

EFFEKT AV INNAVL PÅ PRODUKSJON, FRUKTBARHET OG CELLETALL I NORSK RØDT FE (NRF).

EFFECT OF INBREEDING ON PRODUCTION, FERTILITY AND SOMATIC CELL COUNT IN NORWEGIAN RED CATTLE (NRF).

KRISTINE HOV MARTINSEN

UNIVERSITETET FOR MILJØ- OG BIOVITENSKAP

INSTITUTT FOR HUSDYR- OG AKVAKULTURVITENSKAP
MASTEROPPGAVE 30 STP. 2012



FORORD

Jeg har alltid hatt en stor interesse for dyr, og da jeg oppdaget at det var mulig å studere dyr på universitetsnivå ble valget av utdanning enkelt.

Siden første forelesning i grunnleggende avlslære visste jeg at min masteroppgave skulle omhandle avl. Min hesteinteresse gjorde at faget hesteavl ble et naturlig valg, hvor innavl vekket min oppmerksomhet. Likevel er det storfe som har vært min lidenskap, og da jeg fikk mulighet til å skrive en oppgave om innavlsdepresjon i NRF, måtte den gripes.

En stor takk til min hovedveileder Bjørg Heringstad, for at du alltid har en åpen dør og et smilende ansikt. Takk for god motivasjon og for at du har vært tålmodig og svart på mange spørsmål. Jeg vil også takke min biveileder Erling Sehested og avlskonsulent i Geno Anne Guro Larsgard, for redigering av datamateriale og for nyttige innspill til oppgaven. Takk til Geno og Kukontrollen for tilgang til datamateriale.

Takk til mine to foreldre Anne Hov og Tor Martinsen, for korrekturlesning og for at jeg fikk okkupere stuebordet til oppgaveskriving i travle helger på Hvaler.

Takk til mine to fantastiske samboere Ingvild Steinnes Luteberget og Siri Brandstorp, for alle middagene som har stått klare på bordet når jeg har kommet hjem, og for et fantastisk samboerskap i fem år.

Jeg vil også takke min gode studievenninne Renate Henriksen, for at du alltid er positiv og for at vi sammen har dratt hverandre gjennom studiene. Dere har gjort min studietid på UMB til en minneverdig opplevelse som jeg ikke ville vært foruten.

Institutt for husdyr- og akvakulturvitenskap, UMB

Ås, 15.05.12

Kristine Hov Martinsen

SAMMENDRAG

Det er kjent at moderne avlsarbeid fører til innavl i populasjoner som følge av sterk seleksjonsintensitet. Ugunstige effekter av innavl har vært studert på flere storferaser i verden, men aldri på NRF. Formålet med denne oppgaven var derfor å undersøke effekten av innavl på produksjonsegenskaper, fruktbarhetsegenskaper og celletall i NRF-populasjonen. Det var også et mål å undersøke hvorvidt inkludering av effekten av innavl i avlsverdiberegningene endret avlsverdiene eller rangeringen av dyrene.

Effekten av innavl ble estimert for produksjonsegenskapene; 305 dagers laktasjonsavdrått for melk, fett og protein, fett- og proteinprosent og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall, og for fruktbarhetsegenskapene; ikke-omløpsprosent innen 56 dager fra første inseminering for kviger, første- og andre/tredjelaktasjonskyr og antall dager fra kalving til første inseminering for første- og andre/tredjegangskalvere. Registreringene for andre og tredje laktasjon ble definert som gjentak av egenskapene. Totalt ble 21 608 dyr fra 62 besetninger i Kukontrollen benyttet for å få informasjon om de elleve egenskapene. Avlsverdier for alle egenskapene ble beregnet med en dyremodell, hvor effekten av innavl ble inkludert som en lineær- og en kvadratisk regresjon.

Innavl ble best beskrevet med en lineær regresjonsmodell. Det ble ikke funnet signifikant effekt av innavl på noen av fruktbarhetsegenskapene eller fett- og proteinprosent. Innavl hadde signifikant ugunstig effekt på 305 dagers laktasjonsavdrått for melk, fett og protein, og signifikant gunstig effekt på celletall. Regresjonskoeffisientene viste en reduksjon på -34,2 kg melk, -1,2 kg fett og -1,15 kg protein i en 305 dagers laktasjonsavdrått per 1 % økning i innavl. Gjennomsnittlig log laktasjonscelletall ble redusert med -0,0083 enheter per 1 % økning i innavl. Resultatene indikerer at et avkom av en halvsøskenparing ($F= 12,5$) vil produsere 427,5 kg mindre melk, 16 kg mindre fett, 14,5 kg mindre protein og ha et noe lavere celletall (12 500 celler) i en 305 dagers laktasjonsavdrått enn et ikke- innavlet avkom ($F= 0$), under ellers like forhold.

Effekten av innavl inkludert i avlsverdiberegningene hadde liten effekt på avlsverdiene og rangeringen av dyr. Resultatene viste imidlertid at enkelte importokser kunne bli overvurdert og at det genetiske nivå på NRF-okser ble undertrykt hvis innavl ikke ble tatt hensyn til i avlsverdiberegningene. Resultatene tyder på at å inkludere effekt av innavl i avlsverdiberegningene vil være nyttig for Geno i evalueringen av potensielle eliteokser.

ABSTRACT

It is well known that inbreeding increases in modern breeding programs as a result of strong selection intensity. Unfavorable effects of inbreeding have been studied in several cattle populations, but never in the Norwegian Red population. The aim of this thesis was therefore to estimate effect of inbreeding on milk production, fertility and somatic cell count, and evaluate whether inclusion of these effects in the calculation of breeding values would change the breeding values or ranking of animals in the Norwegian Red population.

The effects of inbreeding were calculated for following traits; standardized 305 days lactation yield for kg milk, kg fat and kg protein, fat- and protein percentage, lactation mean somatic cell score, non-return rate 56 days after first insemination for heifers, first- and second/third lactation cows, and the interval from calving to first insemination for first and second/third calving. The registrations of the traits for second and third lactation cows were defined as repeated measures of the same trait. The data were from the Norwegian Dairy Herd Recording System, and a total of 21608 cows from 62 herds were used for information about the traits. Breeding values for all traits were predicted with an animal model, and the effect of inbreeding was included as a linear and a quadratic regression.

The effect of inbreeding was best explained by a linear regression model. No significant effect of inbreeding was found for fertility traits or fat- and protein percentage. Inbreeding had a significant unfavorable effect on 305 days lactation yield for milk, fat and protein, and a significant favorable effect on somatic cell score. The regression coefficients for the four traits were -34.2 kg milk, -1.28 kg fat, -1.15 kg protein, and -0,0083 units somatic cell score per 1 % increase in inbreeding. The results indicate that a daughter of a half-sib mating ($F=12,5$) will produce 427,5 kg less milk, 16 kg less fat, 14,5 kg less protein and have a lower somatic cell count (12 500 cells) than an non-inbred offspring ($F= 0$), under otherwise same conditions.

To include the effect of inbreeding in the prediction of breeding values had little effect on the breeding values and the ranking of animals. The results showed, however, that some imported sires could be overrated, and that the genetic level of Norwegian Red sires were underestimated if inbreeding was not taken into account in the calculation of breeding values. The results suggest that inclusions of the effect of inbreeding in the prediction of breeding values could be beneficial for Geno, the Breeding and AI Association for Norwegian Red, in the genetic evaluation of potential elite sires.

INNHOLDSFORTEGNELSE

FORORD	I
SAMMENDRAG	II
ABSTRACT	III
INNHOLDSFORTEGNELSE	IV
1 INNLEDNING	1
2 AVL PÅ NORSK RØDT FE	2
2.1 Norsk rødt fe (NRF)	2
2.2 Dagens avlsarbeid på NRF	2
2.3 Produksjon i avlsmålet.....	4
2.4 Fruktbarhet i avlsmålet	5
2.5 Celletall i avlsmålet	7
2.6 Innavl i NRF	8
3 EFFEKTER AV INNAVL	10
3.1 Effekt av innavl på produksjon og celletall	11
3.2 Effekt av innavl på fruktbarhet	14
4 MATERIAL OG METODE	16
4.1 Beskrivelse av data	16
4.1.1 Produksjonsdata og celletall	16
4.1.2 Fruktbarhetsdata	17
4.2 Slektskap.....	18
4.3 Definisjon av egenskapene	20
4.3.1 Produksjonsegenskaper	20
4.3.2 Celletall	21

4.3.3	Fruktbarhetsegenskaper.....	22
4.4	Modeller.....	24
4.5	Arvegrader og varianskomponenter	28
4.6	Avlsverdiberegninger	28
5	RESULTATER.....	29
5.1	Effekt av innavl på produksjonsegenskaper og celletall	29
5.2	Effekt av innavl på fruktbarhetsegenskaper	32
5.3	Effekt av innavl på avlsverdier og rangering av dyr	33
5.3.1	Kyr med data	33
5.3.2	Okser med døtre i datasettet	34
5.4	Effekt av innavl på rangering av okser	35
6	DISKUSJON.....	38
6.1	Datamateriale.....	38
6.2	Modellene	38
6.3	Effekt av innavl på produksjonsegenskaper	39
6.4	Effekt av innavl på celletall	40
6.5	Effekt av innavl på fruktbarhetsegenskaper	41
6.6	Effekt av innavl på avlsverdier og rangering av okser	43
7	KONKLUSJON.....	45
8	LITTERATUR	46

1 INNLEDNING

Med et stadig fallende kutall i Norsk Rødt Fe (NRF)-populasjonen og et strengere krav til bøndenes effektivitet, er forvaltning av de genetiske ressursene viktigere enn noen gang (Meld. St. nr 9 (2011-2012) ; Statistisk sentralbyrå 2012). Kunstig sædoverføring har bidratt til stor spredning av genetisk materiale og en sterkere seleksjonsintensitet i avlsarbeidet. Resultatet er et svært effektivt avlsarbeid med en sterkere avlsframgang, og fare for innavlsøkning som følge av færre foreldredyr (Weigel 2001; Weigel & Lin 2002).

Innavl oppstår når to dyr som er i slekt pares og får avkom, og måles med innavlskoeffisient som er definert som sannsynligheten for at to alleler er identiske i opphav (Falconer & Mackay 1996). Flere studier har vist innavlsøkning i populasjoner av ulike melkekuraser som følge av utstrakt bruk av enkelte okser og sterk seleksjonsintensitet (Casanova et al. 1992; Hudson & Van Vleck 1984; Kearney et al. 2004; Young & Seykora 1996). I følge Falconer & Mackay (1996) har innavl tendens til å ha en negativ effekt på «fitnessrelaterte» egenskaper som helse og fruktbarhet. Denne negative effekten kalles innavlsdepresjon, og er det praktiske utfallet av innavl.

Flere studier har rapportert om nedgang i melkeproduksjon (Casanova et al. 1992; Gulisija et al. 2007; Hudson & Van Vleck 1984; Mc Parland et al. 2007; Miglior et al. 1992; Thompson et al. 2000a; Thompson et al. 2000b), dårligere fruktbarhet (Cassell et al. 2003b; Hoeschele 1991; Wall et al. 2005) og forhøyede celletall (Croquet et al. 2006; Miglior et al. 1995a) som følge av innavl. Dette er egenskaper som har innvirkning på gårdens effektivitet (Hansen et al. 2005; Young et al. 1985), og Smith et al. (1998) viste at bonden tapte 85 NOK (dagens valuta) per ku per 1 % økning i innavl på holstein i USA.

Innavlsdepresjon har ikke vært estimert for NRF tidligere, fordi innavl ikke har vært et problem i populasjonen. Det er likevel kjent at innavl vil oppstå i populasjoner med moderne avlsarbeid, og det er derfor interessant å undersøke om NRF er utsatt for innavlsdepresjon i likhet med andre melkekuraser. Effekten av innavl inkluderes per i dag ikke i Genos rutinemessige avlsverdiberegninger, og hvorvidt innavl har effekt på avlsverdiene er derfor ukjent. Hensikten med denne oppgaven var derfor å estimere effekten av innavl på produksjonsegenskaper, fruktbarhetsegenskaper og celletall i NRF-populasjonen. Det var også et mål å undersøke om det å inkludere innavl i avlsverdiberegningene påvirket avlsverdiene, og endret rangeringen av potensielle seleksjonskandidater.

2 AVL PÅ NORSK RØDT FE

2.1 Norsk rødt fe (NRF)

I Norge på 1930-tallet vokste interessen for mer fokus på økonomisk viktige egenskaper framfor rasepreg og homogenitet i storfeavlen. Etter lengre tid med små populasjoner av flere ulike nasjonale raser, bar flere av rasene preg av innavl og liten bærekraft. Dette gav grunnlag for NRF sitt opphav. Flere av de nasjonale rasene slo seg sammen, og i 1960 var nesten alle lokale raser i Norge gått inn i NRF. Andre raser som finsk ayrshire, svensk rød og vit boskap og holstein-frisisk storfe fra USA og Canada har vært krysset inn i NRF (Vangen et al. 2007).

I dag utgjør NRF 95 % av den norske populasjonen av melkekyr, og har en gjennomsnittlig produksjon på rundt 7100 kg melk i året (Geno 2012a). NRF er et godt eksempel på en populasjon som har klart å opprettholde genetisk variasjon gjennom blant annet gode avlsmål med mange egenskaper (FAO 2007).

2.2 Dagens avlsarbeid på NRF

Avlsarbeidet på NRF forvaltes i dag av Geno som er et samvirke eid av 10850 bønder i Norge per 31.12.11 (Geno 2012b; Geno 2012c). Avlen er basert på et bredt og langsiktig avlsmål med hensikt «å utvikle kyr som er best mulig tilpasset for å produsere mjølk og kjøtt med de driftsmidlene og naturressursene vi har i Norge, og dermed størst mulig nettoinntekter for bonden» (Steine et al. 2004).

Flere av egenskapene i avlsmålet er kjønnsbegrensede, og enkelte egenskaper som fruktbarhet og helse, har lave arvegrader. For å kunne drive et effektivt avlsarbeid og å få stor nok mengde informasjon om disse egenskapene, benyttes registreringer på døtrene til potensielle eliteokser. I 2011 fikk 105 ungoxer sin først avlsverdi på bakgrunn av informasjon fra deres døtre (Geno 2012c). Registreringene som brukes i avkomsgranskingen rapporteres til Kukontrollen, som er et verktøy for datainnsamling for melkeprodusenter. Etter omlag fire år etter de ble brukt som ungoxer, får oksene beregnet avlsverdier. Avlsverdiene predikeres på bakgrunn av informasjonen registrert i Kukontrollen, oxen selv og slektskapet mellom oksene. De store avkomsgruppene etter hver okse sørger for relativt høy sikkerhet på avlsverdiberegningene, også for de egenskapene med lav arvegrad (Geno 2012a).

Ved utvalg av eliteokser benyttes samlet avlsverdi og en slektskapsindeks som sier hvor mye den enkelte okse er i slekt med resten av populasjonen. Slektskapsindeksen er med på å avgjøre hvor stort oksens bidrag til populasjonen skal være. Dette for å hindre at okser med

høyt slektskap til resten av populasjonen blir eliteokser med høyt genetisk bidrag til neste generasjon (Sehested 2007). Mellom ti og tolv eliteokser velges ut blant de avkomsgranskede oksene, og disse vil bli fedre til 60 % av neste generasjon i populasjonen (Geno 2012a).

Utviklingen av NRF sitt avlsmålet har skjedd de siste femti årene, og flere egenskaper er tatt inn i avlsmålet i nyere tid (Geno 2012a; Sehested 2000). Avlsmålet har gått fra å være konsentrert om produksjonsegenskaper, til et avlsmål som vektlegger helse- og fruktbarhetsegenskaper i tillegg til produksjonsegenskaper. Egenskapene i NRF sitt avlsmål inneholder elleve egenskapsgrupper, hvor melk, mastitt og fruktbarhet har høyest vektlegging (Tabell 1).

Tabell 1 Vektlegging av de ulike egenskapene i avlsmålet til NRF (Geno 2012c).

Egenskap	Vektlegging
Melk	28
Mastitt	21
Fruktbarhet	18
Jur	15
Bein	6
Kjøtt	6
Lynne	2
Andre sykdommer	2
Utmelking	1
Kalvingsvansker	0,5
Dødfødsler	0,5

Høy vektlegging av mastitt og fruktbarhet er nødvendig for å oppnå avlsfremgang på egenskapene, da det er kjent at melkeproduksjon har ugunstige korrelasjoner til fruktbarhet (Andersen-Ranberg et al. 2005; Hansen et al. 1983; König et al. 2008; Sewalem et al. 2010) og mastitt (Heringstad et al. 2005; Koeck et al. 2010; Vallimont et al. 2009). Olesen et al. (2000) viste at brede avlsmål gav en nedgang i melkeproduksjon, men størst gevinst totalt i forhold til smale avlsmål med kun få egenskaper.

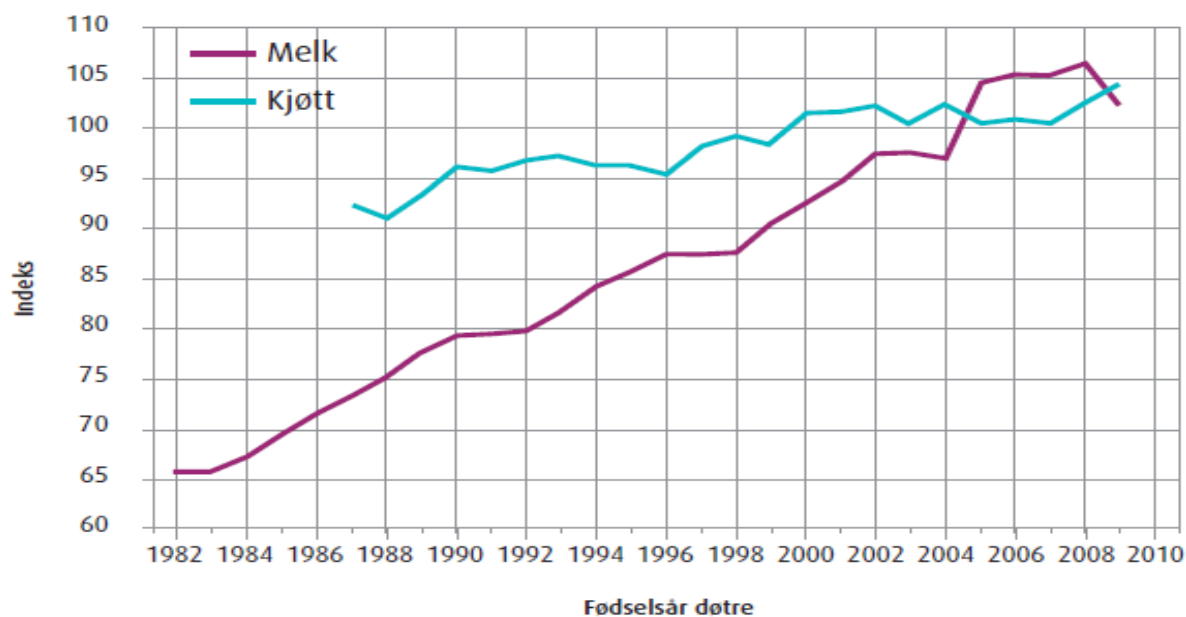
Ved å vekte flere egenskaper i avlsmålet sikres flere potensielle eliteokser fra ulike linjer med gode samlede avlsverdier. Ved ensidig vektning av produksjonsegenskaper vil ofte okser fra en høytytende linje nært beslektet, bli eliteokser. Alle ønsker å bruke disse for å få størst melkeproduksjon i sin besetning. Oksenes sønner kan igjen ha gode avlsverdier for tilsvarende egenskaper, og bli selektert eliteokse igjen noen år senere. Dette gjør at enkeltokser vil få store totale genetiske bidrag til populasjonen, og at faren for innavl og en

eventuell flaskehalseffekt vil øke. Med flere egenskaper i avlsmålet vil flere okser fra ulike linjer være potensielle eliteokser, da noen okser er gode på melk og andre på mastitt eller fruktbarhet. Ulike kombinasjoner av egenskapene gir derfor flere gunstige seleksjonskandidater, ikke bare på melk men også helse- og fruktbarhetsegenskaper. På denne måten klarer Geno å opprettholde et høyt antall eliteokser fra flere linjer i populasjonen, og genetisk variasjon vedvarer.

2.3 Produksjon i avlsmålet

Det har vært drevet systematisk avlsarbeid på NRF siden 1935, hvor målet for melk var «*en mjølkerik rase med fettprosent bortimot fire*» (Hersleth 2010a). I 1962 var egenskapen melk nærmere 70 % av det totale avlsmålet, som til sammen bestod av fem egenskapsgrupper. Fra 1980 gikk vektleggingen av melk i avlsmålet ned, som følge av inkludering av funksjonelle egenskaper. Vektingen av melk var i 1990 nede på 20 % (Steine et al. 2004). Siste gang avlsmålet ble justert var i 2008, og egenskapen mjølk er per i dag vektet med 28 % (Geno 2012a).

Det beregnes avlsverdier for 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) for melk (kg), fett (kg), protein (kg), proteinprosent (%) og fettprosent (%). Egenskapen som er inkludert i samlet avlsverdi for oksene er en melkeindeks som er en kombinasjon av 305-d melk (kg), fett (kg) og protein (kg). Vektleggingen av avlsverdiene for de tre egenskapene i melkeindeksen er -0,1, 0,1 og 1 for henholdsvis 305-d melk (kg), 305-d fett (kg) og 305-d protein (kg) (Geno 2012a). Melkeindeksen ble innført i samlet avlsverdi i 2003. Fra 1993 og fram til melkeindeksen ble innført, var det kg protein som var inkludert i samlet avlsverdi (Steine et al. 2004). Figur 1 viser avlsmessig utviklingen av melkeindeksen og kjøtt. Gjennomsnittlig melkeindeks har vært økende fram til 2008, med en svak nedgang til 2009.



Figur 1 Avlsmessig utvikling for melkeindeks og kjøtt i perioden 1982 til 2009. Fra; (Geno 2012c)

2.4 Fruktbarhet i avlsmålet

Det har vært drevet avlsarbeid på fruktbarhetsegenskaper i NRF siden 1971 (Hersleth 2010b; Larsgard 2009), og i 1972 ble fruktbarhet inkludert i samlet avlsverdi (Andersen-Ranberg et al. 2005). Geno (tidligere NRF) var blant de første avlsorganisasjonene i verden som inkluderte fruktbarhetsegenskaper i sitt avlsarbeid (Interbull 2012).

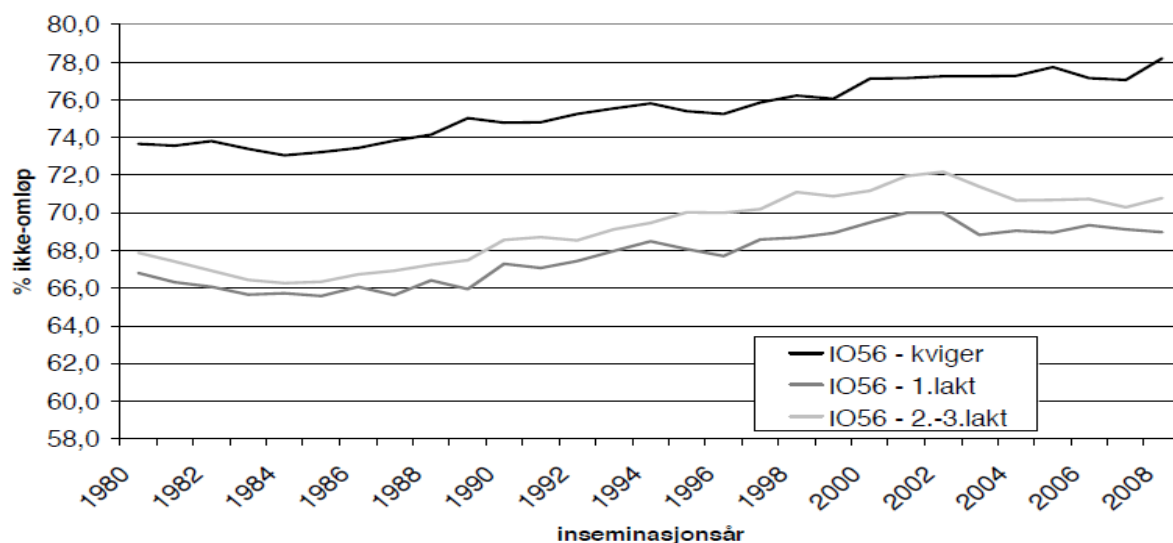
Fruktbarhetsegenskapene er inkludert i samlet avlsverdi som en fruktbarhetsindeks (Larsgard 2009). Egenskapsgruppene inkludert i fruktbarhetsindeksen er ikke-omløp innen 56 dager fra første inseminering (IO56) og antall dager fra kalving til første inseminering (KFI) (Larsgard 2009). IO56 er et mål på om kyr som er inseminert, ikke insemineres for andre gang i løpet av 56 dager etter første inseminering, og sier noe om kuas evne til å bli drektig ved inseminering. KFI måles i antall dager fra kalving til første inseminering, og forteller om kuas evne til å komme i ny brunst (Andersen-Ranberg et al. 2005).

Egenskapen IO56 for kviger ble inkludert i beregningene først, og i 2002 ble også IO56 for førstelaktasjonskyr inkludert i fruktbarhetsindeksen. IO56 for andre/tredjelaktasjonskyr og egenskapene KFI for første- og andre/tredjegangskalvere ble inkludert i fruktbarhetsindeksen i 2008 (Larsgard 2008; 2009).

Det er i dag totalt fem fruktbarhetsegenskaper som er inkludert i fruktbarhetsindeksen i samlet avlsverdi, med en relativ vekt på 18 % (Andersen-Ranberg et al. 2005; Larsgard 2009). Flere studier har rapportert lave arvegrader for fruktbarhetsegenskaper og ugunstig sammenheng

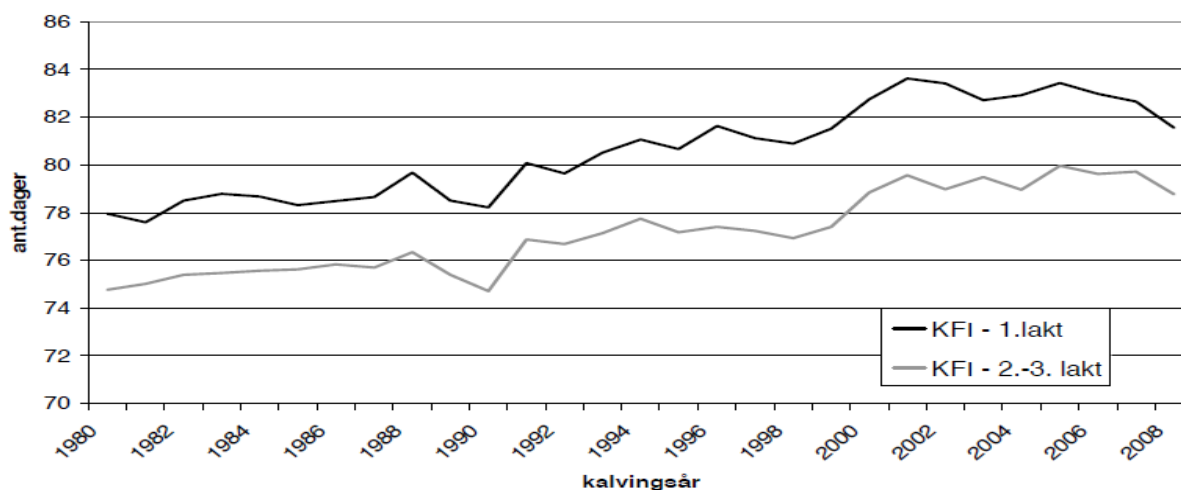
mellom fruktbarhet og melkeytelse (Andersen-Ranberg et al. 2003; Andersen-Ranberg et al. 2005; Geno 2012a; Roxström et al. 2001; Wall et al. 2003b). Det er derfor nødvendig med en høy vektlegging av fruktbarhet i forhold til melkeytelse for å oppnå avlsframgang på fruktbarhet (Larsgard 2009).

Larsgard (2009) beskrev de fenotypiske trendene for fruktbarhetsegenskapene som er inkludert i fruktbarhetsindeksen. Figur 2 viser de fenotypiske trendene for IO56 for kviger, førstelaktasjonskyr og andre/tredjelaktasjonskyr fra 1980 til 2008. Det har vært en positiv utvikling av de tre egenskapene, og IO56 for kviger er gjennomgående høyere enn første- og andre/tredjelaktasjonskyr (Figur 2).



Figur 2 Fenotypisk utvikling i ikke-omløpsprosent 56 dager etter første inseminering (IO56). Fra; (Larsgard 2009).

Figur 3 viser de fenotypiske trendene for KFI for førstelaktasjonskyr og andre/tredjelaktasjonskyr. Figuren viser en ugunstig fenotypisk utvikling av egenskapene fra 1990 og fram til 2001. En årsak er at egenskapen ikke ble vektlagt i avlsverdberegningene før i 2008 (Larsgard 2009).

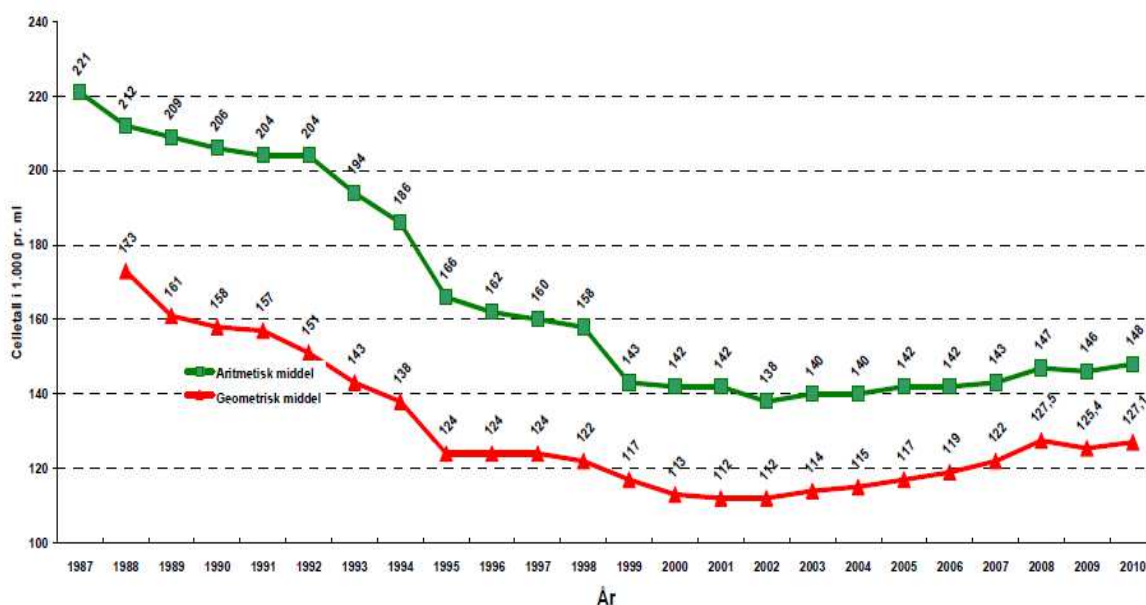


Figur 3 Fenotypisk utvikling i antall dager fra kalving til første inseminering (KFI). Fra; (Larsgard 2009)

2.5 Celletall i avlsmålet

I 1975 ble helsekortordningen introdusert i norsk melkeproduksjon for alle produsenter som var medlem av Kukontrollen. De første oksene fikk i 1978 beregnet avlsverdier på bakgrunn av sykdomsregistreringer fra helsekortene, og mastitt ble innført i avlsmålet (Østerås et al. 2007). Somatisk celletall (SCC) har i likhet med mastitt vært registrert siden 1978 (Ødegård et al. 2002), og avlsverdier blir beregnet for egenskapen. Likevel har ikke SCC blitt inkludert i samlet avlsverdi i NRF (Geno 2012a; Heringstad et al. 2000).

SCC er et mål på kuas betennelsesrespons i form av antall celler (hvite blodceller og gamle jurceller) per milliliter melk (Helsetjenesten for storfe 2010). Heringstad et al. (2000) sammenliknet studier på seleksjon for mastittresistens, og fant at estimerte genetiske korrelasjoner mellom mastitt og SCC varierte fra 0,3 til 0,8. Det er derfor flere land som benytter log somatisk celletall, kalt somatisk celsescore (SCS), som indirekte seleksjon for redusert mastittfrekvens i stedet for direkte seleksjon for mastittresistens (Mrode & Swanson 1996). Figur 4 viser endring i gjennomsnittlig celletall fra tankmelkprøver levert til meieriene i Norge fra 1987 til 2010. Celletallet har blitt lavere fra 1987 til 2010, men hatt en svak økning fra 2002 fram til 2010.



Figur 4 Middeltall på alle tankmelkprøver levert til meieriene i Norge mellom 1987 og 2010. Fra; (Helsetjenesten for storfe 2011).

2.6 Innavl i NRF

Sehested & Svendsen (2005) så på innavlsstatus for NRF med informasjon om alle seminokser fra 1980 til 2005, med kjent slektskap tilbake til 1950. Forfatterne estimerte gjennomsnittlig innavlsøkning per generasjon til 0,3 % og en effektiv populasjonsstørrelse¹ på 167 dyr. Sehested (2007) beskrev innavlsstatus i NRF fra 1976 til 2002, og viste at NRF var lite innavlet sammenliknet med andre utenlandske raser. Det ble estimert en innavlsøkning per generasjon på 0,24 % og en effektiv populasjonsstørrelse på 208 individer.

I 2000 ble det besluttet å gå fra sædlagre til å holde potensielle eliteokser i live for sædproduksjon, fram til oksens avlsverdi er kjent (Geno 2001). Dette venteoksesystemet har gitt økt fare for innavlsøkning, da det i prinsippet kan produseres store mengder sæd fra eliteoksene. Dette stilte derfor strengere krav til innavlskontroll i NRF-populasjonen (Sehested 2007). Innavlsstatus i NRF i nyere tid viser liten fra 2006 til 2011 (Tabell 2). Årsberetning og regnskap 2011 for Geno viste at NRF-populasjonen hadde en effektiv populasjonsstørrelse på 195 individer og en innavlsøkning per generasjon på 0,26 %, som resultat av god innavlskontroll.

¹ Antall dyr som skal til for å forårsake den faktiske innavlsøkningen som finnes i populasjonen gjennom tilfeldig paring (Falconer & Mackay 1996).

Tabell 2 Oversikt over økning i innavlsgrad per generasjon og effektiv populasjonsstørrelse i Norsk Rødt Fe (NRF) (Geno 2007; Geno 2009; Geno 2010; Geno 2011; Geno 2012c).

År ¹	Innavlsøkning per generasjon	Effektiv populasjonsstørrelse
2006	0,24 %	208
2008	0,29 %	173
2009	0,25 %	198
2010	0,26 %	191
2011	0,26 %	195

¹ Tall fra 2007 var ikke tilgjengelige

Innavlsøkningen per generasjon for 2010 og 2011 har vært den samme, men effektiv populasjonsstørrelse har økt med fire dyr fra 2010 til 2011. Variasjon i effektiv populasjonsstørrelse og innavlsøkning skyldes i større grad unøyaktighet i beregningene enn en faktisk endring (Sehested, E. pers. med. 04.05.12).

3 EFFEKTER AV INNAVL

Akseptabelt nivå av innavlsøkning per generasjon er 1 % (Nordisk Genbank Husdyr 2004), og NRF har på bakgrunn av anbefalingene, en bærekraftig innavlstatus (Tabell 2). Dette er en av årsakene til at innavlsdepresjon i populasjonen ikke har vært undersøkt tidligere. Andre internasjonale raser har derimot vært mer utsatt for ensidig avlsarbeid på produksjonsegenskaper, og flere matadorokser som har fått virke i avl (Hudson & Van Vleck 1984; Kearney et al. 2004). Evaluering av populasjonsstruktur og slektskap har derfor blitt viktigere, og innavlsdepresjon har blitt undersøkt i flere storfepopulasjoner (Fuerst & Sölkner 1994; Thompson et al. 2000a; Wiggans et al. 1995). Det er også gjort analyser av innavlsdepresjon på andre arter som bøffel (Santana Jr et al. 2011), kanin (Moura et al. 2000), hest (Gómez et al. 2009; Klemetsdal & Johnson 1989), sau (Selvaggi et al. 2010; van Wyk et al. 2009), fisk (Pante et al. 2001; Rye & Mao 1998) og gris (Culbertson et al. 1998; Farkas et al. 2007).

Innavlsdepresjon er en konsekvens av dominans mellom loci². Når dominans er til stedet vil genotypfrekvensen endres ved innavl. Frekvensen av heterozygoter vil gå ned og frekvensen av homozygoter vil gå opp. Innavlsdepresjon kan oppstå som en opphopning av skadelige homozygote recessive genotyper, eller som et resultat av tap av heterozygote genotyper som presterer bedre en de to ulike homozygote genotypene. Begge gir nedgang i egenskapenes fenotypiske uttrykk (Lynch & Walsh 1998).

Falconer & Mackay (1996) viste at endring i fenotypisk gjennomsnitt for en egenskap er proporsjonal med innavlskoeffisienten, så lenge det ikke er epistasi³ mellom loci. Likevel vil innavlede populasjoner utsettes for seleksjon, hvor skadelige homozygote recessive genotyper selekteres bort. Dette skaper en ikke- lineær sammenheng mellom fenotypisk gjennomsnitt og innavlskoeffisient i populasjonen, og innavlsøkning i populasjonen gir en ikke- lineær endring i egenskapens fenotypiske uttrykk (Falconer & Mackay 1996; Gulisija et al. 2007; Lynch & Walsh 1998).

Weigel (2001) konkluderte med at seleksjonsintensitet var en av de største bidragsyterne til innavlsøkning i en populasjon. Gjennom seleksjon reduseres antall foreldre til neste generasjon og genetisk variasjon minsker. Som et resultat av ønsket om raskest mulig avlsframgang, har innavl økt i flere sentrale storfepopulasjoner (Stachowicz et al. 2011;

² Flertall for lokus. Angir posisjonen til et gen på et kromosom (Lawrence 2005).

³ En hemmende eller overstyrende effekt et gen har på et annet gen (Lawrence 2005).

Sørensen et al. 2005; Wiggans et al. 1995) Konsekvensene er innavlsdepresjon på flere økonomisk viktige egenskaper i melkeproduksjon (Smith et al. 1998).

3.1 Effekt av innavl på produksjon og celletall

Produksjonsegenskapene som benyttes i avlsarbeidet på melkekuraser i verden samsvarer i stor grad på tvers av landegrenser (Interbull 2012). Kuas produksjonsegenskaper gir inntekt til bonden, og det er naturlig at innavlsdepresjon på disse egenskapene i størst grad er undersøkt.

Litteraturen viste en innavlsdepresjon som varierte fra -9,84 kg til -37,15 kg, -0,5 kg til -1,25 kg og -0,52 kg til -1,23 kg per 1 % økning i innavl for henholdsvis 305-d melk (kg), 305-d fett (kg) og 305-d protein (kg) (Tabell 3).

Tabell 3 Tidligere estimater av innavlsdepresjon for 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) for kg melk, kg fett og kg protein. Endring i fenotypisk uttrykk per 1 % økning i innavl.

Kilde	305-d melk (kg)	305-d fett (kg)	305-d protein (kg)	Rase, Land
Croquet et al.(2006)	- 18,8	-0,91	-0,65	Holstein, Belgia
Casanova et al.(1992)	- 26	-0,07	+0,004	Swiss Braunvieh, Sveits
Miglior et al.(1992)	- 9,8	-0,55	-	Jersey, Canada
Miglior et al.(1995b)	- 25	-0,9	-0,78	Holstein, Canada
Wiggans et al.(1995)	- 30,2	-1,16	-1,20	Ayrshire, USA
-«-	- 19,6	-0,89	-0,77	Guernsey, USA
-«-	- 21,3	-1,03	-0,88	Jersey, USA
-«-	-24,6	-1,08	-0,99	Brown Swiss, USA
-«-	- 29,6	1,08	-0,97	Holstein, USA
Rokouei et al.(2010)	- 18,7	-0,44	-0,48	Holstein, Iran
Smith et al.(1998)	- 37,1	-1,20	-1,23	Holstein, USA

Miglior et al. (1992) fant den laveste innavlsdepresjonen på 305-d melk, estimert til -9,84 kg per 1 % økning i innavl, på jersey i Canada. Forfatterne konkluderte med at en stor andel av datasettet var innavlede individer, men at gjennomsnittlig innavlskoeffisient var lav. Miglior et al. (1992) observerte tendenser til ikke- lineære sammenhenger mellom innavl og egenskapenes fenotypiske uttrykk ved høyere innavl. Thompson et al. (2000b) estimerte effekten av innavl på samme rase i USA, og observerte en kurvlineær effekt av innavl på melkeegenskapene. Forskjellen mellom et ikke- innavlet dyr og et dyr 5 % innavlet var 52 kg mer melk, 5,11 kg mer fett og 3,32 kg mer protein ved 305 dagers laktasjonsavdrått for dyr som ikke var innavlet. Studiet analyserte også celletall, men fant ingen signifikant effekt av innavl på egenskapen. I likhet med Thompson et al. (2000b), fant Gulisija et al. (2007) en ikke- lineær sammenheng mellom dyrets innavlskoeffisient og fenotypiske uttrykk for egenskapene 305-d melk (kg), fett (kg) og protein (kg) for jersey i USA.

Miglior et al. (1995b) analyserte ikke-additive genetiske effekter hos holstein i Canada med tre ulike modeller. De ulike modellene gav omtrent samme estimat av innavlsdepresjon, som ble estimert til en nedgang i 305 dagers laktasjonsavdrått på 25 kg melk, 0,9 kg fett og 0,8 kg protein, og en økning på 0,05 % i fett- og proteinprosent per 1 % økning i innavl.

Smith et al. (1998) fant høyere estimater av innavlsdepresjon på egenskapene 305-d melk (-37,15 kg), fett (-1,2 kg) og protein (-1,23 kg) hos holstein i USA i første laktasjon. Ingen innavlsdepresjon ble registrert på celletall. Croquet et al. (2006) fant lavere innavlsdepresjon for tilsvarende egenskaper i første laktasjon på holstein i Belgia (Tabell 3). Forfatterne mente denne forskjellen kunne skyldes forskjellig gjennomsnittlig produksjon. Studiet fant også en lav, men signifikant negativ effekt av innavl på celletall.

Analyser av innavl og innavlsdepresjon i holstein i Iran ble gjort av Rokouei et al. (2010). Innavlsdepresjon for egenskapene 305-d melk, fett og protein og celletall for henholdsvis første, andre og tredje laktasjon ble beregnet. Rokouei et al. (2010) estimerte en signifikant innavlsdepresjon på celletall i tredje laktasjon til + 0,0086 enheter per 1 % økning i innavl. Innavlsdepresjon for første laktasjon samsvarte med estimatene i Croquet et al. (2006), men Rokouei et al. (2010) hadde noe lavere estimater for 305-d fett (kg) og protein (kg) (Tabell 3).

Thompson et al. (2000a) undersøkte effekt av innavl på produksjon hos holstein i USA, og fant en økning i innavlsdepresjon ved høyere innavl. En ku som var 5 % innavlet ville produsere 143 kg mindre melk, 5,5 kg mindre fett og 3,6 kg mindre protein i året, enn en ku som ikke var innavlet. Thompson et al. (2000a) fant ingen signifikant effekt av innavl på SCS, i likhet med Smith et al. (1998), Gulisija et al. (2007) og Thompson et al. (2000b).

Mc Parland et al. (2007) sammenliknet ulike modeller for å beregne innavlsdepresjon på irsk holstein. Det ble observert en ikke-lineær effekt av innavl på 305-d melk (kg) og proteinkonsentrasjon da innavl ble inkludert som en kontinuerlig variabel. Lineære effekter av innavl ble observert på 305-d fett (kg). Studiet fant at en ku med flere kalvinger og som var 12,5 % innavlet, produserte 61,5 kg mindre melk, 5,3 kg mindre fett og 1,2 kg mindre protein i en 305 dagers laktasjonsavdrått enn et ikke innavlet dyr. Innavl hadde også en negativ effekt på celletall, og effekten av innavl varierte med kalvingsnummer, i likhet med funn gjort av Rokouei et al. (2010).

Miglior et al. (1995a) estimerte effekten av innavl for gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS) i holstein i Canada i første laktasjon. Funnene var lave, men signifikante, og LSCS

økte lineært med 0,012 enheter per 1 % økning i innavl. Miglior et al. (1995a) konkluderte derfor med at innavlede dyr tenderte til å ha en høyere LSCS enn ikke-innavlede dyr. Resultatet samsvarte med senere resultater (Croquet et al. 2006; Mrode et al. 2004; Rokouei et al. 2010).

Det er også observert innavlsdepresjon på andre melkeraser. Wiggans et al. (1995) studerte innavlsdepresjon hos seks ulike melkeraser i USA. Rasen med størst innavlsdepresjon var ayrshire, med -30,2 kg melk, -1,16 kg fett og -1,2 kg protein for 305 dagers laktasjonsavdrått per 1 % økning i innavl. Estimaten var høyere enn Hudson & Van Vleck (1984) registrerte for samme rase. Wiggans et al. (1995) estimerte lavest innavlsdepresjon for 305-d melk hos rasen Guernsey til -19,6 kg melk per 1 % økning i innavl.

Hermas et al. (1987) studerte effekten av lav innavl i to buskaper med rasen guernsey, og estimerte en nedgang på 23,8 kg melk og 1,2 kg fett per 1 % økning i innavl.

Innavlsdepresjonen observert i studiet var noe høyere enn Wiggans et al. (1995) for 305-d melk (kg) og fett (kg) (Tabell 3), men studiet hadde et lite datasett og estimatene store standardfeil. Hermas et al. (1987) estimerte også en effekt av innavl på fettprosent på + 0,002 % per 1 % økning i innavl, men estimatet var ikke signifikant.

Innavlsdepresjon i brown swiss i USA ble estimert for kg melk, fett og protein til henholdsvis -24,6, -1,08, og -0,99 kg per 1 % økning i innavl (Wiggans et al. 1995). Swiss braunvieh er en kryssing av brown swiss i USA og den sveitsiske braunvieh. Effekten av innavl i swiss braunvieh i Sveits ble analysert av Casanova et al. (1992). Signifikant innavlsdepresjon ble estimert til -26 kg 305-d melk per 1 % økning i innavl. Estimer av innavlsdepresjon for egenskapene 305-d fett og protein var -0,077 og +0,004 kg per 1 % økning i innavl. Disse estimatene var lavere enn Wiggans et al. (1995).

Fuerst & Sölkner (1994) estimerte lav effekt av innavl på fett- og proteinprosent i en populasjon av braunvieh og kryssninger av braunvieh og brown swiss i Østeriket. Det var gjennomgående negativ effekt av innavl for fettprosent (-0,0004 - 0,0001 %), og effekten varierte avhengig av laktasjonsnummer. Proteinprosent økte med økning i innavl, og resultatene varierte med laktasjonsnummer (0,0001- 0,0003 %). Casanova et al. (1992) fant tilsvarende estimer, men disse var ikke signifikante.

Resultatene fra den undersøkte litteraturen om innavlsdepresjon for 305-d melk (kg), fett (kg) og protein (kg) var entydige, og studiene har funnet signifikant effekt av innavl på de tre

ytelsesegenskapene. Resultatene for celletall var blandet, hvor fire av studiene fant signifikant effekt av innavl som gav økende celletall (Croquet et al. 2006; Mc Parland et al. 2007; Miglior et al. 1995a; Rokouei et al. 2010), og fire som ikke fant signifikant effekt av innavl på celletall (Gulisija et al. 2007; Smith et al. 1998; Thompson et al. 2000a; 2000b). Resultatene av innavlsdepresjon for fett- og proteinprosent var varierende, men effekter av innavl ble funnet (Fuerst & Sölkner 1994; Mc Parland et al. 2007; Miglior et al. 1995b).

3.2 Effekt av innavl på fruktbarhet

I likhet med produksjonsegenskapene, påvirker fruktbarheten i en besetning økonomien i produksjonen (Hansen et al. 2005). Fruktbarhetsegenskapene som inngår i avlsarbeidet varierer imidlertid avhengig av land og mellom studier. Dette gjør en direkte sammenlikning av analyser vanskelig (Interbull 2012).

Wall et al. (2005) fant en signifikant ugunstig effekt av innavl på fruktbarhetsegenskaper hos holstein og frieser kyr i Storbritannia og Nord- Irland i første laktasjon. Effekten av innavl gav en økning på 1,7 dager for KFI, 2,8 dager lengre kalvingsintervall (KI) og en nedgang på 1 % for egenskapen IO56. Denne endringen representerte forskjellen mellom dyr som var 10 % innavlet og ikke innavlede dyr. En studie gjort av samme forfattere i 2003 viste også signifikant lineær effekt av innavl på IO56, KFI og KI (Wall et al. 2003a). De konkluderte med at effekten av innavl var sterkere ved høyere innavl i populasjonen for enkelte egenskaper.

Maternal innavlsdepresjon ble påvist for egenskapen ikke-omløpsprosent innen 70 dager etter første inseminering (IO70), på rasen jersey i USA (Cassell et al. 2003b). Innavl ble inkludert som en lineær kovariat, og IO70 gikk ned med 3 % for dyr som var 10 % innavlet uavhengig av kalvingsnummer. Det var derfor større sannsynlighet for at kyr som var innavlet ikke ble drektige, og derfor kom i ny brunst innen 70 dager fra første inseminering enn ikke innavlede kyr. Resultatet var i samsvar med Wall et al. (2003a; 2005), men egenskapene som var analysert var ikke identiske. For førstegangskalvere i jersey var innavlsdepresjonen en nedgang på 5 % for IO70 ved 10 % innavl. Studiet hevdet derfor at effekten av innavl var størst på yngre dyr.

Rokouei et al. (2010) analyserte effekten av innavl på egenskaper hos holstein i Iran og fant, i motsetning til Wall et al. (2003a; 2005), ingen signifikant innavlsdepresjon på KFI. Av fruktbarhetsegenskapene ble det kun funnet innavlsdepresjon på KI og alder ved første kalving (AFK), som økte med henholdsvis 0,53 dager og 0,45 dager per 1 % økning i innavl.

Cassell et al. (2003a) fant, i likhet med Rokouei et al. (2010), ingen signifikant effekt av innavl på KFI hos jersey og registrerte holstein. De fant imidlertid en signifikant ugunstig effekt av innavl på KFI hos ikke- registrerte holstein, hvor 85 % av kuene hadde minst 70 % av slektskapet kjent.

Smith et al. (1998) undersøkte effekten av innavl på holstein i USA, og fant at KI for første laktasjon økte med 0,26 dager per 1 % økning i innavl. Studiet fant at AFK økte med 0,36 dager. Resultatet er lavere enn Fioretti et al. (2002) som fant en økning på 0,76 dager per 1 % økning i innavl for AFK hos piedmontese i Italia.

Mc Parland et al. (2007) konkluderte med at innavl hadde en skadelig effekt på fruktbarhet, og fant en økning i KI (0,7 dager) og AFK (0,2 dager) per 1 % økning i innavl hos holstein i Irland. Resultatene samsvarte med Rokouei et al. (2010) og Smith et al. (1998). Mc Parland et al. (2007) fant imidlertid ikke noen ikke- lineær effekt av innavl på egenskapene, i motsetning til Thompson et al. (2000a; 2000b).

Antall tomdager (DO) beskriver antall dager fra kalving til kua blir drektig, og kan relateres til KFI. Hoeschele (1991) fant en negativ effekt av innavl på DO på 3,3 dager for dyr som var 25 % innavlet. Hermas et al. (1987) fant en økning i DO på 2,3 dager per 1 % økning i innavl. Det skal nevnes at estimatet hadde stor standardfeil.

Funnene på effekten av innavl på fruktbarhetsegenskaper var varierende. Signifikant negativ effekt av innavl på egenskapen IO56 (Wall et al. 2003a; Wall et al. 2005) og IO70 (Cassell et al. 2003b) ble funnet. Cassell et al. (2003a) og Rokouei et al. (2010) fant ingen signifikant effekt på KFI, i motsetning til Wall et al. (2003a; 2005), som fant en signifikant effekt av innavl.

4 MATERIAL OG METODE

4.1 Beskrivelse av data

Informasjon om produksjons- og fruktbarhetsegenskaper og celletall fra NRF-kyr ble hentet ut fra Kukontrollen. Tre datasett, et for produksjonsegenskaper og celletall og to datasett for fruktbarhetsegenskaper, ble plukket ut fra datasettene som ble brukt til avkomsgransking nummer fire i 2011. Kriterier ble stilt ved dataplukk for å sikre fullstendig slektskap langt tilbake, og dermed gode estimater av dyras innavlskoeffisient. Data ble plukket fra besetninger som oppfylte følgende kriterier;

- Kyr med informasjon om produksjon og celletall måtte ha hatt minst en kalving mellom 2004 og 2011.
- Besetningene hadde en seminandel på minst 95 %.
- Besetningene bestod av minst 95 % NRF.
- Hver besetning måtte ha minst 350 dyr med informasjon om egenskapene totalt.

Fruktbarhetsdata ble hentet fra dyrene som oppfylte kriteriene ovenfor, og som det var blitt beregnet innavlskoeffisient for. De endelige datasettene hadde informasjon fra 21 608 dyr fra 62 besetninger.

4.1.1 Produksjonsdata og celletall

Produksjonsdataene bestod av totalt femten variabler, hvor seks av variablene var informasjon om egenskapene 305-d melk målt i tonn (t), fett (kg), protein (kg), fett (%) og protein (%), og LSCS for første- andre- og tredjelaktasjonskyr. De resterende var forklaringsvariabler som inneholdt informasjon om dyrets identitet, dyrets innavlskoeffisient, besetning-år, kalvingsår, kalvingsmåned, alder ved kalving, permanent miljø, antall tomdager i nærmeste titall og kalvingsnummer.

Det var registrert observasjoner på produksjonsegenskapene fra 13 581 kyr i datasettet, og observasjoner fra første, andre, og tredje laktasjon var inkludert. Totalt var 1259 okser fedre til kyrne i datasettet, og av disse hadde 513 minst ti døtre. Tabell 4 viser beskrivende statistikk for produksjonsegenskapene.

Tabell 4 Beskrivende statistikk for produksjonsegenskapene 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) for melk (t), fett (kg), protein (kg), fett (%) og protein (%) og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS). F er innavlskoeffisient.

	305-d protein (%)	305-d fett (%)	305-d protein (kg)	305-d fett (kg)	305-d melk (t)	LSCS
Antall observasjoner	25318	25285	25318	25285	25318	25308
Antall besetning x år	927	927	927	927	927	927
Antall fedre ¹	513	513	513	513	513	513
Gjennomsnitt	3,46	4,12	253,36	302,35	7,37	4,36
Min	2,442	0	59,04	0	1,77	0
Max	4,78	7,49	488,92	614,75	14,36	8,73
\bar{F}	2.58	2.58	2.58	2.58	2.58	2.58
Min F	0	0	0	0	0	0
Max F	26,3	26,3	26,3	26,3	26,3	26,3

¹ Antall fedre med minst 10 døtre med data

4.1.2 Fruktbarhetsdata

Fruktbarhetsdataene var delt i to filer hvor den ene filen bestod av ti variabler. To variabler inneholdt informasjon om KFI for første- og andre/tredjegangskalvere. De åtte andre variablene var forklaringsvariabler som beskrev dyrets identitet og innavlskoeffisient, samt måned og år ved kalving, alder ved kalving i måneder og besetning-år for henholdsvis første- og andre/tredjegangskalvere.

Det var registrert observasjoner på KFI fra 15 380 kyr i Kukontrollen. I datasettet var det 222 okser som hadde minst ti døtre med informasjon om egenskapen KFI hos førstegangskalvere. 234 okser hadde minst ti døtre med informasjon om KFI hos andre/tredjegangskalvere.

Tabell 5 viser beskrivende statistikk for fruktbarhetsegenskapene KFI.

Tabell 5 Beskrivende statistikk for antall dager fra kalving til første inseminering (KFI) for første- og andre/tredjegangskalvere. F er innavlskoeffisient.

	KFI 1. kalving	KFI 2.- og 3. kalving
Antall observasjoner	14778	15173
Antall besetning x år	1444	1444
Antall fedre ¹	222	234
Gjennomsnitt	74.03	73.30
Min	20	20
Max	200	200
\bar{F}	2.52	2.42
Min F	0,10000	0,10000
Max F	26,3	16,4

¹ Antall fedre med minst 10 døtre med data

Den andre fruktbarhetsfilen bestod av totalt sytten variabler. Tre av variablene inneholdt informasjon om IO56 for kviger, kyr i første laktasjon og for kyr i andre- eller tredje

laktasjon. Det var totalt fjorten forklaringsvariabler med informasjon om måned x dobbeltinseminering⁴ eller måned x år x dobbeltinseminering ved inseminering, alder i måneder ved inseminering, sædtype (vanlig eller SpermVital) og besetning-år for kviger, kyr i første laktasjon og for kyr i andre/tredje laktasjon. De resterende to variablene inneholdt informasjon om dyrets identitet og innavlskoeffisient.

Observasjonene om IO56 ble hentet fra 21 398 kyr. 320 okser hadde minst ti døtre med informasjon på kviger, 225 okser med minst ti døtre med informasjon på førstelaktasjonskyr og 249 okser med minst ti døtre med informasjon på andre/tredjelaktasjonskyr. Tabell 6 viser beskrivende statistikk for datasettet.

Tabell 6 Beskrivende statistikk for ikke- omløpsprosent ved 56 dager etter første inseminering (IO56) for kviger, første- og andre/tredjelaktasjonskyr. F er innavlskoeffisient.

	IO56- kviger	IO56-1. laktasjonskyr	IO56- 2.- og 3. laktasjonskyr
Antall observasjoner	20406	14758	15182
Antall besetning x år	2139	2139	2139
Antall fedre¹	320	225	249
Gjennomsnitt	0,76	0,71	0,70
Min	1	1	1
Max	2	2	2
\bar{F}	2,57	2,51	2,42
Min F	0,10000	0,10000	0,10000
Max F	26,6	26,3	16,4

1 Antall fedre med minst 10 døtre med data

4.2 Slektskap

Slektskapsfilen inneholdt informasjon om dyrets identitet, far, mor og fødselsdato, og besto av 78 446 okser og kyr. Filen hadde informasjon om slektskap så langt det var mulig å spore tilbake og besto av dyr født mellom år 1900 og 2011.

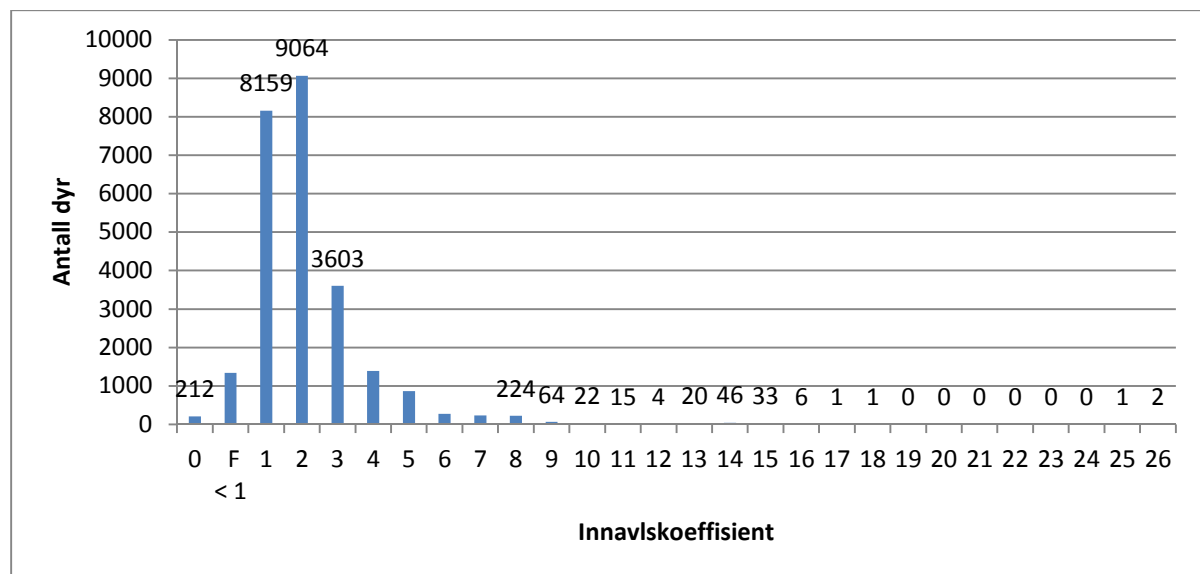
Innavlskoeffisientene ble estimert av avlsforsker Erling Sehested i Geno ved hjelp av DMU modul DMU1 (Madsen & Jensen 2007). Det var totalt 25 585 dyr med kjent innavlskoeffisient. Tabell 7 viser en oversikt over antall dyr og gjennomsnittlig innavlskoeffisient per fødselsår. Gjennomsnittlig innavlskoeffisient var relativt lav hvert fødselsår. Fra 1999 til 2010 var antall dyr med kjent innavlskoeffisient relativt stabilt og høyt.

⁴ Inseminering 0 til 5 dager etter første inseminering (Andersen-Ranberg et al. 2002).

Tabell 7 Gjennomsnittlig innavlskoeffisient (\bar{F}) og antall dyr per fødselsår.

Fødselsår	\bar{F}	Antall dyr	Fødselsår	\bar{F}	Antall dyr
1990	0,9000	1	2001	2,316	1522
1991	3,0000	2	2002	2,464	1778
1992	1,342	7	2003	2,451	1999
1993	2,112	16	2004	2,531	2205
1994	1,700	38	2005	2,667	2320
1995	1,701	87	2006	2,642	2405
1996	1,973	177	2007	2,876	2380
1997	2,101	368	2008	2,773	2414
1998	2,089	653	2009	2,837	2425
1999	2,211	1033	2010	2,728	2305
2000	2,378	1278	2011	2,537	172

Figur 5 viser fordelingen av innavlskoeffisienter i slektskapsfilen. Av de totalt 25 585 dyrene med kjent innavlskoeffisient, hadde 23 765 dyr en innavlskoeffisient mindre enn 5. Dette tilsvarte en andel på i underkant av 93 % av dyrene med kjent innavlskoeffisient. 212 dyr hadde kjent innavlskoeffisient lik 0, og 7 % av dyrene hadde en innavlskoeffisient mellom 5 og 15. Det var totalt 44 dyr med innavlskoeffisient lik 15 eller høyere, og av disse hadde kun tre dyr innavlskoeffisienter større enn 20.



Figur 5 Fordeling av innavlskoeffisienter i slektskapsfilen.

4.3 Definisjon av egenskapene

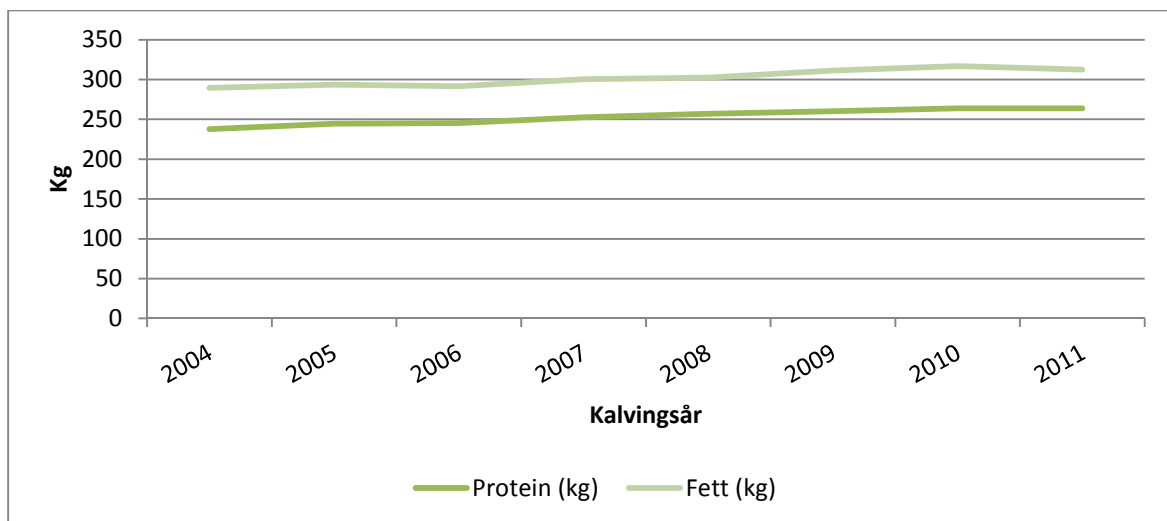
Det var totalt elleve egenskaper som ble analysert for innavlsdepresjon. Fem fruktbarhetsegenskaper, fem produksjonsegenskaper og celletall.

4.3.1 Produksjonsegenskaper

Produksjonsegenskapene består av egenskaper ved melka og melkemengde. Egenskapene er viktige i avlsmålet, fordi inntektene fra melkeproduksjonen er en av faktorene som har størst innvirkning på bondens inntekt (Bertrand et al. 1985; Geno 2012a).

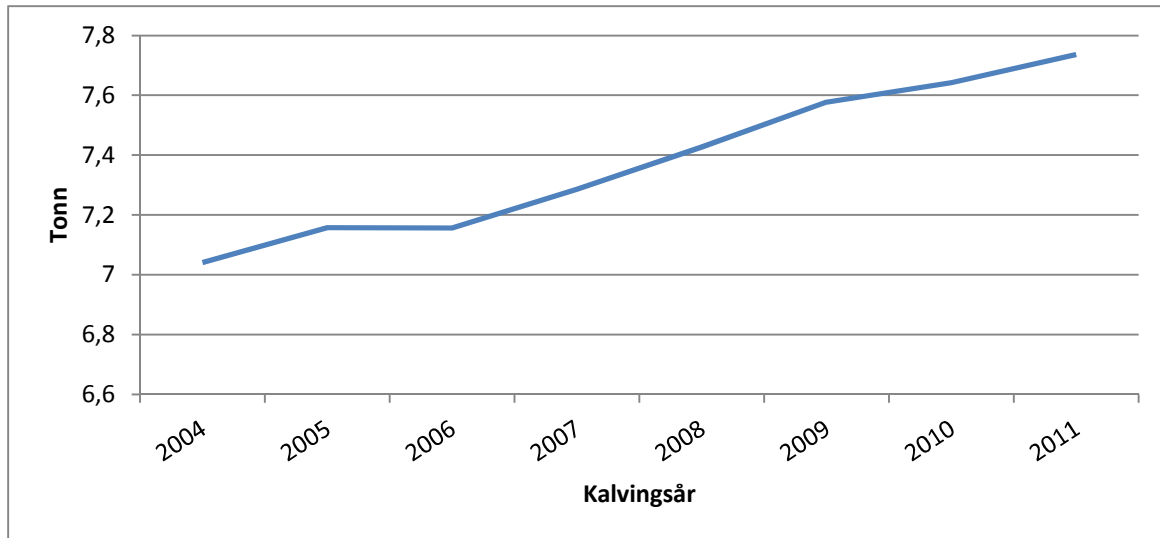
4.3.1.1 305 dagers laktasjonsavdrått for melk, protein, fett, proteinprosent og fettprosent

Egenskapene 305-d melk (t), protein (kg), fett (kg), fett (%) og protein (%) blir registrert på bakgrunn av melkeveiinger utført av bonden. Et dyr må ha minst to melkeveiinger med analyser i en laktasjon for å få godkjent beregnet 305 dagers laktasjonsavdrått for egenskapene. Kravet for medlemmer av Kukontrollen er minst fem analyserte melkeveiinger i året. 305 dagers laktasjonsavdrått er et standardisert mål som benyttes for å fjerne variasjon i laktasjonslengde hos kyr. Melkemengde beregnes fra 5 til 305 dager etter kalving (Geno 2012a; TINE Rådgiving 2012).



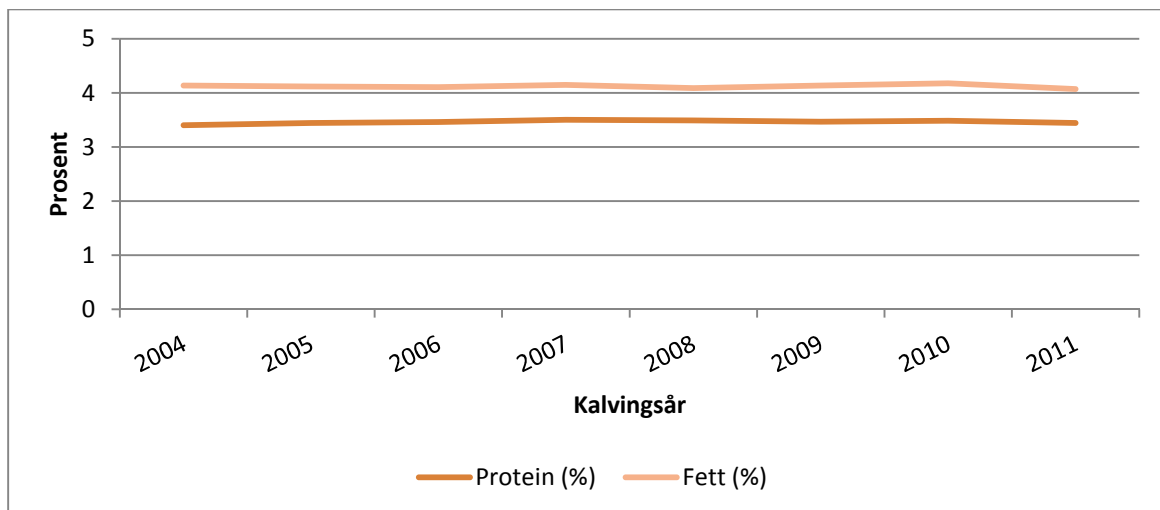
Figur 6 Gjennomsnittlig 305 dagers laktasjonsavdrått i kg protein og kg fett per kalvingsår.

Produksjonsegenskapene 305-d melk, fett (kg) og protein (kg) hadde en svak økning med kalvingsår (Figur 6 og Figur 7). Gjennomsnittlig 305-d fett og protein var 302,35 kg og 253,36 kg i datasettet (Tabell 4).



Figur 7 Oversikt over gjennomsnittlig 305 dagers laktasjonsavdrått i tonn melk per kalvingsår.

Melkeytelsen økte med kalvingsår som indirekte er knyttet til fødselsår. En økning i melkeytelse med kalvingsår skyldes at yngre dyr med kalving i nyere tid, er bedre genetisk som følge av avlsarbeidet (Figur 7). Gjennomsnittlig 305-d melk i datasettet var 7376 kg (Tabell 4).



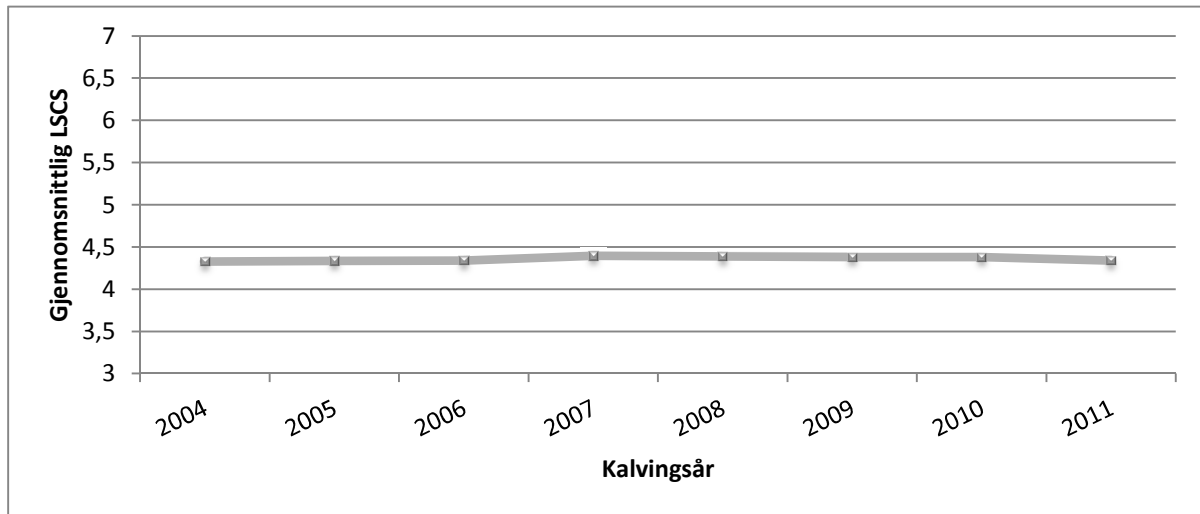
Figur 8 Gjennomsnittlig 305-dagers laktasjonsavdrått for protein- og fettprosent per kalvingsår

Figur 8 viste at gjennomsnittlig fett- og proteinprosent ikke har endret seg over år. Gjennomsnittlig 305-d fett (%) og protein (%) var 4,12 og 3,46 (Tabell 4).

4.3.2 Celletall

Celletall registreres fra analyserte melkeprøver, og regnes om til somatisk cellescore (SCS) ved å ta den naturlige logaritmen av celletallet/ml $\times 10^{-3}$ (Ali & Shook 1980). Denne omregningen gjøres for at egenskapen skal være tilnærmet lik normalfordelt, og dermed mer statistisk håndterbar (Koeck et al. 2010; Pösö & Mäntysaari 1996). Videre analyseres celletall

som gjennomsnitt per laktasjon, og kalles gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS). Det er LSCS som er egenskapen beskrevet i datasettet.



Figur 9 Gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS) per kalvingsår.

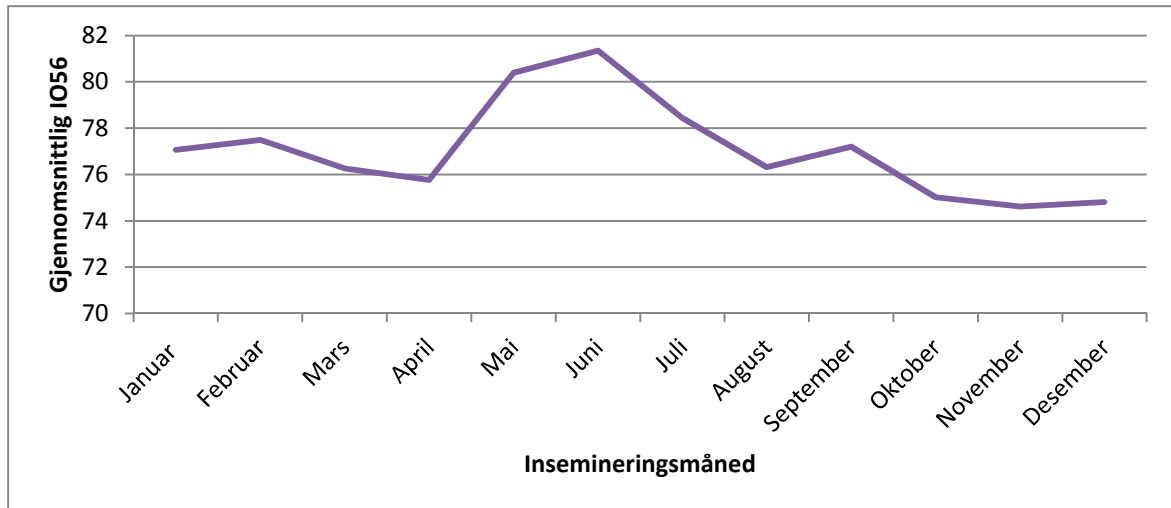
LSCS viste liten endring over år (Figur 9). Gjennomsnittlig LSCS i datasettet var 4,36 (Tabell 4).

4.3.3 Fruktbarhetsegenskaper

Fruktbarhetsegenskapene besto av totalt fem egenskaper som var delt i to grupper, IO56 og KFI.

4.3.3.1 Ikke- omløpsprosent 56 dager etter første inseminering for kviger, førstelaktasjonskyr, og andre/tredjelaktasjonskyr

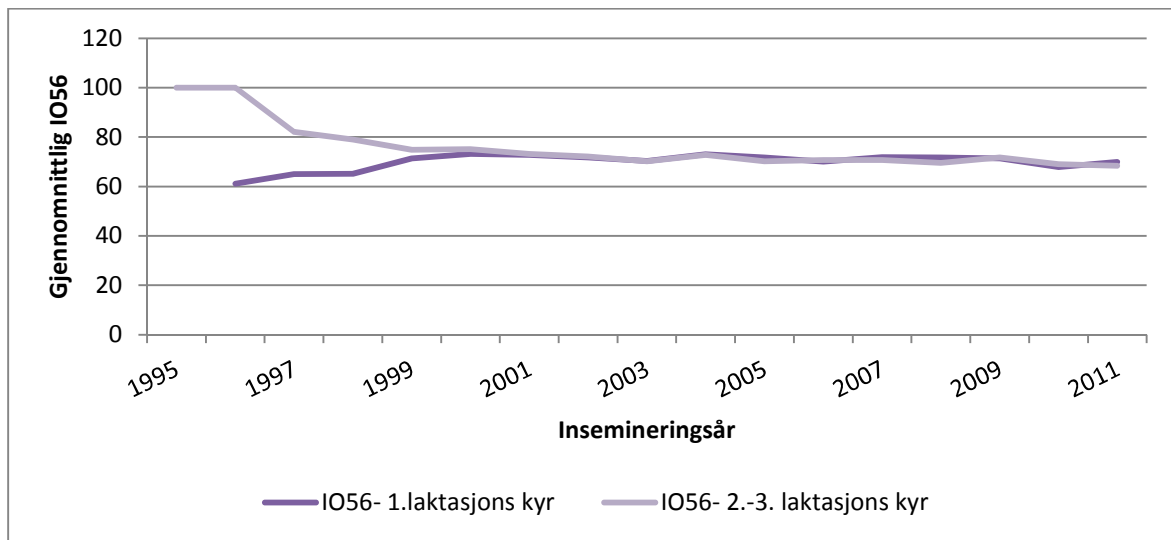
IO56 er delt inn i tre egenskaper. En for kviger, en for førstelaktasjonskyr og en for andre/tredjelaktasjonskyr (Andersen-Ranberg et al. 2005). De tre egenskapene er binære egenskaper. Dersom kua ble inseminert på nytt for andre gang før 56 dager etter første inseminering, som ikke var dobbeltinseminering, ble det registrert med koden 1. Dersom kua ikke ble inseminert på nytt før 56 dager etter første inseminering, fikk den koden 2.



Figur 10 Gjennomsnittlig ikke- omløpsprosent 56 dager etter første inseminering (IO56) for kviger per insemineringsmåned.

Figur 10 viser variasjon i IO56 for kviger per insemineringsmåned i datasettet. Kviger inseminert på vår/sommeren hadde en høyere IO56 enn kviger inseminert resten av året.

Egenskapene IO56 for første- og andre/tredjelaktasjons kyr viste forskjell ved de første insemineringsårene (Figur 11). Dette skyldes i hovedsak få observasjoner disse årene. Fra insemineringsår 2000 og senere var de to egenskapene omtrent like.

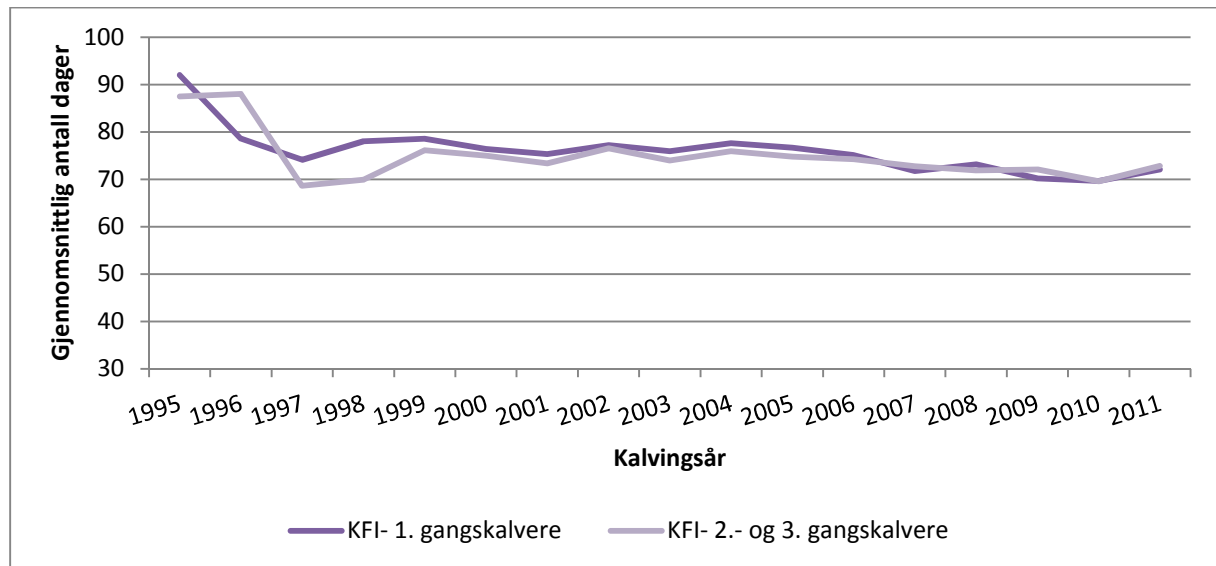


Figur 11 Gjennomsnittlig ikke- omløpsprosent 56 dager etter første inseminering (IO56) for førstelaktasjonskyr og andre/tredjelaktasjonskyr per insemineringsår.

Gjennomsnittlig IO56 for førstelaktasjonskyr var 71 %, og 70 % for andre/tredjelaktasjonskyr i datasettet (Tabell 6).

4.3.3.2 Antall dager fra kalving til første inseminering for førstelaktasjonskyr og andre/tredjelaktasjonskyr.

Antall dager fra kalving til første inseminering er delt inn i to egenskaper. En egenskap for førstegangskalvere og en egenskap for andre/tredjegangskalvere. Egenskapen registreres som en kontinuerlig variabel i antall dager (Larsgard 2009). Figur 12 viser gjennomsnittlig KFI for førstegangskalvere og andre/tredjegangskalvere i datasettet. Figuren viser tendens til at andre/tredjegangskalvere har evne til å komme i brunst raskere enn førstegangskalvere.



Figur 12 Gjennomsnittlig antall dager fra kalving til første inseminering (KFI) for førstegangskalvere og andre/tredjegangskalvere per kalvingsår.

Gjennomsnittlig KFI var 74,0 dager for førstegangskalvere og 73,3 dager for andre/tredjegangskalvere i datasettet.

4.4 Modeller

For å beregne den ikke-additive genetiske effekten av innavl på egenskapene, ble det predikert avlsverdier med en dyremodell. Dyrets innavlskoeffisient ble inkludert i modellen som en lineær regresjon (Modell [1]) og en kvadratisk regresjon (Modell [2]) av egenskapens fenotypiske uttrykk. For å få med alle dyr med kjent innavlskoeffisient i beregningene, ble 1 lagt til alle innavlskoeffisientene. Dette gjorde at modellene også inkluderte de med kjent innavlskoeffisient lik null.

For å undersøke effekten av innavl på avlsverdiene ble det også beregnet avlsverdier uten å inkludere effekten av innavl i modellen (Modell [3]). Modellen er lik den som blir benyttet i Geno sine avlsverdiberegninger. Avlsverdiene beregnet med Modell [3] ble så sammenliknet med avlsverdiene beregnet med Modell [1], for å undersøke om innavl burde inkluderes i de

rutinemessige avlsverdiberegningene til Geno. Det ble beregnet korrelasjoner mellom avlsverdiene og mellom rangeringen av dyrene ved bruk av de to modellene med henholdsvis Pearson og Spearman prosedyren (SAS 2008-2009).

De faste effektene inkludert i modellen er de samme som benyttes i Genos rutinemessige avlsverdiberegninger. Det ble derfor ikke gjort noen ytterligere analyser av de faste effektene. I alle analysene er besetning x år inkludert som en tilfeldig effekt, fordi besetninger i Norge i gjennomsnitt er små.

Produksjonsegenskapene ble analysert hver for seg, i en univariat modell, hvor første, andre og tredje laktasjon er definert som gjentak av egenskapen. Produksjonsegenskapene og LSCS ble analysert med følgende modell:

$$y_{ijklmn} = k_{ar_i} + k_{mnd_j} + ald_k + tom_l + b \times incoef_n + hy_m + pmind_n + dyrind_n + e_{ijklmn}$$

Hvor:

y_{ijklmn} er observasjoner av 305-d fett (%), protein (%), fett (kg), protein (kg), melk (t) eller LSCS for ku n som kalvet i år i og måned x kalvingsnummer j , med alder k i måneder, med l tomdager i besetning x år m og med permanent miljøeffekt, avlsverdi og innavlskoeffisient for ku n .

k_{ar_i} er fast effekt av kalvingsår i med 8 klasser fra 2004 – 2011

k_{mnd_j} er fast effekt av kalvingsmåned x kalvingsnummer j med 36 klasser fra januar til desember med første, andre eller tredje kalv

ald_k er fast effekt av alder x kalvingsnummer k hvor kuas alder varierte fra 19 til 63 måneders alder ved første, andre eller tredje kalv og gav 58 klasser

tom_l er fast effekt av antall tomdager x kalvingsnummer l i nærmeste tiende dag med 42 klasser fra 20 -150 dager for første, andre eller tredje kalv

$b \times incoef_n$ er fast effekt av innavlskoeffisient for ku n beskrevet som en lineær [1] eller kvadratisk [2] regresjon

hy_m er tilfeldig effekt av besetning x år m med 927 ulike klasser

$pmind_n$ er tilfeldig effekt av permanent miljøfaktor for ku n

$dyrid_n$ er en tilfeldig effekt av avlsverdi for ku n

e_{ijklmn} er feilledd for ku n

Fruktbarhetsegenskapene IO56 for kviger, førstelaktasjonskyr og andre- og tredjelaktasjonskyr ble kjørt i en trivariat analyse. IO56 for andre/tredjelaktasjonskyr var definert som gjentak av egenskapen. Egenskapene ble analysert med følgende modell:

$$y_{ijklm} = instid_i + ald_j + type_k + b \times koeff_m + hy_l + dyrid_m + (pmind_m) + e_{ijklm}$$

Hvor:

y_{ijklm} er egenskapen IO56 for kvige, første eller andre/tredjelaktasjonsku m , som ble inseminert første gang i måned x dobbeltinseminering eller måned x år x dobbeltinseminering i , ved alder j , med sædtype k , i besetning x år l , og med avlsverdi og innavlskoeffisient for ku m . Permanent miljøeffekt for ku m blir kun inkludert for andre/tredjelaktasjonskyr.

$instid_i$ er fast effekt av insemineringsmåned x dobbeltinseminering (1 eller 2) i for kviger og insemineringsmåned x insemineringsår x dobbeltinseminering i for første- og andre/tredjelaktasjonskyr. Det var 24 klasser for kviger, 302 klasser for førstelaktasjonskyr, og 556 klasser for andre/tredjelaktasjonskyr.

ald_j er fast effekt av alder ved første inseminering j for kviger, første- og andre/tredjelaktasjonskyr målt i måneder. Kviger hadde 17 klasser, førstelaktasjonskyr hadde 21 klasser og andre/tredjelaktasjonskyr 46 klasser.

$type_k$ er fast effekt av sædtype k benyttet på kviger, første- og andre/tredjelaktasjonskyr med 2 klasser (normal eller SpermVital).

$b \times koeff_m$ er fast effekt av innavlskoeffisient for ku m beskrevet som en lineær [1] eller kvadratisk [2] regresjon.

hy_l er tilfeldig effekt av besetning x år l for kviger, første- eller andre/tredjelaktasjonskyr med 2139 klasser.

$dyrid_m$ er tilfeldig effekt av avlsverdi for ku m

$pmind_m$ er tilfeldig effekt av permanent miljøfaktor for ku m

e_{ijklm} er feilledd for ku m

Fruktbarhetsegenskapene KFI for førstegangskalvere og andre- og tredjegangskalvere ble analysert i en bivariat analyse. KFI for andre/tredjegangskalvere var definert som gjentak av egenskapen. Egenskapene ble analysert med modellen:

$$y_{ijkl} = mndaar_i + aldka_j + b \times ikoeff_l + hy_k + dyrid_l + (pmind_l) + e_{ijkl}$$

Hvor:

y_{ijkl} er egenskapen KFI for en ku l etter første eller andre/tredje kalving som kalvet i måned-år i , ved alder j , i besetning x år k , og med avlsverdi og innavlskoeffisient for ku l . Permanent miljøeffekt for dyr l blir kun inkludert for andre/tredjegangskalvere.

$mndaar_i$ er fast effekt av kalvingsår x måned i for første- og andre/tredjegangskalvere. Førstegangskalvere har 183 klasser og andre/tredjegangskalvere hadde 345 klasser.

$aldka_j$ er fast effekt av alder j ved kalving målt i måneder for første- og andre/tredjegangskalvere. Førstegangskalvere har 21 ulike klasser for alder ved kalving. For andre/ tredjegangskalvere hadde alder ved kalving 45 ulike klasser.

$b \times ikoeff_l$ er fast effekt av innavlskoeffisient for ku l beskrevet som en lineær [1] eller kvadratisk [2] regresjon.

hy_k er tilfeldig effekt av besetning x år k for første- og andre/tredjegangskalvere med 1444 ulike klasser.

$dyrid_l$ er tilfeldig effekt av avlsverdi for ku l

$pmind_l$ er tilfeldig effekt av permanent miljøfaktor for ku l

e_{ijkl} er feilledet for ku l

4.5 Arvegrader og varianskomponenter

Varianskomponentene benyttet i modellen for de elleve egenskapene i analysen var de samme som Geno benytter i sine rutinemessige avlsverdiberegninger. Tabell 8 viser hvor stor del av variasjonen som skyldes genetiske effekter for de ulike egenskapene (σ_a^2), hvor stor del av variasjonen som skyldes effekten av besetning x år (σ_{hy}^2), hvor stor del av variasjonen som skyldes effekt av permanent miljø (σ_c^2) og hvor stor del av variasjonen som ikke kunne forklares (σ_e^2). Arvegrader (h^2) ble beregnet på bakgrunn av varianskomponentene, men uten å ta med besetning x år i totalvariansen (Tabell 8).

Tabell 8 Varianskomponenter for genetisk effekt (σ_a^2), effekt av besetning x år (σ_{hy}^2), effekt av permanent miljø (σ_c^2), uforklarlig effekt (σ_e^2) og arvegrader (h^2) for de ulike egenskapene (Larsgard & Sehested pers. med. 06.01.12).

Egenskap	σ_a^2	σ_{hy}^2	σ_c^2	σ_e^2	h^2
305-d ¹ melk (t)	0,2495324	0,3461884	0,2445268	0,4543284	0,2631
305-d ¹ fett (kg)	366,74335	807,92355	469,50354	1051,7541	0,1942
305-d ¹ protein (kg)	183,15666	459,3363	264,33176	443,82856	0,2054
305-d ¹ fett (%)	0,0750860	0,1009705	0,0177367	0,0908216	0,4088
305-d ¹ protein (%)	0,0197892	0,0052378	0,0048097	0,0122716	0,5367
LSCS ²	0,1371116	0,0523267	0,3187906	0,55423	0,1357
IO56 ³ – kviger	0,0052455	0,0038325		0,17259	0,0294
IO56 ³ - 1. laktasjonskyr	0,0079794	0,0063451		0,20546	0,0373
IO56 ³ - 2.-og 3. laktasjonskyr	0,0056718	0,0063062	0,0098637	0,18891	0,0277
KFI ⁴ - 1. gangskalvere	58,46661	132,72106		649,32531	0,0826
KFI ⁴ - 2.- og 3. gangskalvere	35,39796	93,35388	54,78921	536,57668	0,0565

¹ 305 dagers laktasjonsavdrått

² Gjennomsnittlig log laktasjonscelletall

³ Ikke- omløpsprosent 56 dager etter første inseminering

⁴ Antall dager fra kalving til første inseminering

4.6 Avlsverdiberegninger

Alle avlsverdiene ble predikert med DMU (Madsen & Jensen 2007). DMU er et dataprogram bygget opp med ulike moduler som benyttes for blant annet å estimere genetiske parametere og å predikere avlsverdier. Modul DMU4 ble benyttet for å beregne avlsverdier og innavlsdepresjon for dyrene. DMU4 beregner avlsverdier (BLUP) og faste effekter (BLUE) ved å løse MME (mixed-model equation) (Lynch & Walsh 1998). I denne modulen forutsettes det at varianskomponenten er kjent, og må være oppgitt i programmet sammen med en slektskapsfil og informasjon om egenskapene.

Innavlsdepresjon ble estimert ved å inkludere effekten av innavl som en regresjon av egenskapens fenotypiske uttrykk i avlsverdiberegningene. Regresjonskoeffisienten estimert av DMU4 representerte endringen i egenskapen per 1 % økning i innavl.

5 RESULTATER

5.1 Effekt av innavl på produksjonsegenskaper og celletall

Estimert effekt av innavl per 1 % økning i innavl for produksjonsegenskapene og celletall er gitt i Tabell 9. Regresjonskoeffisientene var estimert med Modell [1], hvor innavlskoeffisientene var inkludert som en lineær regresjon av egenskapenes fenotypisk uttrykk. Det ble funnet signifikant effekt av innavl på 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg) og LSCS (p- verdi < 0,05) (Tabell 9). Det ble ikke funnet noen signifikant effekt av innavl på 305-d fett (%) og protein (%).

Tabell 9 Effekt av innavl per 1 % økning i innavl som lineære regresjonskoeffisienter [1] for 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) for produksjonsegenskapene og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS).

	305-d protein (%)	305-d fett (%)	305-d protein (kg)	305-d fett (kg)	305-d melk (t)	LSCS
Lineær regresjonskoeffisient	-0,00017	0,00046	-1,15873	-1,28799	-0,0342	-0,00832
P-verdi	0,42452	0,4106	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,05

Regresjonskoeffisientene betyr en reduksjon i 305-d melk, fett og protein på henholdsvis - 34,2 kg, -1,3 kg og -1,16 kg per 1 % økning i innavl. Resultatet indikerer innavlsdepresjon for egenskapene. LSCS ble beregnet til å minke med - 0,0083 enheter per 1 % økning i innavl, som tilsvarer omtrent 1000 celler. Dette indikerte at dyr som var innavlet hadde lavere celletall enn dyr ikke innavlet, og at innavl hadde en gunstig effekt på LSCS.

Tabell 10 viser effekten av innavl estimert med Modell [2], hvor effekten av innavl ble inkludert som en kvadratisk regresjon. De lineære regresjonskoeffisienter i den kvadratiske modellen for 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg) var signifikante og negative.

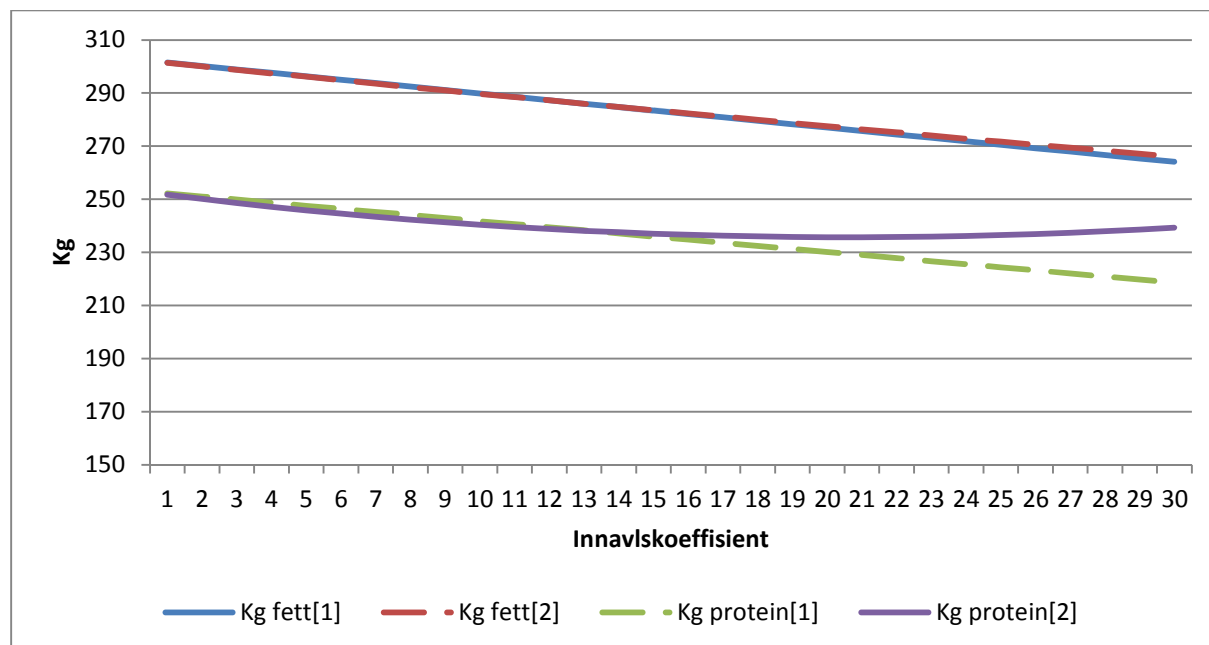
Tabell 10 Effekt av innavl per 1 % økning i innavl som lineære og kvadratiske regresjonskoeffisienter i kvadratisk regresjonsmodell [2] for 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) for produksjonsegenskapene og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS).

	305-d protein (%)	305-d fett (%)	305-d protein (kg)	305-d fett (kg)	305-d melk (t)	LSCS
Lineær regresjonskoeffisient	-0,00157	-0,00893	-1,70479	-1,34004	-0,0483	-0,00175
P-verdi	0,26827	<0,1	<0,0001	<0,05	<0,001	0,44907
Kvadratisk regresjonskoeffisient	0,00010	-0,00063	0,04121	0,00393	0,00107	-0,00049
P-verdi	0,27792	<0,1	<0,1	0,46240	0,12928	0,30297

Ingen av de kvadratiske regresjonskoeffisienter var signifikante. Den kvadratiske regresjonskoeffisienten for 305-d fett (%) viste likevel en tendens til at innavl påvirket

fettprosent i en negativ retning. 305-d protein (%) viste tendens til endring i positiv retning, med økning ved økt innavl. Ingen av estimatene var signifikante (p-verdi > 0,05).

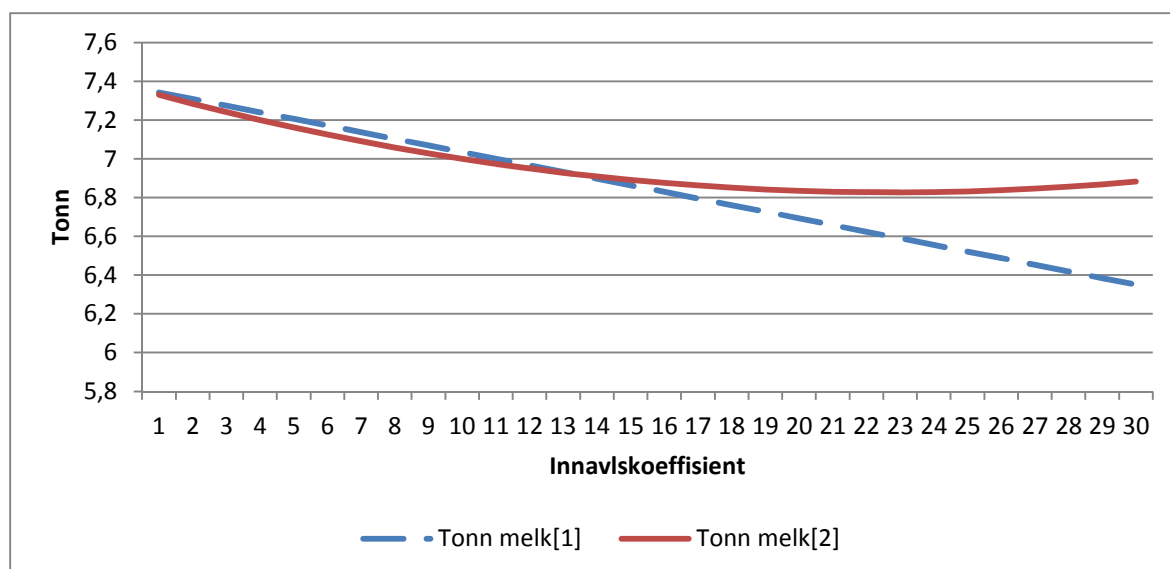
Figur 13 viser endringen i 305-d fett (kg) og protein (kg) i en lineær regresjonsmodell [1] og en kvadratisk regresjonsmodell [2].



Figur 13 Endring i 305 dager laktasjonsavdrått for kg fett og kg protein når effekten av innavl ble beskrevet med en lineær regresjonsmodell [1] og en kvadratisk regresjonsmodell [2].

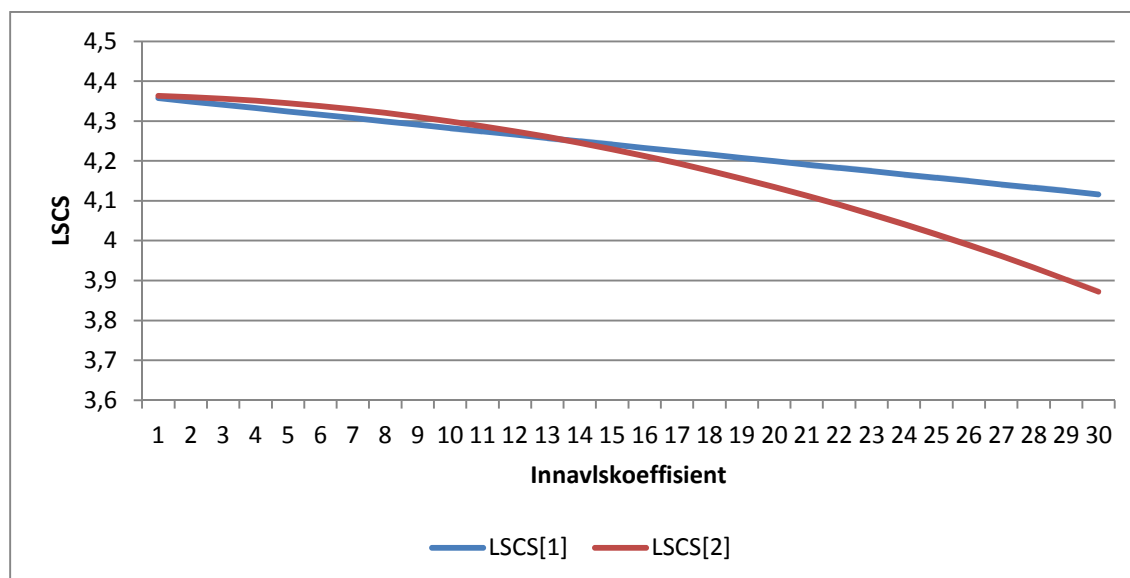
En nedgang i 305 dagers laktasjonsavdrått ble observert for begge egenskapene. De to modellene gav samsvarende resultater, men den kvadratiske regresjonsmodellen viste tendens til økning i 305-d protein (kg) ved høye innavlskoeffisienter. Estimaten fra den kvadratiske modellen var i midlertid ikke signifikant (p-verdi > 0,05).

Figur 14 viser innavlsdepresjon på 305-d melk (t) i en lineær regresjonsmodell [1] og en kvadratisk regresjonsmodell [2]. Den kvadratiske regresjonsmodellen viste en sterkere nedgang ved lavere innavlsnivå, og en svak økning i 305-d melk (t) ved høyere innavlskoeffisienter. Estimaten av den kvadratiske regresjonskoeffisienten var imidlertid ikke signifikant (p-verdi > 0,05).



Figur 14 Endring i 305 dagers laktasjonsavdrått for tonn melk når effekten av innavl ble beskrevet med en lineær regresjonsmodell [1] og en kvadratisk regresjonsmodell [2].

Figur 15 viser en nedgang i LSCS i en lineær regresjonsmodell [1] og en kvadratisk regresjonsmodell [2]. Figuren indikerte at dyr med høyere innavlsgrad hadde mindre celletall enn dyr med lavere innavl eller ikke- innavlede dyr. Den kvadratiske modellen viste en økende nedgang med økende innavl. Estimater av kvadratisk regresjonskoeffisient for LSCS var ikke signifikant (p -verdi $> 0,05$).



Figur 15 Endring i gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS) når effekten av innavl ble beskrevet som en lineær regresjonsmodell [1] og en kvadratisk regresjonsmodell [2].

Tabell 11 viser innavlsdepresjonen i et avkom av en halvøskenparing, som tilsvarer en innavlsgrad på 12,5 %. Et avkom av en halvøskenparing, under ellers like forhold, ville

produsert 427,5 kg mindre melk, 16 kg mindre fett og 14,5 kg mindre protein i en 305 dagers laktasjonsavdrått enn et ikke-innavlet dyr.

Tabell 11 Innavlsdepresjon i avkom etter halvøskenparing for egenskapene 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d melk, fett og protein og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS). F er innavlskoeffisient.

F	305-d melk (kg)	305-d fett (kg)	305-d protein (kg)	LSCS
12,5	-427,5	-16	-14,5	-0,1045

Tabell 11 ble beregnet på bakgrunn av regresjonskoeffisientene i Tabell 9, og indikerer at effekten av innavl representerer et signifikant tap i melkeytelse for et avkom av en halvøskenparing. Celletallet var litt lavere for et avkom etter en halvøskenparing enn et ikke-innavlet avkom og representerte et tap på omlag 12 500 celler.

5.2 Effekt av innavl på fruktbarhetsegenskaper

Effekten av innavl for de ulike fruktbarhetsegenskapene er vist i Tabell 12. Innavl var inkludert som en lineær regresjon [1] av egenskapens fenotypiske uttrykk. Effekten av innavl på de fem fruktbarhetsegenskapene var ikke signifikante.

Tabell 12 Estimater av lineære regresjonskoeffisienter for fruktbarhetsegenskapene ikke- omløpsprosent 56 dager etter første inseminering (IO56) og antall dager fra kalving til første inseminering (KFI).

	IO56- kviger (%)	IO56- 1. laktasjonskyr (%)	IO56- 2.- og 3. laktasjonskyr (%)	KFI 1. kalvere (dager)	KFI- 2.- og 3.kalvere (dager)
Lineær regresjonskoeffisient	0,00066	0,00249	0,00187	-0,02315	0,049258
P-verdi	0,36371	0,29982	0,23252	0,43789	0,36859

Den eneste egenskapen som viste ugunstig estimat var KFI for andre/tredjegangskalvere, men estimatet var ikke signifikant (Tabell 12).

Tabell 13 viser estimatene av lineære- og kvadratiske regresjonskoeffisienter i modellen hvor effekten av innavl ble inkludert som en kvadratisk regresjon [2]. Det ble ikke funnet noen signifikant effekt av innavl på fruktbarhetsegenskapene med kvadratisk kovariat i modellen. Den lineære regresjonskoeffisienten i den kvadratiske modellen var negativ for IO56 for første- og andre/tredjelaktasjonskyr. Lineære regresjonskoeffisienter for KFI for første- og andre/tredjegangskalvere var også ugunstig. Kvadratisk regresjonskoeffisient var negativ for IO56 for kviger. Ingen av estimatene var signifikante, i likhet med de andre regresjonskoeffisientene (Tabell 13).

Tabell 13 Regresjonskoeffisienter i kvadratisk regresjonsmodell [2] av effekten av innavl på fruktbarhetsegenskapene ikke- omløpsprosent 56 dager etter første inseminering (IO56) og antall dager fra kalving til første inseminering (KFI).

	IO56- kviger (%)	IO56- 1.laktasjonskyr (%)	IO56- 2.- og 3.laktasjonskyr (%)	KFI- 1.kalvere (dager)	KFI- 2.- og 3.kalvere (dager)
Lineær regresjonskoeffisient	0,00433	-0,00166	-0,00563	0,37397	0,06763
P-verdi	0,18705	0,39891	0,21465	0,16806	0,43514
Kvadratisk regresjonskoeffisient	-0,00029	0,00023	0,00063	-0,03112	-0,00079
P-verdi	0,20305	0,31472	0,12996	0,13428	0,49022

5.3 Effekt av innavl på avlsverdier og rangering av dyr

Ettersom de kvadratiske regresjonskoeffisientene ikke var signifikant for noen av egenskapene, ble den lineære modellen [1] benyttet videre i analyser. Det ble ikke funnet signifikant effekt av innavl på 305-d fett (%) og protein (%) eller noen av fruktbarhetsegenskapene. Derfor ble kun 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg) og LSCS tatt med i videre analyser.

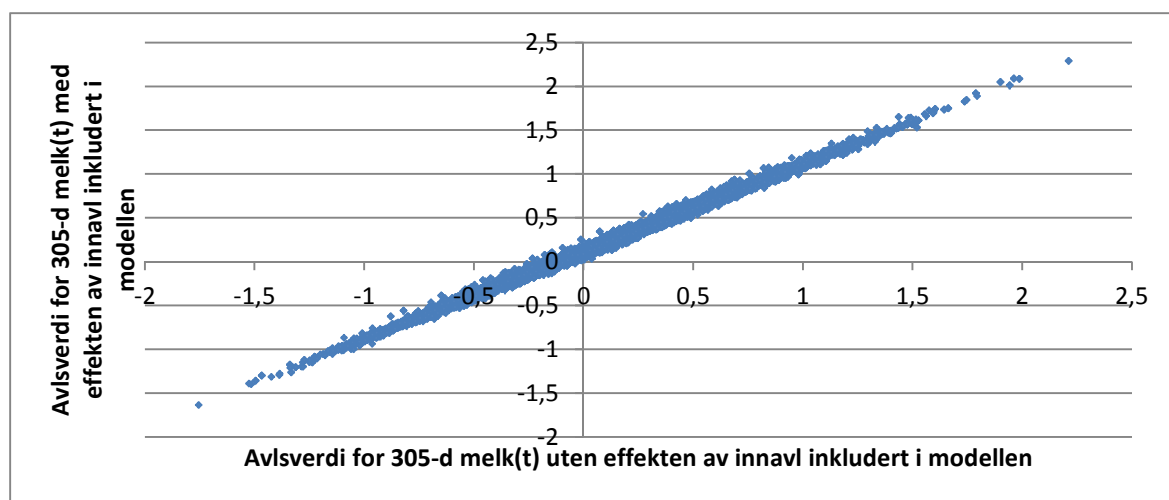
5.3.1 Kyr med data

Tabell 14 viser korrelasjonene mellom avlsverdiene predikert med Modell [1] og Modell [3], for kyr med data på de fire egenskapene. Korrelasjonene mellom avlsverdiene var høye (>0,997), og det var liten forskjell mellom de to modellene. De høye korrelasjonene viste at innavl hadde liten effekt på avlsverdiene. Rangkorrelasjonene viste korrelasjonen mellom rangeringen av kyr ved bruk av Modell [1] og Modell [3]. Rangkorrelasjonene var også høye (> 0,997), og det var derfor små endringer i rangering av dyr ved å inkludere effekten av innavl i modellen.

Tabell 14 Korrelasjoner mellom avlsverdier beregnet med [1] og uten [3] effekten av innavl i modellen for 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) for melk (t), fett (kg) og protein (kg) og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS). Rangkorrelasjoner mellom rangeringen av dyr med data med[1] og uten[3] innavl i modellen.

Egenskap	Korrelasjon	Rangkorrelasjon
305-d melk (t)	0,998	0,997
305-d fett (kg)	0,998	0,998
305-d protein (kg)	0,997	0,997
LSCS	0,999	0,999

Ettersom avlsverdiene fra de to ulike modellene viste høye korrelasjoner for alle egenskapene, ble kun 305-d melk vist i en grafisk framstilling i Figur 16.



Figur 16 Predikert avlsverdi med [1] og uten [3] å inkludere effekten av innavl i modellen for egenskapen 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) melk (t) plottet mot hverandre.

Figur 16 viser avlsverdiene for 305-d melk beregnet med og uten effekt av innavl i modellen. Plottet viste en tilnærmet rett linje, og avlsverdiene ble lite endret ved å inkludere effekten av innavl i avlsverdieregningene.

5.3.2 Okser med døtre i datasettet

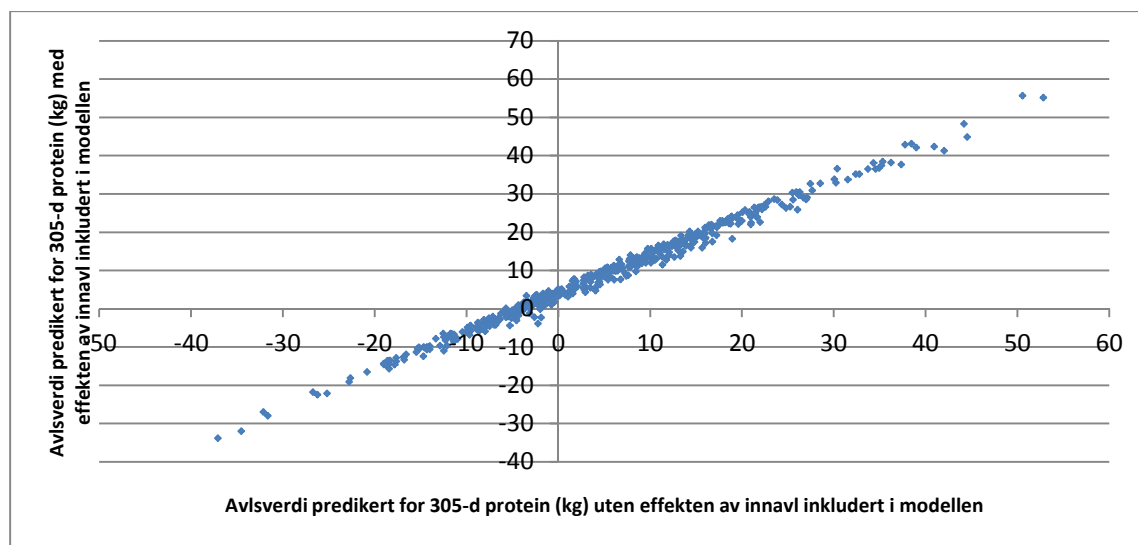
Det ble beregnet korrelasjoner mellom avlsverdiene beregnet med de to modellene for okser som hadde minst ti døtre med informasjon om 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg) og LSCS (Tabell 15). Korrelasjonene mellom avlsverdiene var høye ($> 0,995$), og effekten av innavl hadde, i likhet med avlsverdiene på kyr med data, liten effekt på oksens avlsverdi. Avlsverdiene var likevel gjennomgående høyere for NRF-okser med minst ti døtre i datasettet, når innavl ble inkludert i modellen. Det ble også beregnet rangkorrelasjoner mellom rangering av oksene med og uten innavl i modellen. Korrelasjonene var høye ($> 0,994$), og det var små endringer i rangering av oksene når effekten av innavl ble inkludert i modellen.

Tabell 15 Korrelasjoner mellom avlsverdier predikert med [1] og uten [3] effekten av innavl i modellen for 305 dagers laktasjonsavdrått(305-d) melk (t), fett (kg) og protein (kg) og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall (LSCS) for okser med minst ti døtre i datasettet. Rangkorrelasjoner mellom rangeringen av oksene med [1] og uten [3] effekten av innavl i modellen.

Egenskap	Korrelasjon	Rangkorrelasjon
305-d melk (t)	0,996	0,995
305-d fett (kg)	0,997	0,996
305-d protein (kg)	0,995	0,994
LSCS	0,999	0,998

Avlsverdiene predikert med Modell [1] samsvarte i stor grad med avlsverdiene predikert med Modell [3]. Resultatet indikerte at avlsverdiene på oksene i liten grad ble påvirket av innavl.

Ettersom det var høye korrelasjoner mellom avlsverdien beregnet med de to modellene for alle egenskapene, ble kun plott av avlsverdiene for 305-d protein (kg) framstilt (Figur 17).



Figur 17 Predikert avlsverdi med [1] og uten [3] effekten av innavl i modellen for egenskapen 305 dagers laktasjonsavdrått (305-d) protein (kg) plottet mot hverandre.

I likhet med plottet av avlsverdiene for kyr med data, ble plottet for oksene en tilnærmet rett linje som følge av høy korrelasjon mellom de to modellene.

5.4 Effekt av innavl på rangering av okser

Tabell 16 viser de ti beste oksene for egenskapen 305-d melk (t). Det forekom små endringer i rangeringen av oksene når innavl ble inkludert i modellen. NRF-oksene 10011 Bø og 5894 Jåttå ble rangert høyere blant de ti beste oksene når innavl ble inkludert i modellen.

Tabell 16 De ti beste oksene for 305 dagers laktasjonsavdrått melk (t) fra Modell [3] (uten innavl) og deres avlsverdi og rangering basert på og Modell [1] (med innavl).

Okse ID	Døtre	Modell [3]		Modell [1]	
		Rangering	Avlsverdi	Rangering	Avlsverdi
5848	276	1	1,6643	1	1,8233
5613	210	2	1,6183	2	1,6943
6585	13	3	1,6021	3	1,5807
5793	38	4	1,4173	4	1,5435
5694	468	5	1,3418	6	1,4138
10011	11	6	1,3067	5	1,4267
10146	11	7	1,3067	7	1,3978
10049	30	8	1,2438	9	1,2932
5894	214	9	1,2329	8	1,3055
5014	106	10	1,1675	10	1,2674

Rangering av de ti beste oksene for egenskapen 305-d fett (kg) er vist i Tabell 17. Oksene 5723 Ølberg og 5014 Bø ble rangert høyere blant de ti beste oksene når innavl ble inkludert i modellen. I tillegg ble NRF-oksen 10495 Helset rangert høyere. Oksen 10495 Helset lå i utgangspunktet som nummer tolv, men ble rangert to plasser høyere når innavl ble inkludert i modellen. Holsteinoksen 6585 Ve Bingo ble rangert som nummer fjorten når innavl ble inkludert i avlsverdberegningene. Dette var et resultat av at oksen selv fikk lavere avlsverdi og at flere NRF-okser fikk høyere avlsverdi når innavl ble inkludert i modellen.

Tabell 17 De ti beste oksene for 305 dagers laktasjonsavdrått fett (kg) fra Modell [3] (uten innavl) og deres avlsverdi og rangering basert på Modell [1] (med innavl).

Okse ID	Antall døtre	Modell [3]		Modell [1]	
		Rangering	Avlsverdi	Rangering	Avlsverdi
5613	210	1	81,109	1	83,672
5894	214	2	61,762	2	64,163
6563	46	3	61,265	3	61,594
5694	468	4	57,984	4	60,395
5583	257	5	55,914	5	57,934
5848	276	6	51,730	6	54,346
4755	118	7	51,342	7	54,262
6585	13	8	48,549	14	47,670
5723	213	9	48,414	8	54,029
5014	106	10	48,119	9	51,520
10495	12	12	46,205	10	50,004

Rangeringen av de ti beste oksene for egenskapen 305-d protein (kg) viste flere endringer når innavl ble inkludert i modellen (Tabell 18). Når innavl ble inkludert i avlsverdberegningene ble Øygarden rangert til nummer en. Oksen 5793 Myran fikk predikert en høyere avlsverdi når innavl ble inkludert i modellen, og ble rangert som nummer tre på bekostning av den finske ayrshireoksen 23001 Lusi-Kottilan Luiro. Holsteinoksen 6585 Ve Bingo ble rangert til nummer ni blant de ti beste oksene når innavl ble inkludert i modellen, og NRF-oksene 5723 Ølberg og 5027 Lia ble begge rangert tre plasser høyere.

SRB oksen 6563 Backgård ble rangert som nummer ti blant de ti beste oksene for egenskapen 305-d protein (kg). Når innavl ble inkludert i avlsverdberegningene ble oksen rangert til nummer tretten, og oksen 5633 Hauske ble rangert til nummer ti.

Tabell 18 De ti beste oksene for 305 dagers laktasjonsavdrått protein (kg) fra Modell [3] (uten innavl) og deres avlsverdi og rangering basert på Modell [1] (med innavl).

Okse ID	Antall døtre	Modell [3]		Modell [1]	
		Rangering	Avlsverdi	Rangering	Avlsverdi
5613	210	1	52,818	2	55,140
5848	276	2	50,528	1	55,630
23001	32	3	44,496	4	44,832
5793	38	4	44,178	3	48,259
6585	13	5	41,995	9	41,201
10049	29	6	40,934	7	42,364
5014	106	7	38,966	8	42,048
5027	139	8	38,429	5	43,077
5723	213	9	37,740	6	42,810
6563	46	10	37,329	13	37,643
5633	73	12	35,300	10	38,412

For LSCS var det ingen omrangering blant de ti beste oksene, men avlsverdiene var gjennomgående høyere når innavl ble inkludert i modellen. Det ble også observert en sammenheng mellom de ti beste oksene på 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg) og de ti dårligste oksene for LSCS.

6 DISKUSJON

6.1 Datamateriale

Estimert innavlsdepresjon påvirkes av innavlskoeffisientene, som igjen påvirkes av mengden slektskap kjent (Cassell et al. 2003a; Lutaaya et al. 1999). Datamaterialet var derfor plukket ut på bakgrunn av kriterier som sørget for et godt grunnlag for å estimere innavlsdepresjon. Data ble plukket fra besetninger som hadde høy andel semin og NRF for å sikre kjent slektskap i mange generasjoner på de dyrene som bidro med data. Resultatet var sikre estimater av de enkelte dyras innavlskoeffisient.

Innavlsnivået i NRF er relativt lavt (Tabell 2). Hovedårsakene til dette er fokus på bruk av ungoxer i avlsarbeidet, høy andel semin i populasjonen og bruk av avlsplanleggingsverktøy som Geno avlsplan (Geno 2012a). God avlsplanlegging hindrer paring av nære slektninger, og dermed inneholdt datasettet svært få dyr med høye innavlskoeffisienter. I likhet med dette studiet hadde Gulisija et al. (2007) få dyr med høy innavlskoeffisient. De konkluderte derfor med at deres resultater om ikke-lineær effekt av innavl måtte tolkes med forsiktighet.

6.2 Modellene

Studier har estimert effekten av innavl med en lineær regresjonsmodell (Croquet et al. 2006; Fuerst & Sölkner 1994; Wiggans et al. 1995). Resultatene i denne studien viste i at effekten av innavl på egenskapene best ble beskrevet med en lineær regresjonsmodell, i motsetning til flere tidligere studier (Croquet et al. 2007; Gulisija et al. 2007; Mc Parland et al. 2007; Wall et al. 2005).

Gulisija et al. (2007) og Croquet et al. (2007) fant ikke-lineær effekt av innavl på produksjonsegenskaper da de inkluderte effekten av innavl som lineær, kvadratisk og kubisk kovariat i avlsverdiberegningene. Gulisija et al. (2007) hevdet at en parametrisk modell med kubisk regresjon for innavlskoeffisientene var best tilpasset for å beskrive effekten av innavl for jersey i USA.

Croquet et al. (2007) og Wall et al. (2005) fant liten forskjell mellom modellene ved lavere innavlskoeffisienter. Croquet et al. (2007) konkluderte derfor med at en lineær modell var god for å beskrive effekten av innavl i holstein i Walloon-området i Belgia, som hadde relativt lavt innavlsnivå. NRF har også et relativt lavt innavlsnivå i populasjonen (se kapittel 2.6).

Funnene i Croquet et al. (2007) og Wall et al. (2005) styrker derfor resultatene om at effekten av innavl best ble beskrevet med en lineær modell for NRF-populasjonen.

I denne studien ble det ikke funnet noen signifikant effekt av innavl for annengradsleddet i den kvadratiske regresjonen. Dette kan i hovedsak skyldes manglende observasjoner på dyr med høy innavlskoeffisient, og skjevhet i fordelingen av innavlskoeffisienter grunnet god slektskapskontroll i NRF.

6.3 Effekt av innavl på produksjonsegenskaper

Det ble funnet lineære negative effekter av innavl på egenskapene 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg), i likhet med blant annet Wiggans et al. (1995), Croquet et al. (2006), Miglior et al. (1995a) og Rokouei et al. (2010). Estimatene av innavlsdepresjon for avdråttsegenskapene var høye sammenliknet med tidligere studier (Tabell 3). Flere studier har vist lavere innavlsdepresjon for de samme egenskapene hos holstein i USA (Wiggans et al. 1995), Iran (Rokouei et al. 2010), Belgia (Croquet et al. 2006; Croquet et al. 2007) og Canada (Miglior et al. 1995b), samt andre raser som jersey (Miglior et al. 1992; Wiggans et al. 1995), swiss braunvieh (Casanova et al. 1992) og guernsey (Hermas et al. 1987; Wiggans et al. 1995) (Tabell 3).

Rokouei et al. (2010), Mc Parland et al. (2007) og Fuerst & Sölkner (1994) mente forskjell i populasjonenes fenotypiske gjennomsnitt for egenskaper kunne være årsak til ulik estimert innavlsdepresjon. NRF hadde en relativt høy produksjon av 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg), sammenliknet med de andre studiene. Ettersom gjennomsnittlig produksjon var høyere i NRF enn noen andre raser, vil det derfor være naturlig at estimert innavlsdepresjon for produksjonsegenskapene var høyere.

Smith et al. (1998) estimerte, på tross av lavere innavlsnivå (1,67 %), en høyere innavlsdepresjon enn denne studien, for holstein i USA. Smith et al. (1998) beregnet imidlertid gjennomsnittlig produksjon av 305-d melk (kg), fett (kg) og protein (kg) til henholdsvis 8967 kg, 329 kg og 284 kg. Estimatene er alle høyere enn gjennomsnittlig produksjon av 305-d melk, fett og protein i dette studiet (Tabell 4). På bakgrunn av differansen i produksjonsnivået, var det derfor rimelig å forvente en lavere innavlsdepresjon for 305-d melk, fett og protein i denne studien, enn i Smith et al. (1998).

Innavlsdepresjon for egenskapene 305-d fett (%) og protein (%) ble estimert til henholdsvis -0,00046 og -0,00017, men resultatene var ikke signifikante. Få studier har undersøkt effekten av innavl på fett og proteinprosent, med varierende resultater. Miglior et al. (1995b) og Fuerst & Sölkner (1994) fant i motsetning til denne studien, en svak effekt av innavl på begge egenskapene. Begge studiene fant positiv effekt av innavl på proteinprosent, mens kun Fuerst

& Sölkner (1994) fant negativ effekt av innavl på fettprosent. Casanova et al. (1992) fant ingen signifikant effekt av innavl på fett og proteinprosent. Estimatene viste likevel en positiv effekt av innavl på proteinprosent og en negativ effekt på fettprosent. Effekten av innavl ble også studert av Hermas et al. (1987), som fant en svak økning i fettprosent per 1 % økning i innavl.

Resultatene i denne studien var ikke signifikante, i likhet med Casanova et al. (1992). Resultatene kunne indikere at det var liten dominanseffekt på egenskapene, og at innavl i liten grad påvirket fett- og proteinprosenten.

I denne studien ble det estimert betydelig tap i 305 dagers laktasjonsavdrått for kg melk, kg fett og kg protein hos avkom av en halvsøskenparing. Halvsøskenparinger skal i teorien ikke skje i Geno sitt avlsarbeid, dersom bøndene benytter Geno avlsplan. Likevel er andelen gårdsoksebruk blant buskapene i Norge på rundt 16 % (TINE Rådgiving 2011). Det finnes flere ulemper ved bruk av gårdsokse på kyr i avlsarbeidet. Gårdsoksen er ofte fra besetningen den blir brukt, og sannsynligheten for at den er i slekt med flere av kyrne i besetningen er stor. Faren for halvsøskenparinger og andre paringer mellom slektninger er derfor større ved gårdsoksebruk. Resultatene i denne studien kan derfor brukes som ytterligere dokumentasjon på at bruk av gårdsokse er uheldig.

6.4 Effekt av innavl på celletall

Estimert effekt av innavl på LSCS var i denne studien lav men signifikant, med - 0,00832 enheter per 1 % økning i innavl. Resultatet tydet på at innavlede dyr hadde lavere LSCS enn ikke innavlede dyr. Tidligere studier har funnet effekt av innavl på celletall, men en ugunstig effekt, som gav forhøyede celletall ved økende innavl (Miglior et al. 1995a; Sørensen et al. 2006; Van Tassell et al. 2000).

Sørensen et al. (2006) fant en lavere innavlsdepresjon for egenskapen SCS fra første laktasjon for dansk holstein, enn Miglior et al. (1995a). Van Tassell et al. (2000) inkluderte observasjoner fra flere laktasjoner, og estimerte også en lavere effekt av innavl på LSCS enn Miglior et al. (1995a). Det er også vist at innavl har en sterkere effekt på celletall ved senere laktasjoner (Croquet et al. 2006; Mc Parland et al. 2007; Rokouei et al. 2010).

Ikke signifikante effekter av innavl på SCS er rapportert av studier på jersey og holstein (Gulisija et al. 2007; Smith et al. 1998; Thompson et al. 2000a; Thompson et al. 2000b).

Thompson et al. (2000a) konkluderte med at SCS så ut til å være upåvirket av innavl og Gulisija et al. (2007) foreslo at SCS i liten eller ingen grad ble påvirket av dominanseffekt.

Smith et al. (1998) fant, i likhet med denne studien, en nedgang i SCS for holsteinkyr med fullstendig slektskap, men estimatet var ikke signifikant. Det ble ikke funnet noen andre studier med tilsvarende resultat som i denne studien, hvor celletall gikk ned med økende innavl.

LSCS og melkeproduksjon har ugunstige korrelasjoner, og ved høy melkeproduksjon tenderer LSCS til å øke (Carlén et al. 2004; Rupp & Boichard 1999). I denne studien ble det registrert nedgang i melkeproduksjon som en effekt av innavl. Lavere LSCS med økende innavl kan derfor ha vært et resultat av nedsatt melkeproduksjon hos kyr som var innavlet.

Det er en positiv korrelasjon mellom SCS og mastitt (Carlén et al. 2004; Rupp & Boichard 1999; Ødegård et al. 2003), og et forhøyet celletall kan være en indikasjon på mastitt. Resultatene i dette studiet indikerte derfor at innavlede dyr har større mastittresistens enn ikke innavlede dyr.

6.5 Effekt av innavl på fruktbarhetsegenskaper

Estimatene av effekten av innavl for de fem fruktbarhetsegenskapene var ikke signifikant ved bruk av de to modellene i denne studien. Få studier har beregnet effekten av innavl på IO56 og KFI. Dette skyldes i hovedsak at fruktbarhetsegenskaper ble inkludert i avlsmålet senere i andre land, og at andre land inkluderer andre fruktbarhetsegenskaper i avlsmålet (Interbull 2012). I tillegg mangler mange land nasjonale registreringssystemer som gir lavere kvalitet på og færre registreringer av fruktbarhetsegenskaper.

Det ble ikke funnet signifikant effekt av innavl på KFI. Funnene samsvarte med enkelte tidligere resultater av effekten av innavl på KFI (Cassell et al. 2003a; Rokouei et al. 2010). Ingen av de to studiene observerte noen signifikant effekt av innavl på egenskapen. Det ble imidlertid funnet signifikant effekt av innavl på KFI for ikke-registrerte Holstein (Cassell et al. 2003a). Wall et al. (2005) fant en signifikant økning i KFI på 1,7 dager for dyr 10 % innavlet i motsetning til ikke innavlede dyr.

I likhet med KFI, ble det ikke funnet signifikant effekt av innavl på IO56. Resultatene samsvarte i mindre grad med tidligere studier (Cassell et al. 2003b; Wall et al. 2003a; Wall et al. 2005). Pulkkinen et al. (1997) fant en signifikant effekt av kuas innavl på IO56 for kyr inseminert med 15 ulike holsteinokser i Nederland. Likevel mente forfatterne at innavl kunne

ha liten effekt på fruktbarhet. Andre studier har analysert effekt av innavl på fruktbarhet, men egenskapene er forskjellig fra denne studien (Cassell et al. 2003b; Fioretti et al. 2002; Fuerst & Sölkner 1994; Hermas et al. 1987; Hoeschele 1991; Hudson & Van Vleck 1984; McParland et al. 2007; Smith et al. 1998; Thompson et al. 2000a; Thompson et al. 2000b).

Falconer & Mackay (1996) definerte fitness som «*et dyrs bidrag med avkom til neste generasjon*», og beskrev at innavl hadde negativ effekt på «fitnessrelaterte» egenskaper, som «*fruktbarhet og fysiologiske prestasjonsevner*». På bakgrunn av definisjonen av fitness og effekten av innavl på fitnessrelaterte egenskaper, er det rimelig å forvente større innavlsdepresjon på fruktbarhet enn produksjonsegenskaper. Likevel ble det i denne studien ikke funnet signifikant effekt av innavl på fruktbarhet, men på produksjonsegenskaper.

Hva som anses som «fitnessrelaterte» egenskaper kan ha forandret seg gjennom seleksjonen melkekyr er utsatt for. Egenskaper gunstig for dyrs fitness i nåtid, er ikke nødvendigvis de samme som tidligere. For å overleve i dagens melkeproduksjon er kua avhengig av høy melkeproduksjon i tillegg til god fruktbarhet. Med avlsarbeidet kan dyras ressursallokering til ulike egenskaper ha endret seg, slik at melkeproduksjonen tar en stadig større del av ressursene en ku har tilgjengelig. Melkeproduksjon kan være en egenskap som ikke har fått nok oppmerksomhet i forhold til fitness hos storfe.

Det er mulig at studier som ikke har fått resultater som forventet, på bakgrunn av kjente arbeider som Falconer and Mackay (1996) og Walsh & Lynch (1998), ikke har blitt publisert. Det kan være at flere har undersøkt effekten av innavl på fruktbarhet, men at få har funnet effekt av innavl på fruktbarhet. Likevel lever teoriene om at fruktbarhetsegenskapene i større grad påvirkes av innavl enn andre egenskaper. Alle resultater er derfor viktig i kartleggingen av hvilke egenskaper som påvirkes av innavl. Kanskje har innavl større effekt på produksjonsegenskaper enn det som i dag er teoriene.

Heterosis er det motsatte av innavlsdepresjon, og vil si at gjennomsnittlig fenotypisk verdi for en egenskap hos krysningsdyret blir høyere enn gjennomsnittet til foreldrene. Differansen mellom gjennomsnittet hos krysningsdyret og foreldrene er heterosiseffekten (Falconer & Mackay 1996). Ved krysning av ubeslektede dyr fra ulike raser kan heterosiseffekt oppstå. Krysningsforsøk med NRF og holstein blir utført i flere land. En krysning mellom NRF og holstein var totalt sett bedre enn en ren holstein, med blant annet bedre reproduksjon, helse og holdbarhet (Geno Global 2012).

Det er funnet en heterosiseffekt for kg melk, fett og protein i krysningsdyr mellom holstein og NRF (Begley et al. 2009). Disse resultatene bekrefter at det finnes ikke-additive genetiske effekter som påvirker egenskapene, og at det er rimelig å finne signifikant innavlsdepresjon på tilsvarende egenskaper. Det har ikke vært publisert noen resultater som viser heterosiseffekt på fruktbarhetsegenskaper hos krysningsdyr med NRF (Steine, T. pers. med. 19.04.12). Dersom det ikke er oppdaget noen heterosiseffekt på fruktbarhet hos krysningsdyr med NRF, vil det være naturlig at en heller ikke finner innavlsdepresjon på egenskapene, ettersom innavlsdepresjon er det motsatte av heterosis.

Andre årsaker til manglende resultater på innavlsdepresjon på fruktbarhet kan være at fruktbarhet består av egenskaper med lave arvegrader (Andersen-Ranberg et al. 2002). Dette skyldes i hovedsak at egenskapene i stor grad påvirkes av miljøfaktorer, og dermed er den genetiske komponenten vanskelig å avgjøre. Resultatene av innavlsdepresjon for fruktbarhetene kan kanskje forklares med at det er vanskelig å beregne sikre avlsverdier for egenskapene. Som nevnt påvirkes fruktbarhetsegenskaper av miljøfaktorer som bonden, og hans avgjørelser i besetningen. Forlengede intervaller fra kalving til første inseminering kan være et resultat av bondens avgjørelse for å sikre at kua kommer i energibalanse før nytt påsett (Cassell et al. 2003a), framfor at kua har problemer med å komme i ny brunst.

I 2011 startet Geno kommersielt salg av SpermVital, som gjorde at bonden kunne velge sæd som er utviklet for å ha en lenger levedyktighet i kua. SpermVital gjør insemineringstidspunktet mindre kritisk, og kan bidra til høyere fruktbarhet hos kyr (Geno 2012a). Blant dyrene i dette datasettet var det tilsammen 148 observasjoner på kyr som var inseminert med SpermVital sæd. Dette var en svært lav andel, som trolig hadde liten effekt på disse resultatene. I tillegg var sædtype med som fast effekt i modellen, og derfor korrigert for. Likevel er dette en faktor som med stor sannsynlighet har betydning for IO56 ved senere år, når bruken av SpermVital øker.

6.6 Effekt av innavl på avlsverdier og rangering av okser

Å inkludere effekten av innavl som en lineær kovariat i avlsverdiregningene hadde liten effekt på avlsverdiene. Korrelasjonene mellom avlsverdier beregnet med og uten innavl inkludert i modellen, var alle $>0,99$. Resultatene samsvarte med tidligere studier som hadde studert effekten av innavl på predikerte avlsverdier (Casanova et al. 1992; Fioretti et al. 2002; Wall et al. 2005; Wiggans et al. 1995).

De største forskjellene mellom avlsverdiene med og uten innavl inkludert i modellen var 258 kg for 305-d melk for dyr med data, og 210 kg for 305-d melk hos okser med minst ti døtre i datasettet. Avlsverdiene var gjennomgående høyere for NRF-oksene når innavl ble inkludert i avlsverdiberegningene for 305-d melk (t), fett (kg) og protein (kg). Dette betyr at en større del av egenskapene kan forklares gjennom genetiske komponenter i dyret, og at modellen uten innavl undertrykte NRF-oksenes genetiske nivå av egenskapene.

Ved å ta hensyn til effekten av innavl, påvirket dette i liten grad rangeringen av oksene. Høye rangkorrelasjoner ($>0,99$) ble observert for avlsverdier beregnet med Modell [1] og Modell [3]. Resultatene samsvarte med Casanova et al.(1992) og Fioretti et al.(2002), som også fant liten effekt av innavl på rangering av okser.

Endringene i rangering av enkeltokser for de ulike egenskapene, indikerte at overvurdering av importokser kunne forekomme hvis innavl ikke var inkludert i modellen. Holsteinoksen 6585 Ve Bingo fikk predikert lavere avlsverdier for 305-d fett (kg) og protein (kg) når innavl ble inkludert i modellen. Dette skyldes i hovedsak at hans døtre er lite eller ikke innavlet, ettersom hans slektskap til kyrne i NRF-populasjonen er lavt i forhold til NRF-oksene. Lite av produksjonen hos døtrene til Ve Bingo kan derfor forklares av døtrenes innavl, og modellen er derfor mindre tilpasset importokser som Ve Bingo. Dette var også tilfellet for importoksene 23001 Lusi Kottilan Luro av rasen finsk ayrshire og 6563 Backgård av rasen svensk rød og vit boskap (SRB).

Forventningene til disse tre oksene var en gunstig effekt ettersom de alle er av andre raser enn NRF. Likevel tydet resultatene på at ved å inkludere innavl i modellen, fikk flere NRF-okser bedre avlsverdi, fordi en større del av egenskapen kunne forklares med modellen. Dette gav oksene fra andre raser lavere rangering og gjorde de mindre attraktive som eliteokser enn det de i utgangspunktet virket som.

7 KONKLUSJON

Effekten av innavl kunne best beskrives med en lineær regresjonsmodell. Innavl hadde negativ effekt på produksjonsegenskapene 305 dagers laktasjonsavdrått for melk (t), fett (kg) og protein (kg) og gjennomsnittlig log laktasjonscelletall. Det ble ikke funnet effekt av innavl på fett- og proteinprosent, eller noen av fruktbarhetsegenskapene. Å inkludere innavl i avlsverdiberegningene hadde liten effekt på avlsverdiene og rangeringen av okser og kyr med data.

Dyras innavlskoeffisient er per i dag ikke inkludert i de rutinemessige avlsverdiberegningene til Geno. Resultatene fra denne studien indikerer at effekten av innavl var negativ på flere produksjonsegenskaper, og at paring av beslektede dyr bør unngås. Inkludering av effekten av innavl som en lineær kovariat i Genos avlsverdiberegninger kan være gunstig for evalueringen av potensielle eliteokser.

8 LITTERATUR

- Ali, A. K. A. & Shook, G. E. (1980). An Optimum Transformation for Somatic Cell Concentration in Milk¹. *Journal of Dairy Science*, 63 (3): 487-490.
- Andersen-Ranberg, I. M., Klemetsdal, G. & Heringstad, B. (2002). Avl for kufruktbarhet i NRF-populasjonen. *Husdyrforsøksmøtet 2002*: 513-516.
- Andersen-Ranberg, I. M., Heringstad, B., Klemetsdal, G., Svendsen, M. & Steine, T. (2003). Heifer Fertility in Norwegian Dairy Cattle: Variance Components and Genetic Change. *Journal of Dairy Science*, 86 (8): 2706-2714.
- Andersen-Ranberg, I. M., Klemetsdal, G., Heringstad, B. & Steine, T. (2005). Heritabilities, Genetic Correlations, and Genetic Change for Female Fertility and Protein Yield in Norwegian Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 88 (1): 348-355.
- Begley, N., Buckley, F., Pierce, K. M. & Evans, R. D. (2009). *Breed difference and heterosis estimates for milk production and udder health among Holstein, Friesian and Norwegian Red dairy cattle*. The 60th Annual Meeting of the European Association for Animal Production Barcelona, Spania. 206 s.
- Bertrand, J. A., Berger, P. J., Freeman, A. E. & Kelley, D. H. (1985). Profitability in Daughters of High Versus Average Holstein Sires Selected for Milk Yield of Daughters¹. *Journal of Dairy Science*, 68 (9): 2287-2294.
- Carlén, E., Strandberg, E. & Roth, A. (2004). Genetic Parameters for Clinical Mastitis, Somatic Cell Score, and Production in the First Three Lactations of Swedish Holstein Cows. *Journal of Dairy Science*, 87 (9): 3062-3070.
- Casanova, L., Hagger, C., Kuenzi, N. & Schneeberger, M. (1992). Inbreeding in Swiss Braunvieh and Its Influence on Breeding Values Predicted from a Repeatability Animal Model. *Journal of Dairy Science*, 75 (4): 1119-1126.
- Cassell, B. G., Adamec, V. & Pearson, R. E. (2003a). Effect of Incomplete Pedigrees on Estimates of Inbreeding and Inbreeding Depression for Days to First Service and Summit Milk Yield in Holsteins and Jerseys. *Journal of Dairy Science*, 86 (9): 2967-2976.
- Cassell, B. G., Adamec, V. & Pearson, R. E. (2003b). Maternal and Fetal Inbreeding Depression for 70-Day Nonreturn and Calving Rate in Holsteins and Jerseys. *Journal of Dairy Science*, 86 (9): 2977-2983.

-
- Croquet, C., Mayeres, P., Gillon, A., Vanderick, S. & Gengler, N. (2006). Inbreeding Depression for Global and Partial Economic Indexes, Production, Type, and Functional Traits. *Journal of Dairy Science*, 89 (6): 2257-2267.
- Croquet, C., Mayeres, P., Gillon, A., Hammami, H., Soyeurt, H., Vanderick, S. & Gengler, N. (2007). Linear and Curvilinear Effects of Inbreeding on Production Traits for Walloon Holstein Cows. *Journal of Dairy Science*, 90 (1): 465-471.
- Culbertson, M. S., Mabry, J. W., Misztal, I., Gengler, N., Bertrand, J. K. & Varona, L. (1998). Estimation of dominance variance in purebred Yorkshire swine. *Journal of Animal Science*, 76 (2): 448-451.
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. 4 utg. Edinburgh: Pearson Education Limited. 464 s.
- FAO. (2007). The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agricultural. I: Rischkowsky, B. & Dafydd, P. (red.). Roma. 399 s.
- Farkas, J., Curik, I., Csató, L., Csörnyei, Z., Baumung, R. & Nagy, I. (2007). Bayesian inference of inbreeding effects on litter size and gestation length in Hungarian Landrace and Hungarian Large White pigs. *Livestock Science*, 112 (1-2): 109-114.
- Fioretti, M., Rosati, A., Pieramati, C. & Van Vleck, L. D. (2002). Effect of including inbreeding coefficients for animal and dam on estimates of genetic parameters and prediction of breeding values for reproductive and growth traits of Piedmontese cattle. *Livestock Production Science*, 74 (2): 137-145.
- Fuerst, C. & Sölkner, J. (1994). Additive and Nonadditive Genetic Variances for Milk Yield, Fertility, and Lifetime Performance Traits of Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 77 (4): 1114-1125.
- Geno. (2001). Årsmelding og regnskap for 2000. 4 s.
- Geno. (2007). Årsmelding og regnskap for 2006. 7 s.
- Geno. (2009). Årsmelding og regnskap for 2008. 6 s.
- Geno. (2010). Årsmelding og regnskap for 2009. 8 s.
- Geno. (2011). Årsmelding og regnskap for 2010. 6 s.
- Geno. (2012a). *NRF og avl*. Tilgjengelig fra: <http://www.geno.no/no/Forsiden/NRF/> (lest 25.01.12).
- Geno. (2012b). *Om Geno*. Tilgjengelig fra: <http://www.geno.no/no/Forsiden/Om-Geno/> (lest 07.02.12).
- Geno. (2012c). Årsberetning og regnskap 2011. 10 s.

-
- Geno Global. (2012). *International trials*. Tilgjengelig fra:
<http://www.genoglobal.no/no/Home/International-trials/> (lest 27.03.12).
- Gómez, M. D., Valera, M., Molina, A., Gutiérrez, J. P. & Goyache, F. (2009). Assessment of inbreeding depression for body measurements in Spanish Purebred (Andalusian) horses. *Livestock Science*, 122 (2–3): 149-155.
- Gulisija, D., Gianola, D. & Weigel, K. A. (2007). Nonparametric Analysis of the Impact of Inbreeding on Production in Jersey Cows. *Journal of Dairy Science*, 90 (1): 493-500.
- Hansen, B. G., Stokstad, G., Hegrenes, A., Sehested, E. & Larsen, S. (2005). Key performance indicators on dairy farms. *Journal of International Farm Management*, 3 (1): 15.
- Hansen, L. B., Freeman, A. E. & Berger, P. J. (1983). Yield and Fertility Relationships in Dairy Cattle1. *Journal of Dairy Science*, 66 (2): 293-305.
- Helsetjenesten for storfe. (2010). *Cellettall*. Tilgjengelig fra:
<http://storfehelse.tine.no/7041.cms> (lest 05.03.12).
- Helsetjenesten for storfe. (2011). Årsmelding Helsetjenesten for storfe 2010. Ås. 13 s.
- Heringstad, B., Klemetsdal, G. & Ruane, J. (2000). Selection for mastitis resistance in dairy cattle: a review with focus on the situation in the Nordic countries. *Livestock Production Science*, 64 (2-3): 95-106.
- Heringstad, B., Chang, Y. M., Gianola, D. & Klemetsdal, G. (2005). Genetic Association Between Susceptibility to Clinical Mastitis and Protein Yield in Norwegian Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 88 (4): 1509-1514.
- Hermas, S. A., Young, C. W. & Rust, J. W. (1987). Effects of Mild Inbreeding on Productive and Reproductive Performance of Guernsey Cattle. *Journal of Dairy Science*, 70 (3): 712-715.
- Hersleth, E. (2010a). NRF- historien del 1. *Buskap*, 62 (1): s. 31 -33.
- Hersleth, E. (2010b). NRF-historien del 2. *Buskap*, 62 (2): s. 41-43.
- Hoeschele, I. (1991). Additive and Nonadditive Genetic Variance in Female Fertility of Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 74 (5): 1743-1752.
- Hudson, G. F. S. & Van Vleck, L. D. (1984). Effects of Inbreeding on Milk and Fat Production, Stayability, and Calving Interval of Registered Ayrshire Cattle in the Northeastern United States. *Journal of Dairy Science*, 67 (1): 171-179.
- Interbull. (2012). *Description of National Genetic Evaluation Systems for dairy cattle traits as applied in different Interbull member countries*. Tilgjengelig fra: http://www-interbull.slu.se/national_ges_info2/framesida-ges.htm (lest 16.02.12).

-
- Kearney, J. F., Wall, E., Villanueva, B. & Coffey, M. P. (2004). Inbreeding Trends and Application of Optimized Selection in the UK Holstein Population. *Journal of Dairy Science*, 87 (10): 3503-3509.
- Klemetsdal, G. & Johnson, M. (1989). Effect of inbreeding on fertility in Norwegian trotter. *Livestock Production Science*, 21 (3): 263-272.
- Koeck, A., Heringstad, B., Egger-Danner, C., Fuerst, C., Winter, P. & Fuerst-Waltl, B. (2010). Genetic analysis of clinical mastitis and somatic cell count traits in Austrian Fleckvieh cows. *Journal of Dairy Science*, 93 (12): 5987-5995.
- König, S., Chang, Y. M., Borstel, U. U. v., Gianola, D. & Simianer, H. (2008). Genetic and Phenotypic Relationships Among Milk Urea Nitrogen, Fertility, and Milk Yield in Holstein Cows. *Journal of Dairy Science*, 91 (11): 4372-4382.
- Larsgard, A. G. (2008). *A new fertility index in Norwegian Red*. The 59th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Vilnius, Litauen. 77 s.
- Larsgard, A. G. (2009). Ny fruktbarhetsindeks i NRF. *Husdyrforsøksmøtet 2009*: 239 - 242.
- Lawrence, E. (2005). *Henderson's Dictionary of Biology*. 13 utg.: Pearson Education Limited. 748 s.
- Lutaaya, B. E., Misztal, I., Bertrand, J. K. & Mabry, J. W. (1999). Inbreeding in populations with incomplete pedigrees. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 116 (6): 475-480.
- Lynch, M. & Walsh, B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*: Sinauer Associates, Inc. 980 s.
- Madsen, P. & Jensen, J. (2007). *An User's Guide to DMU*. 6 utg. Aarhus: Faculty Agricultural Science University of Aarhus.
- Mc Parland, S., Kearney, J. F., Rath, M. & Berry, D. P. (2007). Inbreeding Effects on Milk Production, Calving Performance, Fertility, and Conformation in Irish Holstein-Friesians. *Journal of Dairy Science*, 90 (9): 4411-4419.
- Meld. St. nr 9 (2011-2012). *Velkommen til bords*. Det kongelige landbruk- og matdepartementet.
- Miglior, F., Szkotnicki, B. & Burnside, E. B. (1992). Analysis of Levels of Inbreeding and Inbreeding Depression in Jersey Cattle. *Journal of Dairy Science*, 75 (4): 1112-1118.
- Miglior, F., Burnside, E. B. & Dekkers, J. C. M. (1995a). Nonadditive Genetic Effects and Inbreeding Depression for Somatic Cell Counts of Holstein Cattle. *Journal of Dairy Science*, 78 (5): 1168-1173.

-
- Miglior, F., Burnside, E. B. & Kennedy, B. W. (1995b). Production Traits of Holstein Cattle: Estimation of Nonadditive Genetic Variance Components and Inbreeding Depression. *Journal of Dairy Science*, 78 (5): 1174-1180.
- Moura, A. S. A. M. T., Polastre, R. & Wechsler, F. S. (2000). Dam and Litter Inbreeding and Environmental effects on Litter Performance in Botucatu rabbits. *World Rabbit Science*, 8 (4): 151-157.
- Mrode, R. & Swanson, G. J. T. (1996). Genetic and statistical properties of somatic cell count and its suitability as an indirect means of reducing the incidence of mastitis in dairy cattle. *Animal Breeding Abstracts*, 64 (11): 847-857.
- Mrode, R., Swanson, G. J. T. & Paget, M. F. (2004). Computing inbreeding coefficients and effects of inbreeding, heterosis and recombination loss on evaluations for lifespan and somatic cell count in the UK. *Interbull Bulletin*, 32: 109-112.
- Nordisk Genbank Husdyr. (2004). Samordne og optimalisere bevaringsarbeidet av husdyrraser i Norden: Nordisk Genbank Husdyr. 10 s.
- Olesen, I., Groen, A. F. & Gjerde, B. (2000). Definition of animal breeding goals for sustainable production systems. *Journal of Animal Science*, 78 (3): 570-582.
- Pante, M. J. R., Gjerde, B. & McMillan, I. (2001). Inbreeding levels in selected populations of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 192 (2-4): 213-224.
- Pulkkinen, T. I., van der Lende, T., Groen, A. F., Kaal, L. M. T. E. & J.J., Z. (1997). The effect of Inbreeding on components of dairy cattle fertility as calculated from non-return data, using a multiphasic logistic function. *Interbull Bulletin*, 18 (2): 74-77.
- Pösö, J. & Mäntysaari, E. A. (1996). Relationships Between Clinical Mastitis, Somatic Cell Score, and Production for the First Three Lactations of Finnish Ayrshire. *Journal of Dairy Science*, 79 (7): 1284-1291.
- Rokouei, M., Vaez Torshizi, R., Moradi Shahrababak, M., Sargolzaei, M. & Sørensen, A. C. (2010). Monitoring inbreeding trends and inbreeding depression for economically important traits of Holstein cattle in Iran. *Journal of Dairy Science*, 93 (7): 3294-3302.
- Roxström, A., Strandberg, E., Berglund, B., Emanuelson, U. & Philipsson, J. (2001). Genetic and Environmental Correlations Among Female Fertility Traits and Milk Production in Different Parities of Swedish Red and White Dairy Cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A - Animal Science*, 51 (1): 7-14.
- Rupp, R. & Boichard, D. (1999). Genetic Parameters for Clinical Mastitis, Somatic Cell Score, Production, Udder Type Traits, and Milking Ease in First Lactation Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 82 (10): 2198-2204.

-
- Rye, M. & Mao, I. L. (1998). Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Livestock Production Science*, 57 (1): 15-22.
- Santana Jr, M. L., Aspilcueta-Borquis, R. R., Bignardi, A. B., Albuquerque, L. G. & Tonhati, H. (2011). Population structure and effects of inbreeding on milk yield and quality of Murrah buffaloes. *Journal of Dairy Science*, 94 (10): 5204-5211.
- SAS. (2008-2009). 9.2 utg. USA: SAS Institute Inc.
- Sehested, E. (2000). Effekt av ulike avlsmål hos storfe. *Husdyrforsøksmøtet 2000*: 479-482.
- Sehested, E. & Svendsen, M. (2005). Innavl i NRF. *Buskap*, 57 (2): 42 - 43.
- Sehested, E. (2007). Slektskap og innavlskontroll i NRF. *Husdyrforsøksmøtet 2007*: 305-307.
- Selvaggi, M., Dario, C., Peretti, V., Ciotola, F., Carnicella, D. & Dario, M. (2010). Inbreeding depression in Leccese sheep. *Small Ruminant Research*, 89 (1): 42-46.
- Sewalem, A., Kistemaker, G. J. & Miglior, F. (2010). Relationship between female fertility and production traits in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 93 (9): 4427-4434.
- Smith, L. A., Cassell, B. G. & Pearson, R. E. (1998). The Effects of Inbreeding on the Lifetime Performance of Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 81 (10): 2729-2737.
- Stachowicz, K., Sargolzaei, M., Miglior, F. & Schenkel, F. S. (2011). Rates of inbreeding and genetic diversity in Canadian Holstein and Jersey cattle. *Journal of Dairy Science*, 94 (10): 5160-5175.
- Statistisk sentralbyrå. (2012). *Færre husdyrprodusentar*. Tilgjengelig fra: <http://www.ssb.no/vis/emner/10/04/10/jordhus/main.html> (lest 06.05.12).
- Steine, T., Sehested, E., Svendsen, M., Andersen-Ranberg, I. M., Larsgard, A. G., Heringstad, B., Karlsen, A. & Rise, O. (2004). *Storfeavl*. 1 utg.: Gan forlag. 80 s.
- Sørensen, A. C., Sørensen, M. K. & Berg, P. (2005). Inbreeding in Danish Dairy Cattle Breeds. *Journal of Dairy Science*, 88 (5): 1865-1872.
- Sørensen, A. C., Madsen, P., Sørensen, M. K. & Berg, P. (2006). Udder Health Shows Inbreeding Depression in Danish Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 89 (10): 4077-4082.
- Thompson, J. R., Everett, R. W. & Hammerschmidt, N. L. (2000a). Effects of Inbreeding on Production and Survival in Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 83 (8): 1856-1864.
- Thompson, J. R., Everett, R. W. & Wolfe, C. W. (2000b). Effects of Inbreeding on Production and Survival in Jerseys. *Journal of Dairy Science*, 83 (9): 2131-2138.
- TINE Rådgiving. (2011). Statistikkksamling for TINE Rådgivning 2010. 14 s.

-
- TINE Rådgiving. (2012). *Håndbok for Kukontrollen*. Fagbok. Ås. Tilgjengelig fra:
<https://medlem.tine.no/org/cf/handbok/default.cfm> (lest 31.01.12).
- Vallimont, J. E., Dechow, C. D., Sattler, C. G. & Clay, J. S. (2009). Heritability estimates associated with alternative definitions of mastitis and correlations with somatic cell score and yield. *Journal of Dairy Science*, 92 (7): 3402-3410.
- Van Tassell, C. P., Misztal, I. & Varona, L. (2000). Method R Estimates of Additive Genetic, Dominance Genetic, and Permanent Environmental Fraction of Variance for Yield and Health Traits of Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 83 (8): 1873-1877.
- van Wyk, J. B., Fair, M. D. & Cloete, S. W. P. (2009). Case study: The effect of inbreeding on the production and reproduction traits in the Elsenburg Dormer sheep stud. *Livestock Science*, 120 (3): 218-224.
- Vangen, O., Sæther, N. H., Norderhaug, A., Holtet, M. G., Holand, Ø., Fimland, E., Sickel, H. & Hufthammer, A. K. (2007). *Beitende Husdyr i Norge*. 1 utg.: Tun Forlag. 156 s.
- Wall, E., Brotherstone, S., Kearney, J. F., Woolliams, J. A. & Coffey, M. P. (2003a). Effect of including Inbreeding, Heterosis, and Recombination Loss in Prediction of Breeding Values for fertility traits. *Interbull Bulletin*, 31: 117-121.
- Wall, E., Brotherstone, S., Woolliams, J. A., Banos, G. & Coffey, M. P. (2003b). Genetic Evaluation of Fertility Using Direct and Correlated Traits. *Journal of Dairy Science*, 86 (12): 4093-4102.
- Wall, E., Brotherstone, S., Kearney, J. F., Woolliams, J. A. & Coffey, M. P. (2005). Impact of Nonadditive Genetic Effects in the Estimation of Breeding Values for Fertility and Correlated Traits. *Journal of Dairy Science*, 88 (1): 376-385.
- Weigel, K. A. (2001). Controlling Inbreeding in Modern Breeding Programs. *Journal of Dairy Science*, 84, Supplement (0): E177-E184.
- Weigel, K. A. & Lin, S. W. (2002). Controlling Inbreeding by Constraining the Average Relationship Between Parents of Young Bulls Entering AI Progeny Test Programs. *Journal of Dairy Science*, 85 (9): 2376-2383.
- Wiggans, G. R., VanRaden, P. M. & Zuurbier, J. (1995). Calculation and Use of Inbreeding Coefficients for Genetic Evaluation of United States Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 78 (7): 1584-1590.
- Young, C. W., Eidman, V. R. & Reneau, J. K. (1985). Animal Health and Management and Their Impact on Economic Efficiency¹. *Journal of Dairy Science*, 68 (6): 1593-1602.

-
- Young, C. W. & Seykora, A. J. (1996). Estimates of Inbreeding and Relationship Among Registered Holstein Females in the United States. *Journal of Dairy Science*, 79 (3): 502-505.
- Ødegård, J., Klemetsdal, G. & Heringstad, B. (2002). Celletall i avlen for redusert mastittfrekvens hos storfe. *Husdyrforsøksmøtet 2002*: 509 - 512.
- Ødegård, J., Klemetsdal, G. & Heringstad, B. (2003). Genetic Improvement of Mastitis Resistance: Validation of Somatic Cell Score and Clinical Mastitis as Selection Criteria. *Journal of Dairy Science*, 86 (12): 4129-4136.
- Østerås, O., Solbu, H., Refsdal, A. O., Roalkvam, T., Filseth, O. & Minsaas, A. (2007). Results and Evaluation of Thirty Years of Health Recordings in the Norwegian Dairy Cattle Population. *Journal of Dairy Science*, 90 (9): 4483-4497.