

## 우리나라 Holstein 젖소의 유효집단크기 조사 연구

원정일<sup>1</sup> · 김시동<sup>1</sup> · 조광현<sup>1</sup> · 민홍립<sup>2</sup> · 구양모<sup>3</sup> · 윤호백<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>농촌진흥청 국립축산과학원, <sup>2</sup>농협중앙회 젖소개량사업소, <sup>3</sup>한국종축개량협회

### Study on Effective Population Size of Holstein Population in Korea

Won Jeong-il<sup>1</sup>, Kim Si-dong<sup>1</sup>, Cho Kwang-hyun<sup>1</sup>, Min Hong-lip<sup>2</sup>, Koo Yang-mo<sup>3</sup> and Yoon Ho-baek<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>National Institute of Animal Science, R.D.A., San 9 Eoryong-ri, Seonghwan-eup, Cheonan-si, Chungnam, 330-801, Rep. of Korea, <sup>2</sup>Dairy Cattle Improvement Center, National Agricultural Cooperative, 201-64 Wondang-dong, Deokyang-gu, Goyang-si, Gyeonggi-do, 412-030, Rep. of Korea, <sup>3</sup>Korean Animal Improvement Association, 1516-5 Seocho3-dong, Seocho-gu, Seoul, 137-073, Rep. of Korea

#### ABSTRACT

This study was carried out to estimate the average inbreeding coefficients and effective population size (EPS) and to seek alternatives on the problems of Holstein cattle in Korea. The data used in this study was obtained from the Korean Animal Improvement Association (KAIA) and 635,268 heads of Holstein records out of 1,872,195 Holstein registration data were used for the analysis. The average inbreeding coefficients were estimated at a range of 0.11 to 1.07%. The average inbreeding coefficients at the 14<sup>th</sup>, 19<sup>th</sup> and 22<sup>nd</sup> generation were estimated at 0.43%, 0.92% and 1.07%, respectively. The estimated inbreeding coefficients within the range of 0%, 0 to 6.25%, 6.25 to 12.5%, 12.5 to 25%, and >25% were observed in 50.5%, 48.3%, 0.8%, 0.1%, and 0.3% of the animals, respectively. The estimated effective population size (EPS) was 619 heads from the 8<sup>th</sup> to 22<sup>nd</sup> generation, and 922 heads from the 19<sup>th</sup> to 22<sup>nd</sup> generation.

(Key words : Inbreeding coefficient, Effective population size, Holstein)

#### 서 론

1902년 선교사에 의해 우리나라에 처음 도입된 Holstein으로 시작된 우리나라의 낙농산업은 1960년대 이후 급속히 발달하였다. 1979년 9월 젖소산유능력검정이 시작된 이래, 이를 바탕으로 젖소개량사업에 착수하여 1995년 첫 젖소보증씨수소를 선발하였다. 현재 젖소 보증씨수소 선발을 위해서 15두의 후보씨수소를 후대검정 하고 있다. 후보씨수소 한 마리당 300두의 암소를 교배시켜 태어난 암송 아지가 임신 및 분만을 해 착유를 시작하면 이의 능력검정을 실시하여 이들의 능력에 근거하여 후보씨수소 15두 중 2~3두를 보증씨수소로 선발하는 후대검정을 실시하고 있다(농림축산식품부, 2013). 한편, 국내 젖소 정액혈통증명서 발급현황을 보면 우리나라 보증씨수소가 생산한 정액은 2012년에 약 360천 건으로 전체 698천 건 중 약 51.6%를 차지하고 있으며, 나머지는 미국과 캐나다에서 수입한 정액을 활용하고 있다. 젖소의 인공수정을 위해 국내에서 생산된 정액과 미국 및 캐나다로부터 수입한 제한 된 정액을 장기간 사용할 경우 장래에 국내 젖소 집단의 근교계수가 증가할 수 있다.

물론 근친교배는 계통조성 등을 위해 사용할 수 있는 가축개량의 한 방법이지만, 동형접합체의 비율은 증가시키고 이형접합체의 비율은 감소시킨다. 이에 따른 불량유전자의 동형접합체 발현은 근교 퇴화를 가속화 시킬 수 있다. 이러한 가축의 근교퇴화는 번식능력(Wall et al., 2005)과 강건성(Miglior et al., 1995)의 저하를 불러 일으키며, 또한 성장, 산유 및 생존성을 악화 시켜(Weigel, 2001) 농장의 수익을 감소시킨다(Welgel and Lin, 2002). 미국 Limousin 집단에서 근교계수가 1% 증가 시 이유 후 증체는 240 g 감소하며(Gengler et al., 1998), Holstein에서는 근교계수 1% 증가 시 일 착유량이 0.06~0.12 kg 감소한다고 보고된 바 있다(Cassell et al., 2003). 근교계수의 증가는 유효집단크기를 감소시키며, 이는 유전적 다양성의 감소를 초래한다(FAO, 2004). 특히 집단의 크기가 작을 경우에는 임의부동과 같은 현상으로 인해 동형 접합체 비율이 증가하는 속도가 더 빨라질 우려가 있다. 따라서 본 연구의 목적은 우리나라 Holstein 젖소의 혈통정보를 이용하여 근교계수 및 유효집단크기를 추정함으로써 집단의 문제점을 진단하고, 개량의 기초자료를 제공하고자 함에 있다.

\* Corresponding author : Yoon Ho-baek, Dairy Science Division, National Institute of Animal Science, R.D.A., San 9, Eoryong-ri, Seonghwan-eup, Cheonan-si, Chungnam, 330-801, Rep. of Korea, Tel: +82-41-580-3392, Fax: +82-41-580-3419, E-mail: macbeth@korea.kr

재료 및 방법

1. 혈통자료

우리나라 젖소 혈통을 분석하기 위하여 (사)한국종축개량협회에 등록된 Holstein 젖소자료 1,341,288두의 기록을 수집하였다. 한편 근교계수를 정확하게 계산하기 위하여 부모를 모르는 기초등록 자료를 제외하는 것이 필요하였다. 이를 위해 아버지가 확인되지 않은 개체를 제거한 635,268두의 혈통기록을 최종적으로 이용하였으며, 혈통을 세대순으로 정렬하였을 때, 세대별 개체분포는 Table 1과 같다.

2. 조사항목

(1) 평균 근교계수

평균 근교계수는 Meuwissen & Luo (1992)의 알고리즘을 이용하여 계산하였다. 개체별 근교계수 계산을 위하여 Kim 등 (2010)에서 이용된 포트란 코드를 사용하였으며, 0세대부터 22세대까지의 개체에 대한 평균 근교계수를 추정하였다. 분석에는 Windows 7 운영체제가 설치된 PC를 이용하였고, 프로그램은 GNU Fortran Compiler로 컴파일하였다.

(2) 유효집단크기

유효집단크기는 아래와 같은 공식을 이용하여 계산하였으며, 평균 근교비율이 나타난 8세대부터 22세대까지의 각 세대별 유효집단크기와 8~22세대 및 19~22세대의 평균 유효집단크기를 각각 추정하였다.

Table 1. The number of animals from 0 to 22 generation

Generation	No. of animal	Generation	No. of animal
0	1	12	377
1	1	13	614
2	1	14	974
3	1	15	1,500
4	1	16	2,544
5	8	17	4,738
6	7	18	10,056
7	26	19	22,522
8	55	20	52,534
9	92	21	129,056
10	145	22	409,780
11	235		
Total		635,268	

$$N_e = \frac{1}{2 \times \Delta F}$$

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

여기서,  $N_e$ 는 유효집단크기이고,  $\Delta F$ 는 세대당 평균 근교계수 변화량이며,  $F_t$ 는 t세대의 근교비율, 그리고  $F_{t-1}$ 은 t-1세대의 근교비율이다(Falconer and Mackay, 1996).

결과 및 고찰

1. 평균 근교계수 추정

635,268두에 대한 우리나라 Holstein 젖소의 각 세대별 평균 근교계수를 Table 2에 표시하였고, 세대에 따른 평균 근교수준을 Fig. 1에 나타내었다.

평균 근교계수는 0.11에서 1.07%의 범위를 나타내었는데, 13세대까지는 비슷한 수준을 유지하다가 14세대 (0.43%)부터 증가하기 시작하여 19세대에는 0.92%, 22세대에는 1.07%로 증가되었다. 국내 Holstein 젖소의 평균근교계수에 관한 연구가 미흡하여, 국내외 한우, 육우 및 젖소 품종에 대한 연구결과와 비교해 보면, 당 등 (2011)은 1983년부터 2008년까지 한우 보증 및 후보씨수소의 평균 근교계수를 0.40에서 0.97%로 추정되었다고 보고 하였다. 특히 2007년과 2008년에는 각각 0.71과 0.97%로 연도가 지날수록 평균 근교계수가 증가 하는 경향을 보였다고 보고하였는데, 이는 본 연구의 세대가 증가함에 따라 평균 근교계수가 증가하는 경향과 비슷한 결과를 나타내었다. Gengler 등 (1998)은 1996년 8월에 유전 능력이 평가 된 205에서 365일령인 215,326두의 미국 Limousin 집단에 대해 최소 근교계수, 최대 근교계수 및 평균 근교계수를 각각 0, 39.0 및 1.00%로 보고 하였고, Gutierrez 등 (2003)은 스페

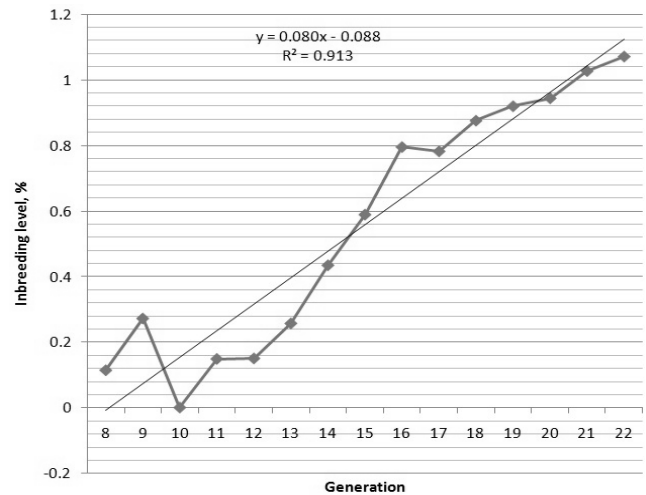


Fig. 1. Trend in level of inbreeding for the Holstein generation.

Table 2. Average inbreeding coefficients for the Holstein generation

Generation	N <sup>1)</sup>	F <sup>2)</sup> , %	Generation	N	F <sup>2)</sup> , %
0	1	0	12	377	0.15
1	1	0	13	614	0.26
2	1	0	14	974	0.43
3	1	0	15	1,500	0.59
4	1	0	16	2,544	0.79
5	8	0	17	4,738	0.78
6	7	0	18	10,056	0.88
7	26	0	19	22,522	0.92
8	55	0.11	20	52,534	0.94
9	92	0.27	21	129,056	1.03
10	145	0	22	409,780	1.07
11	235	0.15			

<sup>1)</sup> N: Number of animal

<sup>2)</sup> F: Average inbreeding coefficients.

인의 8개 품종에 대해 1985년부터 1995년까지 혈통등록 된 육우 품종 Bruna dels Pirineus, Asturiana de los Valles, Alistana, Asturiana de la Montana, Pirenaica, Morucha, Avilena - Negra Iberica 및 Sayaguesa 등의 평균 근교계수를 각각 0.25, 0.48, 1.09, 1.55, 1.60, 2.20, 2.50 및 3.13%로 보고 하였다. Parland 등 (2007)은 아일랜드 Hereford, Simmental 및 Holstein-Friesian 종에 대하여 1994부터 2004년까지 평균 근교계수가 매년 각각 0.13, 0.06 및 0.10%씩 증가하여 2004년의 평균 근교계수는 각각 2.19, 1.35 및 1.49%로, Holstein-Friesian종은 순종인 Holstein (2.15%) 및 Friesian (1.61%) 보다 평균 근교계수가 낮다고 보고 하였다.

평균 근교수준은 0세대에서 7세대까지는 0%였으며, 10세대를 기점으로 지속적으로 상승하는 것으로 나타났다. Nomura 등 (2001)은 일본 흑우품종에 대해 1985년부터 1990년까지와 1991년부터 1997년까지의 평균 근교계수의 회귀계수를 각각 0.164 및 0.289로 보고하여 기간이 지남에 따라 평균 근교수준이 증가한다고 했다. 또한 Gutierrez 등 (2003)은 Alistana, Asturiana de la Montana, Avilena-Negra Iberica 및 Morucha 품종에 대해 시간이 지남에 따라 근교수준이 상승한다고 보고 했고, Sorensen 등 (2005)은 덴마크 Danish Holstein, Danish Jersey 및 Danish Red의 품종별 평균 근교계수가 1983년에는 각각 0.2, 0.7 및 0.2%에서 2003년에는 각각 3.9, 3.4 및 1.4%로 증가했음을 보고 하였다. Parland 등 (2007)도 Hereford, Simmental 및 Holstein-Friesian 품종에 대해 1975년부터 2003년까지의 분석결과 연수가 증가함에 따라 근교수준이 상승한다고 보고하여 본 연구와 비슷한 경향을 보였다.

Table 3은 근교계수의 비율을 나타내고 있다. 근교계수가 0%인 개체의 비율이 50.5%로 가장 높았고, 그 다음으로 0%에서 6.25%인 개체의 비율이 48.3%로 그 뒤를 이었으며, 25% 이상인 개체는 0.3%로 나타났다. Parland 등 (2007)은 2004년에 태어난 Charolais,

Limousin, Hereford, Angus, Simmental 및 Holstein-Friesian 품종에 대해 근교계수를 0%, 0~6.25%, 6.25~12.50%, 12.50~25.00% 및 25.00% 이상인 비율을 각각 14.6~44.5%, 49.2~64.3%, 1.1~4.6%, 0.5~1.7% 및 0.2~0.6%로, 본 연구와 비슷한 결과를 보고하였다.

Table 3. Percentage of animals within different inbreeding levels

Inbreeding class, %	No. of animal	Percentage of animal, %
0	320,523	50.5
0<F <sup>1)</sup> ≤6.25	306,965	48.3
6.25<F≤12.50	5,122	0.8
12.50<F≤25.00	890	0.1
>25.00	1,768	0.3
Total	635,268	100.0

<sup>1)</sup> F: inbreeding coefficient.

## 2. 유효집단크기 추정

유효집단크기를 Table 4에 표시하였다. 8세대부터 각 세대별 평균 근교계수를 이용하여 최소자승법에 의해 직선에 근접시킨 선형 추세를 추정하였으며, 8세대에서 22세대 및 19세대에서 22세대의 평균 근교비율은 각각 0.0800% 및 0.0538%로 나타났다. 8세대부터 22세대까지 및 19세대부터 22세대까지의 유효집단크기는 각각 619두 및 929두로 추정되었다.

Park 등(2006)은 1999년, 2000년, 2001년 및 2002년의 우리나라 Holstein 젖소의 유효집단크기를 각각 54.5, 77.3, 164.1 및 133.0두로 보고하였다. 아직 국내 젖소 품종에 대한 유효집단크기 추정 연구가 미흡하여 국내의 한우, 육우 및 젖소의 연구결과와 비

Table 4. The rates of increase in inbreeding coefficients ( $\Delta F$ ) and the effective population size ( $N_e$ )

Generation	$\Delta F$ (%)	$N_e$
8	0.1136	440.00
9	0.1581	316.25
10	-0.2717	-
11	0.1484	337.03
12	0.0014	34,891.83
13	0.1068	468.17
14	0.1774	281.86
15	0.1546	323.47
16	0.2063	242.38
17	-0.0133	-
18	0.0939	532.67
19	0.0440	1,137.66
20	0.0243	2,061.35
21	0.0831	601.37
22	0.0441	1,132.63
8~22	0.0800	618.81
19~22	0.0538	929.37

교해 보면, 당 등(2011)은 우리나라 한우 보증 및 후보씨수소의 유효집단크기를 46~220두로 추정하였으며, Nomura 등(2001)은 일본흑우에 대해 14~52두로 보고하였다. Gutierrez 등(2003)은 스페인 8개 품종에 대해 21~123두, Cleveland 등(2005)은 미국 Hereford 품종에 대해 85두, Maiwash 등(2006)은 아프리카 4개 품종에 대해 108~168두 그리고 Martinez 등(2008)은 콜롬비아 3개 품종에 대해 27~143두로 추정하였다. 특히 Holstein종 집단은 오랜 기간 동안의 강선발로 인해 매우 작은 유효집단크기가 추정되며(Sargolzaei et al., 2007), 각 연구결과를 살펴보면, Weigel 등(2001)은 미국 Holstein 품종에 대해 39두, Sorensen 등(2005)은 덴마크 Holstein 품종에 대해 49두, Parland 등(2007)은 아일랜드 Holstein-Friesian 품종에 대해 75두로 보고하였다. Goddard 등(2006)은 젖소의 유전체 정보를 이용한 유효집단크기 추정에서 최근의 자료로는 100두 이하의 추정치를 2,000세대를 거슬러 올라갔을 경우에는 2,000두 이하라고 보고하였다.

인구통계학적 우연성과 유전적 부동은 작은 집단에 부정적 영향을 준다. 즉, 집단 내 유전적 다양성을 감소시키는 원인이 될 수 있는 임의부동은 작은 집단의 멸종을 초래할 수 있다. Shaffer(1981)는 이러한 멸종을 초래할 수 있는 임의부동, 자연재앙 등과 같은 요인에도 불구하고 집단의 99% 이상이 1,000년 이상 유지될 수 있다는 최소존속가능집단(MVP; minimum viable population)의 개념을 제안하였다. Franklin(1980)은 이와 관련된 개념으로 50/500 규칙(50/500 Rule)을 제시하였다. 50/500 규칙에서 50이란 50 이하의 근교유효집단크기(Nef)의 집단은 즉각적으로 멸종의 위기에 처할 수 있으며, 500이란 500 이하의 분산유효크기(N<sub>e</sub>)의 집단은 장기적으로 멸종의 위기를 맞을 수 있다는 개념이다.

50/500의 집단에서 강한 유전적부동이 일어난다면 결국 유전변이의 손실을 초래 할 수 있다고 설명하였다. 본 연구의 8세대부터 22세대까지의 평균 유효집단크기는 619두로서 50/500규칙의 범주에는 들지 않으나, 연도별 근교계수와 세대간격을 고려하여 분석할 경우 그 결과는 다른 논문의 결과와 비슷할 것으로 보인다. 따라서, 국내 젖소 집단의 안정적 유지를 위해 향후 근교계수 증가를 방지하고, 세대간격의 단축을 통한 유효집단크기를 높일 수 있도록 노력해야 할 것이다. 또한, 연도에 따른 근교계수를 구하고, 각 개체의 성별 및 생년을 기준으로 한 세대간격을 포함한 분석을 통해 정확한 국내 젖소 집단의 특성을 파악하는 것이 중요할 것으로 생각된다.

요 약

본 연구는 우리나라 Holstein 젖소의 혈통정보를 이용하여 근교계수 및 유효집단크기를 추정하여, 우리나라 Holstein 집단의 문제점을 진단하고, 대처방안을 모색하고자 실시하였다. 분석에 사용된 자료는 (사)한국종축개량협회에 등록된 젖소 중 기초등록을 제외한 635,268두의 자료를 이용하였다. 평균 근교계수는 0.11에서 1.07%의 범위를 나타내었는데, 13세대까지는 비슷한 수준을 유지하다가 14세대(0.43%)부터 증가하기 시작하여, 19세대에는 0.92%, 22세대에는 1.07%로 증가되었다. 근교계수가 0%, 0~6.25%, 6.25~12.5%, 12.50~25.0% 및 25.0% 이상인 개체의 비율은 각각 50.5%, 48.3%, 0.8%, 0.1% 및 0.3%로 나타났다. 유효집단 크기는 8세대부터 22세대까지 및 19세대부터 22세대까지에서 각각 619두 및 922두로 추정되었다.

(주제어 : 근교계수, 유효집단크기, 홀스타인)

사 사

본 논문은 농촌진흥청 공동연구사업(과제번호 : PJ907160)의 지원에 의해 이루어진 것임

인 용 문 헌

Cassell, B. G., Adamec, V. and Pearson, R. E. 2003. Effect of incomplete pedigrees on estimates of inbreeding and inbreeding depression for days to first service and summit milk yield in Holsteins and Jerseys. *J. Dairy Sci.* 86:2967-2976.

Cleveland, M. A., Blackburn, H. D., Enns, R. M. and Garrick, D. J. 2005. Changes in inbreeding of U. S. Herefords during the twentieth century. *J. Anim. Sci.* 83:992-1001.

Dang, C. G., Lee, J. J. and Kim, N. S. 2011. Estimaion of Inbreeding Coefficients and Effective Population Size in Breeding Bulls of Hanwoo (Korean Cattle). *Korean J. Anim. Sci. & Tech.* 53(4):297-3023.

- Falconer, D. S. and Trudy, Mackay, F. C. 2006. Introduction to quantitative genetics. Longman.
- Food and Agriculture Organisation (FAO). 2004. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans. Management of small populations at risk. J. A. Woolloams, G. P. Gwaze, T. H. E. Meuwissien, D. Planchenault, J. P. Renard, M. Thibier and H. Wagner, ed Food and Agriculture Organisation of the United Nations.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. Pages 135-140 in: M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.), Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Gengler, N., Misztal, I., Bertrand, J. K. and Culbertson, M. S. 1998. Estimation of the dominance variance for postweaning gain in the U.S. Limousin population. *J. Anim. Sci.* 76:2515-2520.
- Goddard, M. E., Hayes, B., McPartlan, H. and Chamberlain, A. J. 2006. Can the same genetic markers be used in multiple breeds? CD-ROM communication no. 22-16 in Proc. 8th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., Belo Horizonte, Brazil.
- Gutiérrez, J. P., Altarriba, J., Díaz, C., Quintanilla, R., Cañón, J. and Piedarafita, J. 2003. Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Genet. Sel. Evol.* 35:43-63.
- Kang, M. S., Kim, K. W., Kim, N. S., Kim J. W., Kim, J. B., Kim, C. G., Kim, C. W., Kim, T. H., Na, S. H., Do, C. H., Park, C. G., Park, H. Y., Baek, D. H., Sang, B. C., Seo, K. S., Seok Y. O., Son, S. H., Yang, Y. H., Yeo, J. S., Yoo, B. H., Yoo, S. K., Lee, K. J., Lee, K. W., Lee, D. H., Lee, J. K., Lee, J. K., Lee, J. H., Lee, J. W., Lee, C. Y., Lee, H. K., Jeon, K. J., Jeon, J. T., Jeong, U. L., Jeong, H. W., Cho, B. W., Choi, Y. H., Choi, I. H., Han, J. Y. and Hong, K. C. 2003. Animal Breeding. Sunjin Munhwasa.
- Kwon, O. S., Kim, S. D., Na, S. H., Park, B. H., Lee, S. S., Lee, J. G., Cho, K. H., Cho, C. I., Choi, Y. H., Choi, Y. L., Choi, J. K. and Choi, T. J. 2012. Pedigree Analysis Algorithm and Programming for Animal Breeding. National Institute of Animal Science, R.D.A.
- Maiwashe, A., Nephawe, K. A., van Westhuizen, R. R., Mostert, B. E. and Theron, H. E. 2006. Rate of inbreeding and effective population size in four major South African dairy cattle breeds. *S. Afr. J. Anim. Sci.* 36(1):50-57.
- Martínez, R. A., García, D., Gallego, J. L., Onofre, G., Pérez, J. and Cañón, J. 2008. Genetic variability in Colombian Creole cattle populations estimated by pedigree information. *J. Anim. Sci.* 86:545-552.
- Meuwissen and Luo, Z. 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Gnet. Sel. Evol.* 24:305-313
- Miglior, F., Burnside, E. B. and Dekkers, J. C. M. 1995. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for somatic cell counts of Holstein cattle. *J. Dairy Sci.* 78:1168-1173.
- Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs. 2013. Objective of animal improvement. Notification No. 2013-96 of the Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs.
- Nomura, T., Honda, T. and Mukai, F. 2001. Inbreeding and effective population size of Japanese Black cattle. *J. anim. Sci.* 79:366-370.
- Park, B. H., Kim, S., Seo, K. S., Choi, J. G., Lee, Y. C., Cho, K. H., Choi, T. J. and Salces, A. 2006. Inbreeding and Effective Population size of Holstein in Korea. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.
- Parland, S. Mc., Kearney, J. F., Rath, M. and Berry, D. P. 2007b. Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations. *J. Anim. Sci.* 85:322-331.
- Sargolzaei, M., Schenkel, F. S., Jansen, G. B. and Schaeffer, L. R. 2007. Estimating Effective Population Size in North American Holstein Cattle Based on Genome-wide Linkage Disequilibrium. Dairy Cattle Breeding and Genetics Committee Meeting.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31:131-134.
- Sørensen, A. C., Sørensen, M. K. and Berg, P. 2005. Inbreeding in Danish dairy cattle breeds. *J. Dairy Sci.* 88:1865-1872.
- Wall, E., Brotherstone, S., Kearney, J. F., Woolliams, J. A. and Coffey, M. P. 2005. Impact of nonadditive genetic effects in the estimation of breeding values for fertility and correlated traits. *J. Dairy Sci.* 88:376-385.
- Weigel, K. A. 2001. Controlling inbreeding in modern breeding programs. *J. Dairy Sci.* 84 (E. Suppl.): E177-E184.
- Welgel, K. A. and Lin, S. W. 2002. Controlling inbreeding by constraining the average relationship between parents of young bulls entering AI progeny test programs. *J. Dairy Sci.* 85:2376-2383.

(Received Jun. 23, 2013; Revised Sep. 23, 2013; Accepted Oct. 15, 2013)