

Inavelsdepression hos häst

Inbreeding depression in horses

Ida Sofia Klemets



Examensarbete/Självständigt arbete • 15 hp

Agronomprogrammet - Husdjur

Uppsala 2019

Inavelsdepression hos häst

Inbreeding depression in horses

Ida Sofia Klemets

Handledare: Åsa Viklund, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för
husdjursgenetik

Examinator: Susanne Eriksson, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för
husdjursgenetik

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: Grund, G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i husdjursvetenskap

Kursansvarig inst.: Institutionen för husdjurens utfodring och vård

Kurskod: EX0865

Program/utbildning: Agronomprogrammet - Husdjur

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2019

Omslagsbild: Adam von Sydow

Elektronisk publicering: <https://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: inavel, inavelsdepression, häst, prestationsförmåga, spermakvalitet,
kvarbliven efterbörd, fertilitet, exteriör

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Institutionen för husdjursgenetik

Sammanfattning

Att inavel kan ha en negativ inverkan på ett flertal egenskaper, däribland prestation och reproduktion, hos flera djurslag är välkänt. I vissa hästraser har inavelsdepression kunnat påvisas, men både inavelsgrad och påverkad egenskap har skiljt sig åt raserna emellan. Många tidigare studier har endast analyserat en ras och egenskap åt gången. Syftet med det här arbetet var därför att sammanställa exempel på hur inavelsdepressionen kan yttra sig hos hästar. Studier har pekat på att inavelsdepression orsakat högre incidens av kvarbliven efterbörd hos frieserhästar, högre andel kastningar i tidig dräktighet hos norska kallblodstravare samt haft negativ inverkan på spermakvaliteten hos shetlands- och sorraiaponnyer. Bland norska kallblodstravare kunde även negativ inverkan på prestationsförmåga bevisas, och likaså för australiensiska fullblod. Hos raserna haflinger och arabiskt fullblod påverkades mankhöjd samt bröstomfång negativt av högre inavelsgrad, och bland lipizzanerhästar påvisades det orsaka längre bakkotor. Problemen inträffade vid olika inavelsgrad, både vid lägre och högre grad än den generellt rekommenderade gränsen på 6,25%. Det var dock tydligt att risken att drabbas av inavelsdepression steg vid högre inavelsgrad. I avelsarbetet för drabbade raser borde fokus läggas på flera egenskaper samt på att minska inavelsökningen.

Abstract

That inbreeding can have negative effects on several traits, such as performance and reproduction, is well-known for several animal species. In certain horse breeds, inbreeding depression has been shown, but both inbreeding level and affected traits have differed between breeds. In most studies, only a single breed and trait has been analyzed. The aim of the present study was therefore to compile examples of how the inbreeding depression manifests in various horse breeds. Previous studies have shown that inbreeding depression has caused a higher incidence of retained placenta in the Friesian breed, a higher incidence rate of abortions in early gestation in Norwegian cold-blooded trotters and has also had a negative effect on semen quality in Shetland and Sorraia ponies. Amongst the Norwegian cold-blooded trotters and Australian thoroughbreds, inbreeding proved to affect racing performance negatively. In Haflinger and Arabian Thoroughbred horses height at withers as well as chest circumference was negatively affected by higher inbreeding levels. Among Lipizzan horses it was shown to cause longer pasterns on the hind limbs. The issues occurred at various levels of inbreeding, both above and below the recommended level of 6.25%. However, it was clear that inbreeding depression was more likely to arise at higher levels of inbreeding. In affected breeds, breeding programs should focus on several traits and on decreasing the inbreeding rate.

Introduktion

Den moderna hästen (*Equus caballus*) domesticerades för 3000–5000 år sedan och har sedan dess använts i flera olika syften (Davies, 2018). Hästen har bland annat nyttjats som dragdjur inom exempelvis lantbruk och industrier, och har haft en viktig roll i militära sammanhang. Idag används den främst inom olika hästsporter och som sällskapsdjur. Under tiden har det genetiska materialet anpassats till och selekterats för hästarnas användningsområden (Hall, 2005). Enligt statistik från FAO, FN:s livsmedels- och jordbruksorganisation, uppgick antalet hästar år 2017 till över 60 miljoner (FAOSTAT, 2019). Dessa finns fördelade på över 200 raser (Davies, 2018; OSU, 2019) och det finns stora variationer raserna emellan (Davies, 2018) gällande alltifrån utseende till användningsområde. Under åren har raser bildats när människan selekterat för bland annat olika exteriör (exempelvis allt större hästar för militära syften och små ponnyer för gruvarbete (Hall, 2005)), uthållighet vid kapplöpning och ritter av längre sträckor, samt färg och gångarter (Petersen *et al.*, 2013). För att föra ett visst fördelaktigt anlag vidare till nästkommande generationer kan linjeavel förekomma, vilket innebär att besläktade individer paras för att på så sätt öka homozygotigraden i rasen (van Eldik *et al.*, 2006). En nackdel med ökad homozygotigrad är att det ökar risken att sjukdomar också förs vidare (Pierce, 2017).

Inavel definieras som parning av besläktade individer och högre andel inavel ökar risken för inavelsdepression. Detta innebär i sin tur högre risk för att individer inom en population ska drabbas av skadliga genetiska sjukdomar (Pierce, 2017). För att minska risken att dessa ska uttryckas i en population bör parning av nära besläktade individer undvikas. Vissa hästraser har dock hög inavelsgrad, vilket exempelvis kan bero på att populationen i fråga är liten eller på att populära avelshingstar använts i för stor utsträckning. Inavelsdepression har negativ inverkan på egenskaper så som fertilitet, livskraft, prestation och tillväxt, men varje hästras som lider av inavelsdepression påverkas inte på samma sätt. Raserna har heller inte samma inavelsgrad eller inavelsökning. Den här litteraturstudien syftar därför till att ge exempel på hur inavelsdepression kan yttra sig i olika hästraser.

Inavel och inavelsdepression

Inavel, som definieras som parningar mellan besläktade individer (Pierce, 2017), leder till att proportionen av heterozygota och homozygota anlag i en population förändras, så att andelen homozygota anlag blir större. Det innebär således att risken för att en individ ska födas homozygot för ett skadligt eller dödligt anlag ökar. Genom att beräkna sannolikheten för att två givna alleler i en individs genom är så kallade ”identical by descent”, IBD, kan en individs inavelskoefficient, F , beräknas. Detta är ett vanligt inavelsmått och baseras på härstamning (Pierce, 2017). Det är dock inte ett exakt mått när det baseras på härstamning, eftersom släktskapet mellan exempelvis helsyskon endast är i genomsnitt 50%; värdet är endast en uppskattning. Det exakta släktskapet skiljer sig åt något mellan individer och kan vara antingen strax under 50% eller något högre. Det finns nya genomiska metoder för att analysera släktskap mellan individer, där exempelvis SNP-markörer används för att undersöka likheter mellan genom för att på så sätt beräkna det additiva genetiska förhållandet individerna emellan. Detta

är ett mer exakt värde än inavelskoefficienter beräknade på härstammingsinformation. Metoden är dock i dagsläget för dyr för att användas i större utsträckning för häst, men är en möjlighet för framtida avel (Oldenbroek & van det Waaij, 2015).

Begreppet inavelsdepression syftar till att förekomsten av homozygota skadliga/dödliga anlag ökar i en population till följd av inavel. Ju högre inavelsgraden är i en population, desto allvarligare blir därmed effekterna av inavelsdepressionen (Pierce, 2017). En tumregel brukar vara att inavelskoefficienten hos en individ inte bör överstiga 6,25% (Ryan, 2018). FAO rekommenderar att inavelsgraden i en population inte ska stiga mer än 1% per generation, och att den effektiva populationen ska bestå av minst 50 individer för att inte förlora populationens genetiska diversitet (FAO, u.å.).

Inavelsdepression hos häst kan yttra sig på olika sätt. Kända negativa effekter till följd av inavelsdepression är bland annat nedsatt prestation (Klemetsdal, 1998; Todd *et al.*, 2018), försämrad spermakvalitet (van Eldik *et al.*, 2006) och kvarbliven efterbörd (Sevinga *et al.*, 2004b). Det drabbar även andra djurslag och har exempelvis visat sig orsaka nedsatt reproduktionsförmåga (Cassell *et al.*, 2003) samt nedsatt mjölkproduktion (Smith *et al.*, 1998) hos mjölkkor. Hos köttkor har en negativ effekt på bland annat tillväxt bevisats (Burrow, 1993). Inom fårproduktionen har inavel också visat sig leda till bland annat sänkt avvänjningsvikt (Ercanbrack & Knight, 1991).

Inavelsdepression hos hästar

Reproduktionsegenskaper

Kvarbliven efterbörd

Efter fölning bör ett sto kunna driva ut efterbörden, det vill säga fostermembranen, själv inom tre timmar. I genomsnitt tar det endast en timme från det att fölet är fött. Om processen tar längre tid än tre timmar, räknas det som kvarbliven efterbörd (Sevinga *et al.*, 2004a). Sevinga *et al.* (2004a) undersökte knappt 500 normala fölningar hos 436 ston av rasen frieserhäst under två års tid för att bland annat beräkna incidensen av kvarbliven efterbörd i rasen, vilken visade sig vara 53,9%. De kunde också se att av de ston som drabbats av kvarbliven efterbörd vid en fölning, drabbades en klar majoritet igen vid nästa dräktighet (82%). Studiens resultat pekar på att frieserhästar har högre incidens av kvarbliven efterbörd, jämfört med andra raser (Sevinga *et al.*, 2004a).

I en studie av Sevinga *et al.* (2004b) undersöktes kopplingen mellan inavel och kvarbliven efterbörd hos frieserhästarna vidare, genom att analysera härstammingsdata från alla individer i rasen mellan åren 1879–2000. När arbetshästar i allt större grad byttes ut mot maskiner inom jordbruket i början av 1900-talet sjönk frieserhästpopulationen markant i antal och efter en andra flaskhals under 1960-talet fanns endast 1000 hästar av rasen. Från denna population härstammar dagens ca 30 000 frieserhästar (Sevinga *et al.*, 2004b). Föl födda åren 1999 och 2000 visade i genomsnitt högre inavelskoefficienter (15,6% respektive 15,7%) än vid parningar av två halvsyskon. Sevinga *et al.* (2004b) kunde också se att inavelskoefficienten ökat som mest

mellan år 1940–1979. Sedan dess har den fortsatt stiga, men inte lika drastiskt. Mellan åren 1979–2000 steg inavelsgraden i populationen med 1,9% per generation och under samma tidsperiod bestod den effektiva populationsstorleken av bara 27 individer. Sevinga *et al.* (2004b) beräknade att om de avelshingstar som faktiskt användes under denna period hade utnyttjats i lika stor grad, hade ökningen av inavelsgraden per generation kunnat sänkas till 1%. De såg även att 50% av populationens föl var avkommor till endast tio av 52 avelshingstar. Studien kunde påvisa samband mellan hög incidens av kvarbliven efterbörd och fölets inavelskoefficient, vilket därmed visar att inaveln påverkat den höga incidensen hos frieserpopulationen (Sevinga *et al.*, 2004b).

Kvarbliven efterbörd kan bland annat leda till fång och sepsis, och i värsta fall även till döden (Provencher *et al.*, 1988). Tidigare forskning har pekat på att kvarbliven efterbörd påverkar stons fertilitet negativt (Belz & Glatzel, 1995; Glatzel & Belz, 1995) men en annan studie visar att frieserstonas reproduktionsförmåga inte påverkas av att ha drabbats av kvarbliven efterbörd under föregående dräktighet (Sevinga *et al.*, 2002).

Nedsatt spermakvalitet

van Eldik *et al.* (2006) undersökte spermakvaliteten hos 285 shetlandsponnyer i åldern tre till sju år, där 85% av de hingstar som ingick i studien var tre år gamla. Två ejakulat från varje hingst undersöktes och spermakvaliteten analyserades genom att mäta ejakulatens volym, spermakoncentration, andelen spermier med normal morfologi, andelen levande spermier, andelen rörliga spermier samt det totala antalet rörliga och normala spermier. Varje hingsts inavelskoefficient beräknades baserat på dess stamtavla under sex generationer. Hingstarna delades sedan in i sex grupper baserat på deras inavelskoefficient, för att på så sätt kunna undersöka inavelgradens påverkan på spermakvaliteten. Majoriteten av individerna i studien hade förhållandevis låga inavelskoefficienter (i medeltal 3% med standardavvikelsen 4,6%), men hos 44 hingstar översteg värdet 8% och av dessa hade 19 hingstar en inavelskoefficient över 12%. Den högsta beräknade inavelskoefficienten var nära 25%. Studien kunde visa att inavel starkt påverkade shetlandspionnyhingstarnas spermakvalitet negativt på flera sätt, och att effekterna var större ju högre inavelskoefficient hingstarna hade. Trots att ejakulatvolymen steg i takt med stigande inavelsgrad, så sjönk så väl andelen spermier med normal morfologi som andelen rörliga spermier med stigande inavelskoefficient. Detta ledde i sin tur till att det totala antalet rörliga och normalt formade spermier också sjönk vid högre inavelsgrad. Analyserna av sperman visade att andelen normala spermier sjönk på grund av att andelen spermier med missbildningar i spermiehuvudet ökade. van Eldik *et al.* (2006) undersökte även arvbarheter för de olika parametrarna de använt för att mäta spermakvaliteten, däribland andelen rörliga spermier. De såg att arvbarheterna för vissa av parametrarna var tillräckligt höga för att kunna visa att förbättring av dessa parametrar, och därmed av spermakvaliteten, skulle kunna vara möjlig via selektion för dessa egenskaper. Exempelvis skattades arvbarheten för andel rörliga spermier till 0,46 och för spermakoncentration till 0,24 (van Eldik *et al.*, 2006).

Av de frieserhingstar som testas för sin lämplighet som avelshingstar väljs drygt hälften bort på grund av försämrade spermakvalitet (Ducro *et al.*, 2011). I en studie av Ducro *et al.* (2011)

undersöktes därför om inavelsgraden i rasen påverkat spermakvaliteten, och arvbarheter för spermaegenskaper skattades. Omkring 1 150 hingstar i åldern 24–47 månader ingick i studien. Egenskaper så som spermakoncentration, andelen rörliga spermier, andel morfologiskt normala spermier samt andel spermier med någon form av missbildning registrerades. Arvbarheterna varierade mellan egenskaper; för det totala antalet morfologiskt normala och rörliga spermier skattades arvbarheten till 0,29, för spermakoncentration till 0,21, för andel rörliga spermier till 0,27 och för andelen morfologiskt normala spermier till 0,52. Studiens analyser visade även att det fanns en positiv genetisk korrelation mellan spermakoncentration samt ejakulatvolym och rörlighet (Ducro *et al.*, 2011). Inavelskoefficienten varierade mellan 11%–22% och var i genomsnitt 15,58% bland de hingstar som ingick i studien. Ducro *et al.* (2011) kunde inte visa att inavel hos frieserhingstarna haft en statistisk signifikant negativ inverkan på spermakvaliteten.

Sorraiaponnyen är en portugisisk hästras och tros vara förfader till flera varmbloodsraser (Pinheiro *et al.*, 2013). Idag består populationen av runt 300 individer, varav färre än 100 är avelsston. FAO har därför gett rasen riskstatusen ”critical maintained” (Pinheiro *et al.*, 2013) (på svenska: ”kritisk – bevarad”), vilket kräver att avelsprogrammet ska vara bevarandeariktat (Kjällerström *et al.*, 2015). Pinheiro *et al.* (2013) studerade härstammingsinformationen i sorraiaponnyernas stambok från år 1937 till 2006 och det effektiva grundarantalet visade sig endast vara 7,46 individer, vilket pekar på att genetisk variation i rasen gått förlorad på grund av detta (Pinheiro *et al.*, 2013). Samma studie visade att den genomsnittliga inavelskoefficienten i populationen var 36,9%. De såg även att alla föl födda efter år 1960 var inavlade, vilket bland annat kan förklaras av att inget nytt genetiskt material införts. Deras resultat pekade dock på att trots att inavelskoefficienten stigit sedan tidigt 1940-tal, så har den sedan kring år 2000 stabiliserats och under vissa år även minskat, tack vare att avelsarbetet på senare tid haft sänkt inavelskoefficient som mål. Inavelsökningen per generation var, trots detta, hög (4,90%) (Pinheiro *et al.*, 2013). I en studie av Kjällerström *et al.* (2015) där alla individer i rasens stambok mellan åren 1937 till 2010 (totalt 749 individer) ingick beräknades rasens inavelsgrad till i genomsnitt 38%. De såg också att hos alla föl födda år 2012 var den genomsnittliga inavelskoefficienten 42%. Inavelns påverkan på fertiliteten hos ston och hingstar inom populationen undersöktes också i studien av Kjällerström *et al.* (2015) genom att analysera data från två stuterier från år 1980–2010. För både ston och hingstar påverkades fertiliteten negativt av inaveln. Resultatet var dock endast signifikant för stona, där analysen visade att fertiliteten (i den här studien beräknat som det antal föl som stoet producerat i relation till antalet år hon använts i avelsarbetet) sjönk med 0,8% för varje procentenhet inavelsgraden steg (Kjällerström *et al.*, 2015).

Vid en studie av sorraiaponnyernas spermakvalitet samt dess lämplighet för förvaring (Gamboa *et al.*, 2009) undersöktes flera parametrar för att utvärdera sperman, däribland andel rörliga spermier och spermakoncentration i ejakulaten samt kvaliteten efter 24 timmar utspätt i lösning vid 4°C. Totalt undersöktes 113 ejakulat från fyra sorraiahingstar. I samma studie ingick även 152 lusitanohingstar. Analyserna kunde visa att sperma från sorraiahingstar var av sämre kvalitet än sperman från lusitanohingstarna, gällande bland annat morfologi och rörlighet. Den klarade heller inte förvaring lika bra; i genomsnitt var endast 11,79% av sperman rörlig i

proverna från sorraiahingstarna efter förvaringen, jämfört med 31,52% i proverna från lusitanohingstarna (Gamboa *et al.*, 2009). Gamboa *et al.* (2009) jämförde sina resultat för bland annat spermakonzentration och andel rörliga spermier med resultat från tidigare studier på andra raser och sorraiaponnyer visade sig ha sämre spermakvalitet än flera andra hästraser, exempelvis arabhästar och fullblod. Det fanns dock variation i spermakvaliteten hingstarna emellan. Gamboa *et al.* (2009) antog att den försämrade spermakvaliteten samt förvaringsförmågan skulle kunna bero på rasens höga inavel men undersökte inte detta i sin studie.

Kastningar och livskraft hos föl

I studien av Kjöllersström *et al.* (2015) på sorraiaponnyer studerades alla fölningar från år 1937 och för att mäta avkommans livskraft registrerades kastningar, dödfödslar samt död inom 30 dagar och inom sex månader. Resultaten av denna analys visade att 8% av fölningarna inte resulterade i livskraftiga föl; kastningar och dödfödslar representerade 2%, 2% av fölen dog inom 30 dagar och 4% inom sex månader. Viss tendens fanns också till en koppling mellan högre inavelskoefficient hos fölen och dödfödelse samt död innan sex månaders ålder (Kjöllersström *et al.*, 2015). Hos przewalskihästen (*Equus ferus przewalskii*) finns liknande resultat för kastningar (2%) (Monfort *et al.*, 1994). I dagsläget finns knappt 2 000 individer av rasen och den klassas som "hotad" i IUCNs, alltså Internationella naturvårdsunionens, Red List (IUCN Red List, 2019),

För att undersöka inavelns påverkan på reproduktionsförmågan hos norska kallblodstravare analyserade Klemetsdal & Johnson (1989) andelen registrerade föl samt hur ofta kastningar inträffade tidigt i dräktigheten. I studien ingick knappt 42 000 hästar ur stamboken födda innan år 1984 och drygt 5 500 parningar under tre års tid. Eventuella föl från de registrerade parningarna beräknades ha en genomsnittlig inavelskoefficient på 5,7%. Stonas och hingstarnas inavelskoefficienter beräknades vara 4,3% respektive 3,9%. Andelen registrerade föl av antalet betäckningar visade sig vara 61,6% och påverkades inte signifikant av avelsdjurens inavelsgrad. Andelen kastningar tidigt i dräktigheter, alltså senast i femte månaden, uppgick till 9% och påverkades negativt av stoets inavelskoefficient. Förekomsten av tidig kastning steg med 1,27% då stoets inavels-koefficient steg med en procentenhet (Klemetsdal & Johnson, 1989).

Nedsatt prestationsförmåga

I en studie av Klemetsdal (1998) undersöktes 7 897 norska kallblodstravare för att se hur inavel påverkade hästarnas prestationsförmåga. Alla hästar som ingick i studien hade känd stamtavla fem generationer tillbaka och med hjälp av detta kunde varje individs inavelskoefficient beräknas. De delades in i fyra åldersgrupper och för att kunna mäta prestationsförmågan ingick hästarnas totala insamlade prissumma. Undersökningen visade att inavelsdepressionen bland norska kallblodstravare haft en negativ inverkan på hästarnas prestation. Klemetsdal (1998) kunde också visa att den negativa effekten varierade beroende på inavelsgrad; ju högre inavelsgrad, desto större påverkan på prestationsförmågan. Undersökningen skattade att inavelskoefficienten i medeltal i rasen var 7,5%. Det innebär att en individ med högre inavelskoefficient riskerar att prestera sämre än en häst med lägre inavelskoefficient i samma åldersgrupp (Klemetsdal, 1998).

Todd *et al.* (2018) studerade omkring 136 000 australiensiska fullblodshästar som startat i australiensiska galopptävlingar under åren 2000–2011, för att bland annat undersöka huruvida inavelsdepression i rasen påverkat hästarnas prestationsförmåga. Varje individs stamtavla daterades tillbaka till rasens grundare och inavelsgraden för varje häst kunde på så sätt beräknas och tas med i analysen. Fem faktorer användes för att mäta prestationsförmågan, däribland den totala mängden vinstpengar och karriärlängd. Studien visade ett starkt negativt samband mellan inavelskoefficienten och prestationsförmågan. Todd *et al.* (2018) beräknade att rasens inavelskoefficient i medeltal var 13,9%, till följd av inavel under flera generationer. De såg också att koefficienten stigit i förhållandevis jämn takt sedan 1800-talet. Under samma tidsperiod har loppen, och därmed även selektionen, förändrats. På 1800-talet kunde hästarna exempelvis starta flera gånger samma dag och löpsträckan var också längre då än vad den är idag. Todd *et al.* (2018) menade att den stigande inavelskoefficienten bland de australiensiska fullbloden pekade på att trots en selektionsförändring, så har inte inaveln minskat eller ökningen bromsats in under denna tid, vilket då skulle kunna förklara varför rasen fortsätter lida av inavelsdepression.

Todd *et al.* (2018) kunde även se att över 80% av allelerna i populationens arvs massa som var IBD, alltså ”identical by decent”, kom från tio förfäder och att 20% av IBD-allelerna kom från endast en individ. De tio hingstarna var framgångsrika både på tävlingar och inom avel (en av dessa var en av de tre hingstar som användes för att grunda den australiensiska fullblodsrasen på 1700-talet), men flera av dem var också närbesläktade. Studien visade att inavelsdepression påverkade hästarnas prestationsförmåga, men på olika sätt. Todd *et al.* (2018) såg exempelvis att prestationsförmågan hos hästar vars inavel kunde spåras tillbaka till fyra av de tio hingstarna, påverkades signifikant, men annorlunda beroende på hingst. Ättlingar till en av dessa fyra hingstar visade sig prestera bättre än andra; bland annat sprang de totalt in större mängd vinstpengar och hade längre karriärer. Jämfört med individer med annan härkomst men liknande inavelsgrad, uppvisade dessa hästar mindre tecken på inavelsdepression. Prestationsförmågan hos ättlingar till tre av de tio hingstarna påverkades istället negativt av inaveln. Todd *et al.* (2018) menade att detta skulle kunna bero på att dessa hingstar, trots deras egna tävlingsframgångar, kan ha burit på skadliga alleler. En av dem ska ha haft störningar i både kroppsform och temperament, medan modern respektive farfadern till övriga två hingstar led av medfödda eller ärftliga åkommor som hade negativ påverkan på prestationen (Todd *et al.*, 2018).

Exteriöregenskaper

Drygt 12 000 hästar av rasen haflinger ingick i en studie av Gandini *et al.* (1992) där släktskap samt inavel studerades. Resultaten visade att inavelsgraden i populationen stigit under 1900-talet, från 1,21% till 6,59%, vilket motsvarar en inavelsökning per generation på 0,9%. I studien analyserades även inavelns påverkan på hästarnas exteriör, bland annat genom att mäta mankhöjden och bröstorgens omfång på drygt 4 700 hästar. Resultaten visade att dessa minskade med 1,1 cm respektive 2,9 cm då inavelskoefficienten steg med 10% (Gandini *et al.*, 1992).

Curik *et al.* (2003) undersökte 360 avelsston av rasen lipizzaner för att undersöka huruvida inavel i rasen haft någon inverkan på exteriöregenskaper. De beräknade bland annat stons inavelskoefficienter och registrerade 27 olika kroppsmått, däribland nacklängd, mankhöjd, bröstomfång samt längden av olika delar av benen. Inavelsgraden beräknades vara 10,3%. Av de 27 undersökta kroppsmåtten visade sig inavel endast ha påverkat längden av kotorna i bakbenen. Studien visade att bakkotorna blev 3,5% längre jämfört med den genomsnittliga längden när inaveln steg med 10% (Curik *et al.*, 2003).

I en liknande studie av Vostrý *et al.* (2011a) undersöktes hur inavelsdepression påverkat exteriöregenskaper – så som mankhöjd, bröstomkrets samt steglängd – på runt 1 700 hästar från tre tjeckiska kallblodsraser. Inavelskoefficienter för individerna beräknades i en tidigare studie av Vostrý *et al.* (2011b) och visade sig vara under 6,25% för knappt 94% av hästarna. I genomsnitt var inavelsgraden för de tre raserna mellan 1,5-3,6% (Vostrý *et al.*, 2011b). Studien av Vostrý *et al.* (2011a) visade att de undersökta exteriöregenskaperna inte påverkats statistiskt signifikant av inavelsdepression.

Runt 700 arabiska fullblodsston födda mellan åren 1936–1993 undersöktes i en studie av Sierszchulski *et al.* (2005), som analyserade inavelsgradens inverkan på olika exteriöregenskaper, däribland bröstorgans omkrets och mankhöjden. Det genomsnittliga inavelskoefficienten visade sig vara 0,88%. Koefficienten översteg 12% hos endast nio ston. Studiens resultat visade att inavelsgraden i rasen inte haft någon negativ påverkan på exteriöregenskaper (Sierszchulski *et al.*, 2005).

Diskussion

Studierna visar att inavel haft en negativ inverkan på flera olika hästraser, och att dessa raser också lider av inavelsdepression. Samtidigt visar resultaten också att raserna drabbats vid olika inavelsgrad och dessutom på olika sätt. Av studierna som nämnts i det här arbetet där inavel påvisats ha negativ inverkan på någon egenskap så uppmätte van Eldik *et al.* (2006) den lägsta inavelsgraden; bland de undersökta shetlandsponnyerna var den genomsnittliga inavelskoefficienten endast 3%. Högst inavelskoefficient uppmättes av Kjällerström *et al.* (2015) för populationen av sorraiponnyer; 38%. Dessutom visade resultaten i deras studie att föl födda år 2012 hade ännu högre inavelsgrad (42%) (Kjällerström *et al.*, 2018). Inavelgraden från övriga studier där inavelsdepression bevisats varierade överlag mellan 7–16% (Gandini *et al.*, 1992; Klemetsdal, 1998; Todd *et al.*, 2018; Sevinga *et al.*, 2004b; Curik *et al.*, 2003). Trots att studierna visar att de undersökta raserna lider av inavelsdepression är det svårt att ange ett gränsvärde där inaveln är tillräckligt hög för att leda till inavelsdepression. Bland de omnämnda studierna har de skattade inavelsgraderna varierat mycket. Dessutom har de varit såväl något lägre än den rekommenderade gränsen för en individs inavelskoefficient, vilken är 6,25% (Ryan, 2018), och långt över den. Resultaten av studierna verkar dock antyda att när inavelsgraden överstiger 6,25% löper en population större risk för att inaveln ska leda till att någon egenskap eller förmåga försämras. Det verkar också innebära högre risk för att drabbas av inavelsdepression, då flera av rasernas inavelsgrad är högre än 6,25%. För att få mer kunskap

om hur olika nivåer av inavelsgrad påverkar risken för att drabbas av inavelsdepression skulle en större studie av inavelsgrad, -depression och hälsoproblem som uppkommit till följd av inavel behövas. Det vore också fördelaktigt att undersöka raser där inavelsdepression visats, med nyare metoder än härstamnings-information, som hittills använts. Genom att beräkna släktskapet mellan individer i en ras med hjälp av SNP-markörer fås mer exakta värden på släktskap (Oldenbroek & van der Waaij, 2015), vilket i sin tur kan användas för att studera inavelsgraden i populationerna med större noggrannhet. Detta skulle dock vara mer kostsamt, men är en framtidsmöjlighet. Det vore också fördelaktigt att undersöka varför inavelsdepression och dess inverkan på en egenskap kan påvisas vid en viss inavelsgrad hos en hästras, samtidigt som samma egenskap inte har visats påverkas av inavel i en annan hästras.

FAO anger att inavelsökningen per generation i en population inte bör vara högre än 1% (FAO, u.å.), men trots denna rekommendation visar studier att inaveln både hos frieserhästar och sorraiaponnyer stiger med 1,9% (Sevinga *et al.*, 2004b) respektive 4,9% (Pinheiro *et al.*, 2013) per generation. Sevinga *et al.* (2004b) såg dessutom att om avelshingstarna av rasen frieserhäst under åren 1979–2000 hade använts lika mycket i avelsarbetet hade inavelsökningen per generation kunnat sänkas till 1%, det vill säga nästan halverats och dessutom nått till FAO:s gräns. Denna gräns är satt för att minska risken att den genetiska diversiteten går förlorad (FAO, u.å.), vilket därmed innebär att frieserpopulationen förlorat genetisk diversitet ”i onödan”, då det fanns tillräckligt med avelshingstar i populationen för att inte överskrida FAO:s gräns. Av sorraiaponnyerna finns knappt 300 individer globalt och dessutom är alla individer sedan 1960 inavlade (Pinheiro *et al.*, 2013). Att inavelsökningen per generation i den här rasen är så hög (4,9% enligt studien av Pinheiro *et al.* (2013)) är därför förståeligt. Resultaten av Pinheiro *et al.* (2013) visar dock att inavelskoefficienten i hos sorraiaponnyer inte stigit lika drastiskt sedan år 2000. Det är således ett tecken på att det är möjligt att bromsa inavelsökningen i populationen med ett välplanerat avelsarbete där hingstens och stoets släktskap tas i beaktning. Det är dock värt att notera att Kjöllström *et al.* (2015) beräknade att den genomsnittliga inavelskoefficienten i populationen av sorraiaponnyer var 38%, alltså högre än resultatet från Pinheiro *et al.* (2013), och att inavelskoefficienten hos föl födda år 2012 uppgick till 42%. Det visar alltså att inaveln i populationen fortsätter stiga och att det fortfarande krävs förbättring av avelsarbetet för att inte förlora mer genetisk diversitet. För att undvika att attraktiva avelshingstar används i för stor utsträckning i en population – och därmed blir genetiskt överrepresterade och riskerar leda till förlorad genetisk diversitet – skulle kanske en gräns behöva införas för antalet föl dessa avelshingstar kan få.

Genom att lägga större vikt vid släktskap i avelsarbetet och fokusera på att undvika att para individer som är alltför närbesläktade kan inavelsökningen bromsas. I en population som redan har en så pass hög inavelsgrad som sorraiaponnyerna är detta särskilt viktigt, speciellt eftersom det är en ras som avlas i bevarandesyfte. I mindre populationer, så som sorraiaponnypopulationen, är valet av avelsdjur begränsat till ett mycket mindre antal individer, jämfört med större populationer, så som övriga raser omnämnda i det här arbetet. Alltför många krav kan därför inte ställas när valet av avelsdjur ska göras, då detta skulle minska antalet möjliga individer ännu mer och då istället fortsätta bidra till att den genetiska diversiteten minskar och att inavelsgraden i sin tur stiger. Detta gäller inte bara för sorraiaponnypopulationen, utan även

för övriga numeriskt små hästraser. Samtidigt är det viktigt att inte sprida försämrade egenskaper vidare i populationen – särskilt inte reproduktionsegenskaper – då detta istället försvårar avelsarbetet i framtiden.

Att korsa in nytt genetiskt material i en population kan öka den genetiska diversiteten, men i en ras som sorraiaponnyerna är det svårt, då det inte längre finns ”nya” och obesläktade avelsdjur inom rasen att använda sig av. Det finns dock subpopulationer på olika platser i Europa och i exempelvis Brasilien (Pinheiro *et al.*, 2013), vilket öppnar upp för möjligheten att utbyta avelsdjur mellan dessa subpopulationer. Det genetiska materialet inom en sådan subpopulation är antagligen mer likt, än mellan dessa populationer. Om avelsdjur då kan utbytas mellan populationerna skulle det kunna bidra till en fortsatt inbromsning av inavelsökningen i rasen. En utmaning med detta skulle dock kunna vara avståndet mellan populationerna. Inom Europa är transportsträckorna och -tiderna för eventuella spermadoser förhållandevis korta, men transporten till och från utomeuropeiska länder är mer tidskrävande. Utöver detta är dessutom spermakvaliteten inom sorraiaponnyerna sämre än hos många andra raser och vid förvaring av sperman försämras dess kvalitet ännu mer, vilket Gamboa *et al.* (2009) kunde visa i sin studie. Kjöllersström *et al.* (2015) såg också att sorraiastonas fertilitet försämrats på grund av inaveln. Det skulle därför kunna finnas en förhöjd risk att den försämrade spermakvaliteten och den låga lämpligheten för förvaring, i kombination med lägre fertilitet hos stoet, skulle kunna leda till att inseminering med sådan sperma inte skulle leda till dräktighet. Inom Europa skulle detta kunna lösas genom att istället transportera avelsdjuren mellan subpopulationerna, för att undvika att behöva förvara sperman. Detta skulle dock kunna innebära en smittorisk, vilket i sin tur kan ha stora negativa påföljder. Gamboa *et al.* (2009) såg också att spermakvaliteten varierade mellan sorraiahingstarna, och de antog att den försämrade kvaliteten orsakats av inavel. Det visar att det också är viktigt att ta denna parameter i beaktning när hingstar väljs ut till avel. En hingst med sämre spermakvalitet skulle alltså kunna vara mer påverkad av inaveln och för att undvika risken att sprida denna egenskap till kommande generationer kan dessa hingstar med fördel väljas bort. Då försämrade fertilitet hos stona kan kopplas till högre inavelsgrad (Kjöllersström *et al.*, 2015) bör ston med låg fertilitet väljas bort för aveln av samma anledning. Om en hingst med försämrade spermakvalitet paras med ett sto med sänkt fertilitet löper denna parning större risk att misslyckas. Arvbarheter för reproduktionsegenskaper skulle med fördel kunna beräknas för att undersöka möjligheten för att skatta avelindex för dessa egenskaper, för att på sikt kunna förbättra egenskaperna.

Resultaten från studien av Ducro *et al.* (2011) på frieserhingstars spermakvalitet står i kontrast med motsvarande studie av van Eldik *et al.* (2006). Den genomsnittliga inavelsgraden bland de undersökta frieserhingstarna var högre än det genomsnittliga värdet van Eldik *et al.* (2006) beräknade (15,58% jämfört med 3%). Dessutom visade sig spermakvaliteten vara sämre bland frieserhingstarna jämfört med shetlandspionnyerna, då de hade högre andel missbildningar på spermahuvuden, lägre spermakoncentration och lägre andel rörlig sperma. Trots dessa resultat – högre inavelsgrad och sämre kvalitet – kunde problemen inte bevisas bero på inavel (Ducro *et al.*, 2011). van Eldik *et al.* (2006) kunde dock bevisa att den försämrade spermakvaliteten hos shetlandspionnyer faktiskt berodde på inavel, trots att den genomsnittliga inavelsgraden i rasen visade sig vara låg. Variationen av inavelskoefficienter i den studien var större än den i

studien av Ducro *et al.* (2011), vilket kan förklara denna slutsats. Både van Eldik *et al.* (2006) och Ducro *et al.* (2011) skattade arvbarheter för flera spermaegenskaper och fann att de överlag var medelhöga. Skattningarna av arvbarheten för rörlig sperma skiljde sig mycket åt; 0,46 (van Eldik *et al.*, 2006) jämfört med 0,27 (Ducro *et al.*, 2011). Skattningen gjord av van Eldik *et al.* (2006) hade en större osäkerhet, troligtvis eftersom de undersökte mycket färre hingstar än vad Ducro *et al.* (2011) gjorde och därför kan arvbarheten skattad av Ducro *et al.* (2011) ses som mer statistiskt säkerställd. Arvbarheterna pekar på att egenskaperna går att förbättra om de tas i beaktning vid selektion. van Eldik *et al.* (2006) beskrev i sin artikel att stoägare till shetlandspionyer oftast inte väljer hingstar baserat på deras stamtavla, utan att de istället väljer bland hingstar som finns i närheten. De ser även till hingstarnas pälsfärg samt mankhöjd, vilket begränsar valmöjligheterna markant. Skulle hingstarna i denna begränsade grupp redan ha försämrad kvalitet på sin sperma riskerar parningarna leda till att problemen sprids vidare, åtminstone bland den lokala gruppen shetlandspionyer. Om dessa individer sedan flyttar till andra orter och används i avel även där, riskerar då försämringen spridas vidare till ”nya” platser, speciellt med tanke på att vissa spermaegenskaper har medelhöga arvbarheter. För att vidare undvika att sänkt spermakvalitet sprider sig i rasen behöver fler uppfödare informeras om kopplingen mellan inavel och kvalitetsförsämringen samt om arvbarheterna, för att de ska kunna ta mer välgrundade beslut när de väljer ut vilka individer som ska paras. Om fler har tillgång till den här informationen kan spridningen av kvalitetsförsämringen bromsas.

Den höga incidensen av kvarbliven efterbörd hos frieserhästar har visats vara orsakad av inavel i rasen (Sevinga *et al.*, 2004b). Över hälften av populationens ston drabbas och av de som drabbats en gång ökar risken att drabbas igen vid nästa dräktighet (Sevinga *et al.*, 2004a). Fölningarna blir mer riskfyllda, vilket ur ett djurvälståndsperspektiv är negativt, då tillståndet kan försämrats så mycket att stoet riskerar att dö. Tillståndet utsätter alltså stoets kropp för ännu mer stress vid fölning, än vad en ”normal” förlossning gör. Uppfödare behöver få tillgång till denna information i större grad, då detta borde vara ett tillräckligt stort incitament för att undvika parningar av besläktade individer, eftersom forskningen bevisat en korrelation mellan hög inavelsgrad och kvarbliven efterbörd. Fölningprocessen blir mer utdragen vid kvarbliven efterbörd och om veterinär behöver tillkallas blir den även mer kostsam, vilket också är ett argument till uppfödarna för att de ska undvika parning av närbesläktade individer. Hos norska kallblodstravare kan kastningar tidigt i dräktigheten också kopplas till hög inavelsgrad (Klemetsdal & Johnson, 1989). Detta visar alltså att även stons fertilitetsegenskaper kan påverkas negativt av inavelsdepression. Kjällerström *et al.* (2015) studerade livskraften hos sorraiaponnyfölar och kunde då se viss tendens till en koppling mellan högre inavelskoefficient hos fölen och både dödfödelse samt död inom sex månader. Det visar att också fölen kan påverkas negativt av högre inavelsgrad och inavelsdepression. Ur djurvälståndssynpunkt är även kastningar och försämrad livskraft hos föl negativt, vilket också borde motivera uppfödare till att undvika parningar som leder till förhöjd inavelsgrad.

Huruvida inavel och inavelsdepression påverkar exteriöregenskaper hos hästar varierar. Gandini *et al.* (1992) visade att mankhöjd och bröstomfång hos haflingerhästar minskat till följd av inavel, medan Sierszchulski *et al.* (2005) inte kunde hitta någon sådan exteriörförsämring hos arabiska fullblodsston. Det senare resultatet skulle kunna bero på att den beräknade

inavelsgraden var låg (0,88%) (Sierszchulski *et al.*, 2005), och dessutom mycket lägre än den bland haflingerhästar (6,59%) (Gandini *et al.*, 1992). Inavelsökningen per generation hos haflingerhästar beräknades vara 0,9%, och alltså nästan uppnå den av FAO rekommenderade gränsen på 1%. Inte heller bland tjeckiska kallblod kunde Vostrý *et al.* (2011a) bevisa att inavel haft någon tydlig negativ effekt på exteriöregenskaper. I denna studie beräknades inavelsgraden vara låg (i genomsnitt översteg den inte 3,6%). Curik *et al.* (2003) kunde däremot påvisa ett samband mellan inavel och längre bakkotor hos lipizzanerhästar. Inavelsgraden var högre än i ovan nämnda studier om exteriöregenskaper; 10,3%. Det verkar alltså finnas en koppling mellan högre inavelsgrad och större risk för att exteriöregenskaper ska påverkas negativt. Enligt studierna av Klemetsdal (1998) och Todd *et al.* (2018) är högre inavelsgrad även korrelerad med försämrad prestationsförmåga, iallafall för de undersökta raserna. Studierna använde exempelvis den totala insamlade prissumman för varje häst för att mäta deras prestationsförmåga. Resultaten pekar alltså på att hästar med högre inavelsgrad riskerar vinna mindre summor pengar, jämfört med hästar som har lägre inavelsgrad. Detta borde vara ett gott incitament för uppfödare att undvika parning av individer som är närbesläktade. Todd *et al.* (2018) såg visserligen att inavel påverkat hästarna på olika sätt; ättlingar vars inavel kunde spåras tillbaka till en viss förfäder uppvisade mindre tecken på inavelsdepression och dessutom bättre prestation, men för ättlingar till andra förfäder kunde försämrad prestation bevisas, vilket skulle kunna bero på att dessa förfäder kan ha burit på skadliga alleler från tidigare generationer. För att undvika att prestationsförsämringen sprids vidare bland de australiensiska fullbloden skulle exempelvis obesläktade hästar från andra länder kunna tas in i avelsarbetet.

Det finns studier som pekar på att högre inavelsgrad inte nödvändigtvis kan kopplas till en försämrad egenskap, men risken att exempelvis reproduktions- eller prestationsförmågor ska påverkas är större vid högre inavelsgrad. Det som resultaten från studierna i det här arbetet verkar kunna visa är att risken för att inavelsdepression ska inträffa är högre bland de raser där inavelsökningen per generation närmar sig eller överstiger FAO:s rekommenderade gräns (1%). Detta är också något som behöver undersökas vidare i en mer omfattande studie, men resultaten verkar peka på att gränsen är viktig att vara vaksam på vid avelsarbete, för att minimera risken att en ras drabbas.

Slutsats

Inavelsdepression har en negativ påverkan på flera olika egenskaper hos hästar, exempelvis olika reproduktionsegenskaper samt prestationsförmågan. Det är fortfarande oklart vid vilken inavelsgrad som inavelsdepression inträffar. Bland de hästraser som redan lider av inavelsdepression är det viktigt det vid avelsarbetet läggs mer fokus på fler egenskaper än endast prestation och exteriör, samt på att bromsa inavelsökningen.

Referenslista

- Belz, J.P. & Glatzel, P.S. (1995). Fertility in mares after an disturbed as well as an undisturbed puerperium. Significance of histological and cytological examinations of the uterus. *Tierärztliche Praxis*, vol. 23 (3), ss. 267–272.
- Burrow, H.M. (1993). The effects of inbreeding in beef cattle. *Anim. Breed. Abstr.*, vol. 61 (11), ss. 737–751.
- Cassell, B.G., Adamec, V. & Pearson, R.E. (2003). Maternal and fetal inbreeding depression for 70-day nonreturn and calving rate in Holsteins and Jerseys. *Journal of Dairy Science*, vol. 86 (9), ss. 2977–2983.
- Curik, I., Zechner, P., Sölkner, J., Achmann, R., Bodo, I., Dovc, P., Kavari, T., Marti, E. & Brem, G. (2003). Inbreeding, Microsatellite Heterozygosity, and Morphological Traits in Lipizzan Horses. *Journal of Heredity*, vol. 94 (2), ss. 125–132. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/esg029>.
- Davies, Z. (2018). *Equine Science*. 3. uppl. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Ducro, B.J., Bovenhuis, H., Stout, T.A.E. & van Arendonk, J.A.M. (2011). Genetic parameters and founder inbreeding depression on semen quality in Friesian horses. *Relevance of test information in horse breeding*. Wageningen: Wageningen University, ss. 97–112.
- Ercanbrack, S.K. & Knight, A.D. (1991). Effects of inbreeding on reproduction and wool production of Rambouillet, Targhee, and Columbia ewes. *Journal of animal science*, vol. 69 (12), ss. 4734–4744.
- FAOSTAT (2019) *Live Animals – Visualize data; Horses, World + (Total), 2017*. Tillgänglig: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QA/visualize> [2019-04-09]
- FAO (u.å.). *Secondary Guidelines for Development of National Farm Animal Genetic Resources Management Plans - Management of small populations at risk*. Tillgänglig: <http://www.fao.org/3/a-w9361e.pdf>
- Gamboa, S., Machado-Faria, M. & Ramalho-Santos, J. (2009). Seminal traits, suitability for semen preservation and fertility in the native Portuguese horse breeds Puro Sangue Lusitano and Sorraia: Implications for stallion classification and assisted reproduction. *Animal Reproduction Science*, vol. 113 (1–4), ss. 102–113.
- Gandini, G.C., Bagnato, A., Miglior, F. & Pagnacco, G. (1992). Inbreeding in the Italian Haflinger horse. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, vol. 109 (1–6), ss. 433–443. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1992.tb00424.x>.
- Glatzel, P. & Belz, J. (1995). Fertility in Mares After Disturbed or Undisturbed Puerperal Periods - Significance of Clinical, Microbiological and Hormonal Examinations. *Berliner Und Munchener Tierärztliche Wochenschrift*, vol. 108 (10), ss. 367–372.
- Hall, S.J.G. (2005). The horse in human society. I: Mills, S.D. och McDonnell, S. (red.) *The Domestic Horse. The Evolution, Development and Management of its Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, ss 23-25.
- IUCN Red List (2019) *Przewalski's Horse*. Tillgänglig: <https://www.iucnredlist.org/species/41763/97204950> [2019-04-29]
- Kjöllnerström, H.J., Gama, L.T. & Oom, M.M. (2015). Impact of inbreeding on fitness-related traits in the highly threatened Sorraia horse breed. *Livestock Science*, vol. 180, ss. 84–89. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.08.001>.
- Klemetsdal, G. (1998). The effect of inbreeding on racing performance in Norwegian cold-blooded trotters. *Genetics Selection Evolution*, vol. 30 (4), ss. 351–366.
- Klemetsdal, G. & Johnson, M. (1989). Effect of inbreeding on fertility in Norwegian trotter. *Livestock Production Science*, vol. 21 (3), ss. 263–272. DOI: <https://doi.org/10.1016/0301->

- 6226(89)90055-9.
- Monfort, S.L., Arthur, N.P. & Wildt, D.E. (1994). Reproduction in the Przewalski's horse. I: Boyd, L. och Houpt, K.A. (red.) *Przewalski's Horse: The History and Biology of an Endangered Species*. Suny Press, New York, USA, ss. 173-194.
- Oldenbroek, K. & van det Waaij, L. (2015). *Textbook Animal Breeding and Genetics for BSc Students*. Wageningen: Center for Genetic Resources The Netherlands and Animal Breeding and Genomics Center. Tillgänglig: [https://wiki.groenkennisnet.nl/display/TAB/\[2019-05-22\]](https://wiki.groenkennisnet.nl/display/TAB/[2019-05-22])
- OSU (2019) *Horses – Listing of Horse Breeds*. Tillgänglig: <http://afs.okstate.edu/breeds/horses/horses-w.html> [2019-04-09]
- Petersen, J.L., Mickelson, J.R., Rendahl, A.K., Valberg, S.J., Andersson, L.S., Axelsson, J., Bailey, E., Bannasch, D., Binns, M.M., Borges, A.S., Brama, P., Machado, A. da C., Capomaccio, S., Cappelli, K., Cothran, E.G., Distl, O., Fox-Clipsham, L., Graves, K.T., Guérin, G., Haase, B., Hasegawa, T., Hemmann, K., Hill, E.W., Leeb, T., Lindgren, G., Lohi, H., Lopes, M.S., McGivney, B.A., Mikko, S., Orr, N., Penedo, M.C.T., Piercy, R.J., Raekallio, M., Rieder, S., Røed, K.H., Swinburne, J., Tozaki, T., Vaudin, M., Wade, C.M. & McCue, M.E. (2013). Genome-Wide Analysis Reveals Selection for Important Traits in Domestic Horse Breeds. *PLOS Genetics*, vol. 9 (1), s. e1003211. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003211>.
- Pierce, B.J. (2017). *Genetics - A Conceptual Approach*. New York: W. H. Freeman and Company.
- Pinheiro, M., Kjoellerstroem, H.J. & Oom, M.M. (2013). Genetic diversity and demographic structure of the endangered Sorraia horse breed assessed through pedigree analysis. *Livestock Science*, vol. 152 (1), ss. 1–10.
- Provencher, R., Threlfall, W.R., Murdick, P.W. & Wearnly, W.K. (1988). Retained fetal membranes in the mare: A retrospective study. *The Canadian Veterinary Journal*, vol. 29 (11), ss. 903–910. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1680927/>. [Accessed 2019-04-20].
- Ryan, C. (2018). *Inbreeding Trends in Pedigree Beef Cattle*. Athlone: Irish Cattle Breeding Federation. Tillgänglig: <https://www.icbf.com/wp/wp-content/uploads/2018/12/Inbreeding-trends.pdf>
- Sevinga, M., Barkema, H.W., Stryhn, H. & Hesselink, J.W. (2004a). Retained placenta in Friesian mares: incidence, and potential risk factors with special emphasis on gestational length. *Theriogenology*, vol. 61 (5), ss. 851–859.
- Sevinga, M., Hesselink, J.W. & Barkema, H.W. (2002). Reproductive performance of Friesian mares after retained placenta and manual removal of the placenta. *Theriogenology*, vol. 57 (2), ss. 923–930.
- Sevinga, M., Vrijenhoek, T., Hesselink, J.W., Barkema, H.W. & Groen, A.F. (2004b). Effect of inbreeding on the incidence of retained placenta in Friesian horses. *Journal of Animal Science*, vol. 82 (4), ss. 982–986. DOI: <https://doi.org/10.1093/ansci/82.4.982>.
- Sierszchulski, J., Helak, M., Wolc, A., Szwaczkowski, T. & Schlote, W. (2005). Inbreeding rate and its effect on three body conformation traits in Arab mares. s. 10.
- Smith, L.A., Cassell, B.G. & Pearson, R.E. (1998). The Effects of Inbreeding on the Lifetime Performance of Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, vol. 81 (10), ss. 2729–2737.
- Todd, E.T., Ho, S.Y.W., Thomson, P.C., Ang, R.A., Velie, B.D. & Hamilton, N.A. (2018). Founder-specific inbreeding depression affects racing performance in Thoroughbred horses. *Scientific Reports*, vol. 8, s. 6167.
- Van Eldik, P., Van Der Waaij, E.H., Ducro, B., Kooper, A.W., Stout, T.A.E. & Colenbrander, B. (2006). Possible negative effects of inbreeding on semen quality in Shetland pony

- stallions. *Theriogenology*, vol. 65 (6), ss. 1159–1170.
- Vostrý, L., Čapková, Z., Příbyl, J., Hofmanová, B., Vydrová, H.V. & Mach, K. (2011b). Population structure of Czech cold-blooded breeds of horses. *Archives Animal Breeding*, vol. 54 (1), ss. 1–9.
- Vostrý, L., Čapková, Z., Příbyl, J. & Mach, K. (2011a). Analysis of Czech cold-blooded horses: Genetic parameters, breeding value and the influence of inbreeding depression on linear description of conformation and type characters. *Czech Journal of Animal Science*, vol. 56 (5), ss. 217–230.