



## Forord

Denne masteroppgaven ble skrevet ved Institutt for husdyr- og akvakulturvitenskap (IHA) ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU). Oppgaven er en del av masterstudiet i husdyrvitenskap med fordypning i avl og genetikk.

Etter en oppvekst preget av stor interesse for bruk av hest, ble min interesse for avlsarbeid og innavl vekket da jeg tok kurset "Husdyrgenetiske ressurser" våren 2011. Siden den gang har jeg vært innom temaene ved flere anledninger med ulike innfallsvinkler. Da tema for masteroppgaven skulle velges, var ønsket om å skrive på hest stort. Blant flere alternative oppgaver, falt valget på "Effekt av innavl på prestasjonsegenskaper hos varmbloodstraver i Norge". Jeg vil takke min veileder Gunnar Klemetsdal for god veiledning, kritisk tenking og gode innspill under hele prosessen. Jeg vil også takke Sigrid Lykkjen og Hanne Fjerdingsby Olsen for tilgang til tidligere arbeid, Sigrid Lykkjen for hjelp med PLINK, Geir Steinheim for hjelp med ASReml, Nils Ivar Dolvik for sitt arbeid med innhenting av prestasjonsdata og Katrine Haugaard for gode innspill og korrekturlesing. En ekstra takk til Solvei C. Hoff og Juni S. Karlsen for godt læringsmiljø på lesesalen og støtte gjennom opp- og nedturer. Til slutt vil jeg takke venner og familie for god støtte gjennom hele studietiden!

*"Et mål uten en deadline er bare en drøm"* - Ukjent

Institutt for husdyr- og akvakulturvitenskap

NMBU

Ås, 15.05.2015

.....  
Stine Samsonstuen

## Sammendrag

Det er kjent at innavl vil oppstå i populasjoner med seleksjon, fordi seleksjon reduserer antall dyr som bidrar til neste generasjon. Ugunstige effekter av innavl på prestasjonsegenskaper er tidligere vist hos norsk kaldblodstraver, men ikke hos varmblodstraver i Norge. Formålet med denne oppgaven var derfor å undersøke om det var en effekt av innavl på prestasjonsegenskaper hos varmblodstraver i Norge.

Datasettet bestod av 1217 hester født 1988 og 2006/2007. Pedigreefilen ble generert ved å spore tilbake forfedrene til de 1217 hestene, og inneholdt totalt 8483 individer.

Gjennomsnittlig dybde var 7,75 og 9,24 generasjoner for hester født henholdsvis 1988 og 2006/2007. Genotypeinformasjon var tilgjengelig for 240 av hestene født 2006 og 2007, og ble benyttet for å undersøke pedigreekvaliteten hos norsk varmblodstraver.

Innavlskoeffisienter ( $F$ ) ble estimert basert på pedigree ( $F_{ped}$ ) og genomiske data ( $F_{snp}$  og  $F_{hom}$ ). En klar sammenheng mellom innavlskoeffisientene indikerte en god pedigree. For å utnytte et større datamateriale ble effekten av innavl derfor estimert basert på  $F_{ped}$  for prestasjonsvariablene; roten av kumulerte antall starter (t-start), 4-roten av kumulerte, transformerte og standardiserte inntjente penger per start (t-krinn) og logit-transformerte kumulerte diskvalifikasjoner per start (t-disk). Egenskapene var kumulert for individene over 3-5 års sesongen. Effekten ble estimert for 807 individer født årgangene 1988 og 2006/2007 med en lineær dyremodell med faste effekter og en lineær modell med faste effekter hvor den additive genetiske effekten var ekskludert. For begge modellene vil en økende innavlskoeffisient påvirke prestasjonsvariabelen t-krinn i negativ retning, og for dyremodellen var effekten signifikant. Modellene med og uten additiv genetisk effekt gir henholdsvis 0,366 og 0,269 standardavvik dårligere prestasjon for en hest som er 10 % innavlet. Modellen uten den additive genetiske effekten gir en signifikant effekt av innavl på t-disk, noe som indikerer at individer med høy  $F$  tjener mindre og blir disket mer. Dette er et betydelig handicap i løpssammenheng, og bør stimulere oppdrettere til å velge hingster som gir avkom med lav innavlskoeffisient.

## Abstract

An increase in inbreeding as a response to selection is well known. Selection reduces the numbers individuals that contribute to the next generation. Unfavorable effects of inbreeding have been found in Norwegian cold-blooded trotters, but never in warm-blooded trotters in Norway.

This study was based on 1217 Norwegian warm-blooded trotters, born in 1988 and 2006/2007. By tracking ancestors of the 1217 horses back to their founders, the pedigree data was generated. Complete generation equivalent (CGE) showed a depth in pedigree of 7.75 and 9.24 generations for horses born in 1988 and 2006/2007, respectively. Genotype was available for 240 horses born in 2006 and 2007. Utilizing genotypes, the quality of pedigree data was investigated. Inbreeding coefficients ( $F$ ) were estimated by utilizing both pedigree ( $F_{ped}$ ) and genomic data ( $F_{snp}$  and  $F_{hom}$ ), and showed a high correlation between the parameters. To exploit a larger data set, the effect of inbreeding was estimated based on  $F_{ped}$  for the performance traits; power transformed starts with the square root (t-start), fourth root transformation of cumulated, transformed and standardized earnings per start (t-krinn) and a logit-transformed cumulated disqualifications per start (t-disk). The traits were cumulated for the individuals over 3-5 years of age. The effect was estimated for 807 horses born 1988 and 2006/2007, using a linear animal model with fixed effects and another linear model with fixed effects but ignoring the additive genetic effect. For both models, an increasing inbreeding coefficient influenced the t-krinn negatively, and for the animal model, the effect was significant. A horse with an  $F_{ped}$  value of 10 % is expected to perform respectively 0.366 and 0.269 standard deviation units worse than a non-inbred horse, based on the models with and without the additive genetic effect. The model without the additive genetic effect gave a significant effect of inbreeding for t-disk, which indicated that horses with a higher level of inbreeding perform poorer than horses with a lower level of inbreeding. This is considered a handicap in racing, and should encourage breeders to use a stallion that produce offspring with a low inbreeding coefficient.

# Innholdsfortegnelse

1. Innledning.....	2
2. Varmblodstraver i Norge.....	4
2.1 Prestasjon .....	5
2.2 Innavl .....	5
3. Effekter av innavl .....	6
3.1 Prestasjon og effekt av innavl på prestasjonsegenskaper.....	7
4. Materialer og metode.....	8
4.1 Beskrivelse av data og bakgrunn for arbeidet.....	8
4.1.1 Genotypedata og genotypekvalitetskontroll .....	9
4.1.2 Prestasjonsegenskaper .....	9
4.2 Innavlskoeffisienter.....	10
4.2.1 Slektskap.....	10
4.2.2 Genotype.....	10
4.3 Sammenheng mellom innavlskoeffisienter basert på slektskap og genotype .....	11
4.4 Innavlsrate og effektiv populasjonsstørrelse .....	12
4.5 Effekt av innavl på prestasjonsegenskaper .....	13
5. Resultat.....	14
5.1 Innavlskoeffisienter.....	14
5.2 Korrelasjoner.....	15
5.3 Sammenheng mellom innavlskoeffisienter basert på slektskap og genotype .....	16
5.4 Innavlsrate og effektiv populasjonsstørrelse .....	17
5.5 Effekt av innavl på prestasjonsegenskaper .....	18
6. Diskusjon.....	20
7. Konklusjon .....	24
8. Referanseliste .....	25

# 1. Innledning

Tradisjonelt var hesten brukt innen jordbruk, skogbruk og transport (ECON 2009). Den teknologiske utviklingen har redusert antall hester i landet og gitt hesten nye bruksområder. I dag brukes hesten til et vidt spekter av sport og fritidsaktiviteter, blant annet trav, galopp, ridning, kjøring og som fritidshest (ECON 2009). I en rapport fra næringspolitisk utvalg hos Norsk Hestesenter ble det anslått 42 000 hester i Norge (Norsk Hestesenter 2000).

Bygdeforskning viste i sin rapport fra 2012 anslagsvis 125 000 hester i Norge, hvorav 25 % var varmblodstravere (Vik & Farstad 2012).

Før bilen overtok som framkomstmiddel var det viktig med en rask landeveishest, og allerede på 1700-tallet ble det organisert kappkjøring i Setesdal og Bjørvika i Christiania. Det første organiserte travløpet fant sted i 1832 på isen i Bjørvika. Staten engasjerte seg i hesteavlen i 1850 og etablerte en hesteavlkomité (ECON 2009). Fra 1872 ble klassene ved utstillingene delt i klasse A for "*Sværere brugs og kjøreheste*" og klasse B for "*Lettere kjøre og rideheste*" (Norsk Hestesenter 2003). På bakgrunn av delingen ble Det Norske Travselkap (**DNT**) stiftet i 1875 og har siden den gang hatt ansvar for registrering av travhester (Norsk Hestesenter 2003). Loven om veddemål ved totalisator ble vedtatt av Stortinget i 1927 (ECON 2009), og det første totalisatorløpet ble avholdt i 1928 (Kristiansen 1961b). Norsk Rikstoto ble stiftet i 1981 og organiserer totalisatorvirksomheten. Det arrangeres årlig mer enn 4500 travløp fordelt på 11 travbaner i Norge (ECON 2009). Mer enn 5500 travhester deltar i løp årlig (ECON 2009), og i 2013 var omsetningen på totalisatorløp (både trav og galopp) på nesten 3,8 milliarder kroner (Lotteri- og stiftelsestilsynet 2013).

Travhesten og travsporten utgjør en stor del av norsk hestenæring. Det er en klar sammenheng mellom totalisatorspill og samlet aktivitet i travsporten. Økt omsetning øker sannsynlighet for å tjene penger, samt bidrar til økt interesse. Travløp er en populær sport i mange land, og internasjonale travløp er dominert av varmblodstraver av amerikansk og fransk opprinnelse (ECON 1998).

Innavl har ikke vært estimert for varmbloodstraver i Norge tidligere. På bakgrunn av import fra både fransk- og amerikansk varmbloodstraver er ikke innavl sett på som noe problem i populasjonen. Det er kjent at innavl vil oppstå i populasjoner med seleksjon, og det var derfor interessant å undersøke om den norske varmbloodstraveren er utsatt for en innavlsdepresjon på prestasjonsegenskaper i likhet med den norske kaldbloodstraveren (Klemetsdal 1998). Formålet med denne oppgaven var derfor å undersøke om det var en effekt av innavl på prestasjonsegenskaper hos varmbloodstraver i Norge.

## 2. Varmblodstraver i Norge

Den norske varmbloodstraveren er en krysningsrase basert på amerikansk varmbloodstraver med innslag av den russiske orloweren og fransk varmbloodstraver (Kristiansen 1961b). Avl på varmbloodstraver i Norge begynte på slutten av 1800-tallet, og ble intensivert i årene rundt første verdenskrig (Kristiansen 1961b). Avlsarbeidet ble drevet utelukkende på prestasjoner (Grude 1961), mens eksteriør og avstamning ikke ble vektlagt før innføringen av tvungen kåring av hingster i 1941 (Norsk Hestesenter 2003). Den første hingsten som fikk betydning i avl av varmbloodstraver i Norge var en engelsk norfolkkingst importert via Sverige i 1887. Senere preget orloweren avlen før den amerikanske varmbloodstraveren tok over (Kristiansen 1961b).

Den første amerikanske traveren ble importert til Norge på slutten av 1800-tallet. Hingsten Jordan var den første som ble importert og ble sammen med den russiske orlowerhoppa Secunda brukt for å foredle den norske rasen. Avkommet Bravo regnes som en av grunnleggerne i norsk varmbloodstraveravl (Kristiansen 1961b). Innføringen av totalisatorspill førte til økt import, og i årene 1930-1939 ble det importert avlsmateriale fra Amerika, Danmark, Tyskland, Østerrike og andre mellom-Europeiske land. Den amerikanske varmbloodstraverhingsten Senator Ford ble importert via Danmark i 1931 og er tidenes mest betydningsfulle hingst i norsk varmbloodstraveravl. Med andre verdenskrig stoppet importen av nytt avlsmateriale (Kristiansen 1961b), men interessen for totalisatorspill økte (Kristiansen 1961a). I årene etter krigen var det lite import av utenlandsk avlsmateriale, selv om noen dyr ble importert fra Amerika, Sverige, Danmark og Russland, deriblant orlowerhingsten Turist som preget avlen i årene fremover (Kristiansen 1961b).

De franske varmbloodstraverne var større enn de amerikanske og hadde bedre utholdenhet. Gjentatte gode resultater i det franske storløpet Prix d'Amérique økte etterspørselen etter den franske traveren (Donatzky 1961), og etter 1961 har den franske traveren i økende grad preget norsk varmbloodstraveravl (Norsk Hestesenter 2003). Lykkjen et al. (2014) viste at 20 % av de norske varmbloodstraverne født i 1988 hadde noe fransk blod, og 55 % i 2006 og 2007.



## 2.1 Prestasjon

Mange egenskaper av økonomisk interesse, blant annet prestasjon, er kvantitative og styrt av flere gener samt påvirket av miljø (Meuwissen et al. 2013). De tre egenskapene som er tilgjengelige i avlsarbeidet for bedret prestasjon er tid, inntjente penger samt plassering (Langlois 1975). Hos varmbloodstraveren vil prestasjonsegenskapene i stor grad påvirke hvilke individer som bidrar til neste generasjon. Seleksjonsforsøk på Norsk Rødt Fe (**NRF**) viste at ensidig seleksjon for ytelse ga økt forekomst av mastitt, og at lavtarvelige egenskaper som helse og fruktbarhet må vektlegges i avlsarbeidet (Heringstad et al. 2003). Avlsarbeid på prestasjonsegenskaper forutsetter en egenskap som rangerer hestene i forhold til hverandre. Inntjente penger er en pålitelig verdi å håndtere i avlsarbeidet og gir en ide om hestens løpsnivå, samt er sett på som en troverdig verdi blant oppdrettere (Langlois 1989).

## 2.2 Innavl

Innavl forekommer når foreldrene til et individ har en eller flere felles forfedre (Boichard et al. 1997), og som et innavlsbegrensende tiltak i norsk varmbloodstraveravl har DNT innført bedekningskvote på 150 hopper per hingst per år for hingster i Norge (Norsk Hestesenter 2003). Maccluer et al. (1983) observerte at oppdrettere av amerikansk varmbloodstraver forsøkte å unngå nær innavl, men nesten alle hester med komplett pedigree var innavlet de første 5 generasjonene. For amerikansk varmbloodstraver født rundt 1990 i USA og Canada ble gjennomsnittlig innavlskoeffisient basert på slektskap estimert til 9 %. (Maccluer et al. 1983). McCue et al. (2012) fant et nært slektskap mellom rasene og en gjennomsnittlig innavlskoeffisient basert på SNP-markører på 12 % og 11 % for henholdsvis amerikansk- (n=20) og fransk varmbloodstraver (n=18). De to rasene skiller seg genetisk fra andre hesteraser noe som kan skyldes den amerikanske traverens påvirkning på den franske, eller likt seleksjonspress på fenotypen for travegenskaper. Petersen et al. (2013) beregnet innavlskoeffisienter hos norsk, fransk og amerikansk varmbloodstraver basert på SNP-markører fra henholdsvis 25, 17 og 15 individer. Den norske varmbloodstraveren hadde en gjennomsnittlig innavlskoeffisient på 13 %, mens den franske og den amerikanske hadde innavlskoeffisienter på henholdsvis 10,5 % og 15,3 %. Effektiv populasjonsstørrelse ( $N_e$ ) ble beregnet basert på utvalget og ga henholdsvis 233, 232, og 179 for norsk-, fransk-, og amerikansk varmbloodstraver.

### 3. Effekter av innavl

Hos de fleste domestiserte husdyrarter har avlsstrategiene og populasjonsstørrelsen blitt endret i løpet av de siste 25-40 årene, og konsekvensene av de siste endringene i form av innavl vil ikke være observerbare enda. For en gitt generasjon vil innavlskoeffisienten ( $F$ ) reflektere avlsstrategiene som er valgt (Boichard et al. 1997).  $F$  beskriver forventet nivå av heterozygositet og er sannsynligheten for at to alleler på et nøytralt, seleksjonsfritt locus er identiske i opphav (**IBD**) med referanse til basepopulasjonen. I basepopulasjonen antar vi at alle allelene er ulike, og vil derfor ignorere slektskap mellom individene. Størrelsen av innavlen avhenger derfor av definisjonen av basepopulasjonen, siden den bestemmer når IBD oppstår. Individuer uten kjent slektskap har en innavlskoeffisient lik 0, og blir sett på som en founder (Falconer & Mackay 1996). Hull i pedigree kan derfor gi unøyaktige beregninger av innavlskoeffisienter. Erfaring fra amerikansk varmblodstraver viser en økende innavlskoeffisient ved en økning i pedigreeybde opp til 10-12 generasjoner (Maccluer et al. 1983), noe som skyldes at innavlskoeffisientene basert på slektskap påvirkes av mengden informasjon som er tilgjengelig.

Innavl påvirker helse, fruktbarhet og produksjon hos melkeku og andre produksjonsdyr (Weigel & Lin 2002). Hos storfe har Weigel og Lin (2002) vist at innavlsøkning i stor grad skyldes seleksjonsintensitet, da en høy seleksjonsintensitet vil redusere antall dyr som bidrar til neste generasjon. Avl med effektive seleksjonsprogrammer for å få genetisk framgang bidrar til å øke  $F$  (Gomez et al. 2009). Seleksjon fører til genetisk drift hvor noen alleler tapes og noen fikseres. Genotypefrekvensen vil endres som et resultat av endringer i allelfrekvensen ved innavl dersom det er dominans tilstede (Falconer & Mackay 1996).

Innavlsdepresjon er forbundet med egenskaper knyttet til reproduksjon og overlevelse hos avkom (Lacy 1997), og kan forekomme både som tap av genetisk variasjon og som en opphopning av skadelige recessive gener (Lynch & Walsh 1998). Ved innavlsdepresjon vil gjennomsnittlig fenotype få en nedgang som følge av økende homozygositet innen populasjonen. Jo mindre populasjonen er, jo mer drift vil man få, og det er større sannsynlighet for at allelene blir IBD. Ved hurtige endringer i innavlskoeffisienten vil

innavlsdepresjon være mer alvorlig. Naturlig seleksjon kan motvirke innavlsøkning ( $\Delta F$ ) ved å redusere effekten av skadelige alleler (Falconer & Mackay 1996). Anbefalt  $\Delta F$  er under 1 % per generasjon (FAO 1998).

### **3.1 Prestasjon og effekt av innavl på prestasjonsegenskaper**

Hos travhesten har intensiv seleksjon av hingster på bakgrunn av prestasjonsegenskaper vært praktisert i lang tid. Hestens prestasjon er endret, både på bakgrunn av genetikk og som følge av bedret miljø. Miljøforandringer inkluderer bedre treningsmetoder, baner, seler og vogner. Hurtighet i trav er arvelig og gjennom seleksjon har man fått genetisk framgang i form av forbedret løpsti. Korrelasjonen mellom inntjente penger og tider er høy og negativ. Som et resultat vil seleksjon på tider og inntjente penger gi en forbedret løpsti (Thiruvankadan et al. 2009).

Når det ikke er noen additiv varians fører innavl til en forventet endring i prestasjon, kalt innavlsdepresjon (Falconer & Mackay 1996). Klemetsdal (1998) viste en innavlsdepresjon på prestasjonsegenskaper hos norsk kaldblodstraver på 0,036 standardavvik ved 7,5 % innavl i populasjonen. Innavlseffekten var avhengig av innavlsnivået og en økning i innavlskoeffisienten ved et lavt innavlsnivå påvirket løpsprestasjonene mindre enn ved et høyere innavlsnivå (Klemetsdal 1998). Árnason (2001) anbefalte på bakgrunn av en urovekkende høy innavlsgrad hos den nordiske traveren å ta hensyn til innavl i seleksjon for genetisk forbedring av prestasjonsegenskapene. Et fransk studie viste at inntjening har en positiv lineær sammenheng med økende andel amerikansk linje hos fransk traver (Richard 2005). Når innavlede linjer krysses med hverandre, får avkommet en bedre prestasjon enn gjennomsnittet av foreldrene (Lynch & Walsh 1998). Effekten kalles heterosis og er en reversert innavlsdepresjon (Falconer & Mackay 1996).

## 4. Materialer og metode

### 4.1 Beskrivelse av data og bakgrunn for arbeidet

Dette arbeidet bygger på et datasett med 1217 individer, benyttet av Lykkjen et al. (2014) for å beregne arvegrader på osteokondrose hos norsk varmbloodstraver. Datasettet består av 753 hester født i 1988 og 464 hester født 2006 og 2007, og har tidligere vært benyttet i studier av osteokondrose av henholdsvis Grondahl og Dolvik (1993), Lykkjen et al. (2012) og Lykkjen et al. (2013).

Lykkjen et al. (2014) genererte en pedigreefil med informasjon om dyrets identitet, far, mor og fødselsdato på følgende måte: 75 370 varmbloodstravere registrert i Norge til og med 2007, samt deres forfedre hadde tilgjengelig slektskapsinformasjon. Etter redigering inneholdt slektskapsfilen 75 319 individer. Dupliserte registreringer ble slettet i den akkumulerte fila, og pedigreefilen ble generert ved å spore tilbake forfedre til de 1217 hestene, individ for individ. Pedigreefilen inneholdt totalt 8483 individer med både original id og en renummerert id etter fødselsår hvor gjennomsnittlig dybde var 7,75 og 9,24 generasjoner for hester født henholdsvis 1988 og 2006/2007.

Complete generation equivalent (**GCE**) er basert på prosentandel kjente forfedre per generasjon og gir gjennomsnittlig antall generasjoner hvor alle forfedrene er kjent, og ble beregnet av Lykkjen et al. (2014) i henhold til Boichard et al. (1997) basert på følgende formel:

$$CGE = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^{n_j} \frac{1}{2^{g_{ij}}}$$

hvor N er antall registrerte hester etter kjent mor og far,  $n_j$  er totalt antall forfedre til dyr j og  $g_{ij}$  er antall generasjoner mellom j og dens forfedre i.

#### 4.1.1 Genotypedata og genotypekvalitetskontroll

Genotypeinformasjon fra 240 hester født 2006 og 2007 var tilgjengelig på bakgrunn av arbeidet til Lykkjen et al. (2013). De to genotypefilene (.ped og .map) inneholdt informasjon om hestens DNA-id, samt deres genotype. Equine SNP50 Bread Chip® (Illumina) ble benyttet til genotyping og inkluderte 54 602 SNPer. Illuminas software ble benyttet for å lese av genotypedata.

En kvalitetskontroll ble gjennomført og ekskluderingskriteriene ble satt i henhold til Hillestad et al. (2015) som viste at MAFer ikke skal fjernes ved innavlsberegninger fordi de inneholder informasjon om nær fikserte gener. Ekskluderingskriteriene var: i) minimum call rate per SNP > 0,05, ii) avvik fra Hardy Weinberg Equilibrium (**HWE**) ( $P > 0,0001$ ) og iii) missing rate per individ > 0,05. Etter kvalitetskontrollen var det igjen 53 933 SNPer og 239 individer, ett individ ble fjernet fordi det feilet iii) (Tabell 1).

**Tabell 1:** Genotypekvalitetskontroll for 240 individer født 2006 og 2007.

	<b>N</b>	<b>SNP</b>
Totalt	240	54 602
Missing call rate >0,05	-	482
HWE P-verdi < $10^{-4}$ *	-	187
Missing rate per individ	1	-
Etter kvalitetskontroll	239	53 933

\*HWE – Hardy Weinberg Equilibrium

#### 4.1.2 Prestasjonsegenskaper

Nils I. Dolvik (professor veterinærmedisin) sporet opp prestasjonsdata for alle hestene i datasettet i databasen til DNT. Av 1217 hester, hadde 807 informasjon om prestasjon. Prestasjonsdataene bestod av totalt 15 variabler og inneholdt blant annet informasjon om egenskapene antall starter, inntjente penger og antall diskvalifikasjoner for sesongen ved 3-5års alder. Tre av variablene, roten av kumulerte antall starter (**t-start**), 4-roten av kumulerte, transformerte og standardiserte inntjente penger per start (**t-krinn**) og logit-transformerte kumulerte diskvalifikasjoner per start (**t-disk**), ble mottatt i et separat

datasett og benyttet i videre analyser. Egenskapene var kumulert for individene over 3-5 års sesongen. For hester født i 1988 var registreringene fra løpssesongene 1991-1993, mens hester født i 2006 og 2007 hadde registreringer fra henholdsvis 2009-2011 og 2010-2012. De resterende variablene var forklaringsvariabler som inneholdt informasjon om dyrets identitet, gruppe og kjønn.

## 4.2 Innavlskoeffisienter

### 4.2.1 Slektskap

Basert på den renummererte pedigreefilen ble individuelle innavlskoeffisienter estimert for 8483 individer med programmet PEDIG (Boichard 2002). Programmet baserer beregningene på en fil med variablene id, far, mor og fødselsår. PEDIG har to alternative programmer for å estimere innavlskoeffisienter *vanrad.f* og *meuw.f*, den sistnevnte ble benyttet i beregningene. *Meuw.f* benytter Cholesky-faktoren til slektskapsmatrisen, en metode beskrevet av Meuwissen og Luo (1992). Slektskapet til hvert individ spores opp og innavlskoeffisienten baseres på både individets og forfedrenes innavlskoeffisienter (Boichard 2002).

### 4.2.2 Genotype

Antall non-missing genotyper ( $N(Nm)$ ), forventet homozygositet ( $E(hom)$ ), observert homozygositet ( $O(hom)$ ) og  $F$  ble beregnet med PLINK 1.9 (Purcell et al. 2007) for hvert individ. Innavlskoeffisientene ble beregnet på bakgrunn av et stort antall SNPer basert på observert og forventet antall homozygote genotyper gjennom kommandoen *--het*. Denne analysen inkluderer ikke haploide markører (Purcell et al. 2007).

Individuelle innavlskoeffisienter ble beregnet basert på  $N(Nm)$  og  $O(hom)$  gjennom følgende formel:

$$F_{hom} = O(hom)/N(Nm)$$

Korrelasjoner mellom genotypebaserte og slektskapsbaserte innavlskoeffisienter og CGE ble beskrevet gjennom Pearsons korrelasjonskoeffisient ved hjelp av SAS 9.4 (SAS 2013).

### 4.3 Sammenheng mellom innavlskoeffisienter basert på slektskap og genotype

$F_{\text{hom}}$  er basert på observert homozygositet, mens  $F_{\text{ped}}$  måler forventet homozygositet og vil være avhengig av basepopulasjonen. På bakgrunn av arbeidet til Hillestad et al. (2015) forventes forholdet mellom  $F_{\text{ped}}$  og  $F_{\text{hom}}$  å være:

$$(1 - F_{\text{hom}}) = (1 - F_{\text{ped}})(1 - F_{\text{pop}})$$

hvor  $(1 - F_{\text{pop}})$  forventes å være lik for alle norske varmbloodstravere (Edriss et al. 2013). Ved å ta logaritmen til variablene, får man en lineær sammenheng, og det ble kjørt lineær regresjon med prosedyren *proc reg* i SAS 9.4 (SAS 2013). Følgende modell ble utledet på bakgrunn av arbeidet til Hillestad et al. (2015) for å estimere sammenhengen mellom  $F_{\text{ped}}$  og  $F_{\text{hom}}$ :

$$\ln(1 - F_{\text{hom}})_i = y_i = \beta_0 + \beta_1 \cdot \ln(1 - F_{\text{ped}})_i + e_i \quad (1)$$

Hvor  $y$  er  $\ln(1 - F_{\text{hom}})$ ,  $\beta_0$  er en konstant forventet å være lik  $\ln(1 - F_{\text{hom}})$ ,  $\beta_1$  er en konstant forventet å være lik 1 og viser forandring i  $\ln(1 - F_{\text{ped}})$  når  $\ln(1 - F_{\text{hom}})$  øker en enhet.

For å teste regresjonen ble følgende nullhypotese satt for Modell 1 og 2:  $H_0: \beta_1=1$  mot alternativhypotesen  $H_1: \beta_1 \neq 1$ .

Outliere ble analysert gjennom å se på leverage  $>0,05$ . Leverage måler  $x$  sin abnormalitet og måler påvirkningen til den observerte verdien  $y_i$  sin påvirkning på den predikerte verdien  $\hat{y}_i$  (Mendenhall & Sincich 2012).

#### 4.4 Innavlsrate og effektiv populasjonsstørrelse

For å beregne effektiv populasjonsstørrelse og innavlsrate basert på individuelle innavlskoeffisienter ble det kjørt lineær regresjon med prosedyren *proc reg* i SAS 9.4 (SAS 2013). Følgende lineære regresjonsmodeller satt på bakgrunn av arbeidet til Hillestad et al. (2015):

$$\ln(1 - F_{hom})_i = y_i = \beta_0 + \beta_1 \cdot CGE_i + e_i \quad (2)$$

$$\ln(1 - F_{ped})_i = y_i = \beta_0 + \beta_1 \cdot CGE_i + e_i \quad (3)$$

hvor  $\beta_1$  er lineær regresjonskoeffisient av CGE på  $y$ .  $\Delta F$  og  $N_e$  ble estimert gjennom følgende formler:

$$\Delta F = 1 - e^{\beta}$$

$$N_e = (2\Delta F)^{-1}$$



#### 4.5 Effekt av innavl på prestasjonsegenskaper

For å beregne effekten av innavl på prestasjonsegenskaper ble de tre prestasjonsvariablene inntjente penger, start og disk ble analysert separat for de to modellene i ASReml 4.1.979 (Gilmour et al. 2009):

$$y_{ijk} = \mu + k_j + g_k + F_{ped_i} + a_i + e_i \quad (4)$$

$$y_{ijk} = \mu + k_j + g_k + F_{ped_i} + e_i \quad (5)$$

$y_{ijk}$  er en av de tre prestasjonsvariablene t-krinn, t-start og t-disk for dyr  $i$  med kjønn  $j$  og fødselsperiode  $k$

$\mu$  er gjennomsnitt

$k_j$  er fast effekt av kjønn  $j$  (1 = hingst (#193), 2 = hoppe (#394), 3 = vallak (#220))

$g_k$  er fast effekt av fødselsperiode  $k$  (1=fødselsår 1988 eller 2=fødselsår 2006 og 2007)

$F_{ped_i}$  er innavlskoeffisienten til individ  $i$ .  $F_{ped_i} \sim N(0, \sigma_{F_{ped_i}}^2)$

$a_i$  er additiv genetisk effekt  $\sim N(0, A\sigma_a^2)$  hvor  $A$  er slektskapsmatrisen generert fra pedigree

$\sigma_a^2$  er additiv genetisk varians

$e$  er error  $\sim N(I, \sigma_e^2)$  med  $I$  identitetsmatrise og errorvariens ( $\sigma_e^2$ )

Følgende hypoteser ble satt:

$H_0$ : alle  $k_j = 0$  forventer ingen forskjell mellom kjønn

$H_1$ : minst en  $k_j \neq 0$  forventer forskjell mellom kjønn

$H_0$ : alle  $g_k = 0$  forventer ingen forskjell mellom fødselsperiode

$H_1$ : mins en  $g_k \neq 0$  forventer forskjell mellom fødselsperiode

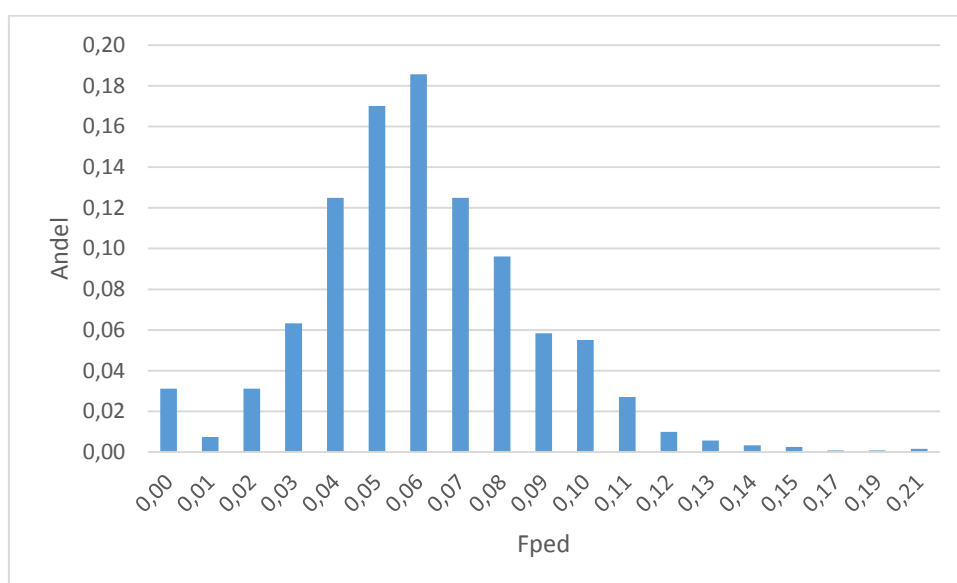
$H_0$ : alle  $F_{ped_i} = 0$  forventer ingen forskjell mellom ulike innavlskoeffisienter

$H_1$ : minst en  $F_{ped_i} \neq 0$  forventer forskjell mellom ulike innavlskoeffisienter

## 5. Resultat

### 5.1 Innavlskoeffisienter

Fordeling av innavlskoeffisienter basert på slektskap for alle individene i datasettet er vist i Figur 1. Gjennomsnittlig innavlskoeffisient for individene er 6,1 %. 70 % av individene har en innavlskoeffisient i intervallet 4-8 %. Individuer med  $F_{ped}=0$  er et resultat av krysning mellom fransk- og amerikansk linje.



**Figur 1:** Fordeling av innavlskoeffisienter basert på slektskap ( $F_{ped}$ ) for 1217 hester født 1988, og 2006/2007.

Innavlskoeffisienten basert på pedigree har økt over tid (Tabell 2). Individuer født 1988 har en mindre spredning, samt lavere gjennomsnittlig  $F_{ped}$ . Gjennomsnittlig  $F_{ped}$  for individer født 1988, og 2006 og 2007 er henholdsvis 5,3 % og 7,4 %.

**Tabell 2:** Gjennomsnittlig innavlskoeffisient basert på pedigree ( $F_{ped}$ ), standardavvik og spredning for individer født 1988, og 2006/2007.

Gruppe	n	Gjennomsnitt	Standardavvik	Min	Max
1988	784	0,053	0,021	0	0,117
2006/2007	464	0,074	0,030	0	0,213

Beskrivende statistikk for 239 individer med genotype er vist i Tabell 3. Tabellen viser innavlskoeffisienter og CGE. Innavlskoeffisienten basert på slektskap er i gjennomsnitt 7,4 %, med informasjon fra gjennomsnittlig 9 generasjoner (CGE). Gjennomsnittlig  $F_{\text{snp}}$  og  $F_{\text{hom}}$  er henholdsvis -1,2 % og 70 %.

**Tabell 3:** Gjennomsnittlig innavlskoeffisienter basert på pedigree ( $F_{\text{ped}}$ ) og innavlskoeffisienter med genotype ( $F_{\text{snp}}$ ,  $F_{\text{hom}}$ ) og complete generation equivalent (CGE), deres standardavvik og spredning for 239 individer med genotype.

	<b>n</b>	<b>Gjennomsnitt</b>	<b>Standardavvik</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
$F_{\text{ped}}$	239	0,074	0,032	0	0,213
$F_{\text{snp}}$	239	-0,012	0,057	-0,179	0,161
$F_{\text{hom}}$	239	0,698	0,017	0,648	0,750
CGE	239	9,195	0,631	7,467	10,563

## 5.2 Korrelasjoner

Korrelasjonene mellom variablene er vist i Tabell 4. Innavlskoeffisienten basert på slektskap har en høy korrelasjon med innavlskoeffisienten basert på SNP'er (0,78). Den beregnede innavlskoeffisienten  $F_{\text{hom}}$  har en korrelasjon på 1 med  $F_{\text{snp}}$ , og kan derfor sees på som samme variabel.

**Tabell 4:** Korrelasjoner mellom innavlskoeffisienter basert på slektskap ( $F_{\text{ped}}$ ), innavlskoeffisienter basert på genotype ( $F_{\text{snp}}$  og  $F_{\text{hom}}$ ) og complete generation equivalent (CGE) for 239 individer med genotype.

	<b><math>F_{\text{ped}}</math></b>	<b><math>F_{\text{snp}}</math></b>	<b><math>F_{\text{hom}}</math></b>
$F_{\text{snp}}$	0,781		
$F_{\text{hom}}$	0,782	1,000	
CGE	0,541	0,539	0,539

### 5.3 Sammenheng mellom innavlskoeffisienter basert på slektskap og genotype

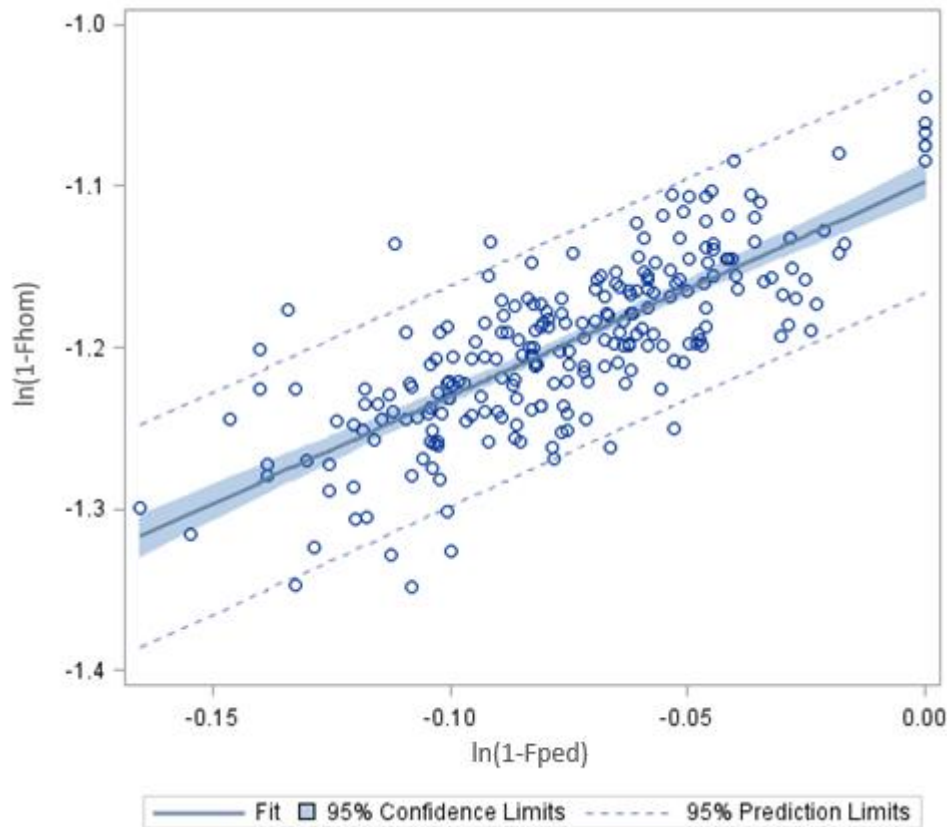
Regresjonen fra Modell 1 viser at  $F_{ped}$  forklarer 59,4 % av variasjonen i  $F_{hom}$  (Tabell 5).  $\beta_1$  er signifikant forskjellig fra 1, og  $F_{ped}$  vil ikke fange opp all variasjonen i  $F_{hom}$ .

*Tabell 5: Regresjon som viser sammenhengen mellom innavlskoeffisienter basert på slektskap ( $F_{ped}$ ) og innavlskoeffisienter basert på genotype ( $F_{hom}$ ) for 239 individer med genotype. 3 outliers feilet leverage  $<0,05$  og er ekskludert.*

Modell	n	$\beta_0$	$\beta_1$	$R^2$	p-verdi
1	236	$-1,097 \pm 0,006$	$1,329 \pm 0,072^*$	0,594	$<0,0001$

\*pverdi $<0,05$

Plott av  $\ln(1-F_{hom})$  mot  $\ln(1-F_{ped})$  (Figur 2) gir en jevn fordeling av punktene og en god sammenheng mellom  $F_{ped}$  og  $F_{hom}$ . Individer med lave innavlskoeffisienter er plassert øverst i høyre hjørne, men ser ikke ut til å påvirke regresjonen i stor grad. Genotypeinformasjonen viser en stor forskjell mellom dyr, og verdiene til  $\ln(1-F_{ped})$  ser ut til å fange opp mye av denne variasjonen. En enhet økning i  $F_{hom}$  vil føre til 1,3 enheter økning i  $F_{ped}$ .



**Figur 2:** Regresjonsplot for  $\ln(1-F_{hom})$  og  $\ln(1-F_{ped})$  for 239 norske varmblodstravere med genotype. 3 outliere feilet leverage  $< 0,05$  og er ekskludert.  $\beta_1 = 1,329 \pm 0,072$ ,

#### 5.4 Innavlsrate og effektiv populasjonsstørrelse

Tabell 6 viser at  $R^2$  varierer lite mellom Modell 2 og Modell 3, men er noe høyere når  $(1-F_{hom})$  blir regresset på CGE ( $n=239$ ).  $R^2$  øker med økende antall observasjoner for Modell 3, og høyest  $R^2$  ble funnet for da  $\ln(1-F_{ped})$  ble regresset på CGE med  $n=1217$ .

**Tabell 6:**  $\ln(1-F_{ped})$  og  $\ln(1-F_{hom})$  regresset på complete generation equivalent (CGE) for 239 individer med genotype, samt  $\ln(1-F_{ped})$  regresset på complete generation equivalent (CGE) for 1217 individer.

Modell	n	$\beta_0$	$\beta_1$	$R^2$	p-verdi
2	239	$-0,766 \pm 0,045$	$-0,047 \pm 0,005$	0,281	$< 0,0001$
3	239	$0,196 \pm 0,029$	$-0,030 \pm 0,003$	0,278	$< 0,0001$
3	1217	$0,097 \pm 0,005$	$-0,019 \pm 0,001$	0,418	$< 0,0001$

Estimert innavlsrate ( $\Delta F$ ) og effektiv populasjonsstørrelse ( $N_e$ ) for norske varmbloodstravere født 1988 og 2006/2007 er vist i Tabell 7. Modell 3 gir en effektiv populasjonsstørrelse 1,57 ganger større enn Modell 2 for de 239 individene med genotypeinformasjon, Størrelsen på den effektive populasjonsstørrelsen øker for økende antall observasjoner (Modell 3).

**Tabell 7:** Innavlsrate ( $\Delta F$ ) og effektiv populasjonsstørrelse ( $N_e$ ) basert på observert homozygositet og slektskap for 239 individer med genotype, og for 1217 individer basert på slektskap.

Modell	n	$\Delta F$	$N_e$
2	239	0,0460	10,87
3	239	0,0294	17,03
3	1217	0,0191	26,16

### 5.5 Effekt av innavl på prestasjonsegenskaper

Resultatene fra variansanalyse basert på Modell 4 og 5 (kapittel 4.5) er vist i Tabell 8. For Modell 4 hadde  $F_{ped}$  en signifikant effekt på t-krinn med en p-verdi < 0,05. For den Modell 5 var det en signifikant effekt av  $F_{ped}$  på t-disk (p-verdi < 0,05), og effekten av  $F_{ped}$  på t-krinn hadde en p-verdi = 0,051. Alle tre prestasjonsvariablene ble statistisk påvirket av kjønn for begge modellene. Det var ingen signifikant forskjell mellom fødselsperiodene for noen av prestasjonsvariablene.

**Tabell 8:** Wald F-statistikk for 807 individer med prestasjonsdata født 1988 og 2006/2007 for Modell 4 og Modell 5.

	Modell 4			Modell 5		
	t-start	t-krinn	t-disk	t-start	t-krinn	t-disk
$F_{ped}$	0,20	4,48*	1,81	0,55	3,89x	4,29*
Kjønn	3,45*	14,94***	8,50***	3,47*	14,40***	8,53***
Gruppe	1,32	1,35	2,46	1,17	0,12	3,17

*x p-verdi = 0,051      \*p-verdi < 0,05      \*\*p-verdi < 0,025      \*\*\*p-verdi < 0,001*

For begge modellene vil en økende innavlskoeffisient påvirke prestasjonsvariabelen t-krinn i negativ retning, noe som kan tyde på at hester med høyere innavlsgrad presterer dårligere enn hester med lavere innavlsgrad. Modell 4 og Modell 5 gir henholdsvis 0,366 og 0,269 standardavvik dårligere prestasjon (t-krinn) for en hest som er 10 % innavlet. Modell 5 gir 0,085 standardavvik mer diskvalifikasjon for en hest som er 10 % innavlet. For begge modeller var vallaker startet mest, og hopper minst. Vallaker og hingster tjente mer penger og var disket oftere enn hopper (Tabell 9).

*Tabell 9: Estimert av regresjonskoeffisienter på prestasjonsegenskaper ved 100 % innavl og deres standardfeil for Modell 4 og Modell 5.*

	Modell 4			Modell 5		
	t-start	t-krinn	t-disk	t-start	t-krinn	t-disk
Gj.snitt	4,58±0,21	0,20±0,16	-0,86±0,04	4,62±0,18	0,30±0,10	-0,86±0,30
Fped	1,18±2,62	-3,66±1,73	-0,63±0,47	1,80±2,44	-2,69±1,37	-0,85±0,41
Hingst	-0,17±0,18	0,07±0,10	0,07±0,03	-0,16±0,17	0,07±0,10	0,07±0,03
Vallak	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Hoppe	-0,37±0,15	-0,35±0,09	-0,03±0,02	-0,37±0,15	-0,33±0,83	-0,03±0,02
1988	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2006/2007	-0,18±0,15	-0,07±0,11	0,05±0,03	-0,17±0,14	0,03±0,08	0,06±0,02

De estimerte arvegradene fra Modell 4, samt standardfeilen på arvegradene er vist i Tabell 10. Prestasjonsegenskapene har en estimert arvegrad fra 0,05-0,24. Det høyeste estimatet (0,24±0,11) er for egenskapen t-krinn, som hadde en signifikant effekt av innavl.

*Tabell 10: Arvegrader for prestasjonsegenskaper og deres standardfeil for Modell 4.*

	Arvegrader ±SE
t-start	0,05±0,06
t-krinn	0,24±0,11
t-disk	0,10±0,07

## 6. Diskusjon

Mengden tilgjengelig pedigreedata hos norsk varmbloodstraver er stor, men bare et utvalg ble benyttet i beregningene. Fram til 2007 var 75 370 varmbloodstravere registrert i Norge, hvorav 8483 ble inkludert i pedigreefilen generert fra 1217 individer født 1988 og 2006/2007.

Pjontek et al. (2012) viste at både nivået på pedigreeinformasjon og kvaliteten påvirker den gjennomsnittlige innavlskoeffisienten. Maccluer et al. (1983) viste en økende  $F$  ved økende pedigreedybde opp til 10-12 generasjoner. Den norske varmbloodstraveren hadde en gjennomsnittlig  $F_{ped}$  på 5,3 % for hester født 1988 mens gjennomsnittlig  $F_{ped}$  for hester født 2006 og 2007 var 7,4 % (Tabell 2). En av årsakene til økningen kan være dypere pedigree for hestene født 2006 og 2007, men en innavlsøkning kan heller ikke utelukkes.

Basert på genotype fant Petersen et al. (2014) en gjennomsnittlig innavlskoeffisient hos quarter som varierte fra -3,7-0,09 %, avhengig av hestens bruksområde. Hos norsk varmbloodstraver, ble innavlskoeffisientene basert på genotype estimert for et betydelig lavere antall individer enn innavlskoeffisientene basert på pedigree. Av 1217 hester født 1988 og 2006/2007 hadde 240 tilgjengelig genotype. Innavlskoeffisientene basert på slektskap og SNPer ble uttrykt på forskjellige skalaer (Tabell 3), og gjennomsnittlig  $F$  varierte fra -1,2 % ( $F_{snp}$ ) til 69,8 % ( $F_{hom}$ ). Wang (2014) viste at innavlskoeffisienter basert på genotype gjerne blir negative når populasjonen viser HW-likevekt. Imidlertid var  $F_{snp}$  og  $F_{hom}$  høyt korrelert, og sistnevnte ble derfor benyttet i videre analyser av sammenhengen mellom innavlskoeffisienter basert på pedigree og genotype.

Li et al. (2011) viste at man kan undersøke pedigreekvaliteten hos en rase, gjennom et genotypet utvalg av populasjonen. Dette fordi sterkt innavlede dyr har tilnærmet samme  $F$  basert på SNPer som slektskap basert på pedigree. Hillestad et al. (2015) viste at NRF har en terskeeffekt på pedigree og at pedigree er ikke dyp nok, samt at innavlskoeffisienter med fordel kan beregnes på basis av genomisk informasjon. Varmbloodstraver i Norge viste ikke samme tendens. Figur 2 viser en jevn fordeling rundt regresjonslinjen, noe som kan tyde på en god pedigree.  $F_{ped}$  inneholder mer informasjon enn hos NRF, og de sterkt innavlede individene har en god spredning i plottet. Forventningen var et 1:1 forhold mellom  $\ln(1-F_{hom})$



og  $\ln(1-F_{ped})$ . En enhet økning i  $\ln(1-F_{hom})$  ga imidlertid 1,3 enheter økning i  $\ln(1-F_{ped})$ . Økningen var signifikant forskjellig fra 1, og kan tyde på en overprediksjon.

Hillestad et al. (2015) viste at korrekt genotyperkvalitetskontroll er viktig for å få gode estimater av  $N_e$ , fordi selv små endringer i  $\Delta F$  vil påvirke størrelsen av den effektive populasjonsstørrelsen. Tetthet på SNPene påvirket ikke  $\Delta F$  basert på  $F_{hom}$  hos NRF, noe som trolig vil være gjeldende for norsk varmbloodstraver grunnet samme genotyperkvalitetskontroll. Utvalget av norske varmbloodstraver baserte seg på to årganger, og en regresjon på fødselsår var derfor ikke hensiktsmessig. Tabell 7 viser i samsvar med Hillestad et al. (2015) en høyere effektiv populasjonsstørrelse når man regresser  $\ln(1-F_{ped})$  på GCE, sammenliknet med  $\ln(1-F_{hom})$ . Pedigreekvaliteten hos norsk varmbloodstraver er god, og Modell 3 ga en høyere  $N_e$  med økende antall observasjoner. Til tross for et lavt gjennomsnittlig innavlsnivå (Figur 1), var den effektive populasjonsstørrelsen lav. Dette kan skyldes at det ikke er tilfeldig hvilke hester som kommer til start, samt at individer som på bakgrunn av stamme forventes å ha gode prestasjoner, trenes av gode trenere. Den effektive populasjonsstørrelsen til norsk varmbloodstraver kan i realiteten være høyere enn 26, fordi beregningene ble basert på observasjoner fra to årganger.

Av 1217 hester, hadde 807 fenotypedata på prestasjon. Et utvalg på 178 hadde både genotype og fenotypeinformasjon. Effekten av innavl på prestasjonsegenskaper ble estimert med innavlskoeffisienter basert på slektskap for 807 individer med fenotypeinformasjon. Dette på bakgrunn av en god sammenheng mellom  $F_{ped}$  og  $F_{hom}$ , samt for å kunne utnytte et større datamateriale. Langlois (1984) viste at fødselsår og år for løp påvirket prestasjonsegenskapene på grunn av kvaliteten på banene og forbedring av trening. Det er ingen effekt av gruppe på prestasjonsegenskaper hos norsk varmbloodstraver, noe som kan skyldes en korrigerende og standardisering av prestasjonsvariablene. Dersom variablene ikke hadde blitt standardisert, kunne man fått en forskjell mellom årgangene 1988 og 2006/2007. Minkema (1975) viste at kjønn hadde effekt på tider, rekorder og inntjente penger. Norsk varmbloodstraver hadde en signifikant effekt av kjønn på prestasjon for begge modellene (Tabell 8). Hos nederlandsk varmbloodstraver økte kjønnsforskjellen med økende lengde på karrieren (Minkema 1976).

Det var en klar effekt av innavl på prestasjonsegenskapen t-krinn for Modell 4 ( $p$ -verdi  $< 0,05$ ), men effekten kan være oppskalert som følge av datastruktur. Den additive genetiske effekten var ekskludert i Modell 5, og viste effekten av  $F_{ped}$  på prestasjonsegenskapene uten en genetisk trend. En framgang på prestasjonsegenskaper kan ikke utelukkes, og egenskapene vil derfor antas å ha en genetisk trend. Modell 5 ga en  $p$ -verdi  $= 0,051$  for t-krinn, og den reelle effekten av innavl på prestasjonsegenskapen vil trolig være signifikant og ligge mellom estimatene fra Modell 4 og 5. Gjennomsnittlig innavlskoeffisient for årgangene 1988 og 2006/2007 er 6,1 %. Modell 4 og Modell 5 ga henholdsvis 0,22 og 0,16 standardavvik dårligere prestasjon for en hest som er 6,1 % innavlet, sammenliknet med en hest som har innavlskoeffisient lik 0. Modell 5 ga en signifikant effekt på t-disk (Tabell 8), og 0,05 standardavvik mer diskvalifikasjon for hest som er 6,1 % innavlet, noe som indikerer at individer med høy  $F$  tjener mindre og blir disket mer. Dette er et betydelig handicap i løpssammenheng, og bør stimulere oppdrettere til å velge hingster som gir avkom med lav innavlskoeffisient. Alternativt kan en benytte optimale bidrag som minimerer både gjennomsnittlig slektskap for foreldrene og innavlsnivået i framtidige generasjoner (Sonesson & Meuwissen 2001). Reversert innavlsdepresjon gir en effekt av heterosis (Falconer & Mackay 1996). Utavl gjennom krysning av linjer vil derfor kunne gi hester som presterer bedre enn gjennomsnittet i populasjonen. Richard (2005) fant en effekt av heterosis på prestasjonsegenskaper, der hester med 50 % amerikansk- og 50 % fransk blod presterte 0,38 standardavvik bedre enn rene amerikanske. Resultatene samsvarte med en signifikant innavlsdepresjon på prestasjonsegenskaper hos norsk kaldblodstraver (Klemetsdal 1998).

Estimatet av innavlsdepresjon på prestasjonsegenskaper hos varmblodstraver i Norge ble basert på to årganger. Det høye estimatet indikerte at effekten kan være overestimert i henhold til Klemetsdal (1998). Det Norske Travelskap har fenotypedata og slektskapsdata tilgjengelig tilbake til 1972, noe som gir mulighet for re-estimering med et større datagrunnlag. Ved et gjentak bør en kurvelineær tilpasning av modellen gjøres i henhold til Klemetsdal (1998).

Beregningene av arvegrad hos varmblodstraver i Norge ble utført på bakgrunn av hestenes 3-5 års sesong, og ga en arvegrad på  $0,24 \pm 0,11$  (Tabell 10). Klemetsdal (1994) fant en arvegrad for inntjente penger på 14-22,9 hos norsk kaldblodstraver og Gomez et al. (2010) fant en tilsvarende arvegrad på årlig inntjente penger på  $0,27 \pm 0,018$ . Gomez et al. (2011) viste at

inntjente penger for unge hester (2-4år) og voksne hester (over 5år) kan sees på som to forskjellige egenskaper, med en korrelasjon på 0,30-0,59 avhengig av distanse. Arvegradene hos norsk varmblodstraver er estimert på bakgrunn av 3-5års sesongen, og kan derfor tenkes å være gjeldende for unghester.

## **7. Konklusjon**

Varmblodstraveren i Norge har gode pedigree data til å beregne effekt av innavl på travprestasjoner. Innavl hadde negativ påvirkning på prestasjonsegenskapene inntjente penger og diskvalifikasjon, og parring av beslektede dyr bør derfor unngås. En betydelig effekt av innavl oppmuntrer til større bruk av systematisk kryssing av fransk- og amerikansk varmbloodstraver, for å begrense den negative effekten på prestasjonsegenskaper.

## 8. Referanseliste

- Árnason, T. (2001). *Inbreeding – threat to trotting horses?*. World Trotting Conference, 6-15th July 2001, Helsinki.
- Boichard, D., Maignel, L. & Verrier, E. (1997). The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genetics Selection Evolution*, 29 (1): s.5-23.
- Boichard, D. (2002). Pedig: a fortran package for pedigree analysis suited to large populations. *7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production: Montpellier, 19-23 août 2002*, s.28-13.
- Donatzky, O. (1961). Verdens mest kjente traver-raser. I: Gjestvang, P., Fridrichsen, A., Kristiansen, A. & Aamot, E. K. (red.) *Boken om hesten. Avl og oppdrett. Bruk og sport*, s.457-476. Oslo Vårt forlag AS.
- ECON. (1998). Markedet for hest. Status og utfordringer for norsk hestenæring. *Notat 42/98*.
- ECON. (2009). Hest i Norge. *Econ-rapport 2009-001*: 51s.
- Edriss, V., Guldbbrandtsen, B., Lund, M. S. & Su, G. (2013). Effect of marker-data editing on the accuracy of genomic prediction. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 130 (2): s.128-135.
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. (1996). Inbreeding and crossbreeding: I. Changes of mean value. I: *Introduction to Quantitative Genetics*, s.246-262: Longman Group.
- FAO. (1998). Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans -Management of small populations at risk. *F. a. A. O. o. t. U. Nations (ed.)*.
- Gilmour, A. R., Gogel, B. J., Cullis, B. R. & Thompson, R. (2009). ASReml User Guide Release 3.0 *VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK*.
- Gomez, M. D., Valera, M., Molina, A., Gutierrez, J. P. & Goyache, F. (2009). Assessment of inbreeding depression for body measurements in Spanish Purebred (Andalusian) horses. *Livestock Science*, 122 (2-3): s.149-155.
- Gomez, M. D., Valera, M. & Molina, A. (2010). Genetic analysis of racing performance of trotter horses in Spain. *Livestock Science*, 127 (2-3): s.197-204.
- Gomez, M. D., Molina, A., Menendez-Buxadera, A. & Valera, M. (2011). Estimation of genetic parameters for the annual earnings at different race distances in young and adult Trotter Horses using a Random Regression Model. *Livestock Science*, 137 (1-3): s.87-94.

- Grondahl, A. M. & Dolvik, N. I. (1993). Heritability estimations of osteochondrosis in the tibiotarsal joint and of bony fragments in the palmar/plantar portion of the metacarpal and metatarsophalangeal joints of horses. *J Am Vet Med Assoc*, 203 (1): s.101-4.
- Grude, N. (1961). Travsporten i gamle dager. I: Gjestvang, P., Fridrichsen, A., Kristiansen, A. & Aamot, E. K. (red.) *Boken om hesten. Avl og oppdrett. Bruk og sport*, s.415-426. Oslo: Vårt forlag AS.
- Heringstad, B., Klemetsdal, G. & Steine, T. (2003). Does breeding for high milk yield mean breeding for more health problems. I: Crettenand, J., Moll, J., Mosconi, C. & Wegmann, S. (red.) *Eaap European Association for Animal Production Publication, Performance Recording of Animals: State of the Art, 2002*, s.47-53. Wageningen: Wageningen Academic Publishers.
- Hillestad, B., Woolliams, J. A., Meuwissen, T., Våge, D. I. & Klemetsdal, G. (2015). Estimating rate of inbreeding and effective population size using genomic data in Norwegian Red.
- Klemetsdal, G. (1994). Application of Standardized, Accumulated Transformed Earnings in Breeding of Norwegian Trotters. *Livestock Production Science*, 38 (3): s.245-253.
- Klemetsdal, G. (1998). The effect of inbreeding on racing performance in Norwegian cold-blooded trotters. *Genetics Selection Evolution*, 30 (4): s.351-366.
- Kristiansen, A. (1961a). Den moderne travsport. I: Gjestvang, P., Fridrichsen, A., Kristiansen, A. & Aamot, E. K. (red.) *Boken om hesten. Avl og oppdrett. Bruk og sport*, s.403-414. Oslo: Vårt forlag AS.
- Kristiansen, A. (1961b). Kjente navn i varmblodsavl. I: Gjestvang, P., Fridrichsen, A., Kristiansen, A. & Aamot, E. K. (red.) *Boken om hesten. Avl og oppdrett. Bruk og sport*, s.589-629. Oslo: Vårt forlag AS.
- Lacy, R. C. (1997). Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy*, 78 (2): s.320-335.
- Langlois, B. (1975). Analyse statistique et génétique des gains des Pur Sang anglais de trois ans dans les courses plates francaises. *Ann. Génét. Sel. Anim.*, 7: s.387-408.
- Langlois, B. (1984). L'héritabilité des performances chez le trotteur. Une revue bibliographique. *Genet. Sel. Evol.*, 14 (3): s.399-414.
- Langlois, B. (1989). Breeding Evaluation of French Trotters According to Their Race Earnings .1. Present Situation. *State of Breeding Evaluation in Trotters*, 42: s.27-40.
- Li, M. H., Strandén, I., Tiirikka, T., Sevon-Aimonen, M. L. & Kantanen, J. (2011). A Comparison of Approaches to Estimate the Inbreeding Coefficient and Pairwise Relatedness Using Genomic and Pedigree Data in a Sheep Population. *Plos One*, 6 (11).
- Lotteri- og stiftelsestilsynet. (2013). Norske pengespel 2013. Gaming in Norway.

- Lykkjen, S., Roed, K. H. & Dolvik, N. I. (2012). Osteochondrosis and osteochondral fragments in Standardbred trotters: Prevalence and relationships. *Equine Veterinary Journal*, 44 (3): s.332-338.
- Lykkjen, S., Dolvik, N. I., McCue, M. E., Rendahl, A. K., Mickelson, J. R. & Roed, K. H. (2013). Equine developmental orthopaedic diseases - a genome-wide association study of first phalanx plantar osteochondral fragments in Standardbred trotters. *Animal Genetics*, 44 (6): s.766-769.
- Lykkjen, S., Olsen, H. F., Dolvik, N. I., Grondahl, A. M., Roed, K. H. & Klemetsdal, G. (2014). Heritability estimates of tarsocrural osteochondrosis and palmar/plantar first phalanx osteochondral fragments in Standardbred trotters. *Equine Veterinary Journal*, 46 (1): s.32-37.
- Lynch, M. & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sunderland, Mass.: Sinauer. xvi, 980 s.
- Maccluer, J. W., Boyce, A. J., Dyke, B., Weitkamp, L. R., Pfennig, D. W. & Parsons, C. J. (1983). Inbreeding and Pedigree Structure in Standardbred Horses. *Journal of Heredity*, 74 (6): s.394-399.
- McCue, M. E., Bannasch, D. L., Petersen, J. L., Gurr, J., Bailey, E., Binns, M. M., Distl, O., Guerin, G., Hasegawa, T., Hill, E. W., et al. (2012). A High Density SNP Array for the Domestic Horse and Extant Perissodactyla: Utility for Association Mapping, Genetic Diversity, and Phylogeny Studies. *Plos Genetics*, 8 (1).
- Mendenhall, W. & Sincich, T. (2012). *A second course in statistics: regression analysis*. 7th utg. Boston: Pearson Education.
- Meuwissen, T., Hayes, B. & Goddard, M. (2013). Accelerating Improvement of Livestock with Genomic Selection. *Annual Review of Animal Biosciences*, Vol 1, 1: s.221-237.
- Meuwissen, T. H. E. & Luo, Z. (1992). Computing inbreeding coefficient in large populations. *Genet. Sel. Evol.*, 24: s.305-313.
- Minkema, D. (1975). Studies on the genetics of trotting performance in dutch trotters. I. - The heritability of trotting performance. *Ann Genet Sel Anim*, 7 (1): s.99-121.
- Minkema, D. (1976). Studies on the genetics of trotting performance in dutch trotters. II. - A method for the breeding value estimation of trotter stallions. *Ann Genet Sel Anim*, 8 (4): s.511-526.
- Norsk Hestesenter. (2000). Næringspolitikk for hest, innstilling fra næringspolitsk utvalg.
- Norsk Hestesenter. (2003). Avlsplan for varmblods traver.
- Petersen, J. L., Mickelson, J. R., Cothran, E. G., Andersson, L. S., Axelsson, J., Bailey, E., Bannasch, D., Binns, M. M., Borges, A. S., Brama, P., et al. (2013). Genetic diversity in the modern horse illustrated from genome-wide SNP data. *PLoS One*, 8 (1): 15 s.

- Petersen, J. L., Mickelson, J. R., Cleary, K. D. & McCue, M. E. (2014). The American Quarter Horse: Population Structure and Relationship to the Thoroughbred. *Journal of Heredity*, 105 (2): s.148-162.
- Pjontek, J., Kadlecik, O., Kasarda, R. & Horny, M. (2012). Pedigree analysis in four Slovak endangered horse breeds. *Czech Journal of Animal Science*, 57 (2): s.54-64.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A. R., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., de Bakker, P. I. W., Daly, M. J., et al. (2007). PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American Journal of Human Genetics*, 81 (3): s.559-575.
- Richard, A. (2005). Les croisements franco-américains chez le trotteur: une expérience réussie? *INRA Prod. Anim.*, 18 (2): s.79-86.
- SAS. (2013). SAS/CONNECT® 9.4 User's Guide. Second Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Sonesson, A. K. & Meuwissen, T. H. E. (2001). Minimization of rate of inbreeding for small populations with overlapping generations. *Genetical Research*, 77 (3): s.285-292.
- Thiruvankadan, A. K., Kandasamy, N. & Panneerselvam, S. (2009). Inheritance of racing performance of trotter horses: An overview. *Livestock Science*, 124 (1-3): s.163-181.
- Vik, J. & Farstad, M. (2012). Hest, hestehold og fôring: Status for hesteholdet i Norge: Norges Forskningsråd og Stiftelsen Svensk Hästforskning. 56 s.
- Wang, J. (2014). Marker-based estimates of relatedness and inbreeding coefficients: an assessment of current methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (3): s.518-530.
- 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): s.2376-2383.





Norges miljø- og  
biovitenskapelige  
universitet

Postboks 5003  
NO-1432 Ås  
67 23 00 00  
[www.nmbu.no](http://www.nmbu.no)