

**KAINUUNHARMAKSEN GENEETTISEN VAIHTELUN ARVIO
SUKUPUUTIEDOISTA**

Hannele Rissanen
Maisterintutkielma
Helsingin yliopisto
Maataloustieteiden laitos
Kotieläinten jalostustiede
2017

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Laitos — Institution — Department Maataloustieteiden laitos	
Tekijä — Författare — Author Hannele Rissanen			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Kainuunharmaksen geneettisen vaihtelun arvio sukupuutiedoista			
Oppiaine — Läroämne — Subject Kotieläinten jalostustiede			
Työn laji — Arbetets art — Level Maisterintutkielma		Aika — Datum — Month and year 5/2017	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 38
Tiivistelmä — Referat — Abstract <p>Tässä tutkielmassa selvitettiin kainuunharmaksen geneettistä monimuotoisuutta sukupuuaineistoon pohjautuen.</p> <p>Aineisto saatiin ProAgria Keskusten Liiton lampaiden tuotosseurannan tietokannasta sisältäen yhteensä 22 467 yksilöä vuosilta 1982–2014. Sukusiitosaste laskettiin kaikille eläimille. Syntymävuosittaisten keskiarvojen laskemisessa käytettiin kuitenkin vain eläimiä, joiden sukupuoli oli tarpeeksi kattava (PEC selitys tälle >0.8 käyttäen viittä sukupolvea). Keskiarvot laskettiin erikseen jälkeläistä saaneille yksilöille sekä jalostuspässeille ja jalostusuuhille. Jalostukseen käytettyjen eläinten väliset sukulaisuusasteet laskettiin syntymävuosittain jalostuspässeille, jalostusuuhille, sekä jalostuspässien ja -uuhien välille. Tutkielmassa arvioitiin myös teholliset populaatiokoot vuosina 2000–2014 syntyneille yksilöille, merkittävimpien esivanhempien vaikutukset perinnölliseen vaihteluun sekä keskimääräiset sukupolvien väliset ajat.</p> <p>Keskimääräiset sukusiitos- ja sukulaisuusasteet ovat pienentyneet viimeisten 20 vuoden aikana. Vuonna 2014 syntyneiden lampaiden keskimääräinen sukusiitosaste oli noin 7 %, kun se korkeimmillaan 1990-luvulla on ollut yli 13 %. Sukulaisuus vuonna 2013 syntyneiden jalostukseen käytettyjen eläinten välillä oli noin 17 %, kun se korkeimmillaan 2000-luvulla on ollut yli 20 %. Myös tehollinen populaatiokoko on kasvanut noin 40 yksilöstä nykyiseen noin 70 yksilöön. Nykyisen kainuunharmaspopulaation perimästä 32 %:a voidaan jäljittää seitsemään 1980-luvulla eläneeseen perustajapassiin: Pertti, Risto, Immo, Lassi, Antti, Matti ja Topi. Näistä Pertillä on ollut suurin vaikutus: vielä vuonna 2014 syntyneiden lampaiden perimästä 11 % arvioitiin olevan Pertin alkuperää. keskimääräinen Sukupolvien välinen aika 20 viimeisen vuoden ajalta oli 3,3 vuotta.</p> <p>Kainuunharmaksen geneettinen monimuotoisuus on parantunut viime vuosina eläinmäärän kasvaessa. Sukusiitosasteet ja sukulaistuminen ovat olleet hienoisessa laskussa jo useamman vuoden ja vastaavasti tehollinen populaatiokoko on kasvanut. Populaation geneettisen monimuotoisuuden takaamiseksi tulevaisuudessa kainuunharmaksen jalostuksessa ja säilytysohjelmassa kannattaisi hyödyntää keinosiemennystä, optimaaliseen kontribuutioon perustuvaa jalostusvalintaa sekä genomitietoa.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords Kainuunharmas, tehollinen populaatiokoko, sukusiitos, geneettinen monimuotoisuus, sukupuuanalyysi			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Maataloustieteiden laitos ja Viikin kampuskirjasto			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Työtä ohjasi Pekka Uimari			

HELSINGIN YLIOPISTO — HELSINGFORS UNIVERSITET — UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty Faculty of Agriculture and Forestry		Laitos — Institution — Department Department of Agricultural Sciences	
Tekijä — Författare — Author Hannele Rissanen			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Estimation of genetic diversity of the Kainuu Grey using pedigree data			
Oppiaine — Läroämne — Subject Animal breeding			
Työn laji — Arbetets art — Level Master's thesis	Aika — Datum — Month and year 5/2017	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 38	
Tiivistelmä — Referat — Abstract <p>This thesis presents the results of the pedigree based genetic diversity study of the Kainuu Grey sheep.</p> <p>Data, including 22 467 animals born between 1981 and 2014, was received from ProAgria - Rural Advisory Services. Inbreeding coefficients were calculated for all animals. For birth-year averages only animals with sufficient pedigree depth (pedigree completeness value, $PEC > 0.8$ using five generations) were considered. Averages were calculated separately for all breeding animals, breeding rams, and ewes. Average relationships were calculated within breeding rams, within breeding ewes, and between breeding rams and ewes. The thesis presents also estimates of the effective population size for birth-years 2000–2014, the contributions of the most influential ancestors, and average generation intervals.</p> <p>The average inbreeding and relationship coefficients have decreased during the last 20 years. The average inbreeding coefficient of the lambs born in 2014 was around 7 % when it was at its highest in 1990's over 13 %. Average relationship between breeding animals born in 2013 was 17 % when it was at its highest over 20 % in 2000's. Also effective population size has increased from 40 to the current figure of 70 animals. 32 % of the genetic variation of the current Kainuu Grey population can be traced back to seven founder rams that lived in 1980's: Pertti, Risto, Immo, Lassi, Antti, Matti, and Topi. Out of those, Pertti has the most remarkable influence on the breed: around 11 % of the germ plasm of the lambs born in 2014 can be traced back to Pertti. The mean generation interval during last 20 years was 3.3 years.</p> <p>Genetic diversity of the Kainuu Grey has improved during the last years as the number of Kainuu Grey has increased. Inbreeding and relationship coefficients have declined slightly during last few years. Correspondingly, the effective population size has increased. To ensure genetic diversity of the Kainuu Grey in the future, artificial insemination, optimal contribution and genomic information could be utilized in breeding and in conservation work.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords Kainuu Grey, effective population size, inbreeding, genetic diversity, pedigree			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Department of Agricultural Sciences and Viikki Campus Library			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Supervisor: Pekka Uimari			

SISÄLLYS

LYHENTEET JA SYMBOLIT	5
1 JOHDANTO	6
2 KAINUUNHARMAS	7
2.1 Kainuunharmaksen lähihistoria	7
2.2 Kainuunharmaksen molekyyligeneettinen historia.....	9
2.3 Kainuunharmaksen kantakirjaus ja jalostustavoitteet	11
2.4 Pienen populaation geneettisen vaihtelun kuvaaminen	12
2.4.1 Sukusiitos ja sukulaisuus	12
2.4.2 Tehollinen populaatiokoko (Ne)	14
3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET	15
4 AINEISTO JA MENETELMÄT	15
4.1 Aineisto.....	15
4.2 Menetelmät	18
4.2.1 Sukupuutietojen kattavuus (PEC) ja sukusiitosasteen muutos.....	18
4.2.2 Tehollinen populaatiokoko	20
4.2.3 Keskimääräinen sukulaisuussuhde	20
4.2.4 Merkittävimmät kantaeläimet (esivanhempien kontribuutio).....	20
5 TULOKSET	22
5.1 Keskimääräinen sukusiitosaste	22
5.2 Sukulaistuminen.....	24
5.3 Tehollinen populaatiokoko	26
5.4 Merkittävimmät kantaeläimet (esivanhempien kontribuutio).....	26
5.5 Sukupolven välinen aika	28
6 TULOSTEN TARKASTELU JA JOHTOPÄÄTÖKSET	29
7 KIITOKSET	33
LÄHTEET	34

LYHENTEET JA SYMBOLIT

A (Antti), I (Immo), L (Lassi), M (Matti), P (Pertti), R (Risto) ja T (Topi) pääsilinjat

C, completeness, kattavuus

F, sukusiitosaste

ΔF , sukusiitosasteen muutos

Ne, tehollinen populaatiokoko

PEC, pedigree completeness, sukupuun kattavuus

SNP, yhden emäksen monimuotoisuus

1 JOHDANTO

Suomi on sitoutunut maailmanlaajuiseen biodiversiteettisopimukseen, jonka tavoitteena on säilyttää eläin- ja kasvilajien sekä ympäristön monimuotoisuus ja luonnonvarojen kestävä käyttö mahdollisimman monipuolisesti (United Nations 1992). Suomella on kansallinen eläingenivaraohjelma, jonka tavoitteena on mm. alkuperäisrotujen säilytys ja kestävä käyttö (Luke 2017). On tärkeää säilyttää geneettisesti toisistaan poikkeavat rodut monimuotoisuuden takaamiseksi myös tulevaisuudessa. Globaalisti muuttuvien olosuhteiden mm. ilmastonmuutoksen vuoksi tulevaisuudessa voi korostua tarve erilaisille tuotantoeläinten erityispiirteille, joita erilaiset alkuperäisrotujen edustajat, paikallisiin oloihin sopeutuneisuuden vuoksi, edustavat. Alkuperäisrotuja voidaan käyttää roturisteytyksissä parantamaan jotakin valtaroduilta heikentynyttä ominaisuutta, esimerkiksi sikiävyyttä. Erilaiset alkuperäisrodut ovat paitsi geneettisessä mielessä myös paikallisesti ja kulttuurihistoriallisesti arvokkaita. Jos jokin alkuperäisrotu katoaa, häviää sen mukana myös osa kulttuurihistoriaa ja alueen identiteettiä.

Kainuunharmas on yksi kolmesta suomalaisesta alkuperäislammasrodusta, suomenlampaan ja ahvenanmaanlampaan ohella. Suomalaiset alkuperäislammasrodut kuuluvat pohjoismaiseen lyhythäntäiseen lammastyyppiin (Tapio ym. 2005). Kainuunharmasta on pidetty suomenlampaan harmaana värimuunnoksena, kunnes se osoitettiin molekyylogeneettisin tutkimuksin erilliseksi populaatioksi suomenlampaasta (Tapio ym. 2003). Kainuunharmaksella on siten oma erityinen asemansa geneettisen erilaisuuden ja fenotyypin monimuotoisuutensa ansiosta kaikkien lammasrotujen joukossa. Kainuunharmas on suomenlampaan tapaan sikiävyydeltään erinomainen ja emo-ominaisuuksiltaan hyvä. Kainuunharmaksella on persoonallinen väritys ja hyvät jalostusmahdollisuudet lihan- ja villantuotannon osalta (Suomen Lammasyhdistys 2017). Kainuunharmaksella on hyvät tulevaisuuden näkymät käyttölammasrotuna sen monipuolisten mahdollisuuksien ansiosta.

Kainuunharmas on kokenut historiassaan geneettisen pullonkaulan, joten nykyjalostuksen kannalta on hyödyllistä tietää, mikä rodun monimuotoisuuden ja eläinmäärän tilanne on tällä hetkellä. Tutkielmassa laskettiin keskimääräiset

sukusiitosasteet syntymävuosittain kaikille jalostuseläimille sekä erikseen jalostuspässeille ja jalostusuuhille. Myös jalostukseen käytettävien eläinten väliset sukulaisuusasteet arvioitiin siitoksessa käytettyjen pässien välille, siitoksessa käytettyjen uuhien välille, sekä siitoksessa käytettyjen pässien ja uuhien välille. Tämän lisäksi tutkielmassa määritettiin tehollisen populaatiokoon kehitys, sekä merkittävimpien esivanhempien kontribuutiot. Myös keskimääräinen sukupolvien välinen aika arviotiin. Vastaavaa sukupuuaaineistoon pohjaavaa tutkimusta ei ole aiemmin kainuunharmakselle tehty.

2 KAINUUNHARMAS

Kainuunharmas on suomalainen alkuperäislammasrotu. Kainuunharmaksen kantakirjaohjesäännön (Suomen Lammasyhdistys 2017) mukaan kainuunharmas on monivärinen lammasrotu, joka syntyy tyypillisimmillään lähes mustana ja vaalenee erisävyisen harmaaksi ensimmäisten elinvuosien aikana. Pää ja jalat ovat villattomat ja yleensä mustat. Kainuunharmas on kooltaan keskikokoinen lammasrotu. Kainuunharmaksen kantakirjausohjesäännön mukaisesti uuhelle tavoitellaan ensimmäiseen luokkaan pääsemiseksi vähintään 65 kg painoa ja pässille 85 kg painoa. Rodun hedelmällisyysominaisuudet ovat erinomaiset ja emo-ominaisuudet hyvät (Suomen Lammasyhdistys 2017). Kainuunharmas on monipuolinen lammas erilaisiin tarpeisiin ja se soveltuu erityisen hyvin maisemanhoitoon uteliaan luonteen ja ketteryytensä ansiosta. Erikoisen värityksen ansiosta myös villa ja taljat ovat suosittuja kuluttajien keskuudessa. Rodulle on ominaista keskihieno villa. Yksi uuhi synnyttää keskimäärin 2,4 karitsaa (Suomen Lammasyhdistys 2017).

2.1 Kainuunharmaksen lähihistoria

Kainuunharmasta on pidetty aiemmin suomenlampaan harmaana värimuunnoksena ja rotu olikin lähellä hävitä sukupuuttoon 1980-luvulla todennäköisesti suomenlampaan jalostustavoitteiden mukaisen villan valkoisen värin suosimisen vuoksi, sillä suomenlampaan kantakirjaan hyväksymisen ensimmäisenä vaatimuksena on lampaan yksivärisyys (Maaseutukeskusten Liitto 1995, Maijala 1999). Tästä kainuunharmas-

populaation pullonkaulasta eli dramaattisesta populaation yksilöiden vähenemisestä näkyy selviä todisteita myös molekyylogeneettisesti tarkasteltuna kainuunharmaksen perimässä (Tapio ym. 2006).

Kainuunharmas on suomenlampaan sukulaisrotu mutta molekyylogeneettisten eroavaisuuksiensa vuoksi sen on todettu olevan erillinen populaationsa suomenlampaaseen verrattuna (Tapio ym. 2003). Kainuunharmaspopulaation koosta ei ole tietoa ennen 1980-luvun alussa tapahtunutta pullonkaulaa. 1980-luvulla Pertti Hankonen kokosi rodun viimeiset lampaat jalostuskatraaksi. Hän sai katraaseensa seitsemän pässiä ja 14 uuhta (taulukko 1). Rodulla voidaankin sanoa olevan 7 erisukuista kantaisää (taulukko 2). Kootulla katraalla Hankonen aloitti yksilöiden järjestelmällisen lisäämisyön, tavoitteenaan saada rotu säilymään ja elinvoimaiseksi. Aluksi lisäämisyössä käytettiin järjestelmällisesti aina kunkin eri suvun pässiä seuraavan sukupolven parituksissa niin, että jokainen suku lisääntyi määrällisesti yhtä paljon. Hankonen tavoitteli eläinten jalostuksessa hyviä turkisominaisuuksia (kiharuus ja väri) sekä hyvää eläinten kasvukykyä. Hieman painoarvoa oli myös teurasominaisuuksilla (Pertti Hankonen, suullinen tiedonanto, 19.10.2010).

Taulukko 1. Pertti Hankosen keräämät kainuunharmasyksilöt (Pertti Hankonen, suullinen tiedonanto, 19.10.2010).

Paikkakunta	Pässit	Uuhet
Kajaani	0	2
Kuhmo	2	5
Sotkamo	4	7
Suomussalmi	1	2
Yhteensä	7	16 (joista 1 kuhmolainen ja 1 suomussalmelainen uuhi kuoli)

Taulukko 2. Hankoslaiset pässisuvut.

Sukulinja	Lyhenne
Antti	A
Immo	I
Lassi	L
Matti	M
Pertti	P
Risto	R
Topi	T

2.2 Kainuunharmaksen molekyyligeneettinen historia

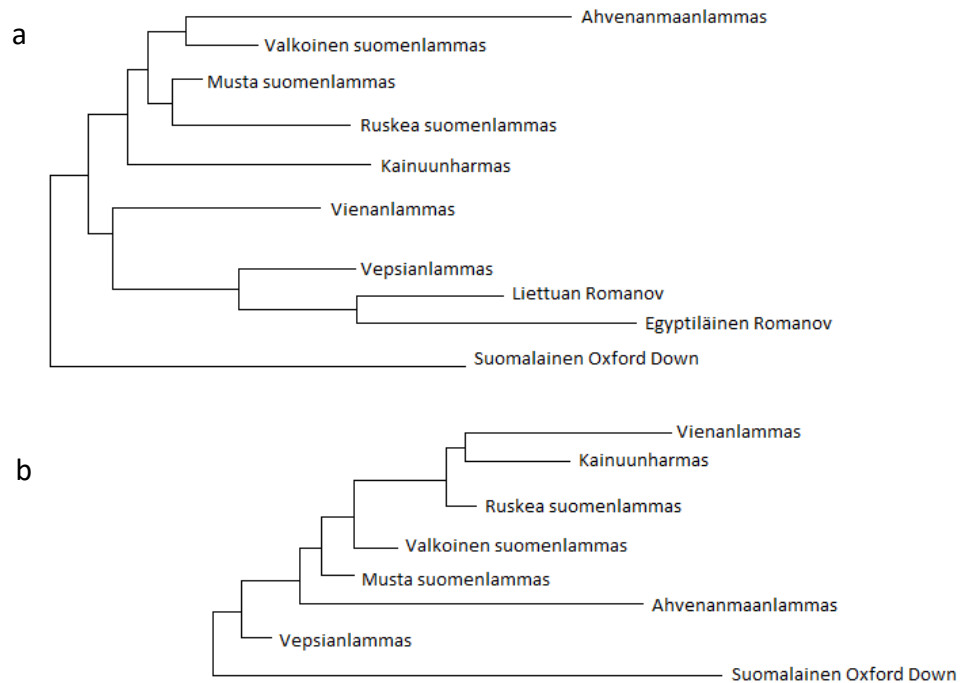
Aasialaisen muflonilampaan kesyttäminen alkoi noin 11 000 vuotta sitten Lounais-Aasiassa (Zeder 2008). Nykyinen kesylamma polveutuu neljästä eri villimuflonikannasta, jotka ovat aikojen saatossa levinneet Eurooppaan Lähi-idästä useampina aaltona (Tapio ym. 2006, Chessa ym. 2009). Ihmisten mukana lammas levisi Eurooppaan noin 6000 vuotta sitten ja tästä noin 2000 vuotta myöhemmin ensimmäisenä tuodun kesylampaan Euroopassa syrjäytti toinen kesylammaskanta, josta suurin osa nykyisistä euraasialaisista lammaskantoista polveutuu (Chessa ym. 2009). Vanhan kannan yksilöitä jäi syrjäseuduille ja saarille eristyksiin (Chessa ym. 2009). Vanhin Suomesta löydetty lampaanluu on kivikauden lopulta ja se on määritetty radiohiilimenetelmällä 3700 vuotta vanhaksi (Bläuer ja Kantanen 2013).

Kainuunharmaksen on todettu polveutuvan ensimmäisistä Eurooppaan tuoduista kesylammaskannoista, sillä se kantaa perimässään kahta vanhinta mtDNA:n haplotyyppiryhmää A ja B (Tapio ym. 2006). Myös lampaan perimän endogeenisten retrovirusten (ERVs) esiintymisen perusteella kainuunharmas ilmentää kaikkein alkukantaisinta lammastyyppejä (Chessa ym. 2009). Esihistoriallisten Suomesta löydettyjen lammaskantojen ja nykyisen lampaan mtDNA:n ja Y-kromosomin (SNP G-oY1) monimuotoisuuden tutkimuksessa Niemi ym. (2013) osoittivat, että suomalaisten alkuperäislammaskantojen geneettinen monimuotoisuus on pysynyt melko muuttumattomana viimeiset 1000 vuotta, vaikkakin kainuunharmaksella oli tulosten perusteella havaittavissa geneettisen monimuotoisuuden häviämistä populaation kokeman pullonkaulan vuoksi.

Tapio ym. (2005) tutkivat pohjoiseurooppalaisten yksittäisten lammasrotujen geneettisen monimuotoisuuden vaikutusta kokonaisgeenivaroihin. Kainuunharmaa oli yksi pitkän aikavälin alleelirikkoa lisäävistä roduista kaikkiin tutkittuihin lammasrotuihin verrattuna, mutta se ei kuitenkaan ollut kaikkein merkittävimpien rotujen listauksessa, jossa suomenlammas puolestaan oli.

Mikrosatelliitteihin ja veriproteiineihin perustuvassa tutkimuksessa kainuunharmaa on todettu selvästi erilliseksi populaatioksi suomenlampaaseen ja ahvenanmaanlampaaseen verrattuna (Tapio ym. 2003). Myös Meadows ym. (2006) tutkimuksessa, jossa tutkittiin Y-kromosomin haplotyyppiä, kainuunharmaa erosi suomenlampaasta; suomenlampaassa esiintyy kolme eri haplotyyppiä (H5, H6 ja H7), mutta kainuunharmaa kantaa näistä vain kahta haplotyyppiä (H6 ja H7). Samoin Li ym. (2011) osoittivat SNP-genotyypityksen avulla suomenlampaan eri värimuunnosten jakautuvan kolmeen eri alapopulaatioon: valkoiseen ja mustaan, ruskeaan sekä harmaaseen.

Kainuunharmaa on molekyylogeneettisesti lähimpänä vienanlammasta ja ruskeaa suomenlammasta (kuva 1). Suomen lammaspopulaatioiden lähimmät sukulaiset löytyvät Karjalan maatiaskannoista Länsi-Venäjältä (Tapio ym. 2003). Geneettistä samankaltaisuutta selittää todennäköisesti kantojen alkuperäinen maantieteellinen läheisyys (Tapio ym. 2003).



Kuva 1. Kainuunharmaksen molekyylogeneettinen etäisyys Suomen lähialueen muihin lammasrotuihin a) mikrosatelliittimarkkereihin b) proteiineihin perustuen (mukaillen kuvaa 4, Tapio ym. 2003).

2.3 Kainuunharmaksen kantakirjaus ja jalostustavoitteet

Kainuunharma sai oman kantakirjaohjesääntönsä vuoden 2016 alussa. ProAgria Keskusten Liitto on kainuunharmaksen kantakirjaa ylläpitävä organisaatio. Kantakirjatietoja hyödynnetään tilakohtaisia, alueellisia ja valtakunnallisia yhteenvetoja luotaessa eläinaineksen ja yritystoiminnan kehittämistä varten (ProAgria Keskusten Liitto 2016).

Lampaiden kantakirjaohjesäännön (Maaseutukeskusten Liitto 1995), johon kainuunharmaksen kantakirja kuuluu, mukaisesti: *"Puhdasrotuinen on eläin, jonka vanhemmat vähintään kahdessa suoraan takenevassa polvessa ovat kyseistä rotua."* Puhdasrotuiseksi osoitettu kainuunharma voidaan hyväksyä kantakirjaan sen täyttäessä kantakirjaohjesäännön määräämät yleisvaatimukset, joiden mukaan

"Lampaalla tulee olla hyväksyttävä rakenne, pässin on oltava siitoskykyinen ja uuhien on ainakin kerran karitsoinut." (Maaseutukeskusten Liitto 1995).

1980-luvulla tavoite oli lähinnä kainuunharmaksen lukumäärän kasvattaminen ja nyt, kun populaation yksilömäärä on kasvanut, lampaankasvattajat ovat kiinnostuneet rodusta sen uhanalaisuuden (geenivarojen säilytys), persoonallisen värityksen (villa, taljat), lihantuotantopotentiaalin sekä lihan vähärasvaisuuden vuoksi. Koska kainuunharmas on utelias ja suhteellisen ketterä, se soveltuu hyvin myös kulttuurimaiseman hoitajaksi. Hyvien hedelmällisyysominaisuuksiensa ansiosta emät kykenevät hyvään karitsatuotukseen hoitamalla karitsat itsenäisesti (Suomen Lammasyhdistys 2017).

Suomen Lammasyhdistyksen kotisivuilta (<http://lammasyhdistys.fi/>) löytyvän kainuunharmaksen kantakirjaohjesäännön mukaisesti kainuunharmaksen jalostuksella pyritään säilyttämään itse rotu, sen seitsemän pässilinjaa (A, I, L, M, P, R ja T), rodunomainen väritys sekä hyvät maisemanhoito-ominaisuudet. Lisäksi jalostuksessa pyritään ylläpitämään hyviä hedelmällisyysominaisuuksia ja parantamaan lihantuotantokykyä sekä villa- ja turkisominaisuuksia pyrkien vastaamaan teollisuuden ja kuluttajien toiveisiin niiden osalta. Edellä lueteltuihin kantakirjan tavoitteisiin pyritään keräämällä tietoa kainuunharmaslampaiden hedelmällisyydestä, emo-ominaisuuksista, kasvunopeudesta, teurasominaisuuksista, terveydestä, rakenteesta, villan määrästä ja laadusta sekä turkiksen laadusta. Vain parhaat yksilöt pääsevät kantakirjan arvoluokkiin (I, II ja III) (Suomen Lammasyhdistys 2017).

2.4 Pienen populaation geneettisen vaihtelun kuvaaminen

2.4.1 Sukusiitos ja sukulaisuus

Sukusiitos on sukulaisten parittamista keskenään, minkä seurauksena syntyvä jälkeläinen on sukusiitetty (Bourdon 1997, s. 459). Sukusiitosaste (F) kuvaa todennäköisyyttä sille, että jälkeläinen saa molemmilta vanhemmiltaan saman, yhteiseltä esivanhemmalta perityn alleelin, mistä voi seurata mm. sukusiitostaantumaa ja haitallisten resessiivisten alleelien esilletuloa (Juga ym. 1999, s. 52).

Kotieläinpopulaatioissa sukusiitosta ei voida täysin estää, koska populaatiot ovat yleensä ainakin osittain suljettuja. Sukusiitoksen seurauksena populaation geeniperimä yhtenäistyy, minkä seurauksena monimuotoisuus vähenee. Korkea sukusiitosaste aiheuttaa sukusiitostaantumaa varsinkin elinvoima-, hedelmällisyys- ja terveysominaisuuksissa (vastustuskyky, lisääntymiskyky) ja myöhemmin myös tuotanto-ominaisuuksissa, mikä näkyy esimerkiksi heikentyneenä kasvupotentiaalina. Myös haitallisten resessiivisten alleelien aiheuttamien sairauksien esilletulo on todennäköisempää sukusiitoksen kasvaessa. Monimuotoisuuden vähenemisen seurauksena populaatiolla ei ole niin hyviä valmiuksia vastata muuttuviin ympäristöolosuhteisiin kuin geneettisesti monimuotoisemmalla populaatiolla (Bjelland ym. 2013).

Yleensä parituksissa pyritään välttämään läheisten sukulaisten paritusta. Yleisesti rajana pidetään serkusparituksia, jolloin syntyvän jälkeläisen sukusiitosaste on lähes 7%. Populaation kannalta yksittäisten eläinten sukusiitosastetta tärkeämpää on hillitä sukusiitosasteen kasvua. Sukusiitosasteen muutos sukupolvea kohti (ΔF) on tärkeä populaation monimuotoisuuden mitta, sillä sen perusteella pystytään seuraamaan ja ennustamaan populaation monimuotoisuuden tilaa. Sukusiitosasteen kasvu saisi olla maksimissaan 0.5 % - 1 % sukupolvea kohti (Meuwissen 1997). Sukusiitosasteen tulevaa kehitystä voidaan ennustaa populaation sukulaistumisen kautta; mitä läheisempää sukua siitokseen käytetyt eläimet ovat, sitä nopeampaa on sukusiitosasteen kasvu tulevaisuudessa.

Jos samaa siitoseläintä tai saman suvun yksilöitä on käytetty paljon jälkeläisten tuottamiseen, se näkyy populaatiossa tämän yksilön tai suvun kasvaneena geeniosuutena. Arvioimalla eri esivanhempien kontribuutiot nykyiseen populaatioon voidaan tulevaisuuden parituksia suunnitella niin, että eri esivanhempien kontribuutiot tasoittuvat ja siten hillitsevät sukusiitoksen kasvua tulevaisuudessa.

Ankarat jalostuskriteerit jalostusvalinnassa lisäävät sukulaisuutta ja sukusiitosta pitkällä aikavälillä. Sukulaisuuden ja sukusiitoksen pitäminen matalalla tasolla populaatiossa ylläpitää pitkällä aikavälillä kannan monimuotoisuutta. Jalostusohjelmissa voidaan

samanaikaisesti optimoida taloudellisesti tärkeiden ominaisuuksien kehittyminen ja sukusiitosasteen nousu. Tähän voidaan käyttää ns. optimal contribution –menetelmää (Meuwissen 1997), joka ottaa huomioon samanaikaisesti jalostusarvon ennusteet ja eläinten keskinäiset sukulaisuussuhteet ja näin varmistaa jalostustavoitteiden pitkäaikaisen edistymisen, mutta ehkäisee samalla sukulaistumista.

2.4.2 Tehollinen populaatiokoko (N_e)

Tehollinen populaatiokoko kuvaa sitä urosten ja naaraiden määrää, joka todellisuudessa tuottaa seuraavan sukupolven perinnöllisen materiaalin. Tarkemmin määriteltynä tehollinen populaatiokoko on se määrä eläimiä, joka tuottaisi ideaalisessa (satunnainen pariutuminen ja yhtä paljon uroksia ja naaraita) populaatiossa saman sukusiitosasteen kasvun kuin mitä tutkittavassa populaatiossa havaitaan (Falconer ja Mackay 1996, s. 65).

Tehollinen populaatiokoko on populaation todellista kokoa pienempi. Tämä johtuu siitä, että uroksilla on yleensä selvästi enemmän jälkeläisiä kuin naarilla. Yleensä vain parhaat lisääntymiskykyisistä uroksista valitaan seuraavan polven vanhemmiksi. Tehollinen populaatiokoko pienenee myös, jos jalostuksessa käytetään vain tiettyä sukua. Onkin tärkeää huolehtia aina seuraavan sukupolven vanhemmiksi valittavien yksilöiden riittävästä määrästä, jotta tehollinen populaatiokoko olisi jatkossa riittävän suuri (Juga ym. 1999, s. 128).

Tehollisen populaatiokoon avulla voidaan ennustaa sukulaistumisen ja sukusiitoksen kehitystä tulevaisuudessa; sukusiitosasteen nousu on kääntäen verrannollinen teholliseen populaatiokokoon: $\Delta F = \frac{1}{2N_e}$. Jotta sukulaistuminen ja sukusiitosasteen nousu olisi mahdollista pitää kohtuullisella tasolla jalostusvalintaa tehdessä, suositeltu tehollinen populaatiokoko on 50-100 yksilöä (Meuwissen ja Woolliams 1994).

3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET

Tämän maisteritutkielman tavoitteena oli tutkia kainuunharmaksen geneettistä monimuotoisuutta sukupuuaineistoon pohjautuen. Monimuotoisuutta kuvataan populaation sukusiitosasteen kasvun, sukulaistumisen ja tehollisen populaatiokoon kautta. Tutkielmassa selvitetään myös kainuunharma-rodun perustamisessa käytettyjen päässien vaikutus nykypopulaation perimään.

4 AINEISTO JA MENETELMÄT

Tässä tutkielmassa käytetty aineisto sisälsi Pro Agria Keskusten Liiton ylläpitämän lampaiden tuotosseurannan tietokannan mukaiset tiedot kainuunharmaksesta. Aineiston analyysit toteutettiin RelaX2-ohjelman (Strandén ja Vuori 2006) avulla. Aineiston käsittelyyn käytettiin myös R-Studio 0.98.1087 (© 2009-2014 RStudio, Inc.) ja Microsoft Office Excel 2016 (Microsoft Corporation, Redmond, WA, USA) -ohjelmistoja.

4.1 Aineisto

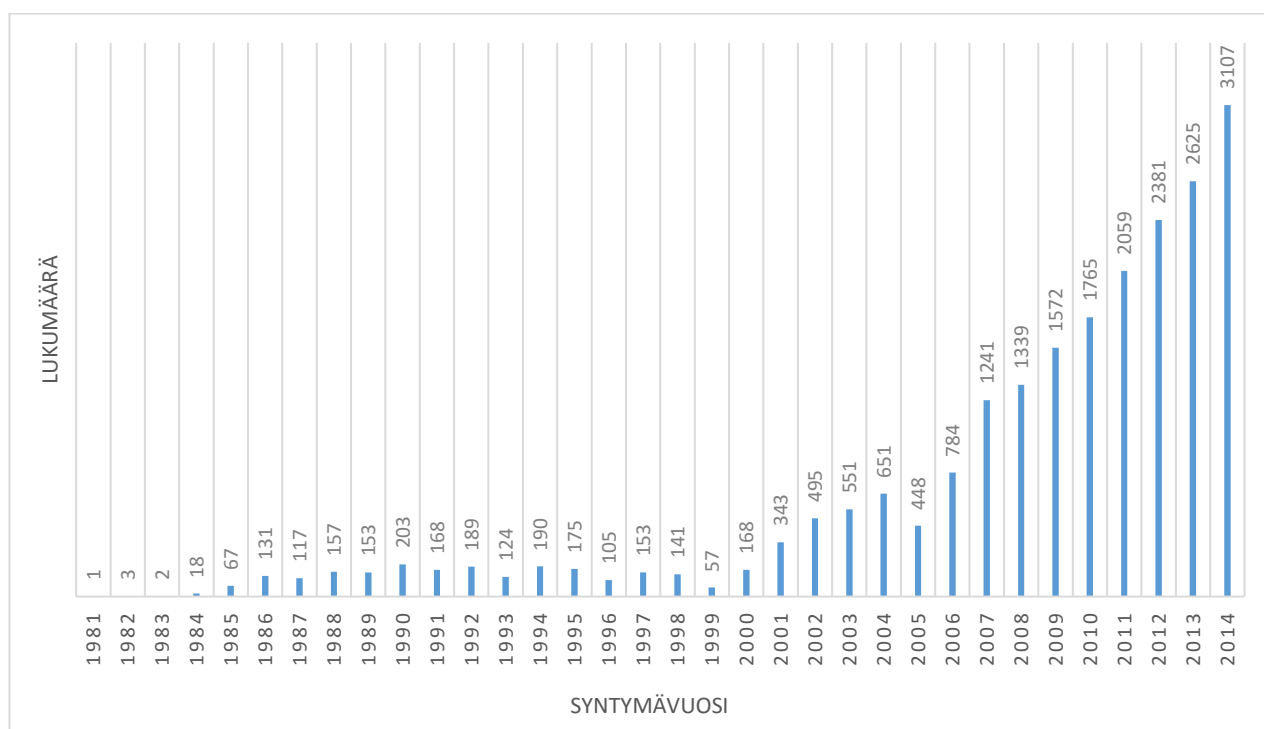
Kainuunharmaksen sukupuuaineisto saatiin Pro Agria Keskusten Liitolta keväällä 2015. Aineisto sisälsi kaikki vuoden 2014 loppuun mennessä syntyneet ja tuotosseurannan rekisteriin merkityt kainuunharmakset, yhteensä 22 467 eläintä. Sukupuuaineisto sisälsi eläimen tunnistenumeron, sukupuolen, isän ja emän tunnistenumerot sekä eläimen syntymävuoden. Aineisto sisälsi 16 erillistä sukupuuta. Suurimmassa sukupuussa oli 22 259 eläintä eli suurin osa kokonaispopulaation eläimistä linkittyi toisiinsa. Lopuissa pienemmissä sukupuissa oli 3-7 yksilöä. Nämä pienet, muutaman yksilön sukupuut karsittiin pois RelaX2:n komennolla "single population", sillä ne eivät linkittyneet muihin eläimiin. Kyseinen komento jättää jäljelle vain eläimet jotka kuuluvat suurimpaan populaatioon.

Osa aineiston eläimistä jouduttiin karsimaan pois puuttuvien tietojen perusteella, esimerkiksi puutteellisen syntymävuoden tai puuttuvien vanhempien perusteella. Lopullinen analyysiaineisto sisälsi 21 681 eläintä, joista päsejä oli 47,7 % ja uuhia 52,3

% (taulukko 3). Kainuunharmaspopulaatio on kasvanut merkittävästi vuoden 2000 jälkeen. Ennen vuotta 2000 rekisteröitiin vuosittain pääsääntöisesti alle 200 kainuunharmasta (kuva 2). Viimeisen kymmenen vuoden ajan vuosittain rekisteröityjen kainuunharmasten määrä on kasvanut tasaisesti. Vuonna 2014 rekisteröityjä kainuunharmaksia oli 3107 eli enemmän kuin koskaan aiemmin.

Taulukko 3. Kainuunharmasaineiston sukupuolijakauma.

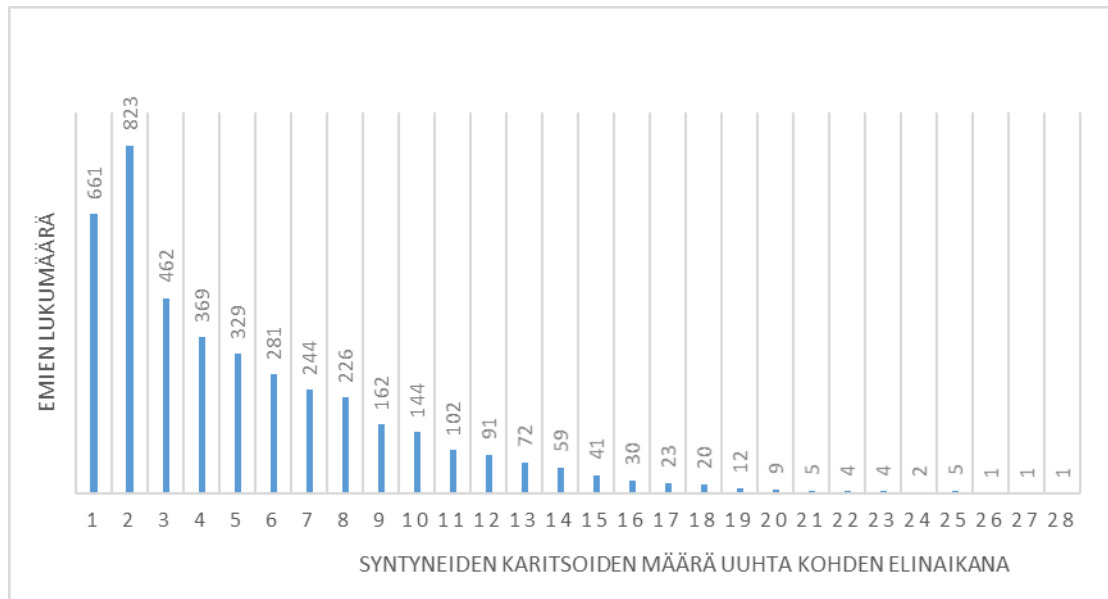
Sukupuoli	Frekvenssi	Prosenttiosuus
Pässi	10 345	47,7 %
Uuhi	11 336	52,3 %
Yhteensä	21 681	100 %



Kuva 2. Rekisteröityjen kainuunharmaslampaiden määrät syntymävuoden mukaan.

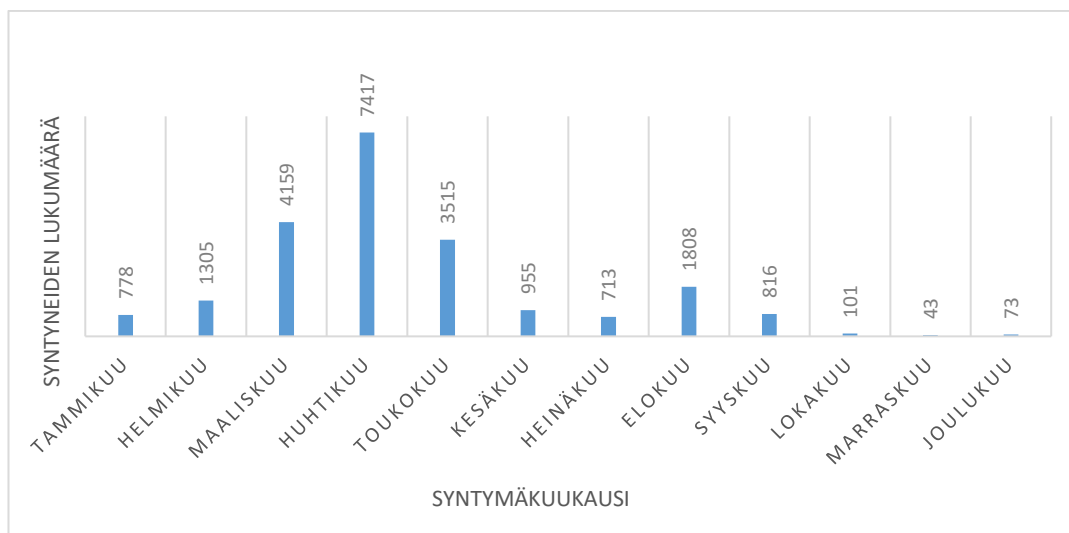
Vanhin aineiston eläin oli lähes 15 vuotias. Aineistossa oli 4825 eläintä, joilla oli jälkeläisiä. Tässä joukosta pässejä isinä oli 642 kpl ja uuhia eminä 4183 kpl. Kuva 3 kuvaa uuhien elinaikana tuotettujen karitsoiden määrää, karitsointeja voi olla luonnollisesti useampia uuhta kohden riippuen uuhen eliniästä, sillä karitsointikertoja ei ole tässä erikseen määritetty. Aineiston uuhista 661 kpl oli saanut elinaikanaan vain yhden

karitsan, 823 uuhta oli saanut kaksi karitsaa ja 462 uuhta oli saanut kolme karitsaa. Keskiarvo elinaikana tuotettujen karitsoiden määrälle uuhta kohden oli 5,2 ja maksimi karitsamäärä uuhta kohden elinaikana oli 28 (kuva 3). Uuhien karitsatuotoksen keskihajonta oli 4,2. Pässeillä keskiarvo elinaikana tuotetuille jälkeläisille oli 34,0. Suurin yhden pässin tuottama jälkeläismäärä oli 317 karitsaa, toiseksi suurin 252 ja kolmanneksi suurin 251 karitsaa. Pässien jälkeläisten lukumäärän keskihajonta oli 44,2.



Kuva 3. Kainuunharmasuuhien karitsatuotos elinaikana.

Kuvassa 4 on esitetty aineiston jakaumat syntymäkuukauden mukaan. Suurin osa eläimistä oli syntynyt keväällä. Suosituimpia karitsointikuukausia ovat olleet maaliskuu-, huhti- ja toukokuu, huipun ollessa huhtikuussa.



Kuva 4. Rekisteröityjen kainuunharmaslampaiden jakauma syntymäkuukauden mukaan.

4.2 Menetelmät

4.2.1 Sukupuutietojen kattavuus (PEC) ja sukusiitosasteen muutos

Sukusiitosaste (F) laskettiin kaikille eläimille. Sukusiitoksen muutoksen mahdollisimman luotettavan arvioinnin saamiseksi sukusiitosasteen vuosittaiset keskiarvot laskettiin vain niiltä eläimiltä, joilla sukupuoli oli mahdollisimman täydellinen useamman sukupolven osalta. Eläimet, joilla puuttuu paljon esivanhempaistietoja saavat mahdollisesti pienemmän sukusiitosasteen arvion kuin ne eläimet, joiden esivanhempaistiedot ovat kattavammat. Sukupuun kattavuuden kuvaajana käytettiin ns. PEC-arvoa (Pedigree Completeness) (MacCluer ym. 1983), joka kertoo kuinka suuri osa eläimen esivanhemmista on tiedossa. PEC-arvoa kuvataan asteikolla (0-1), eli mitä lähempänä yhtä luku on, sitä täydellisempi käsiteltävä aineisto on sukupuutietojen osalta.

$$PEC_{eläin} = \frac{2C_{isä}C_{emä}}{C_{isä} + C_{emä}}$$

missä $C_{isä}$ ja $C_{emä}$ kuvaavat isien ja emien sukupuiden täydellisyyttä.

$$C = \frac{1}{d} \sum_{i=1}^d a_i$$

missä a_i on tunnettujen esi-isien määrä ja d on laskennassa huomioonotettujen vanhempaissukupolvien määrä.

Tässä tutkielmassa käytettiin PEC-arvoa ≥ 0.8 ja se laskettiin viiden vanhempaisukupolven perusteella. PEC arvolla ≥ 0.8 saavutettiin mahdollisimman kattavat sukupuut ja mahdollisimman paljon eläimiä mukaan analyysihin. PEC-ehdon (≥ 0.8) täyttäviä eläimiä oli aineistossa 17 449. Jos PEC-arvoksi olisi valittu $\geq 0,7$ olisi eläimiä ollut enemmän eli 18 311, mutta sukupuutietojen kattavuus olisi ollut valittua huonompi. Jos taas olisi käytetty PEC-arvoa $\geq 0,9$ eläimiä olisi ollut vain 14 723. Osassa tutkielman analyyseistä käytettiin kaikkia eläimiä, jotka täyttivät asetetun PEC-ehdon ja osassa analyysejä huomioitiin vain eläimet, joita oli käytetty myös seuraavan sukupolven vanhempina (jalostuseläimet). Nämä edellä mainitut kriteerit täyttäviä ja jalostukseen käytettyjä päsejä oli 410 ja uuhia 2709 (taulukko 4). Vielä 1990-luvun alussa syntyneitä, kriteerit täyttäviä eläimiä oli luonnollisesti vähän, mutta kokonaispopulaation kasvaessa myös kriteerit täyttävien eläinten määrä kasvoi.

Taulukko 4. Jalostuseläinten määrät syntymävuosittain

Syntymävuosi	Yhteensä	Pässit	Uuhet
1990	5	2	3
1991	12	4	8
1992	12	6	6
1993	22	5	17
1994	29	7	22
1995	20	8	12
1996	24	8	16
1997	23	9	14
1998	41	14	27
1999	22	4	18
2000	62	7	55
2001	74	2	72
2002	105	8	97
2003	138	7	131
2004	148	19	129
2005	152	19	133
2006	201	24	177
2007	274	29	245
2008	229	26	203
2009	306	46	260
2010	300	38	262
2011	322	42	280
2012	401	44	357
2013	197	32	165

4.2.2 Tehollinen populaatiokoko

Yleisesti käytetty menetelmä tehollisen populaatiokoon arvioinnissa on käyttää sen käänteistä suhdetta sukusiitosasteen kasvuun (Falconer ja Mackay 1996):

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

Sukusiitosasteen muutos arvioitiin Gutiérrez ym. (2008) menetelmällä, jossa jokaiselle eläimelle i lasketaan erikseen sukusiitosasteen kasvu käyttämällä yksilölle laskettua sukusiitosastetta F_i ja ns. laskennallisten täydellisten sukupolvien määrää, t (Maignel ym. 1996):

$$\Delta F_i = 1 - \sqrt[t_i-1]{1 - F_i}$$

Lopullinen arvio sukusiitosasteen kasvusta saadaan laskemalla näiden lukujen keskiarvo esimerkiksi syntymävuosiluokittain.

4.2.3 Keskimääräinen sukulaisuussuhde

Edellä kuvailtua (PEC \geq 0.8, viiden sukupolven mukaan laskettuna) aineistoa käytettiin myös keskimääräisen sukulaisuussuhteen laskemisessa kolmelle eri ryhmälle: siitoksessa käytettyjen pässien välille, siitoksessa käytettyjen uuhien välille ja siitoksessa käytettyjen pässien ja uuhien välille.

4.2.4 Merkittävimmät kantaeläimet (esivanhempien kontribuutio)

Esivanhempien?? kontribuutiovaikutus eli keskimääräinen sukulaisuus haluttuun ikäluokkaan määritettiin vuosikohtaisesti RelaX2-ohjelmistolla Boichard ym. (1997) esittämää menetelmää käyttäen. Esimerkiksi kuvassa 5 esitetyn yksilön 2 kontribuutio viimeiseen sukupolveen eli eläimiin 9 – 13 saadaan määrittämällä kaikki suorat polut,

jotka johtavat yksilöstä 2 viimeiseen sukupolveen, määrittämällä sukulaisuusasteet näiden yksilöiden välillä ja laskemalla niiden keskiarvo. Yksilön 2 ja viimeisen sukupolven väliset polut ovat seuraavat:

2 → 9: sukulaisuusaste 0.5

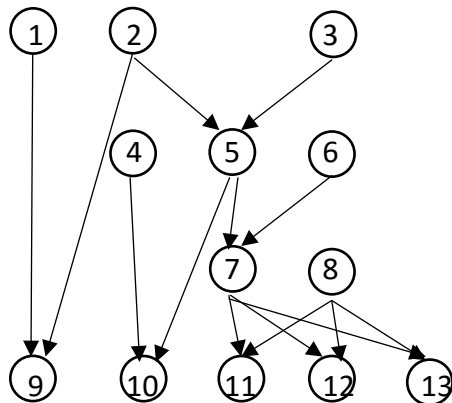
2 → 5 → 10: sukulaisuusaste 0.25

2 → 5 → 7 → 11: sukulaisuusaste 0.125

2 → 5 → 7 → 12: sukulaisuusaste 0.125

2 → 5 → 7 → 13: sukulaisuusaste 0.125

Sukulaisuuksien keskiarvo on 0.225.



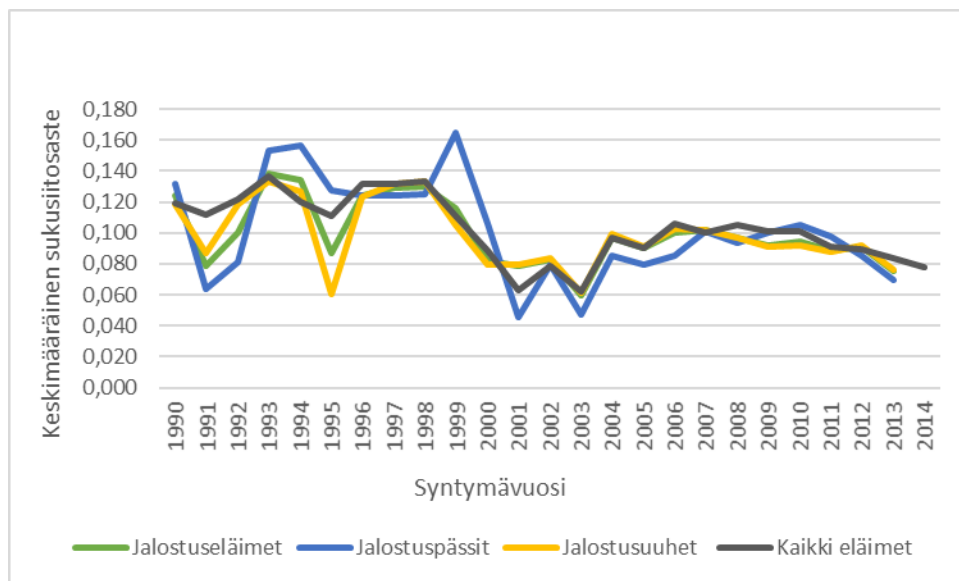
Kuva 5. Esimerkkisukupuu mukaellen Boichard ym. (1997).

5 TULOKSET

Kaikki ohessa esitetyt tulokset koskevat vain edellä määritellyt ehdot täyttäviä eläimiä. Rajaus tehtiin kriteerein PEC-arvo ≥ 0.8 joka laskettiin viiden vanhempaisukupolven perusteella.

5.1 Keskimääräinen sukusiitosaste

Keskimääräiset sukusiitosasteet olivat kaikkien ryhmien (kaikki PEC kriteerin täyttäneet, pelkästään siitokseen käytetyt eläimet ja erikseen pässit ja uuhet) välillä samansuuntaiset (kuva 6). 2000-luvun alussa kaikkien ryhmien sukusiitosasteet putosivat merkittävästi 1990-luvun lukemista rekisteröityjen eläinten määrän kasvaessa. Siitospässien keskimääräisen sukusiitosasteen käyrä poikkeaa kaikkein eniten muista ryhmistä 1990-luvun puolella.



Kuva 6. Keskimääräiset kainuunharmaksen sukusiitosasteet esitettynä syntymävuosittain kaikille eläimille ja erikseen jalostuseläimille.

1990-luvulla keskimääräinen sukusiitosaste on ollut pääasiassa yli 10 % kaikissa ryhmissä mutta 2000-luvulla se on ollut pääasiassa alle 10 %. Viimeisten vuosien aikana keskimääräinen sukusiitosaste onkin ollut kaikissa ryhmissä hienoisessa laskussa. Vuonna 2013 syntyneillä kaikkien ryhmien keskimääräinen sukusiitosaste oli alle 8,4 % (taulukko 5).

Taulukko 5. Kainuunharmaksen keskimääräiset sukusiitosasteet syntymävuosittain.

Syntymävuosi	Jalostuseläimet	Jalostuspässit	Jalostusuuhet	Kaikki eläimet
1990	0,124	0,132	0,118	0,119
1991	0,079	0,064	0,087	0,112
1992	0,100	0,081	0,119	0,122
1993	0,138	0,153	0,133	0,136
1994	0,134	0,156	0,127	0,120
1995	0,087	0,128	0,060	0,111
1996	0,124	0,124	0,124	0,132
1997	0,129	0,124	0,131	0,132
1998	0,130	0,125	0,133	0,133
1999	0,116	0,165	0,105	0,111
2000	0,082	0,106	0,079	0,088
2001	0,079	0,045	0,080	0,063
2002	0,083	0,080	0,084	0,079
2003	0,060	0,047	0,061	0,062
2004	0,097	0,086	0,099	0,097
2005	0,090	0,080	0,091	0,090
2006	0,100	0,085	0,102	0,106
2007	0,102	0,101	0,102	0,100
2008	0,097	0,093	0,097	0,105
2009	0,092	0,100	0,091	0,101
2010	0,094	0,106	0,092	0,101
2011	0,089	0,097	0,088	0,091
2012	0,091	0,085	0,092	0,089
2013	0,075	0,069	0,076	0,084
2014	-	-	-	0,078

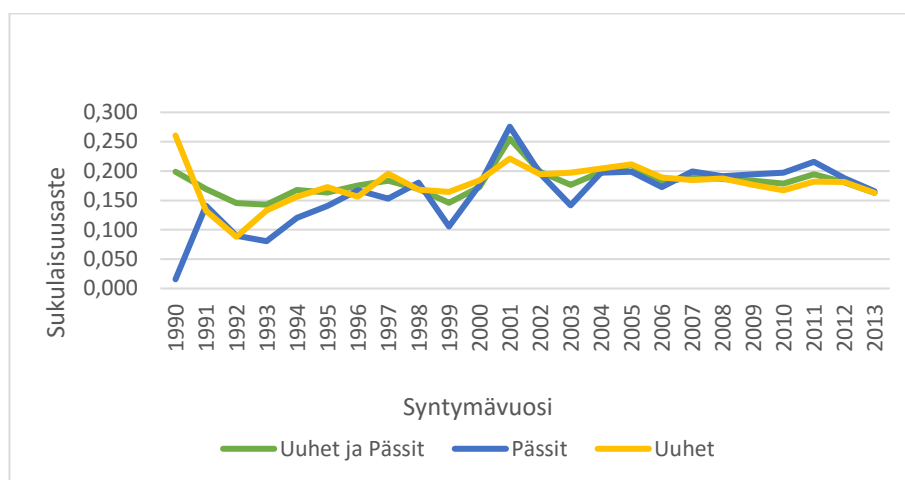
Kaikkien eläinten keskimääräinen sukusiitosaste vaihteli vuosina 1990–2014, vuoden 1993 suurimmasta 13,6 %:sta vuoden 2003 pienimpään 6,2 %:iin. Kaikkien eläinten sukusiitosaste on ollut laskusuuntainen viimeisimmät viisi vuotta. Vuonna 2014 syntyneiden eläinten keskimääräinen sukusiitosaste oli 7,8 %.

Jalostuseläinten keskimääräinen sukusiitosaste on vaihdellut vuoden 1993 suurimmasta 13,8 %:sta vuoden 2003 pienimpään 6,0 %:iin. Jalostuseläinten keskimääräinen sukusiitosaste on ollut vuodesta 2007 laskeva ollen vuonna 2013 syntyneillä 7,5 %.

Pässien keskimääräinen sukusiitosaste on ollut korkeimmillaan vuonna 1999 (16,5 %) ja matalimmillaan vuonna 2001 (4,1 %). Vuonna 2013 syntyneillä jalostukseen käytetyillä pässeillä keskimäärin sukusiitos on ollut 6,9 %. Niin ikään jalostusuuhien keskimääräinen sukusiitosaste on ollut korkeimmillaan vuonna 1993 ja 1998 (13,3 %) ja matalimmillaan vuonna 1995 (6,0 %). Vuonna 2013 syntyneiden jalostusuuhien keskimääräinen sukusiitosaste on ollut 7,6 %.

5.2 Sukulaistuminen

Sukulaistuminen on ollut samansuuntaista kaikissa ryhmissä koko tarkastelujakson ajan. Sukulaistuminen on ollut laskusuuntainen muutaman viimeisimmän tarkasteluvuoden aikana kaikissa tarkastelluissa ryhmissä. Eniten vaihtelua sukulaistumisen muutoksissa esiintyy pässien keskuudessa (kuva 7).



Kuva 7. Kainuunharmasryhmien välisen sukulaistumisen kehitys.

Mitään merkittävän suuria eroja eri ryhmien sukulaisuusasteiden välillä ei ole havaittavissa 2000-luvulla. Suurimmat arvot kaikissa ryhmissä ovat olleet yhtäaikaaisesti vuonna 2001, kaikki yli 22 %. Vuonna 2013 syntyneillä lampailla kaikkien ryhmien välinen sukulaisuusaste oli alle 17 % (taulukko 6).

Taulukko 6. Pässien, uuhien ja pässien ja uuhien välinen sukulaisuusaste syntymävuosittain kainuunharmaksella.

vuosi	pässit	uuhet	uuhet ja pässit
1990	0,016	0,261	0,199
1991	0,141	0,132	0,169
1992	0,090	0,088	0,145
1993	0,081	0,133	0,143
1994	0,120	0,156	0,168
1995	0,140	0,173	0,164
1996	0,167	0,156	0,176
1997	0,153	0,196	0,183
1998	0,181	0,168	0,170
1999	0,105	0,165	0,146
2000	0,176	0,184	0,173
2001	0,276	0,221	0,255
2002	0,196	0,195	0,199
2003	0,142	0,197	0,177
2004	0,197	0,204	0,198
2005	0,199	0,211	0,210
2006	0,173	0,189	0,180
2007	0,199	0,185	0,191
2008	0,191	0,188	0,186
2009	0,194	0,176	0,184
2010	0,197	0,167	0,179
2011	0,216	0,182	0,194
2012	0,188	0,182	0,181
2013	0,166	0,163	0,163

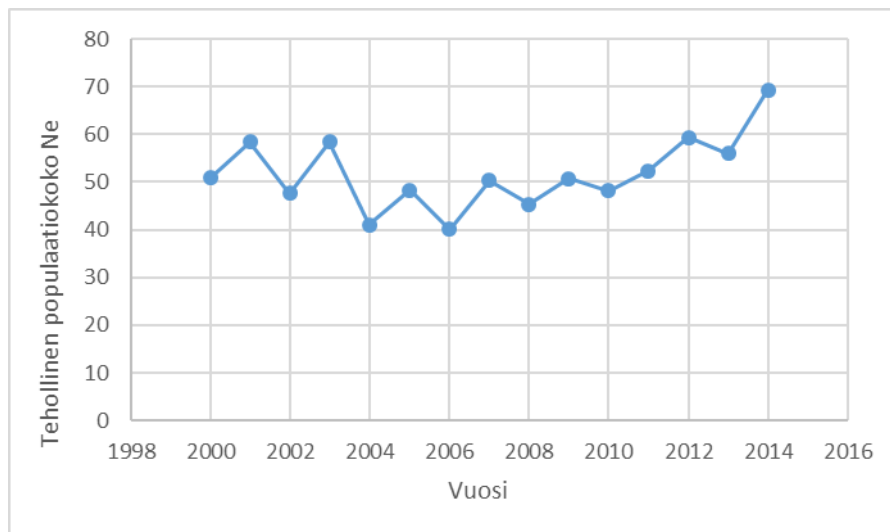
Sukulaisuus pässien ja uuhien välillä on ollut korkeimmillaan vuonna 2001 (25,5 %) ja alhaisimmillaan vuonna 1993 (14,3 %). Sukulaisuus pässien ja uuhien välillä on vähentynyt viimeisimmän kolmen tarkasteluvuoden ajan. Vuonna 2013 syntyneiden pässien ja uuhien välinen sukulaisuusaste on keskimäärin 16,3 %.

Pässien välinen sukulaisuus on ollut korkeimmillaan vuonna 2001 (27,6 %) ja matalimmillaan vuonna 1990 (1,6 %). Pässien välinen sukulaisuus on myös vähentynyt viimeisimpänä kolmena tarkasteluvuonna. Vuonna 2013 syntyneiden pässien välinen sukulaisuusaste on 16,6 %.

Uuhien välinen sukulaisuus on ollut korkeimmillaan vuonna 1990 (26,1 %) ja matalimmillaan vuonna 1992 (8,8 %). Uuhien sukulaisuusaste on pysynyt alle 20 %:ssa vuoden 2005 jälkeen. Vuonna 2013 syntyneiden uuhien välinen sukulaisuusaste on alhaisempia vuosiin eli 16,3 %.

5.3 Tehollinen populaatiokoko

Vuosien 2000–2014 välillä tapahtunut tehollisen populaatiokoon muutos on esitetty kuvassa 8. Tehollinen populaatiokoko on vaihdellut kriittisen 50 eläimen rajan molemmin puolin 2000-luvulla, mutta 2008 jälkeen tehollinen populaatio näyttäisi olevan kasvussa. Tehollinen populaatiokoko oli tarkastelujaksolla alhaisimmillaan noin 40 yksilöä (2004 ja 2006). Nykyinen kainuunharmaan tehollinen populaatiokoko on noin 70 yksilöä.

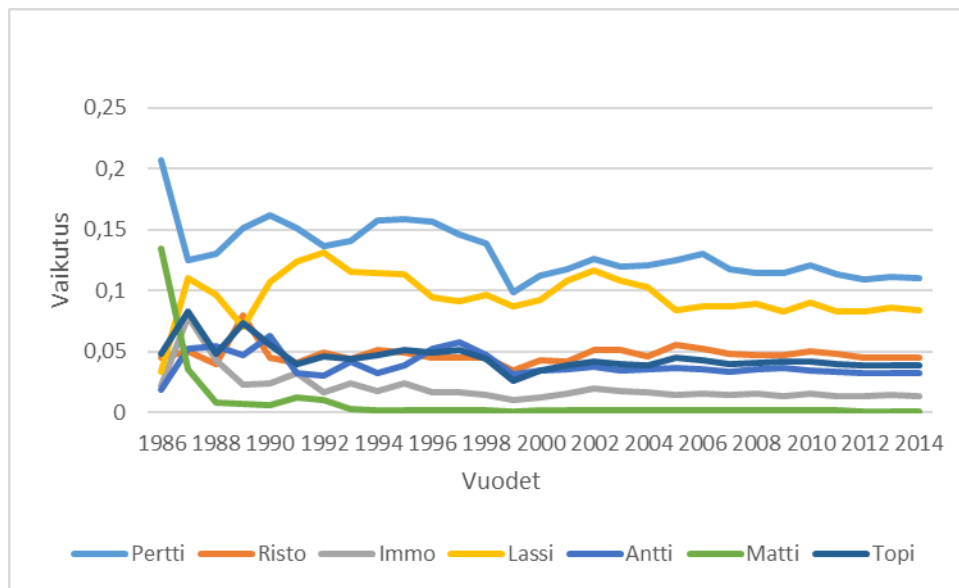


Kuva 8. Kainuunharmaksen tehollinen populaatiokoko syntymävuosittain.

5.4 Merkittävimmät kantaeläimet (esivanhempien kontribuutio)

Nykyisen kainuunharmaspopulaation perimästä 32,3 %:a voidaan jäljittää seitsemään perustajapässiin: Pertti, Risto, Immo, Lassi, Antti, Matti ja Topi. Kuvassa 9 ja taulukossa 7 on havainnollistettu näiden seitsemän kantapässin osuuksien vaihtelu populaation

perimästä vuosien 1986–2014 aikana. Yksittäisistä perustajapässeistä Pertillä on ollut suurin vaikutus populaation perimään ja se on vakiintunut noin 10 % tasolle 2000-luvulla. Muutenkin pässien osuudet ovat pysyneet kuluneiden vuosien aikana melko tasaisina. Poikkeuksena on Matti, jonka osuus populaation perimästä on pudonnut 1980-luvun yli 10 %:sta alle 1 %:iin. Vuonna 1986 suurin vaikutus populaatioon on ollut Pertti-pässillä 20,7 % osuudella ja pienin Antti-pässillä 1,8 % osuudella. Edelleen vuonna 2014 Pertti-pässin vaikutus on ollut kantapässeistä suurin, mutta osuus oli enää 11,0 %.



Kuva 9. Kainuunharmaspässien osuus populaation perimästä vuosina 1986 – 2014.

Taulukko 7. Perustajapässien kontribuutiot kainuunharmaspöpopulaation perimään viiden vuoden välein esitettynä.

	1986	1990	1995	2000	2005	2010	2014
Pertti	0,207	0,161	0,159	0,112	0,125	0,121	0,110
Risto	0,045	0,045	0,049	0,043	0,055	0,050	0,045
Immo	0,022	0,024	0,024	0,012	0,014	0,015	0,013
Lassi	0,033	0,107	0,113	0,092	0,084	0,090	0,084
Antti	0,018	0,063	0,039	0,034	0,036	0,034	0,032
Matti	0,134	0,006	0,002	0,001	0,002	0,002	0,001
Topi	0,048	0,055	0,051	0,034	0,045	0,042	0,038

Kantapässien kontribuution lisäksi tarkasteltiin aineistosta löytyvien uuhien ja myöhemmin syntyneiden pässien vaikutusta nykypopulaation perimään (taulukko 8). Vuonna 2000 kolme suurimman kontribuution antanutta eläintä olivat vuonna 1997 ja 1982 syntyneet P-sukuiset Pertti-pässit, 14,5 % ja 11,2 % osuudella sekä 1994 syntynyt Ristina-uuhi 11,4 % osuudella. Vuonna 2014 syntyneiden kainuunharmasten perimässä suurimman kontribuution antoi 1982 syntynyt Pertti-pässi 11,0 % osuudella, 1984 syntynyt Lassi-pässi 8,4 % osuudella sekä vuonna 1984 syntynyt Helena-uuhi 8,0 % osuudella.

Taulukko 8. Merkittävimpien kainuunharmasyksilöiden kontribuutio vuonna 2000 ja vuonna 2014 syntyneiden kainuunharmaslampaiden perimään.

Vuosi	ID	Nimi	Sukupuoli	Synt.vuosi	%-osuus
2000	268943	Pertti	Pässi	1997	14,5
	268603	Ristina	Uuhi	1994	11,4
	267093	Pertti	Pässi	1982	11,2
	269145	Antti	Pässi	1998	10,0
	267186	Lassi	Pässi	1984	9,3
	268864	Pertti	Pässi	1996	9,0
	268931	Antti	Pässi	1997	8,1
	268421	Matti	Pässi	1993	7,8
	267091	Helena	Uuhi	1984	7,2
	268778	T.Tirja	Uuhi	1995	7,1
2014	267093	Pertti	Pässi	1982	11,0
	267186	Lassi	Pässi	1984	8,4
	267091	Helena	Uuhi	1984	8,0
	499531	Pertti	Pässi	2000	7,5
	268931	Antti	Pässi	1997	7,3
	268603	Ristina	Uuhi	1994	6,4
	269152	Pertti	pässi	1998	6,1
	268058	Niini	uuhi	1991	6,1
	267505	Vopi	pässi	1988	5,7
	267961	Immo	pässi	1990	5,7

5.5 Sukupolven välinen aika

Sukupolvien väliseksi keskimääräiseksi ajaksi saatiin 20 viimeisen vuoden ajalta 3,3 vuotta. Isän ja tämän jälkeläisen välillä keskimääräinen sukupolven välinen aika on ollut 3,1 vuotta ja emän ja jälkeläisen välillä 3,5 vuotta. Jalostuseläinten väliset sukupolvien väliset ajat ovat olleet lyhempiä. Isä-poika -polussa keskimääräinen sukupolven välinen

aika on ollut 2,8 vuotta ja vastaavasti isä-tytär -polussa 2,8 vuotta. Niin ikään emä-poika -polussa sukupolvien välinen aika on ollut 3,1 vuotta ja emä-tytär -polussa 3,2 vuotta.

6 TULOSTEN TARKASTELU JA JOHTOPÄÄTÖKSET

Tämän tutkielman tavoitteena oli selvittää kainuunharmaksen geneettistä monimuotoisuutta sukupuuaineistoon pohjautuen. Populaation keskimääräinen sukusiitosaste on vaihdellut varsinkin 1990-luvulla, mutta on ollut laskusuuntainen viime vuosien osalta. Suuren vaihtelun yksi luonnollinen selitys on aineiston pienuus 1990-luvulla, koska vuosittaisten keskiarvojen laskemisessa käytettiin vain eläimiä, joiden sukupuu oli suurelta osin tiedossa (PEC-kriteeri). Myös sukulaistuminen on ollut laskusuuntainen viimeisen viiden vuoden aikana.

Kainuunharmas on edelleen uhanalainen rotu, joten pyrkimyksenä on ennen kaikkea rodun säilytys ja eläinmäärään lisäys. Kainuunharmas kuuluu kotieläingenivarojen säilytysohjelmaan, jossa tavoitteena on ylläpitää rodun geneettistä vaihtelua (Luke, 2017). Monimuotoisuuden vaaliminen on tärkeää, koska tulevaisuudessa tuotanto-olosuhteet voivat muuttua eikä tiedetä, mitkä piirteet tai alleelit ovat sen myötä tarpeellisia. Luonnonpopulaatioissa muutos tapahtuu luonnollisesti ympäristön muuttuessa. Jalostuspopulaatioissa ongelmana voivat olla rajalliset geenivarat, jolloin olosuhteiden muuttuessa ei välttämättä ole saatavilla haluttuja ominaisuuksia geneettisessä valikoimassa (Lesica ja Allendorf 1995).

Geneettisen monimuotoisuuden säilyttämisen kannalta tehollinen populaatiokoon tulisi olla yli 50 eläintä, mielellään yli 100 eläintä (Meuwissen 1997). Kainuunharmaksen tehollinen populaatiokoko on ollut pitkään hyvin alhainen, noin 50 ja alle, mikä tarkoittaa, että populaation monimuotoisuuden kannalta katsottuna tilanne on ollut hyvin kriittinen jo pidemmän aikaa. Tehollinen populaatiokoko on kasvanut 2010-luvulla noin 70:een eläimeen. Tämän perusteella tulevaisuus näyttää toiveikkaalta tehollisen populaatiokoon osalta.

Nykyisten kainuunharmasten perimästä noin 30 % voidaan jäljittää suoraan seitsemään perustajapässiin. Suurimmat rodun perimään vaikuttavat pässit ovat olleet Pertti ja Lassi; Pertti 11,0 %:n osuudella ja Lassi 8,4 %:n osuudella. Helena, Ristina ja Niini ovat rodun merkittävimpiä kantauhia. Emillä on yleensä pienempi kontribuutiovaikutus uroksiin verrattuna, koska emien jälkeläisten määrä on pienempi kuin urosten. Yhden esivanhemman kontribuutio voisi periaatteessa olla vaikka 100%, jos populaatiosta tulee täysin sukusiitetty rajun linjalostuksen johdosta. Loppuosa kainuunharmaksen esi-isien kontribuutiosta tulee siitä, että rotuun on hyväksytty myös alkuperäisen 7 pässin ja alkuperäisen 14 uuhien lisäksi ajan saatossa uusia rodun määritelmän täyttäneitä lampaita. Kantakirjaohjesäännön mukaisesti risteytyseläimestä tulee puhtasrotuinen riittävän monen sukupolven jälkeen.

Vastaavanlainen sukupuuaineistoon pohjautuva populaation geneettisen monimuotoisuuden tutkimus on tehty suomenlampaalle (Li ym. 2009). Suomenlampaan keskimääräinen sukusiitosaste vuosina 1989-2006 syntyneillä vaihteli 0,6 %:sta (1989) 3,0 %:iin (2004). Keskimääräinen sukulaisuus oli vuonna 2005 korkeimmillaan, pässien välillä 1,7 %, uuhien välillä 1,5 % ja pässien ja uuhien välillä 1,5 %. Suomenlampaan tehollisen populaatiokoon arvioitiin olevan noin 120 eläintä. Keskimääräinen sukupolven välinen aika oli suomenlampaalla 2,85 vuotta.

Suomenlampaaseen verrattuna kainuunharmaksen tehollinen populaatiokoko on pienempi, mikä heijastuu korkeampina sukusiitos- ja sukulaisuusasteina. Kohtuullisen alhaiset sukusiitosasteet antavat viitteitä siitä, että kainuunharmaspopulaatioon olisi tullut jossakin vaiheessa geenivirtaa mahdollisesti joko suomenlampaista tai muista kainuunharmaksen kanssa samanvärisistä sukulaisroduista. Järjestelmällinen kainuunharmaksen rekisteröinti omalla rotukoodillaan (KK1) on aloitettu vasta vuonna 2011 ja kainuunharmas sai oman kantakirjaohjesääntönsä vuoden 2016 alusta. On mahdollista, että aiemmin tuotosseurantarekisterissä suomenlampaan harmaalla värikoodilla kainuunharmakseksi erotetut eläimet ovat voineet olla muutakin alkuperää tai rekisteröinti on voinut olla muista syistä puutteellista. Vaikka kainuunharmaspopulaatio ei olekaan pysynyt todennäköisesti täysin suljettuna, ei tämä ole rodun monimuotoisuuden kannalta huono asia. Päinvastoin, säilytystyö on sitä helpompaa mitä laajempi pohja populaatiossa on.

Norberg ja Sørensen (2007) ovat tarkastelleet kolmen lammasrodun (texel, shropshire ja oxford down) sukusiitosasteita ja sukusiitosasteiden muutoksia. Näillä roduilla samana vuonna syntyneiden karitsoiden keskimääräiset sukusiitosasteet vaihtelivat välillä 5,7 % - 10,2 % (PEC kaikilla roduilla yli 0.8) eli sukusiitosasteet olivat melko samalla tasolla kainuunharmakseen kanssa. Myös Huby ym. (2003) ovat tarkastelleet viiden ranskalaisen lammasrodun geneettistä tilaa, mutta hieman eri perspektiivistä. Suoraan verrattavaa kainuunharmaksen kanssa ranskalaisilla lammasroduilla oli sukupolven välinen aika, joka vaihteli 3,1 vuodesta 3,7 vuoteen. Ranskalaisilla roduilla sukupolven välinen aika oli pidempi kuin kainuunharmaksen tai suomenlampaan. Tehollista populaatiokokoa havainnollistaa hyvin myös Sørensen ym. (2005) tutkimus nautapuolelta, missä tutkitut rodut: holstein, punainen rotu (Danish Red) ja jersey, ovat pitkään olleet valinnan kohteena. Tehollinen populaatiokoko näissä roduissa on pudonnut hälyttävän alas eli noin 50:een yksilöön. Kainuunharmaksella kehitys on mennyt päinvastaiseen suuntaan.

Helpoin ja edullisin rodun säilytyskeino olisi se, että rotu itsessään olisi kasvattajille mieluinen ja sen myötä rodun suosio kasvaisi luonnollisesti. Kainuunharmaskanta on tästä hyvä esimerkki, kun sen monimuotoiset käyttömahdollisuudet mm. maisemanhoitoon ja persoonallisen värisen villan ja taljojen tuotantoon ovat yleistyneet 2000-luvulla, myös populaation kanta on kasvanut voimakkaasti. Käytännön lampaanjalostuksessa Suomessa käytetään tällä hetkellä 4 kk:n ikäisille karitsoille punnituksia, lihasten ultraäänimittauksia ja elävän eläimen EUROP-arvostelua. Arvosteluita kasvusta, lihakkuudesta, rasvasta ja lihantuotannosta voidaan käyttää indeksien muodostamiseen. Nämä indeksit mahdollistavat eri katraiden yksilöllisen vertailun keskenään ja ne toimivat samalla myös jalostusvalinnassa apuna (Suomen Lammasyhdistys, 2017). Myös lisääntymiskyky ja taudinkestävyys ovat huomionarvoisia seikkoja kainuunharmaksen tulevaisuuden jalostustavoitteissa. Näitä ominaisuuksia kannattaisi hyödyntää kainuunharmaksen kohdalla esimerkiksi vientiä kehittäessä.

Kainuunharmaksen geneettisen monimuotoisuuden säilyttämisessä käytetään edelleen perustajapässien mukaista linjaparitusta, jossa uuhi paritetaan aina erilinjaisen pässin kanssa kuin mitä linjaa sen isä edustaa. Myös harvinaisten sukujen edustajia tulisi

käyttää parituksissa suunnitellusti, jotta monimuotoisuus säilyisi mahdollisimman hyvin. Tehokkain tapa populaation geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiseksi olisi kuitenkin käyttää ns. optimum contribution -menetelmää (Meuwissen, 1997), joka pyrkii samanaikaisesti mahdollisimman hyvään perinnölliseen edistymiseen halutuissa ominaisuuksissa ja alhaiseen sukusiitosasteen kasvuun oikean paritusvalinnan kautta. Tähän tarkoitukseen soveltuva ohjelma on mm. Pohjoismaisen NordGen:n ylläpitämä EVA-ohjelma (Berg ym. 2006).

Vuonna 2009 mahdollistui ensimmäisen kerran pienmärehitijöiden genotyypitys ISGC:n (International Sheep Genomics Consortium) kehittämällä ja Illuminan valmistamalla OvineSNP50 -genotyypityssirulla. Sirulla on yli 54 000 SNP-merkkiä, jotka kattavat lampaan koko genomien. Genominen valinta (Meuwissen ym. 2001), joka perustuu genotyyppien avulla tehtävään jalostusarvosteluun ja valintaan, avaa uusia näkökulmia pienmärehitijöiden jalostukseen (Rupp ym. 2016). Genomisella valinnalla voidaan lyhentää sukupolven välistä aikaa pelkkiin tuotostietoihin ja sukupuuhun perustuvaan valintaan verrattuna, koska genomiset jalostusarvot voidaan laskea jo nuorille eläimille ja seuraavan polven vanhemmat voidaan valita periaatteessa heti eläinten synnyttyä. Genomisen tiedon avulla saadaan informaatiota myös ominaisuuksista, jotka voitaisiin normaalisti mitata yksilöistä vasta esim. teurastushetkellä tai ominaisuuksista, jotka ovat sukupuoleen sidottuja. Näitä ominaisuuksia ovat esimerkiksi lisääntymiskyky, kasvukyky, taudinkestävyys, lihan koostumus ja ruhon laatu (Rupp ym. 2016). Genomista valintaa hyödynnetään jo tehokkaasti lammajalostuksessa Uudessa-Seelannissa ja Australiassa, maitolampailla Ranskassa sekä vuohilla Ranskassa ja Iso-Britanniassa. Korkeampi hinta suhteessa hyötyyn lampailla verrattaessa niitä nautoihin on hidastavana tekijänä genomitestausten hyödyntämisen kasvussa. Genotyypityksen kustannusten hinnan uskotaan tulevaisuudessa laskevan nopeasti. Genomitiedon hyödyntämistä lampaiden jalostamisessa rajoittavat pienet populaatiot, alhainen kytkentäepätasapaino, risteytyseläinten käyttö, tuotostietojen tallentamisen puutteet ja genomitiedon hyödyn suhde kustannuksiin (Rupp ym 2016).

Genomitieto on hyvä työkalu myös paikallisten rotujen geneettisen monimuotoisuuden arviointiin ja säilyttämiseen (Fernández ym. 2016). Genotyypitys SNP-merkeillä sekä koko genomien sekvensointi tuovat lisätarkkuutta sukulaisuuden määrittämiseen. Tämä

on erityisen tärkeää silloin kun sukupuutiedot puuttuvat kokonaan tai ne ovat puutteellisia. Puutteellisen sukulaisuustiedon vuoksi populaation eläimistä voidaan käyttää liian läheisiä sukulaisyksilöitä seuraavan sukupolven vanhempina, mikä voi johtaa merkittävään geneettisen vaihtelun katoamiseen. Genotyyppityksen avulla voimme arvioida eläinten sukulaisuudet paremmin ja näin sukulaistumista ja sukusiitosta voidaan välttää. Menetelmää hyödynnetään Uudessa-Seelannissa (Rupp ym. 2016).

Jos eläingenivaroissa on pakastettuna hyödynniskelpoista spermaa kainuunharmaksesta, vanhojen pässien hyödyntämismahdollisuudet elävään geenipankkiin tulisi kartoittaa. Tosin, vanhat pässit voivat ovat hyvin läheistä sukua kainuunharmaksen perustajapässeille, joten ne tuskin lisäävät populaation monimuotoisuutta. Yksi mahdollisuus estää pienen populaation ongelmia olisi myös käyttää siitoksessa kainuunharmaksen sukulaisrotuja, siis muita harmaita rotuja tuomaan heterogeenisyyttä ja elinvoimaa rotuun. Jalostuksessa ja säilytytyössä on tulevaisuudessa mahdollista hyödyntää myös keinosiemennystä, joka mahdollistaisi monipuolisemmin parituksen suunnittelun perinteisen ”koko laumalle sama pässi” -ajattelun sijaan. Myös alkionsiirron avulla voitaisiin jakaa geneettistä materiaalia nykyistä tehokkaammin tilalta toiselle.

Kainuunharmaksen geneettinen monimuotoisuus on ollut kauan uhattuna, mutta kannan lisäämisellä on päästy hyvin eteenpäin monimuotoisuuden säilyttämisessä ja parantamisessa. Tällä hetkellä kainuunharmaksen tehollinen populaatiokoko on siedettävällä tasolla ja se takaa populaation monimuotoisuuden säilymisen ainakin nykyisellä tasolla. Populaation monimuotoisuuden säilyttämisessä tulisi tulevaisuudessa hyödyntää keinosiemennystä, optimaaliseen kontribuutioon perustuvaa jalostusvalintaa sekä genotyyppityksen suomia mahdollisuuksia.

7 KIITOKSET

Haluan kiittää ohjaajaani kotieläinjalostustieteen professoria Pekka Uimaria ammattitaitoisesta ohjauksesta sekä ProAgria Keskusten Liittoa luvasta käyttää lampaiden tuotosseurannan aineistoa tätä tutkielmaa varten.

LÄHTEET

- Berg P., Nielsen J. ja Sørensen M.K. 2006. EVA: Realized and predicted optimal genetic contributions. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Belo Horizonte, Brazil, Contribution, pp. 27-09
- Bjelland, D. W., Weigel, K. A., Vukasinovic, N. & Nkrumah, J. D. 2013. Evaluation of inbreeding depression in Holstein cattle using whole-genome SNP markers and alternative measures of genomic inbreeding. *Journal of Dairy Science* 96: 4697-4706
- Boichard, D., Maignel L., and Verrier. E. 1997 The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genetics Selection Evolution* 29: 5-23.
- Bourdon, R. M. 1997. *Understanding animal breeding*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall. 523 sivua
- Bläuer, A. & Kantanen, J. 2013. Transition from hunting to animal husbandry in Southern, Western and Eastern Finland: new dated osteological evidence. *Journal of Archaeological Science* 40: 1646-1666.
- Chessa, B., Pereira, F., Arnaud, F., Amorim, A., Goyache, F., Mainland, I., Kao, R. R., Pemberton, J. M., Beraldi, D., Stear, M. J., Alberti, A., Pittau, M., Iannuzzi, L., Banabazi, M. H., Kazwala, R. R., Zhang, Y. P., Arranz, J. J., Ali, B. A., Wang, Z., Uzun, M., Dione, M. M., Olsaker, I., Holm, L. -, Saarma, U., Ahmad, S., Marzanov, N., Eythorsdottir, E., Holland, M. J., Paolo, A. -, Bruford, M. W., Kantanen, J., Spencer,

T. E. & Palmarini, M. 2009. Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations. *Science* 324: 532-536.

Falconer D.S. & Mackay Trudy F.C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Edition.

Fernández J., Toro M. A., Gómez-Romano, F., Villanueva, B. 2016, The use of genomic information can enhance the efficiency of conservation programs. *Animal Frontiers* 6:59-64.

Gutiérrez, J. P., Cervantes, I., Molina, A., Valera, M. & Goyache, F. 2008. Individual increase in inbreeding allows estimating effective sizes from pedigrees. *Genetics Selection Evolution* 40: 359-378.

Huby, M., Griffon, L., Moureaux, S., De Rochambeau, H., Danchin-Burge, C. & Verrier, É. 2003. Genetic variability of six French meat sheep breeds in relation to their genetic management. *Genetics Selection Evolution* 35: 637-655.

Juga J., Maijala K., Mäki-Tanila A., Mäntysaari E., Ojala M. ja Syväjärvi J. 1999. *Kotieläinjalostus*. Gummerus, Jyväskylä.

Lesica, P. & Allendorf, F. W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology* 9: 753-760.

Li, M., Strandén, I., Tiirikka, T., Sevón-Aimonen, M., & Kantanen, J. 2011. A comparison of approaches to estimate the inbreeding coefficient and pairwise relatedness using genomic and pedigree data in a sheep population. *PLoS One* 6:e26256.

Li, M., Strandén, I. & Kantanen, J. 2009. Genetic diversity and pedigree analysis of the Finnsheep breed. *Journal of Animal Science* 87: 1598-1605.

Luke, 2017. Kansallinen eläingenivaraohjelma. Viitattu 9.4.2017.

<https://portal.mtt.fi/portal/page/portal/www/Tietopaketti/Eläingenivarat>.

Maaseutukeskusten Liitto 1995. Lampaiden kantakirjaohjesääntö. Suomen

lammasyhdistys 2017. http://lammasyhdistys.fi/wp-content/uploads/2016/09/lampaiden_kantakirjaohjesaanto_suomenlammas1.pdf

MacCluer, J. W., Boyce, A. J., Dyke, B., Weitkamp, L. R., Pfenning, D. W. & Parsons, C. J.

1983. Inbreeding and pedigree structure in Standardbred horses. *Journal of Heredity* 74: 394-399.

Maignel, L., Boichard, D. & Verrier, E. 1996. Genetic variability of French dairy breeds estimated from pedigree information. *Interbull Bulletin* 49-56.

Maijala, K. 1999. 80 vuotta järjestettyä lampaanjalostusta. Kokemäki: Satakunnan painotuote.

Meadows, J., Hanotte, O., Drögemüller, C., Calvo, J., Godfrey, R., Coltman, D., Maddox, J., Marzanov, N., Kantanen, J. & Kijas, J. 2006. Globally dispersed Y chromosomal haplotypes in wild and domestic sheep. *Animal Genetics* 37: 444-453.

Meuwissen, T., Hayes, B. ja Goddard, M. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819-1829.

Meuwissen, T. 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. *Journal of Animal Science* 75: 934-940.

- Meuwissen, T. ja Woolliams, J. 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. *Theoretical and Applied Genetics* 89: 1019-1026.
- Niemi, M., Bläuer, A., Iso-Touru, T., Nyström, V., Harjula, J., Taavitsainen, J. -, Storå, J., Lidén, K. & Kantanen, J. 2013. Mitochondrial DNA and Y-chromosomal diversity in ancient populations of domestic sheep (*Ovis aries*) in Finland: Comparison with contemporary sheepbreeds. *Genetics Selection Evolution* 45: 2.
- Norberg, E. & Sørensen, A. C. 2007. Inbreeding trend and inbreeding depression in the Danish populations of Texel, Shropshire, and Oxford Down. *Journal of Animal Science* 85: 299-304.
- Pro Agria Keskusten Liitto. 2016 Kainuunharmas kantakirjaan – Lampureiden ja lammastoimialan odottama päätös. Tiedote. Viitattu 9.4.2017.
<https://proagria.fi/ajankohtaista/kainuunharmas-kantakirjaan-lampureiden-ja-lammastoimialan-odottama-paatos-6336>
- Rupp, R., S. Mucha, H. Larroque, J. McEwan, and J. Conington. 2016. Genomic application in sheep and goat breeding. *Animal Frontiers* 6: 39-44.
- Strandén, I. & Vuori K 2006. RelX2: pedigree analysis program. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Belo Horizonte, Brazil, Contribution, pp. 27-30.
- Suomen Lammasyhdistys 2017. Lammasyhdistyksen kotisivut. Viitattu 9.4.2017.
<http://www.lammasyhdistys.fi/?id=320B8645-B4E14415811D-97B4BC3C3A74>

Sørensen, A. C., Sørensen, M. K. & Berg, P. 2005. Inbreeding in Danish dairy cattle breeds. *Journal of Dairy Science* 88: 1865-1872.

Tapio, M., Marzanov, N., Ozerov, M., Cinkulov, M., Gonzarenko, G., Kiselyova, T., Murawski, M., Viinalass, H. & Kantanen, J. 2006. Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1776-1783.

Tapio, M., Tapio, I., Grislis, Z., Holm, L. -, Jeppsson, S., Kantanen, J., Miceikiene, I., Olsaker, I., Viinalass, H. & Eythorsdottir, E. 2005. Native breeds demonstrate high contributions to the molecular variation in northern European sheep. *Molecular Ecology* 14: 3951-3963.

Tapio, M., Miceikienė, I., Vilki, J. & Kantanen, J. 2003. Comparison of microsatellite and blood protein diversity in sheep: Inconsistencies in fragmented breeds. *Molecular Ecology* 12: 2045-2056.

United Nations 1992. Convention on biological diversity. <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>.

Zeder, Melinda A. 2008. "Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11597-11604.