



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Genetisk variation i mjölkens sammansättning, art- resp. rasvariation

Victoria Ragnmark



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för husdjursgenetik

Genetisk variation i mjölkens sammansättning, art- resp. rasvariation

Genetic variation in the composition of milk: species and breed variation

Victoria Ragnmark

Handledare:

Anne Lundén, SLU, Institutionen för husdjursgenetik

Examinator:

Elin Hallén, SLU, Institutionen för husdjursgenetik

Omfattning: 15 hp

Kurstitel: Kandidatarbete i husdjursvetenskap

Kurskod: EX0553

Program: Agronomprogrammet - Husdjur

Nivå: Grund C (G2E)

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2010

Serienamn, delnr: Examensarbete 316
Institutionen för husdjursgenetik, SLU

On-line publicering: <http://epsilon.slu.se>

Abstract

The composition of milk varies greatly between species but there is also great variation within species. Water is the major compound in milk. The other compounds in milk are fat, protein, lactose, vitamins and minerals in variable amounts. The milk component that shows the largest variation across species is fat (ranging from 0 % in rhinos to over 50 % in seals). Lactose has the smallest variation, but it still ranges from 0,1-10 % across species. The concentration of protein ranges from 1-20 %. There is genetic variation in most components in milk. Within cattle there is a great variation across breeds but also within breeds. This knowledge can be utilized to apply a more diversified breeding, e.g. to change the fat and protein composition so that it corresponds to the dairy industry and consumer demands. Also, the concept with specialized dairies could be considered, where the neighboring herds delivering the milk consist of cows bred for certain genotypes that are suitable for the individual dairy plant.

Sammanfattning

Mjölakens sammansättning varierar stort mellan arter men det finns även stor variation inom art. Mjölk består till största delen oftast av vatten. De övriga ämnena är fett, protein, laktos, vitaminer och mineraler vilka finns i varierande andelar. Den komponent i mjölk som varierar mest förutom vatten är fett (från 0 % hos noshörning till drygt 50 % hos säl). Laktos varierar minst, men trots detta varierar den från 0,1-10 % mellan olika arter. Proteinhalten varierar från 1-20 %. Genetisk variation finns hos alla beståndsdelar i mjölk. Inom nötkreatur finns en stor variation mellan raser men även en viss variation inom. Denna kunskap kan utnyttjas för att tillämpa en mer diversifierad avel, t.ex. för att ändra fett- och proteinsammansättningen så att den motsvarar mejeriindustrins och konsumentens efterfrågan. Även ett koncept med specialiserade mejerier kan tänkas, där de närliggande besättningarna som levererar mjölk består av kor avlade för en viss genotyp vilken är relevant för det individuella mejeriet.

Introduktion

Mjölk är en fettemulsion (därav dess karaktäristiska vita färg) som även innehåller proteiner, laktos, vitaminer och mineraler i varierande andelar beroende på art men oftast utgör vattnet den största andelen (Jenness, 1974; Andrén et al., 1993). Mjölk är den första föda en däggdjursunge får i sig och den måste därför ha ett näringsinnehåll som stämmer överens med ungens behov. I och med att däggdjursarter har utvecklats i olika miljöer vilka ställer olika krav på individen kommer mjölksammansättningen att variera mellan arter. Djur som lever i en miljö där det är viktigt med en snabb tillväxt har en mjölk med hög mineral- och proteinhalt till skillnad från djur som föds relativt färdigutvecklade och som måste kunna följa med mamman (Andrén et al., 1993).

Syftet med den här litteraturstudien är att jämföra den genetiska variationen i mjölakens sammansättning som finns mellan och inom arter samt diskutera möjligheten att förändra mjölken genom avel.

Variation i mjölakens sammansättning

Mjölk består till största delen av vatten, protein, fett och laktos men även mineraler, vitaminer och en del enzymer (Andrén et al., 1993). Trots att andelen av de olika komponenterna sinsemellan varierar är deras ”inre” sammansättning relativt stabil. Lärn-Nilsson et al. (1997) har grupperat däggdjursfamiljer baserat på mjölakens sammansättning:

Hästdjur och noshörningar har en mjölk med hög vattenhalt (88-92 %), lite protein och fett men mycket laktos.

Primate (apor och människor) har en relativt sett måttlig vattenhalt (84-88 %) och en mycket låg proteinhalt. De har en något högre fetthalt men lägre laktoshalt än hästar.

Elefanter och de flesta partåiga djur (ko) har även de en måttlig vattenhalt (77-88 %), proteinhalt, fetthalt och laktoshalt.

Gnagare, igelkottar, köttätare och hjorddjur har en låg vattenhalt (69-82 %), hög protein- och fetthalt men låg laktoshalt.

Hardjur, bäver och björnar har en mycket låg vattenhalt (60-70 %), hög protein- och fetthalt men mycket låg laktoshalt.

Marina däggdjur har en extremt låg vattenhalt (40-50 %), låg proteinhalt, mycket hög fetthalt men nästan ingen laktos då de marina däggdjuren saknar laktas (enzymet som spjälkar laktos).

Mjölkens sammansättning beror på djurets genuppsättning, diet/utfodring (Brown et al., 1962), laktationsstadium (Laben, 1963; Jenness, 1986), djurets ålder/laktationsnummer (Laben, 1963) men mellan art även delvis av blodets osmolaritet eftersom mjölkens och blodets osmolaritet ska överensstämma (Goddard, 2001). Den substans som hos de flesta djur står för huvudparten av det osmotiska trycket i mjölken är laktos (Jenness, 1974). Biosyntesen av laktos regleras i sin tur av mängden producerad α -laktalbumin. Andra osmotiskt aktiva ämnen är vissa salter bestående främst av K^+ , Na^+ och Cl^- (Jenness, 1974) vilka spelar en viktig roll hos arter med ingen eller mycket lite laktos, t.ex. marina däggdjur (Lärn-Nilsson et al., 1997). Försök har visat att det finns ett linjärt samband mellan laktoshalten och koncentrationen av joner, dvs. låga laktoshalter förekommer med höga jonkoncentrationer (Sharp, 1938), sånär som på en art (kanin). Dessutom kunde ett samband mellan halterna av kalium och laktos iaktas vid ett försök som omfattade 10 arter (Jenness & Sloan, 1970).

Det finns en betydande variation i mjölkens sammansättning mellan arter, dels i andelarna fett, protein och laktos (Jenness, 1986) men även i protein- och fettsyrsammansättningen (Dils, 1986). Jenness (1986) listade mjölkens sammansättning för några olika arter (tabell 1) vilket visar den stora variation som finns.

Tabell 1. Mjölkens sammansättning hos olika arter (Jenness, 1986)

Art		Procent av totalvikt				
		Vatten	Fett	Kasein	Vassleprotein	Laktos
Häst	<i>Equus caballus</i>	88,8	1,9	1,3	1,2	6,2
Pälssäl	<i>Callorhinus ursinus</i>	34,6	53,3	4,6	4,3	0,1
Indisk elefant	<i>Elphas maximus</i>	78,1	11,6	1,9	3,0	4,7
Svin	<i>Sus scrofa</i>	81,2	6,8	2,8	2,0	5,5
Nötkreatur	<i>Bos taururs</i>	87,3	3,9	2,8	0,6	4,6
Zebu	<i>Bos indicus</i>	86,5	4,7	2,6	0,6	4,7

Fett är den komponent i mjölk som förutom vatten varierar mest. Detta beror troligtvis på födans innehåll av fettsyror och hur de transporteras till mjölken. Hos kor härrör vissa av fettsyrorna från slutprodukter av mikroorganismerna i våmmen (Jenness, 1974). Arvbarheten, dvs hur stor del av variationen som beror av genetiska faktorer, för de olika fettsyrorna i komjölk skiljer sig åt (Soyeurt et al., 2007). Soyeurt et al. (2007) skattade arvbarheten för de vanligaste fettsyrorna hos nötkreatur och kom fram till att arvbarheten varierade från 0,05 för C18:1 till 0,38 för C16:0. Inget samband hittades mellan arvbarheten och längden på kolkedjan, men däremot var arvbarheten högst för den fettsyra som återfanns i störst mängd (C16:0). De marina däggdjurens fettsammansättning tros vara starkt styrd av deras föda eftersom fettsyrorna går relativt oförändrade från födan ut i mjölken (Jenness, 1974).

Sett över laktationen varierar mjölkens sammansättning på ett sätt som är karakteristiskt för respektive art. Genomgående för alla arter innehåller mjölk i tidigt laktationsstadium en del proteiner från blodet (Jenness, 1986), t.ex. serum albumin och transferrin (Sjaastad et al., 2003). Råmjölk (kolostrum) hos kor innehåller förutom viktiga immunoglobuliner även högre halt av mineraler än vanlig mjölk. Medan proteinhalten i råmjölk sjunker för var dag ökar halten av laktos. Mot slutet av laktationen kan protein- och fetthalt komma att öka medan laktoshalten kan komma att sjunka. Hos vissa känguruer ändras mjölksammansättningen under laktationen mer än hos något annat däggdjur. Förutom detta har även känguruer två ungar samtidigt vilket medför att de parallellt producerar två olika sorters mjölk med olika sammansättning i två mjölkkörtlar med varsin spene (Jenness, 1986).

Inom nötkreatur (*Bos taurus*) har stor variation hittats främst i fett- och proteinhalten medan laktoshalten håller sig inom en relativt snäv ram (Gibson, 1989). Nötkreatursraserna har en del karaktäristiska skillnader i mjölksammansättningen. En del raser t.ex. Jersey har en väldigt hög andel fett och protein (5,8 resp. 4,0 %)(Gibson, 1989; Auld et al., 2004) medan andra har en högre avkastning och en mer utspädd mjölk som t.ex. Holstein (Gibson, 1989; Carroll et al., 2006).

Genetisk variation

För att kunna förbättra eller ändra en egenskap genom avelsurval krävs att det finns genetisk variation, även kallat genetisk polymorfism ("mångformighet"), inom den eller de gener som kodar för egenskapen ifråga. Genetisk polymorfism inom en gen innebär att det finns två eller fler alleliska varianter av genen vilka kodar för olika varianter av ett protein (Formaggioni et al., 1999; Boland & Hill, 2001). De olika allelerna uppstår genom mutationer inom den kodande regionen av genen som innebär att en viss aminosyra i ett protein eller enzym byts ut och på så sätt ger proteinet andra egenskaper. Variation i enzymaktivitet kan i vissa fall bero på genetisk variation i icke-kodande delar av gener, vilka styr hur ofta en gen ska läsas av.

Evolution

Mjölkens sammansättning beror till stor del på den genuppsättning som finns inom arten. Genom naturlig selektion har djuren med den bäst anpassade mjölken överlevt och bidragit till att just deras gener förts vidare till nästa generation. Djur har genom evolutionen utvecklats till vad som varit mest fördelaktigt i meningen att överleva och föra sina gener vidare. Även mjölkens sammansättning har genom evolutionen ändrats åt det håll som varit mest gynnsamt. Detta har resulterat i att mjölkens sammansättning inte varierar så mycket mellan individer inom samma art, men desto mer mellan arter. Till exempel består mjölk från en vanlig mjölkko ca 3,8 % fett, 3,3 % protein och 4,6 % laktos medan mjölk från en gråsäl består av 50 % fett, 9 % protein och endast 0,1 % laktos (Ashworth et al., 1966). Den genetiska variation som finns har uppkommit genom mutationer i arvsmassan (DNA't). Den nya variant av en gen (= allel) som bildats kan antingen vara till en fördel eller nackdel för djuret, eller inte spela någon avgörande roll men anpassningen av olika populationer inom en art till olika miljöer har lett till att flera varianter av samma gen (alleler) har bevarats inom en art (Nei 2007; Campbell et al., 2008). Onödiga alleler har sållats bort genom naturlig selektion och kvar blir de bäst lämpade generna. De nya allelerna har lett till att djur kan leva i olika klimat (Nei, 2007) med olika överlevnadsstrategier. Även djurens levnadssätt har under evolutionen påverkat mjölkens sammansättning. En del djur diar sina ungar ofta medan andra endast träffar ungarna en eller ett par gånger om dagen. Hästarnas föl diar t.ex. upp till fyra gånger i timmen medan en ko endast diar sin kalv fem till tio gånger per dygn. Mjölkens sammansättning verkar inte vara nämnvärt kopplad till hur välutvecklad ungen när den föds

utan snarare på hur snabbt de växer. Till exempel dubblar griskulingar sin kroppsvikt på ungefär en vecka medan kalvar behöver 50-60 dagar (Sjaastad et al., 2003).

Artificiellt avelsurval

Den genetiska variation som finns inom en ras sätter ramar för hur mjölkens sammansättning kan variera. I modern tid har aveln på framför allt mjölkkor resulterat i en något varierande mjölksammansättning. Mjölakens fetthalt och proteinhalt är genetiskt korrelerade, delvis på grund av att gener som styr mjölkens vattenhalt påverkar båda koncentrationerna. Det gör att en del av den variation i mjölksammansättning som finns mellan raser har uppkommit genom ensidig selektion för hög mjölkavkastning och därmed en mer utspädd mjölk. Halterna av protein och fett är båda negativt korrelerade med laktoshalten (Gibson, 1989).

Fett

Fettet finns i form av droppar, miceller, i varierande storlek (1-10 µm) men största delen (ca 80 %) utgörs av små fettmiceller. Storleken på fettmicellerna varierar mellan arter och raser. För att inte alla fettmicellerna ska flyta samman och bilda en enda stor fettklump skyddas de av ett lager fosfolipid-proteinkomplex med de hydrofoba delarna av molekylerna riktade in mot mitten där fettet är och de hydrofila delarna ut mot vattenfasen (Jenness, 1974). Mjölkfettet består i övrigt av triglycerider, monoglycerider, diglycerider, fria fettsyror och steroler. De flesta fettsyror kommer från fodret eller, hos idisslare, från våmmens mikroflora. Ett exempel på det senare är linolsyra som finns i mjölken hos många idisslare och som troligtvis är resultat av mikrobaktiviteten i våmmen eftersom linolsyra inte påträffats hos andra däggdjur (Jenness, 1974).

Artvariation

Som tidigare nämnts, är fettet (tillsammans med vatten) den komponent i mjölken som varierar mest mellan arter. Fettprocenten varierar från 0,3-1,0 % hos vissa arter som noshörning och hästdjur till att utgöra över 50 % hos t.ex. gråsäl. Dils (1986) jämförde olika arters mjölkfetsammansättning och fann att 97-98 % av lipiderna var triglycerider, oavsett art. Däremot fann man stor artskillnad vad gäller triglyceridernas sammansättning, dvs. vilka fettsyror som byggde upp dem. Fettsyornas mättnadsgrad och längd visar en betydande variation. Hos arter som lever i en kallare miljö (t.ex. marina däggdjur) består den största delen av fettet av långa och fleromättade fettsyror medan djur som lever i en varm miljö (t.ex. elefanter) har mestadels korta och mättade fettsyror. Den mest troliga förklaringen är att fettet bör ha en lagom låg smältpunkt så att ungen på bästa sätt kan få i sig mjölken (Gibson, 1991).

I tabell 2 ser man hur fettsyornas längd och mättnadsgrad varierar mellan olika arter. Exempelvis varierar den totala andelen mättade fettsyror från 30 % hos säl till 98 % hos elefant. Den genetiska variationen står för en del av denna skillnad, vilket speglas av den relativt höga arvbarheten inom mjölkkor för åtminstone vissa fettsyror (t.ex. 0,38 för C16:0 och 0,30 för C18:0 (Soyeurt et al., 2007)), men även till viss del dieten. T.ex. består sälens föda till stor del av fisk vilka innehåller hög andel långa och omättade fettsyror. Hos idisslare anses andelen korta fettsyror skapas av våmmens mikroflora (Ashworth et al., 1966; Lundén, 2005).

Tabell 2. Procentuell fettsyrasammansättning i mjölkfett från olika arter (Dils, 1986)

Art	Fettsyra												
	4:0	6:0	8:0	10:0	12:0	14:0	16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3	>18:3
Säl	-	-	-	-	-	-	23	21	2	35	1	1	13
Elefant	-	-	13	67	15	1	2	-	-	2	-	-	-
Nötkreatur	12	4	2	4	4	10	24	2	12	24	2	1	-
Får	13	6	4	12	6	11	21	3	9	15	2	1	-

Rasvariation inom nötkreatur

Fettsyrorna som finns i mjölken hos idisslare kommer dels från nedbrytning av kroppsfett, produceras dels i juvret och dels från våmmens mikroflora. Det sistnämnda gör att idisslarna har en speciell fettsyrasammansättning, med exempelvis de korta och mättade fettsyrorna smörsyra (C4:0) och kapronsyra (C6:0) som är unika för idisslarmjolk (Lundén, 2005). Jensen (2002) gjorde en sammanställning över fettsyrasammansättningen hos nötkreatur (tabell 3) som visar mer detaljerat inom vilka ramar fettsyrorna varierar. Men det finns även variation mellan raser inom art. Stull & Brown (1964) jämförde mjölkfettets fettsyrasammansättning mellan tre mjölkkrasor; Holstein, Jersey och Guernsey. De fann att det var signifikant skillnad mellan Holstein och de andra två raserna avseende några av fettsyrorna; Holstein hade lägre andel C10:0, C12:0 och C16:0 men högre andel av de enkelomättade C16:1 och C18:1.

Tabell 3. Procentuell fettsyrasammansättning hos nötkreatur (Jensen, 2002)

Fettsyra												
4:0	6:0	8:0	10:0	12:0	14:0	15:0	16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3
2-5	1-5	1-3	2-4	2-5	8-14	1-2	22-35	1-3	9-14	20-30	1-3	0,5-2

För att koppla samman fettsyrorna med glycerolmolekylen används ett flertal olika enzymer för de första två fettsyrorna men endast ett specifikt enzym för att koppla samman den tredje och sista fettsyran, nämligen diacylglycerol O-acyltransferas (DGAT) vilket kodas av genen *DGATI* (Lundén, 2005). Smith et al. (2000) påvisade *DGATI*-genens avgörande betydelse för triglyceridsyntesen när försök gjordes på knock-outmöss där *DGATI* genen var utslagen vilket resulterade i helt utebliven mjölkproduktion. Genen finns hos nötkreatur i två varianter, K och A (Grisart et al., 2002) där allt tyder på att K-allelen är den ursprungliga och att det sedan har skett en mutation som gett upphov till A-allelen (Grisart et al., 2002; Kaupe et al., 2004). Grisart et al. (2004) undersökte hur de två allelerna av *DGATI* påverkade mjölkens sammansättning hos nötkreatur men påpekar samtidigt att det kan finnas fler oupptäckta alleler som kan påverka sammansättningen. K-allelen ger en ökad koncentration av fett och protein, samt en ökad fettmängd men en lägre mjölk- och proteinmängd (Grisart et al., 2002; Schennink et al., 2007). Kaupe et al. (2004) jämförde *DGATI* polymorfism i olika raser av *B. taurus* och *B. indicus* och fann då att A-allelen fanns mer frekvent hos köttraserna och att samma allel uppvisade störst variation (i frekvens) mellan mjölkkraserna. De två allelerna varierade från fixering av A-allelen till 50/50 (dvs. de två allelerna finns i samma frekvens) och fixering av K-allelen. I dessa jämförelser kunde man även se att *B. taurus* tenderade att ha en högre frekvens av A-allelen medan *B. indicus* visade samma tendens avseende K-allelen. Även i en studie gjord av Juhlin et al. (2010) på Svensk Röd boskap (SR) och Svensk Holstein (SH) var A-allelen den vanligaste medan K-allelen endast återfanns hos heterozygota djur. K-allelen ger en högre andel C16:0 och en högre kvot mättade/omättade fettsyror (Schennink et al., 2007; Juhlin et al., 2010). Schennink et al. (2007) fann även att K-allelen gav mindre andel av C14:0, medan Juhlin et al. (2010) inte hittade några sådana tendenser.

Fleromättade fettsyror delas in i omega-3 eller omega-6 beroende på var den första dubbelbindningen sitter i förhållande till den ände av fettsyramolekylen där metylgruppen sitter (Simopoulos, 1991). Hos nötkreatur förekommer omega-3 och omega-6 fettsyror bland C18:2 och C18:3 (Jensen, 2002) vilka anses vara extra nyttiga för hälsan, även om vi idag äter för mycket omega-6 i förhållande till omega-3 (Simopoulos, 1991).

Protein

All mjölk innehåller en stor del protein då mjölk är ungens enda källa till de aminosyror som krävs för att de ska kunna växa (Jenness, 1974). Proteinerna delas upp i två grupper, kaseiner och vassleproteiner, beroende på lösligheten vid pH 4,6. Vid detta pH kommer kaseinerna att fällas ut och aggregera för att bilda ett nätverk, medan vassleproteinerna fortfarande kommer att vara lösta i den vätska som nu kallas vassle (Andrén et al., 1993). Många proteiner fungerar som enzymer i kroppen. I mjölk förekommer proteiner komplexbundna till fett dropparna och fungerar som enzymer, så som fosfataser, oxidaser och ATPaser. Ett viktigt enzym i mjölk är β -galaktosidas (laktas) som dock liksom maltas och sukkras (invertas) saknas i komjölk. Detta gör att laktos och andra sockerföreningar hos kalven inte bryts ner till enkla socker (monomerer)(Jenness, 1974).

Kasein

Kaseiner är en grupp av mjölkspecifika proteiner och består av fyra olika proteiner; α_{s1} -kasein, α_{s2} -kasein, β -kasein och κ -kasein (Formaggioni et al., 1999). Kaseinerna karakteriseras av esterbundet fosfat, hög halt av aminosyran prolin samt få eller inga cystein-aminosyror. Kaseiner återfinns främst i form av stabila komplex, kaseinmiceller (Andrén et al., 1993; Jenness, 1974). Generna som kontrollerar syntesen av de olika kaseinerna i idisslarmjölk sitter tätt sammankopplade, hos nötkreatur på kromosom 6, och kan sägas utgöra en ”supergen” (Jenness, 1974; Caroli et al., 2009).

Vassleprotein

Vassleproteiner är som tidigare nämnts de proteiner som finns kvar i lösning när kaseinerna fällts ut vid sänkt pH. Vassleproteinerna utgörs framförallt av α -laktalbumin och β -laktoglobulin men det förekommer även andra proteiner men i små mängder som t.ex. immunoglobuliner och enzymer (Andrén et al., 1993). Vassleproteinerna är viktiga för ungen eftersom de innehåller många essentiella aminosyror. Proteinet i vasslen består även av kaseinrester, som finns kvar efter att de utfällda kaseinerna tagit borts (Jenness, 1974), och en blandning av flera olika proteiner och enzymer (Andrén et al., 1993).

Proteinet α -laktalbumin har en viktig roll vid bildandet av laktos då det komplexbinder med galaktosyltransferas vilka tillsammans bildar enzymet laktosyntas vilket syntetiserar laktos (Bleck & Bremel, 1993). Mängden α -laktalbumin kan direkt relateras till mängden laktos. Variation i mängden α -laktalbumin påverkar inte laktoskoncentrationen men däremot mjölkvolymen (Stacey et al., 1995). Stacey et al. (1995) gjorde försök med knock-out möss för att se hur α -laktalbumin påverkade mjölkproduktionen. De möss som helt saknade fungerande gener för α -laktalbumin producerade väldigt liten mängd mjölk som inte innehöll någon laktos och därför var alltför trögflytande för att ungarna skulle kunna dia. Denna studie visade alltså på att α -laktalbumin är nödvändigt för laktosproduktionen och att laktos i sin tur är nödvändigt för mjölkproduktionen.

Proteinet β -laktoglobulin är det vassleprotein som återfinns i störst mängd hos nötkreatur men som märkligt nog saknas helt hos vissa djurarter (se nedan). β -laktoglobuliner mellan arter har liknande aminosyrasammansättningen men har varierande immunologisk effekt (Jenness,

1974). β -laktoglobulinernas exakta roll är inte helt klar men agerar troligtvis transportprotein åt fettsyror i tarmen (Hill et al., 1997) då det binder in till många ligander så som fettsyror eller vitamin A och D₂ (Sawyer, 2003). Genom β -laktoglobulins aminosyrasammansättning kan man anta att proteinet är viktigt i näringsförsörjningen men dess motståndskraft mot syror och enzymer gör att det troligtvis har en annan, mer specifik funktion. Det finns även hypoteser att β -laktoglobulin skulle ha en viktig funktion hos modern (Sawyer, 2003).

Till vassleproteinerna hör även viktiga enzymer för ungen som oxidaser, lipoproteinlipaser, plasmin och fosfatas (Andrén et al., 1993). Det finns många olika sorters transportproteiner t.ex. laktoferrin som tillför mineralämnen såsom järn och koppar till mjölken (Gray-Owen & Schryvers, 1996). Laktoferrin har även antimikrobiell verkan (Gray-Owen & Schryvers, 1996) och fungerar därför som en skyddande mekanism i juvret vid t.ex. mastit (Seyfert et al., 1996).

Artvariation

Proteinhalten varierar mellan 1-20 % för olika arter och även andelen av de olika proteinerna (kasein och vassleprotein) och dess sammansättning varierar mellan arter (Jenness, 1974). Mjölksproteiner som återfinns hos alla arter är kaseiner, blodserum albumin, immunoglobuliner och α -laktalbumin (Jenness, 1974). Vid en jämförelse gjord av Ashworth et al. (1966) mellan pälssäl och nötkreatur visade det sig att 75-80 % av proteinerna i komjolk bestod av kaseiner, medan pälssäl endast hade 50 %. Däremot stämde andelarna av olika aminosyror relativt väl överrens mellan de två arterna. Det vanligaste vassleprotein hos kor, β -laktoglobulin (Hill et al., 1997), finns hos alla däggdjur förutom primater (som människa), gnagare, hardjur och kamel vilka (förutom människa) istället har ett annat dominerande protein WAP (whey acidic protein)(Martin et al., 2002). Polymorfism finns inom den kodande delen av genen för β -laktoglobulin och ett flertal alleler har hittats (Hill et al., 1997; Formaggioni et al., 1999). Laktoferriner och transferriner har hittats bland många olika arter (Jenness, 1974).

Rasvariation inom nötkreatur

Största delen (95 %) av proteinet i mjölken hos idisslare kodas av endast 6 gener (Martin et al., 2002). Genetisk variation har identifierats i flertalet av de gener som kodar för mjölksproteinerna hos idisslare (Caroli et al., 2009). Inom kaseinerna uppvisar β -kasein och κ -kasein flest genetiska varianter medan β -laktoglobulin är det vassleprotein som visar störst polymorfism (Lundén, 2005) inom nötkreatur. De olika mjölksproteinvarianterna användes från början för att karaktärisera en ras. Bland de olika mjölksproteinerna har man funnit ett antal varianter inom *Bos* genus: 9 st α_{s1} -kasein, 4 st α_{s2} -kasein, 12 st β -kasein, 11 st κ -kasein, 12 st β -laktoglobulin (Martin et al., 2002) och 3 st α -laktalbumin. Av dessa varianter finns 7 st α_{s1} -kasein, 3 st α_{s2} -kasein, 12 st β -kasein, 10 st κ -kasein, 2 st α -laktalbumin och 8 st β -laktoglobulin hos *B. taurus*. De olika varianterna av bl.a. κ -kasein gör det problematiskt vid osttillverkning då de har olika koaguleringssegenskaper vid tillsättning av löpe (Caroli et al., 2009). B-varianterna av β - och κ -kasein samt β -laktoglobulin verkar vara att föredra vid framställning av ost (Formaggioni et al., 1999) då de gör att mjölken koagulerar på ett gynnsamt sätt. Mjölksproteinerna har genomgått en hög grad av evolution, vilket kan ses när mjölksproteingener jämförs mellan olika arter. Trots detta är generna organiserade på samma sätt mellan arter. De gener som verkar ha högst evolutionshastighet är kaseinfamiljen. Detta tros vara för att de inte kräver en speciell struktur för att fungera, dvs. de behöver inte vecka sig på något speciellt sätt (Caroli et al., 2009). Vid jämförelse av vissa sekvenser av kaseingenerna mellan arter visar det sig att de även har en hög mutationsgrad som innefattar både deletioner, insertioner och rearrangering av aminosyror. Vid jämförelse mellan arter

visar κ -kaseingenen den starkaste konserveringen bland kaseingenerna. Detta tros ha att göra med att κ -kasein har en sådan betydande roll för micellbildning och stabiliseringen av desamma (Caroli et al., 2009).

α -laktalbumin

α -laktalbumin finns i två varianter, A och B (Formaggioni et al., 1999). Sambandet mellan α -laktalbumin-polymorfism och mjölkavkastning kan ha att göra med α -laktalbuminets roll vid bildningen av laktos, vilken ju i sig påverkar mjölmängden. Få studier har gjorts av frekvensen av de olika α -laktalbuminallelerna eftersom *B. taurus* är nästintill homozygot för B-varianten (Hill et al., 1997). A-varianten har hittats i ett fåtal raser av *B. taurus* men är däremot vanligare hos zebu (*Bos indicus*). De A-alleler som har påträffats hos *B. taurus* tros komma från korsningar med just zebu (Formaggioni et al., 1999). I ett försök av Bleck & Bremel (1993) identifierade man en polymorfism i den icke-kodande, regulatoriska delen av α -laktalbumin-genen. Det visade sig att den ena varianten (A) var associerad med högre mjölkproduktion medan den andra varianten (B) var associerad med högre protein- och fettprocent.

β -laktoglobulin

För ungefär 50 år sedan började man studera varianter av proteinet β -laktoglobulin och identifierade då betydelsefulla polymorfismer mellan olika raser av nötkreatur (Caroli et al., 2009). C-allelen har hittats i låga frekvenser hos Jersey, men annars är det A- och B-allelerna som dominerar (Hill et al., 1997; Goddard, 2001). Den genetiska variationen kan utgöras av SNP (single nucleotide polymorfism) eller enstaka nukleotider som har försvunnit (deletion) eller tillkommit (insertion) (Caroli et al., 2009). A- och B-allelerna ger stora skillnader i mjölkens sammansättning på grund av att A-allelen uttrycks 1,5 ggr mer än B-allelen (Hill et al., 1997) vilket resulterar i högre koncentration av vassleprotein (β -laktoglobulin). Det lägre uttrycket av B-varianten innebär att en större andel av proteinet utgörs av kasein (Hill et al., 1997; Martin et al., 2002; Lundén, 2005) vilket verkar ge positiva effekter på osttillverkning då en större andel av mjölkproteinet blir till ost (Hill et al., 1997; Lundén et al., 1997; Formaggioni et al., 1999; Hallén et al., 2007). Trots att kor är homozygota för anlaget AA (högre koncentrationer av β -laktoglobulin) ökade inte den totala proteinhalten i mjölken (Lundén, 2005). Den höga β -laktoglobulinhalten balanserades med en lägre kaseinhalt (Hill et al., 1997; Lundén et al., 1997). Kor med C-varianten ger ännu mindre β -laktoglobulin än B-varianten, men hur de olika varianterna påverkar mjölkens sammansättning är omdiskuterat (Hill et al., 1997).

α_{s1} -kasein

Hos *B. taurus* har flera varianter av α_{s1} -kasein påträffats, A, B, C, D, F, G och H. B-varianten har återfunnits i alla raser, medan de andra varianterna är ovanligare och påträffas endast i vissa raser (Formaggioni et al., 1999). C-varianten är relativt vanligt förekommande hos Holstein-kor. G-allelen verkar vara associerad med ett reducerat uttryck av de kaseiner som mjölkallergiker reagerar mot. Hos get har man hittat ett flertal alleler som saknar eller har reducerat uttryck av de allergena kaseinerna (Caroli et al., 2009).

α_{s2} -kasein

Man har hittat flera olika varianter av α_{s2} -kasein inom *Bos* genus, men endast ett par varianter av dessa återfinns i *B. taurus* nämligen A, B och D. A-varianten finns i alla arter och är också den vanligaste varianten medan B och D endast finns i mycket små frekvenser i en lokal ras i Ukraina (Formaggioni et al., 1999).

β-kasein

β-kasein är ett protein med ett stort antal alleler. β-kasein finns i varianterna A, B, C, D, E, F, G och H, men även flera undervarianter av dessa, dvs. A1, A2, A3 osv. Det kan även vara så att variant H är samma som A4, men inga definitiva bevis finns. A1 och A2 är de varianter med högst frekvens inom alla raser. B-varianten har en relativt stor utbredning men i lägre frekvenser än A1 och A2 (Formaggioni et al., 1999).

κ-kasein

Det kasein som är mest studerat är κ-kasein (Lundén, 2005). De mest frekventa varianterna i de flesta raser är A och B (Martin et al., 2002) men det finns även ett par andra mindre vanliga varianter (Formaggioni et al., 1999) som t.ex. E allelen vilken är relativt vanlig bland de finska och svenska röda raserna men även i italiensk Holstein (Lundén, 2005). Kor som är homozygota för B-allelen har oftast högre proteinhalt (Goddard, 2001; Martin et al., 2002) och proteinkvot kasein/vassleprotein än vad kor homozygota för A har (Goddard, 2001).

Laktos

Laktos är den dominerande kolhydraten i mjölk. Laktos är en vattenlöslig disackarid, uppbyggd av en glukos- och en galaktosenhet. Laktos förekommer i två olika varianter (isomerer), α- och β-laktos (Andrén et al., 1993). Det som skiljer de två isomererna från varandra är en hydroxylgrupp och en väteatom på kolatom nr 1 har bytt plats. Isomererna växlar spontant mellan de två formerna men i rumstemperatur stabiliseras de till 40 % α-laktos och 60 % β-laktos (Lactose.com). Som nämnts ovan påverkas laktosproduktionen av vassleproteinet α-laktalbumin då detta är en komponent i laktossyntas. Laktos skapar det osmotiska trycket som gör att vatten kan strömma in i mjölkkörteln och på så sätt öka mjölkvolymen (Stacey et al., 1995). Förutom laktos utgörs kolhydraterna i mjölk av monosackarider, oligosackarider samt peptid- och proteinbundna kolhydrater (Jenness, 1974).

Artvariation

Laktos finns i stort sett hos alla däggdjursarter i varierande andel (0,1-10 %) och finns i naturen i stort sett bara i mjölk (Andrén et al., 1993; Jenness, 1974). Inom art är variationen i laktos relativt liten (Jenness, 1974).

Rasvariation inom nötkreatur

Trots att laktoskoncentrationen är den komponent som varierar minst så har man kunnat påvisa genetisk variation inom olika raser (Gibson, 1989). Eftersom laktos är en produkt av laktossyntas som i sin tur är uppbyggt av α-laktalbumin och galaktosyltransferas är det sannolikt variationen i dessa som främst påverkar laktoshalten. Som tidigare nämnt finns det genetisk variation, om än begränsad, inom α-laktalbumin (Formaggioni et al., 1999). Till skillnad från α-laktalbumin verkar selektion för mjölkproduktion inte påverka koncentrationen av galaktosyltransferas (Bleck et al., 2009) vilken följaktligen kommer att bli den begränsande faktorn vid bildandet av laktos.

Enzymer

Aktiviteten av vissa enzymer i mjölken varierar enormt mellan arter. Ett sådant enzym är lysozym. Enzymaktiviteten varierar mellan arter men alla arters mjölk innehåller lipaser, proteaser och esteraser (Jenness, 1974). Studier har visat att det finns en stor skillnad mellan arter i förekomsten av vissa enzymer som medverkar vid syntesen av mjölk i mjölkkörtelvävnaden. Ett exempel är ATP-citratlyas som finns i stora mängder hos råttor och möss men varken hos andra gnagare eller hos nötkreatur. Ett annat exempel på

enzymskillnader mellan arter återspeglas i den dåliga förmågan att producera laktos hos de marina däggdjuren. Eftersom laktos är en kolhydrat finns ingen gen som direkt kodar för ämnet men däremot styrs syntesen av laktosproducerande enzymer som laktossyntas. De marina däggdjurens brist på laktos tycks dock inte kunna förklaras av avsaknad av laktosproducerande enzym (Jenness, 1974).

Vitaminer och mineraler

Mjölk innehåller ämnen som kalcium, jod, selen, natrium, klor, fosfor och svavel vilka huvudsakligen förekommer som joner eller salter och räknas som "mineraler". I mjölken påträffas även citrat och koldioxid. Gaser som koldioxid finns i mjölken när den lämnar juvret men försvinner vid kontakt med luften då denna innehåller lägre koldioxidhalt än mjölken. Citrat återfinns i relativt höga koncentrationer hos de flesta arter där den verkar genom att binda till kalcium och därmed förhindra en utfällning av kalciumfosfat. Kalciumfosfat har regioner vilka binder till kaseiner som sedan bildar miceller, dvs. kalciumfosfat är viktigt för micellbildningen. Den största delen av svavlet som finns i mjölk sitter bundet i proteinerna. Dessutom finns ett stort antal spårämnen som återfinns på olika ställen i mjölken beroende på deras laddning och löslighet (Jenness, 1974). Mjölakens vitaminer finns antingen i vattenfasen (vitamin B och C) eller i fettfasen (vitamin A, D, E och K) beroende på deras egenskaper (Andrén et al., 1993). Alla kända vattenlösliga vitaminer återfinns i mjölk (Jenness, 1974).

Diskussion

Då mjölk är ungens enda tillförsel av näringsämnen är med viss nödvändighet spannet för vilket variation i mjölakens sammansättning som kan tolereras relativt liten inom en art. Trots detta finns en stor variation i mjölakens sammansättning mellan arter. Djurens olika anpassning har gjort att just deras mjölk är den bäst lämpade under deras livsbetingelser. Ungar som växer fort behöver mer protein och de som lever kallt behöver mer energi i form av fett. Även om mjölakens sammansättning varierar mycket mellan arter är t.ex. aminosyrasammansättningen hos proteinerna relativt konstant (Ashworth et al., 1966). Detta tror jag har att göra med att aminosyrorna är livsviktiga för att ungen ska kunna växa och bygga muskler vilket gör att en ändring i aminosyrasammansättningen skulle kunna vara ödesdiger.

Vad gäller fettsyrasammansättning finns det olika idéer om varför det är skillnad avseende vilka fettsyror som bygger upp triglyceriderna. Man tror dels att det beror på fodret (Brown et al., 1962; Ashworth et al., 1966) och dels att det har med fettets smältpunkt att göra (Gibson, 1991) då längre och omättade fettsyror ger en lägre smältpunkt. Även om fodret påverkar vilka fettsyror som finns i fettet tror inte jag att det går att ändra fettsyrasammansättningen helt genom foder. Brown et al. (1962) jämförde hur mjölkfettet ändrades beroende på fettandelen i fodret och kom då fram till att fettandelen ändrades men inte fettsyrororna vilket stämmer överens med min hypotes. Brown et al. (1962) påpekar dock att det är svårt att veta om ändringen i fettkoncentrationen beror på fettandelen i fodret eller om det beror på skillnaden i energimängd, vilket förväntas ge en liknande effekt. Eftersom mjölakens sammansättning har uppkommit genom evolutionen för att möta ungens behov har med andra ord en viss fettsyrasammansättning varit fördelaktigare än andra vilket i sin tur har gett djur med denna mjölk en fördel vid den naturliga selektionen. Fettsyrasammansättningen går som sagt dock att påverka till viss del med olika typer av foder. Eftersom det finns polymorfism inom *DGATI*, där bl.a. K-allelen ger en högre andel C16:0 och högre kvot mättade/omättade fettsyror (Schennink et al., 2007; Juhlin et al., 2010), går det även att genom avel ändra fettsyrasammansättningen. Eftersom man ur hälsosynpunkt inte bör få i sig för stor del korta

och mättade fettsyror kan det vara av intresse att avla på kor med högre andel omättade fettsyror. Vid högre andel mättade fettsyror bör det tilläggas att hållbarheten kan försämrans då risken för oxidation av fettsyrorerna ökar. Vid jämförelsen som Stull & Brown (1964) gjorde mellan mjölkkoraserna skulle därför Holstein vara att föredra framför både Jersey och Guernsey då den rasen hade både högre andel av de långa och omättade fettsyrorerna samt mindre av de korta mättade fettsyrorerna. Att avla för en speciell fettsyrasammansättning verkar inte vara möjligt eftersom det, så vitt vi vet, inte finns någon gen som styr förekomsten av enstaka fettsyror. Men som Grisart et al. (2004) menar finns det stora chanser att det finns oupptäckta gener och alleler som kan påverka sammansättningen ytterligare. Om detta är fallet skulle man kunna avla för mjölk som ger t.ex. smör med specifik halt av omega-3 och omega-6 fettsyror.

De olika genetiskt betingade varianterna som finns bland mjölkproteinerna hos nötkreatur skulle kunna utnyttjas vid t.ex. osttillverkning. Det skulle t.ex. vara en fördel att ha kor som är homozygota för B-varianten av β -, κ -kasein och β -laktoglobulin då deras egenskaper gör att mer ost per kg mjölk kan framställas (Caroli et al., 2009). Ur en rent ekonomisk synvinkel vore det eventuellt lönsamt att skapa besättningar med olika genuppsättning beroende på för vilket ändamål mjölken skulle användas. Det skulle inte bara öka förutsättningarna att framställa mer ost/kg mjölk utan det skulle även kunna bli lättare att styra ystningsprocessen, t.ex. tillsätta rätt mängd löpe. För att producera stora volymer mjölk alternativt mjölk med hög fett- och proteinhalt skulle olika varianter av α -laktalbumin-genen i den icke-kodande, regulatoriska delen eventuellt kunna vara intressanta att avla för. Vid avel för olika alleler måste djuren genotypas, något som hela tiden blir allt billigare. För att ta fram specialdesignade besättningar krävs villiga producenter som får utdelning för de eventuella merkostnader detta skulle innebära, men även att djuren är genotypade eller har registreringar på mjölksammansättning, för att producenten ska veta vilka djur som är lämpade för de olika produktionstyperna. För att konceptet med specialdesignade besättningar för produktion av specifika mejeriprodukter ska vara ekonomiskt intressant krävs en ändrad infrastruktur där varje mejeri specialiseras mot en viss typ av produkt, och där alla besättningar runt mejeriet har kor av den ”rätta” genotypen. Detta för att slippa att särhålla mjölken från olika gårdar under transporten in till mejeriet och för att undvika att transportera mjölk kors och tvärs över hela Sverige. Transporterna av enskilda mejeriprodukter blir å andra sidan något längre. En risk med besättningar med specialdesignade genuppsättningar skulle kunna vara att inaveln ökar inom respektive grupp, eftersom antalet avelsdjur med ”rätt” genotyp kommer att vara begränsat, särskilt om den gynnsamma allelen är ganska ovanlig. Om det finns en mjölkproteinallel som passar för samtliga mejeriprodukter, och om ensidigt urval för denna allel bedrevs skulle det dessutom bli en minskad genetisk variation i den svenska mjölkpopuleringen som helhet.

Slutsats

Det finns genetisk variation för mjölkens sammansättning såväl mellan arter som inom art. Detta medför att det finns stora potentialer för att avla fram speciella mjölksammansättningar beroende på användningsområde. Den genetiska variationen har uppkommit genom mutationer under evolutionens gång som bevarats inom populationen för att de gjort mjölken bättre lämpad att möta ungarnas näringsbehov. Ny kunskap kan leda till ännu mer diversifierad avel. Rasvariationer i mjölksammansättning inom nötkreatur har rapporterats av många forskare. Inom vissa raser är variationen i mjölksammansättning större än hos andra, t.ex. Jersey. Mjölken från Holstein-kor har en hög andel omättade fettsyror vilket gör att den fördelaktigs ur hälsosynpunkt. Beroende på vilka genetiskt betingade proteinvarianter av kaseiner och vassleproteiner korna bär på, kan mjölken de producerar vara mer eller mindre

lämpad för t ex osttillverkning. Följaktligen kan man diskutera om man bör verka för specialiserade mejerier som omges av genetiskt sett specialdesignade besättningar då det finns både för- och nackdelar med detta.

Referenser

- Andrén, A., Barrefors, P., Carlsson, Å., Jonsson, E. 1993. Mjök. In: Våra livsmedelsråvaror. Produktion, sammansättning och egenskaper (ed. E. Jonsson), 68-81. Utbildningsradion, Stockholm.
- Ashworth, U.S., Ramaiah, G.D., Keyes, M.C. 1966. Species difference in the composition of milk with special reference to the northern fur seal. *Journal of dairy science* 49, 1206-1211.
- Auldust, M.J., Johnston, K.A., White, N.J., Fitzsimons, W.P., Boland, M.J. 2004. A comparison of the composition, coagulation characteristics and cheesemaking capacity of milk from Friesian and Jersey dairy cows. *Journal of dairy research* 71, 51-57.
- Bleck, G.T., Bremel, R.D. 1993. Correlation of the α -lactalbumin (+15) polymorphism to milk production and milk composition of Holsteins. *Journal of dairy science* 76, 2292-2298.
- Bleck, G.T., Wheeler M.B., Hansen, L.B., Chester-Jones, H., Miller, DJ. 2009. Lactose synthase components in milk: Concentrations of α -lactalbumin and β 1,4-galactosyltransferase in milk of cows from several breeds at various stages of lactation. *Reproduction in domestic animals* 44, 241-247.
- Boland, M., Hill, J. 2001. Genetic selection to increase cheese yield – the Kaikoura experience. *The Australian journal of dairy technology* 56, 171-176.
- Brown, W.H., Stull, J.W., Stott, G.H. 1962. Fatty acid composition of milk. 1. Effect of roughage and dietary fat. *Journal of dairy science* 45, 191-196.
- Campbell, N.A., Reece, J.B., Urry, L.A., Cain, M.L., Wassreman, S.A., Minorsky, P.V., Jackson, R.B. 2008. From gene to protein. In: *Biology* (eds. P. Burner, B.N. Winickoff), 325-350. Pearson education, San Francisco, US.
- Caroli, A.M., Chessa, S., Erhardt, G.J. 2009. Invited Review: Milk protein polymorphisms in cattle: Effect on animal breeding and human nutrition. *Journal of dairy science* 92, 5335-5352
- Carroll, S.M., DePeters, E.J., Taylor, S.J., Rosenberg, M., Perez-Monti, H., Capps, V.A. 2006. Milk composition of Holstein, Jersey and Brown Swiss cows in response to increasing levels of dietary fat. *Animal feed science and technology* 131, 451-473.
- Dils, R.R. 1986. Comparative aspects of milk fat synthesis. *Journal of dairy science* 69, 904-910.
- Formaggioni, P., Summer, A., Malacarne, M., Mariani, P. 1999. Milk protein polymorphism: Detection and diffusion of the genetic variants in *Bos* genus. *Reproduction nutrition development* 42, 433-459.

- Gibson, J.P. 1989. Altering milk composition through genetic selection. *Journal of dairy science* 72, 2815-2825.
- Gibson, J.P. 1991. The potential for genetic change in milk fat composition. *Journal of dairy science* 74, 3258-3266.
- Goddard, M. 2001. Genetics to improve milk quality. *The Australian journal of dairy technology* 56, 166-170.
- Gray-Owen, S.D., Schryvers, A.B. 1996. Bacterial transferrin and lactoferrin receptors. *Trends in microbiology* 4, 185-191.
- Grisart, B., Coppieters, W., Farnir, F., Karim, L., Ford, C., Berzi, P., Cambisano, N., Mni, M., Reid, S., Simon, P., Spelman, R., Georges, M., Snell, R. 2002. Positional candidate cloning of a QTL in dairy cattle: Identification of a missense mutation in the bovine DGAT1 gene with major effect on milk yield and composition. *Genome research* 12, 222-231.
- Grisart, B., Farnir, F., Karim, L., Cambisano, N., Kim, J.J., Kvasz, A., Mni, M., Simon, P., Frère, J.M., Coppieters, M., Georges, M. 2004. Genetic and functional confirmation of the causality of the DGAT1 K232A quantitative trait nucleotide in affecting milk yield and composition. *Proceedings of the national academy of science of the United States of America* 101, 2398-2403.
- Hallén, E., Allmere, T., Näslund, J., Andrén, A., Lundén, A. 2007. Effect of genetic polymorphism of milk proteins on rheology of chymosin-induced milk gels. *International dairy journal* 17, 791-799.
- Hill, J.P., Thresher, W.C., Boland, M.J., Creamer, L.K., Anema, G.S., Manderson, G., Otter, D.E., Peterson, G.R., Lowe, R., Burr, R.G., Motion, R.L., Winkelman, A., Wickham, B. 1997. The polymorphism of the milk protein β -lactoglobulin. A review. In: *Milk composition, production and biotechnology* (eds. R.A.S. Welch, D.J.W. Burns, S.R. Davis, A.I. Popay, C.G. Prosser), 173-202. Cab international, Wallingford, UK.
- Jenness, R. 1974. The composition of milk. In: *Lactation: a comprehensive treatise*, Vol. 3. (eds. B.L. Larson, V.R. Smith), 6-96. Academic press, London, UK.
- Jenness, R. 1986. Lactational performance of various mammalian species. *Journal of dairy science* 69, 869-885.
- Jenness, R., Sloan, R.E. 1970. The composition of milks of various species: a review. *Dairy science abstracts* 32, 599-612.
- Jensen R.G. 2002. The composition of bovine milk lipids, invited review. *Journal of dairy science* 85, 295-350.
- Juhlin, J., Fikse, W.F., Pickova, J., Lundén, A. 2010. Association of DGAT1 genotype, fatty acid composition and concentration of copper in milk with spontaneous oxidized flavor. (Manuscript to be submitted)

- Kaupe, B., Winter, A., Fries, R., Erhardt, G. 2004. DGAT1 polymorphism in *Bos indicus* and *Bos Taurus* cattle breeds. *Journal of dairy science* 71, 182-187.
- Laben, R.C. 1963. Factors responsible for variation in milk composition. *Journal of dairy science* 43, 1293-1301.
- Lactose.com: The knowledge database about lactose. Mars 2010. <http://www.lactose.com/basic/basic.html>
- Lundén, A. 2005. Genetic markers of milk quality in cows. In: Indicators of milk and beef quality. (eds. J.F. Hoquette, S. Gigli), 33-46. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, Netherlands.
- Lundén, A., Nilsson, M., Janson, L. 1997. Marked Effect of β -lactoglobulin polymorphism on the ratio of casein to total protein in milk. *Journal of dairy science* 80, 2996-3005.
- Lärn-Nilsson, J., Janson, D.S., Stranberg, L. 1997. Den första tiden. In: *Naturbrukets husdjur*. (ed. Å. Wennström), 82-83. Natur och kultur/LTs förlag, Borås.
- Martin, P., Szymanowska, M., Zwierzchowski, L., Leroux, C. 2002. The impact of genetic polymorphisms on the protein composition of ruminant milks. *Reproduction nutrition development* 42, 433-459.
- Nei, M. 2007. The new mutation theory of phenotypic evolution. *Proceedings of the national academy of science of the United States of America* 104, 12235-12242.
- Sawyer, L. 2003. β -laktoglobulin. In: *Advanced dairy chemistry, Vol. 1 – proteins*. (eds. P.F. Fox, P.L.H. McSweeney), 319-386. Kluwer academic/plenum publishers, New York, US.
- Schennink, A., Stoop, W.M., Visker, M.H.P.W., Heck, J.M.L., Bovenhuis, H., van der Poel, J.J., van Valenberg, H.J.F., van Arendonk, J.A.M. 2007. DGAT1 underlies large genetic variation in milk-fat composition of dairy cows. *Animal genetics* 38, 467-473.
- Seyfert H.M., Henke M., Interthal H., Klussmann U., Koczan D., Natour S., Pusch W., Senft B., Steinhoff U.M., Tuckoricz A., Hobom G. 1996. Defining candidate genes for mastitis resistance in cattle: The role of lactoferrin and lysozyme. *Journal of animal breeding and genetics* 113, 269-276.
- Sharp, P.F. 1938. Relationship between lactose and ash content of the milk of different mammals. *Journal of dairy science* 21, 127-128.
- Simopoulos, A.P. 1991. Omega-3-fatty-acids in health and disease and in growth and development. *American journal of clinical nutrition* 54, 438-463.
- Sjaastad, Ø.V., Hove, K., Sand, O. 2003. Lactation. In: *Physiology of domestic animals*. (ed. C. Steel), 672-694. Scandinavian veterinary press, Oslo.
- Smith, S.J., Cases, S., Jensen, D.R., Chen, H.C., Sande, E., Tow, B., Sanan, D.A., Raber, J., Eckel, R.H., Farese Jr, R.V. 2000. Obesity resistance and multiple mechanisms of triglyceride synthesis in mice lacking DGAT1. *Nature Genetics* 25, 87-90.

- Soyeurt, H., Gillon, A., Vanderick, S., Mayeres, P., Bertozzi, C., Gengler, N. 2007. Estimation of heritability and genetic correlations for the major fatty acids in bovine milk. *Journal of dairy science* 90, 4435-4442.
- Stacey, A., Schnieke, A., Kerr, M., Scott, A., McKee, C., Cottingham, I., Binas, B., Wilde, C., Colman, A. 1995. Lactation is disrupted by α -lactalbumin deficiency and can be restored by human α -lactalbumin gene replacement in mice. *Agricultural science* 92, 2835-2839.
- Stull, J.W., Brown, W.H. 1964. Fatty acid composition of milk. II. Some differences in common dairy breeds. *Journal of dairy science* 47, 1412.