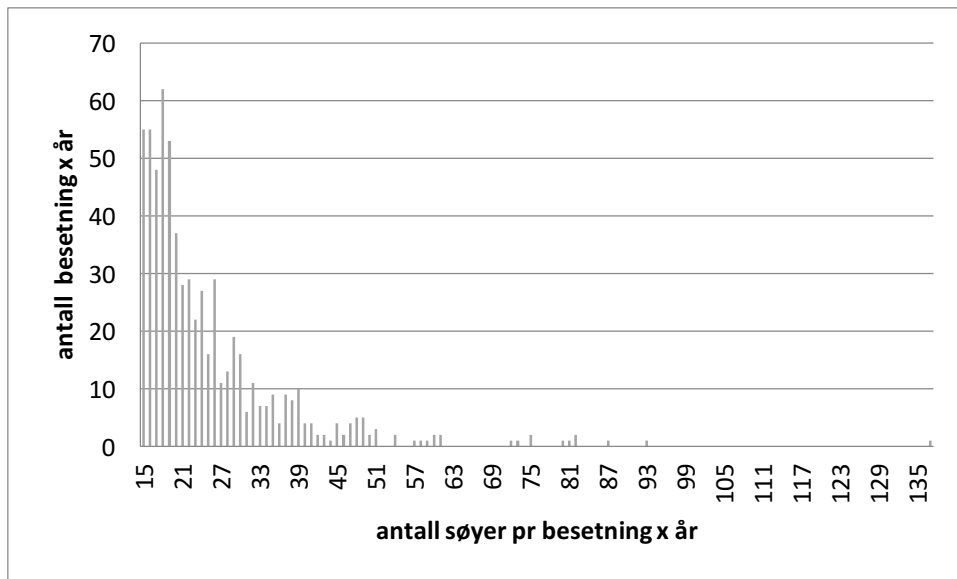
$$\mu = \mu_{i=1}^n = Xb + Za$$

b og b* inneholder systematiske effekter (besetning*år og parringstype), a og a* inneholder additive genetiske effekter. X, X*, Z, Z* er kjente forekomst matriser. Stjerne (*) forteller at parameterne og matrisene er relatert til miljøvariansen (σ_i^2)

Det var 93 ulike produsenter som i gjennomsnitt bidro med opplysninger fra 7 år hver, noe som ga 649 ulike besetning*år -miljøer. Hvert miljø besto av 15-137 søyer, men kun 25 av miljøene hadde over 50 søyer (Figur 5). Parringstype ble definert som enten naturlig (95%) eller semin (5%).

Tabell 1. Systematiske effekter med betydning for for lammetall

	Antall nivå
Besetning*år	649
Parringstype	2



Figur 5 Fordeling av gruppestørrelse i den systematiske effekten besetning x år

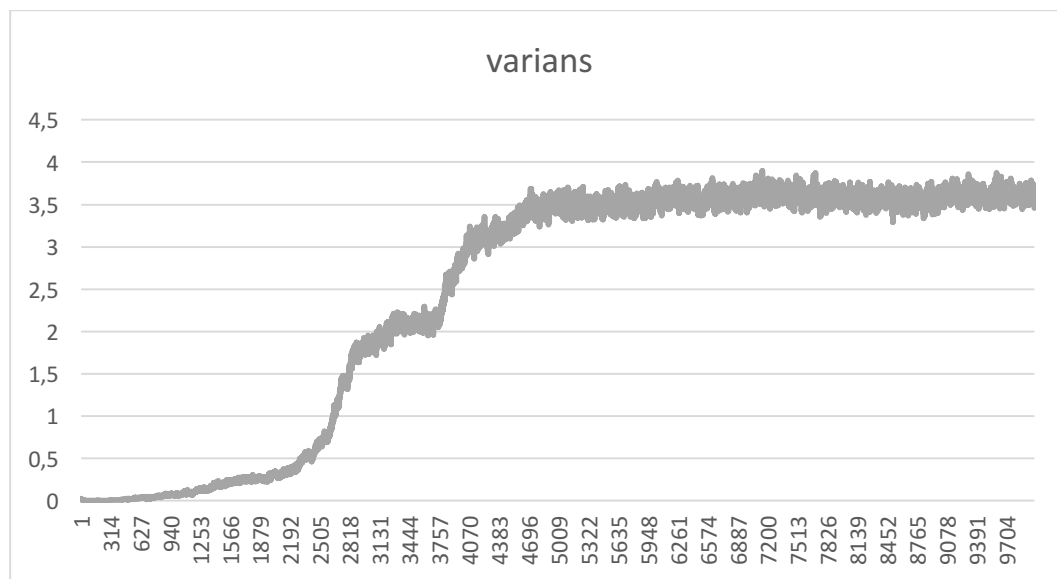
For å skape en sikrest mulig modell ble det kjørt 1 mill iterasjoner der hver 100 iterasjon ble beholdt. På grunn av at modellen brukte lang tid på å stabilisere seg ble det benyttet en burn-in periode på 400 000. Forutsetninger som ble lagt til grunn i programmeringen kan ses i vedlegg 1. Under arbeidet ble alle individer og variabler bortsett fra lammetall renummerert sammenhengende fra 1...x. Ukjente foreldre ble nummerert som 34842 som tilsvarer totalt antall individer pluss en.

Som sammenligningsgrunnlag ble det kjørt en REML modell i R-commander (modell 2) her ble det ikke tatt hensyn til slektskapsmatrisen, men kun til påvirkning fra far. Dermed vil alle arvelige effekter måtte ganges med fire for å ta hensyn det genetiske bidraget fra mor og mendelsk utvalg. Dette vil ikke være en fullgod modell, men kan gi en pekepinn på om de resultatene som oppnås i GSEVM v2 er realistiske.

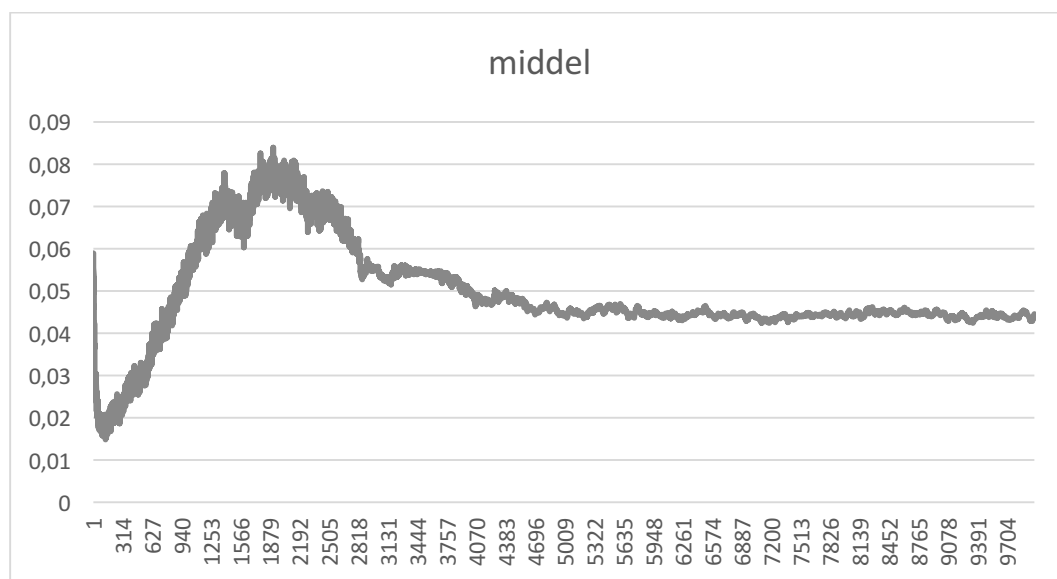
$$\text{lammetall} = (r)\text{far} + \text{besetning} * \text{år} + \text{paringstype} \quad (\text{modell 2})$$

3 Resultater

Det tok lang tid før resultatene begynte å stabiliserte seg, spesielt for genetisk varians på variansen, der det ble brukt ca. 400 000 iterasjoner som ble valgt forkastet i det endelige resultatet (Figur 6). Middelet brukte også lang tid på å stabilisere seg ca. 300 000 iterasjoner (Figur 7), mens korrelasjonen stabiliserte seg relativt raskt etter kun 50 000 iterasjoner.



Figur 6 Utviklingen i genetisk varians på variansen ved økende antall iterasjoner, per 100 iterasjon.



Figur 7 Utviklingen på varians på middelet ved økende antall iterasjoner, pr 100 iterasjon.

Etter at prior verdier for varianser og burn- in periode var etablert, ble det oppnådd en varians for gjennomsnittlig lammetall på 0,045, noe som gir et standardavvik på 0,21 lam (Tabell 2 og Tabell 3). Det ble også funnet en genetisk varians for variansen på 3,558 som viser at en klar overvekt av den genetiske variansen ligger i evnen et individ har til å respondere på miljøet. De to egenskapene hadde en korrelasjon mellom seg på -1 som sier at de to egenskapene er totalt avhengige av hverandre. Andel av aksepterte verdier ligger fra 0,29-0,41 som er innenfor de anbefalte verdiene (0,2 -0,7) fra Ibañez-Escriche et al. (2010).

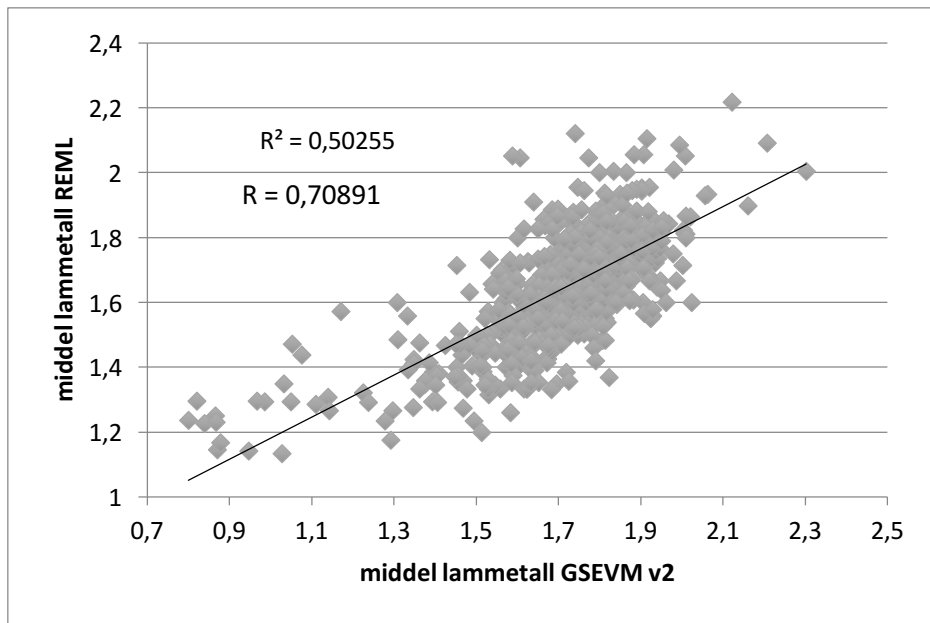
Tabell 2 Resultater fra kjøring av GSEVM v2 for genetisk varians for middelet (posterior mean), genetisk varians for variansen (posterior mean) og korrelasjon (posterior mean), med SD i klamme

modell	Varians for gjennomsnitt	Varians for varians	Korrelasjon	Andel aksepterte verdier				
				b*	a,a*	Va*	va	r
GSEVM v2	0,045 [0,001]	3,558 [0,099]	-1,000 [0,000]	0,409	0,289	0,357	0,302	0,379

Tabell 3 Varianser for lammetall, $\sqrt{\sigma^2}$ i klamme bak

	Middel lammetall for naturlig paring μ	Fenotypisk varians σ_p^2	Varians for middel σ_G^2	Varians for varians $\sigma_{G \times E}^2$
GSEVM v2	1,702	0,282 [0,531]	0,045 [0,212]	3,558 [1,886]
REML	1,636		0,006 [0,078] (x4) gir en varians på 0,024	—

De faste effektene for besetning*år viste en korrelasjon på 0,71 (Figur 8) mellom de to modellene. Noe av den manglende korrelasjonen kan muligens skyldes at det ikke er tatt hensyn til hele slektskapsmatrisen i REML modellen.



*Figur 8 Sammenheng mellom gjennomsnittlig beregnet lammetall for hver besetning*år klasse, for de to ulike modellene*

4 Diskusjon

Ved utplukk av data var det tilgjengelig individer fra både kvit og farga spæl. På grunn av et sannsynligvis lavere gjennomsnittlig lammetall på farga spæl, burde analysen vært kjørt på kun kvit spæl. Dette viste seg fort å være umulig fordi det ikke er skilt mellom disse to rasene i Saukontrollen før 2000. Av de 195 dyrene som er registrert som farga spæl i utplukket er de fleste registrert mellom 2010 og 2014. Det ville antagelig gitt et misvisende bilde hvis disse ble tatt ut, etter en antagelse om at det finnes en del farga spæl som er registrert som kvit, særlig i de eldste årsklassene. Det er tvilsomt om det relativt beskjedne antallet med farga spæl har en stor betydning på slutt resultatet.

Resultatene i denne undersøkelsen tyder på en sterk negativ korrelasjon mellom middel lammetall og plastisk varians. Tidligere undersøkelser på lammetall har vist en genetisk korrelasjon på 0,19 (SanCristobal-Gaudy et al. 2001) og -0,40 (Fathallah et al. 2016). Andre resultater på kullstørrelse hos mus, gris og kanin (Hill & Mulder 2010) viser også en negativ korrelasjon. Det legges ikke veldig stor vekt på at SanCristobal-Gaudy et al. (2001) tidligere har vist et helt annet resultat på lammetall fordi det er forholdsvis stor forskjell på en relativt ekstensivt drevet norsk spæl, og den mer intensivt drevne rasen Lacunne uten sesongavhengig lamming (France Génétique elevage 2015). Ved tolkingen av resultatene må det tas hensyn til at beregningsmetodene for et skille mellom varians og gjennomsnitt for en egenskap ennå er under utvikling. Samt at praktiske avlsekspesiment ikke viser like sterk reduksjon i plastisk varians som kunne forventes ut fra teoretiske beregninger (Moreno et al. 2012).

4.1 Korrelasjon

Den korrelasjonen som er funnet i dette forsøket er så høy at det er tvilsomt at dette er tilfelle i virkeligheten. Allikevel virker det rimelig ut fra andre forsøk (Hill & Mulder 2010; Fathallah et al. 2016) at det er en forholdsvis sterk negativ korrelasjon mellom egenskapen og den genetiske responsen i forhold til en endring i miljøet. En negativ korrelasjon mellom middel lammetall og plastisk varians vil være en fordel (Figur 9). Dette vil muliggjøre avl for økt middel lammetall samtidig som det vil avles for redusert plastisitet. Dermed vil det kunne være mulig å oppnå et stabilt høyt lammetall uten at det oppstår mange problem søyer med firlinger og femlinger. Det må allikevel advares mot at vi ennå ikke kjenner mekanismene bak plastisitet. Et tap av variasjon kan skyldes større grad av homogenitet og dermed et tap av

genetisk mangfold; Dette gjør at det kan bli umulig å endre populasjonen senere hvis det viser seg at høy plastisitet f.eks. øker dyrets overlevelses evne i et mindre optimalt miljø.

4.2 Genetisk varians

Genetisk varians for lammetall fører ifølge NSG til en arvegrad på 0,05 for ettåringer hos spælsau (Blickfeldt 2014). Når det ses på resultat fra REML modellering tilsvarer dette omtrent den forventete verdien, selv om denne modellen kun fanger opp arvelig varians fra far (Tabell 3). Den totale arvelige variansen vil være noe usikker grunnet manglende opplysninger, men vil i realiteten være ca. fire ganger så stor, noe som fører til en arvegrad på 0,085.

GSEVM v2 viser en varians på 0,045 for middel lammetall, noe som gir en arvegrad på 0,16. Dette samsvarer ikke med forventet resultat da denne verdien burde være tilnærmet lik for begge modellene. Det er sannsynlig at den riktige arvegraden for dette mindre datautplukket er noe høyere enn 0,05, fordi utplukket som er gjort i denne analysen har en lavere total varians enn hele populasjonen (Figur 4). En lavere varians kan skyldes at kravet om besetningsstørrelse gjør at noe miljøvariens knyttet til bruksstørrelse forsvinner. Det er allikevel veldig tvilsomt om det oppnås en arvegrad på 0,16.

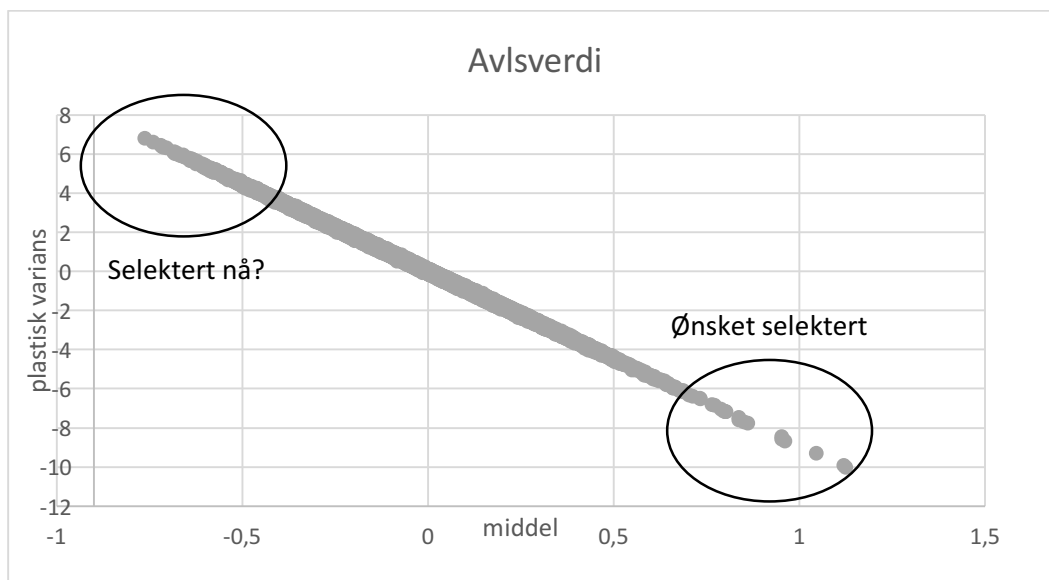
4.3 Plastisk varians

En varians på variansen på 3,56 virker veldig høyt og på grensen til det som er mulig. Dette skyldes sannsynligvis manglende normalfordeling av data (Figur 2) som gjør at feilledet blir veldig stort. Denne variansen tilsvarer et standardavvik på 1,86 lam grunnet en plastisk respons, mens det totale fenotypiske standardavviket er på kun 0,53 lam.

Ut fra tidligere artikler er arvbarheten til den plastiske responsen 0-0,05 (Hill & Mulder 2010) mens arvegraden for middelet i mange tilfeller var høyere. Dette er blant annet tilfelle hos (SanCristobal-Gaudy et al. 2001) med en arvegrad på middel lammetall på 0,34 og arvegrad på plastisitet på 0,05. Dermed kan det virke som mer sannsynlig at det i virkeligheten er en større variasjon mellom de genetiske middeltallene enn i den plastiske responsen, selv om det motsatte er funnet i denne oppgaven.

4.4 Konsekvenser hvis resultatene er riktige

På grunn av den høye negative korrelasjonen mellom egenskapene vil en høy variasjon føre til et lavere lammetall (Figur 9). Det er mulig en høy variasjon kan føre til at middel lammetall oppfattes høyere enn det i virkeligheten er så lenge det ikke er tatt hensyn til plastisitet i avlsmodellene. Dermed vil de dyrene som har høy variasjon oppnå en ufortjent høy indeks siden variasjonen antagelig vil slå mest ut i øvre del av skalaen og skape et høyere middeltall. Hvis denne teorien stemmer vil det i dagens avlsopplegg selekteres for økt variasjon i populasjonen.



Figur 9 Beregnet avlsverdier for middel lammetall og varians

En styrking av denne teorien er at det blant de høyest rangerte værene på lammetall hos spæl som er testet for finnemutasjonen finnes individer både med og uten mutasjonen. (NSG 2016) Når et enkeltgen som har så stor betydning for lammetallet (Vage et al. 2013) ikke ser ut til å dominere indeksen i større grad enn det gjør, kan det tyde på at det finnes andre gen med stor betydning, eller at det egentlig blir selektert for en annen egenskap. En annen forklaring kan være at frekvensen av finnegenet i populasjonen ennå er så lavt at det ikke gir tilstrekkelig antall selekterte værere til å dominere lammetallsindeksen.

Det må tas forbehold om at dataene i denne oppgaven kun stammer fra ettårige søyer som har fått minst ett lam første året. Dermed er det ikke sikkert dataene vil gjelde for alle aldersgrupper eller hvis det tas hensyn til omløp. Det er likevel ting som tyder på at eldre søyer viser større variasjon og har hatt en større økning i variasjonen de siste 20 årene enn ettåringer (Figur 4). De individene som er med i beregningene viser noe mindre variasjon og høyere middeltall enn gjennomsnittet i populasjonen (Figur 3). Dette kan skyldes at noe

variasjon forsvinner på grunn av et mer standardisert miljø og et større fokus på at åringene skal ha lam i større besetninger.

Hvis teorien om negativ korrelasjon stemmer burde det ha blitt registrert lavere middel lammetall når variansen øker. Dette er ikke tilfelle i praksis, det ses isteden en svak økning i middeltall (*Figur 3*). Grunnen til dette kan være enten at korrelasjonen i realiteten er positiv eller et jevnt over bedre miljø som oppveier en negativ genetisk utvikling. I utgangspunktet kunne det forventes at middel lammetall og standardavvik ligger relativt konstant mellom år bortsett fra den genetiske og miljømessige fremgangen som skjer. Allikevel kan det ses betydelige svingninger mellom år på middel og varians noe som kan tyde på en overordnet miljøpåvirkning slik som at klima. Den mest åpenbare forklaringen på denne variasjonen er at forholdene i beitesesongen eller kvaliteten på grovfôret har påvirket holdet på søya frem mot parring.

Ut fra tidligere artikler kan det virke som at middelet for en egenskap er negativt korrelert med plastisiteten for samme egenskap. Dermed kan det virke logisk at dette kan være tilfelle også for lammetall. Slik at retningen i analysen er riktig, men at det har skjedd en eksponentiell vekst en eller annen plass slik at verdiene har steget mer enn de burde.

Hvis det kan antas at forholdet mellom andelen varians knyttet til middeltall og plastisitet er riktig. Ser det ut som mesteparten av variansen tilknyttet lammetall finnes som varians i plastisitet. Dermed vil det være her potensialet for endring ligger ved fremtidig avl, men det kan stilles spørsmål om dette virkelig er tilfelle. Fordi det i tidligere artikler kun er funnet arvegrader mellom 0,0 -0,05 for plastisitet (Hill & Mulder 2010), mens arvegraden for middelet på de respektive egenskapene i mange tilfeller er høyere.

4.5 Videre arbeid

Registreringene som ble lagt til grunn for denne analysen viste liten grad av normalfordeling og nesten alle individene var fordelt i to grupper, ett eller to lam. Dette gjorde at det ble lite variasjon i utgangspunktet og dermed vanskelig å skille parameterne i additiv og plastisk varians. Spesielt med et dataprogram der det er fra tidligere er kjent at programmet er følsomt for normalfordeling av data (Hill & Mulder 2010). Ved videre analyser med dette programmet vil det ut fra dette forsøket være anbefalt bruk av data som viser en høyere grad av normalfordeling. Dette kan oppnås ved transformasjon av data f. eks. box-cox transformasjon (Hill & Mulder 2010). Eller ved å modellere egenskaper med større variasjon og større grad av normalfordeling i utgangspunktet, f.eks. fødselsvekt. Selv om dette kanskje ikke vil være

like interessant som en binær egenskap der det er ønske om en gitt verdi. Ved videre arbeid med lammetall kan det være lurt å bruke eldre dyr som viser større variasjon(Figur 4). Det letteste vil nok være bruk av f.eks. treårige søyer da eldre søyer vil føre til en ekstra komplikasjon ved sorteringen av data. Det vil også være mulig å bruke totalt lammetall over et gitt antall år for å skape en større grad av normalfordeling. Dette kan imidlertid føre til problemer med å fastsette en effekt av lammingsår, og vil være heller upraktisk i anvendt avlsarbeid på grunn av det lange generasjonsintervallet. Ved bruk av treårige søyer med registrert lamming alle år vil antall lam være tilnærmet normalfordelt med 3- 12 lam pr søye. Ved testing av andre egenskaper kan det være en fordel å bruke NKS fordi det er mulig å bruke mye sterkere utvalgs kriterier som størrelse på besetning eller kun seminfedre. Dette kan gi større gruppestørrelser og sterkere genetiske bånd mellom individene. Det kan også være aktuelt å teste ut modellen som er foreslått av Fathallah et al. (2016) for å se om denne modellen er mulig å bruke på mindre normalfordelte data.

5 Konklusjon

Denne oppgaven tydeliggjør de utfordringene som ligger ved forskning i nytt terreng, ved starten av arbeidet ble det gjort flere feil som kunne ført til et endret resultat. Ut fra oppgaven til Brekke (2015) ble det valgt lammetall som i utgangspunktet er en vanskelig egenskap å jobbe med. Når det i tillegg ble lagt føringer om valg av ettåringer som viser mindre variasjon enn de voksne dyrene gjorde dette oppgaven vanskeligere.

Resultatene som ble oppnådd ligger på grensen av det som er mulig. Dette tydeliggjøres med en korrelasjon på -1 som er usannsynlig å registrere mellom to egenskaper og en høy beregnet plastisk variasjon. Det er nærliggende å tro at grunnen til disse resultatene henger sammen med manglende normalfordeling av data. Derfor vil det være anbefalt å kun bruke dette programmet på data som viser større grad av normalfordeling enn det som er tilfelle her.

Tidligere studier har vist at det finnes fenotypisk plastisitet og at dette er en larverelig egenskap. Dette fører til et behov for å behandle plastisitet som en egen egenskap i avlsmålet. Det vil være nærliggende å tro at det samme vil være tilfelle for de norske sauerasene, selv om dette har vist seg vanskelig å påvise i denne undersøkelsen. Det vil fremover være mest aktuelt å utvikle metoder som kan beregne plastisitet for egenskaper der det ønskes å beholde eller gjøre små endringer i de nåværende resultatene. Dette er typisk binære egenskaper slik som fruktbarhet hos drøvtyggere og helse. Lammetall er et godt eksempel på dette fordi det økonomisk optimale antallet vil ligge rundt 2-3 lam pr søye og vi ønsker å bli kvitt variasjonen i lammetallet. I tillegg er nok Sauen det husdyret som har størst grad av miljøvariasjon, fra skrint fjellbeite til innmarksbeite på jæren. Dette kan føre til at plastisitet kan gi en betydelig påvirkning på resultatene. Dermed vil det være et behov for nye metoder som stiller mindre krav til normalfordeling av data slik som HTM modellen. Ved kvantitative variabler slik som slaktevekt er det antagelig mindre behov fordi de sannsynligvis vil ha en sterk genetisk fremgang som kan vanskeliggjøre en effektiv avl på plastisiteten ved positiv korrelasjon. Eller føre til at plastisiteten blir mindre ved negativ korrelasjon uten målrettet avl mot reduksjon av plastisitet. Foreløpig kan det allikevel være aktuelt å gjøre undersøkelser på disse for å finpusse metodikken og skape en bedre forståelse for hva plastisitet i virkeligheten

er. Denne studien viser først og fremst at det er utfordringer med en forholdsvis ny metodikk, noe som også gjenspeiles ved tidligere undersøkelser.

6 Kilder

- Animalia. (2015). Saukontrollen, årsmelding 2014.
- Blickfeldt, T. (2014). *Møte nr 2/2014 i Avlsrådet for sau*, Garder kurs og konferansesenter, Gardermoen: NSG.
- Boman, I. A. (2016). *data til anne* (e-post 24/2).
- Boman, I. A. (2016) innspill masteroppgave (mulig 19/4)
- Brekke, C. (2015). *mulighet for analyse av fenotypisk plastisitet i lammetall hos spælsau*. bacheloroppgave: NMBU, IHA. *Diskusjon Lammetall*. lindholt data. Tilgjengelig fra: <http://www.lindholtdata.no/Disku.aspx> (lest 7/3).
- Fathallah, S., Bodin, L. & David, I. (2016). Genetic heteroscedastic models for ordinal traits: application to sheep litter size. *Genetics Selection Evolution*, 48 (1): 1-11.
- France Génétique élevage. (2015). *Lacaune meat line*. Tilgjengelig fra: <http://en.france-genetique-elevage.org/Lacaune-meat-line.html> (lest 15/4).
- Gutiérrez, J. P., Nieto, B., Piqueras, P., Ibáñez, N. & Salgado, C. (2006). Genetic parameters for canalisation analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice. *Genetics Selection Evolution*, 38 (5): 1-18.
- Hill, W. G. & Mulder, H. A. (2010). Genetic analysis of environmental variation. *Genetics Research*, 92 (5-6): 381-395.
- Ibáñez-Escriche, N., Sorensen, D., Waagepetersen, R. & Blasco, A. (2008a). Selection for environmental variance: a statistical analysis and power calculations to detect response. *Genetics*, 180: 2209- 2226.
- Ibáñez-Escriche, N., Varona, L., Sorensen, D. & Noquera, J. L. (2008b). A study of heterogeneity of environmental variance for slaughter weight in pigs. *Animal*, 2: 19-26.
- Ibáñez-Escriche, N., Garcia, M. & Sorensen, D. (2010). GSEVM v.2: MCMC software to analyze genetically structured environmental variance models. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 127 (3): 249-251.
- Ibáñez-Escriche, N., Moreno, A., Nieto, B., Piqueras, P., Salgado, C. & Gutiérrez, J., Pablo. (2008). Genetic parameters related to environmental variability of weight traits in a selection experiment for weight gain in mice; signs of correlated canalised response. *Genet. Sel. Evol.*, 40 (3): 279-293.
- Moreno, A., Ibáñez-Escriche, N., García-Ballesteros, S., Salgado, C., Nieto, B. & Gutiérrez, J. P. (2012). Correlated genetic trend in the environmental variability of weight traits in mice. *Livestock Science*, 148 (1-2): 189-195.
- Mulder, H. A., Hill, W. G., Vereijken, A. & Veerkamp, R., F. (2009). Estimation of genetic variation in residual variance in female and male broilers. *Animal*, 3: 1673-1680.
- NSG. (2007). *Saueraser i norge*: Norsk sau og geit. Tilgjengelig fra: <http://www.nsg.no/saueraser-i-norge/category719.html> (lest 28/2).
- NSG. (2014a). *Avlsmål for sau*. nsg.no. Tilgjengelig fra: <http://www.nsg.no/avlsmal/category1370.html>.
- NSG. (2014b). *Utviklingen i lammetall hos spæl*: Norsk sau og geit. Tilgjengelig fra: http://www.saeavl.nsg.no/ringanalyse_dmu_utvikling_list.cfm (lest 7/3).
- NSG. (2016). *værindeks*. Tilgjengelig fra: http://www.saeavl.nsg.no/vaer_list.cfm (lest 10/4).
- R-commander. (2016). 'RcmdrPlugin.NMBU' utg.
- Ros, M., Sorensen, D., Waagepetersen, R., Dupont-Nivet, M., SanCristobal-Gaudy, M., Bonnet, J. C. & Mallard, J. (2004). Evidence for genetic control of adult weight plasticity in the snail *Helix aspersa*. *Genetics*, 168: 2089-2097.
- Rowe, S. J., WHITE, I. M. S., AVENDANO, S. & HILL, W. G. (2006). Genetic heterogeneity of residual variance in broiler chickens. *Genet. Sel. Evol.*, 38: 617-635.
- SanCristobal-Gaudy, M., Elsen, J.-M., Bodin, L. & Chevalet, C. (1998). Prediction of the response to selection for canalization of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.*, 39: 423-451.
- SanCristobal-Gaudy, M., Bodin, L., Elsen, J.-M. & Chevalet, C. (2001). Genetic components of litter size variability in sheep. *Genetics Selection Evolution*, 33 (3): 1-23.
- Scheiner, S. M. & Goodnight, C. J. (1984). The Comparison of Phenotypic Plasticity and Genetic Variation in Populations of the Grass *Danthonia spicata*. *Evolution*, 38 (4): 845-855.
- Sorensen, D. & Waagepetersen, R. (2003). Normal linear models with genetically structured residual variance heterogeneity: a case study. *Genetical Research*, 82: 207- 222.
- SAS. *Statistical Analysis Software*. sas.com.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Vage, D. I., Husdal, M., Kent, M. P., Klemetsdal, G. & Boman, I. A. (2013). A missense mutation in growth differentiation factor 9 (GDF9) is strongly associated with litter size in sheep.(Research article)(Report). *BMC Genetics*, 14: 1.
- Wolc, A., White, I. M. S., Avendano, S. & Hill, W. G. (2009). Genetic variability in residual variation of body weight and conformation scores in broiler chickens. *Poultry Science*, 88: 1156-1161.
- Yang, Y., Chrstensen, O. & Sorensen, D. A. (2010). Analysis of a genetically structured variance heterogeneity model using the Box-Cox transformation. *Genetics Research*.

7 Vedlegg 1

Parameterfil for kjøring av GSEVM v2, store bokstaver er navn på parameterne, det er ingen innavlsfil eller generasjonsfil i analysen.

TITLE

Description of the analysis: analyse for besetninger med over 15 dyr pr besetning*aar og minst 5 pr far, fem ringer fjernet

SEED

47825564587444

INBREEDING FILE

DATA FILE

15 pr bes_aar, 5 pr far (genetisk).txt

MODEL

3 0 0

* det er tre systematiske effekter og ingen tilfeldige effekter eller kovariabler i modellen

649 2 4 34841

* modellen inneholder 649 forskjellige besetning*år klasser, 2 klasser av parringstype, 4 klasser av alder på søyemor og 34841 dyr i slektskapsfilen

1 1 0 1

* variablene besetning*år, parringstype og slektskapsfil er

1 1 0 1

med i modellen for både gjennomsnitt og varians

PEDIGREE FILE

pedigree.txt

ITER LACK BURN-IN

1000000 100 450000

* antall itterasjoner, hvor mange verdier som utgjør en lagret verdi og hvor mange verdier blir forkastet i begynnelsen

SYS SYSR COV COVR

0.08 0.02 0.00 0.0

* startverdier virker ikke å ha betydning for sluttresultatet kun for hvor lang tid det tar før analysen stabiliserer seg

VA VAR R

0.3 0.02 0.0

VP VPR

0.0 0.0

KF KG

0.025 0.0115

* markerte verdier er varianser i Langevin- Hasting forslagsfordeling. De bestemmer andel aksepterte verdier for henholdsvis b^* , a, a^* , va , va^* og r

KVA KVAR KVR

0.0095 0.08 0.002

VARIANCE PRIORS

0

GENERATION FILE

SUMMARY OUTPUTFILE

Summary_15 pr bes_aar, 5 pr far (genetisk) 9

BREEDING VALUES FILE

Breeding_15 pr bes_aar, 5 pr far (genetisk) 9

SYSTEMATIC EFFECTS FOR THE MEAN FILE

Fixed_15 pr bes_aar, 5 pr far (genetisk) 9

SYSTEMATIC EFFECTS FOR THE VARIANCE FILE

Fixed1_15 pr bes_aar, 5 pr far (genetisk) 9

VARIANCE FILE

Var_15 pr bes_aar, 5 pr far (genetisk) 9

GENERATION LINE OUTPUT FILE