

**SUOMENLAMPAAN ISÄLINJOJEN
MOLEKYYYLIGENEETTINEN TARKASTELU**

Silja Jokiniemi
Maisterintutkielma
Kotieläinten jalostustiede
Helsingin yliopisto
Maataloustieteiden osasto
Kesäkuu 2022

TIIVISTELMÄ

HELSINGIN YLIOPISTO — HELSINGFORS UNIVERSITET — UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Laitos — Institution — Department Maataloustieteiden osasto	
Tekijä — Författare — Author Silja Jokiniemi			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Suomenlampaan isälinjojen molekyyligeneettinen tarkastelu			
Oppiaine — Läroämne — Subject Kotieläinten jalostustiede			
Työn laji — Arbetets art — Level Maisterintutkielma		Aika — Datum — Month and year Kesäkuu 2022	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 46 s.
Tiivistelmä — Referat — Abstract Suomenlampaalle on kartoitettu alun perin 73 eri isälinjaa, mutta pässejä on tällä hetkellä elossa 44 eri linjasta. Hollolassa on 1980–1990-luvuilla pakastettu vanhoja siemenannoksia, joiden rodot ja polveutumistiedot ovat vajavaiset eivätkä niiden isälinjat ole tiedossa, minkä takia niitä ei ole käytetty. Tavoitteena oli selvittää genotyypityksen avulla, eroavatko nykyiset suomenlampaan isälinjojen edustajat geneettisesti toisistaan sekä ovatko vanhat pakastetut siemenannokset mahdollisesti suomenlampaita ja voisiko niitä käyttää vanhojen kadonneiden isälinjojen palauttamiseen tai uusien isälinjojen luomiseen suomenlampaalle. Käytettävä aineisto koostui 80 genotyypistä, joista 43 oli kerätty eläviltä suomenlammaspässeiltä ja 37 vanhoista siemennäytteistä. Näytteet genotyyppitettiin NeoGen GGp Ovine 50K -sirulla ja niiden genotyypitys onnistui hyvin. Moniulotteisen skaalauksen (MDS) perusteella osa vanhoista siemennäytteistä osoittautui olevan muita kuin suomenlampaita. Eri isälinjoja edustavat pässit painottuivat löyhästi kolmeen eri ryhmään, mutta kokonaisuudessaan eri isälinjojen pässit eivät geneettisesti eronneet paljoa toisistaan. Pässien välillä havaitut geneettiset erot johtuivat isälinjojen sijaan todennäköisesti eniten siitä, kuinka paljon yhteisiä esivanhempia tutkielmaan mukaan valituilla päseillä oli. Vanhojen siemennäytepässien yhdistäminen luotettavasti elossa oleviin tai jo kadonneisiin isälinjoihin genomiaiaineiston perusteella osoittautui mahdottomaksi, koska päseihin sekoittuu emien kautta kaikkia muita isälinjoja. Siemennäytepässit ovat kuitenkin pääasiassa geneettisesti etäisempiä suurimpaan osaan yleisimmistä isälinjoista, minkä takia niitä voitaisiin hyödyntää siemennyksen kautta lisäämään nykyisen suomenlammaspopulaation geneettistä monimuotoisuutta. Pässien genomiaiaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (G-matriisi) ja sukupuuaiaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (A-matriisi) väliset korrelaatiot olivat pääasiassa korkeita. Neljällä pässillä korrelaatio oli matala. Muilla päseillä korrelaatiot vaihtelivat 0,35 ja 0,95 välillä keskiarvon ollessa 0,71. Matala korrelaatio kertoo todennäköisesti siitä, että näiden neljän pässin sukupuutiedoissa on virheitä, näytteet on otettu vääristä eläimistä tai näytteet ovat menneet sekaisin genotyypityksessä. Tämän perusteella suomenlampailla genotyypitystä kannattaisi aluksi hyödyntää ainakin sukulaisuuksien tarkistamisessa, sillä kirjaamisvirheitä voi tulla helposti korkean sikiävyyden takia. Samalla saataisiin kerättyä genomiaiainestoa, mitä voitaisiin tulevaisuudessa hyödyntää, jos suomenlampaalle halutaan alkaa tekemään genomista valintaa. Isälinjojen alkuperäinen tarkoitus paritusvalintojen tekemisen helpottamiseksi on menettänyt merkitystään, kun lampaiden tuotosseurantaohjelma mahdollistaa sukulaisuuksien tarkistamisen kuuden sukupolven perusteella. Tutkielman tulosten perusteella suomenlampaan jalostuksessa tärkeintä olisi eri isälinjojen säilyttämisen sijaan pyrkiä ylläpitämään mahdollisimman monipuolisesti eri sukuja ja hillitsemään sukusiitosasteen kasvua populaatiotasolla.			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords suomenlammas, isälinja, SNP, geneettinen monimuotoisuus			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Maataloustieteiden maisteriohjelma, maataloustieteiden osasto			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Tutkielman ohjasi professori Pekka Uimari			

ABSTRACT

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 Silja Jokiniemi			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Molecular genetic analysis of different sire lines of Finnsheep breed			
Oppiaine — Läroämne — Subject Animal breeding			
Työn laji — Arbetets art — Level M.Sc. Thesis		Aika — Datum — Month and year June 2022	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 46 p.
Tiivistelmä — Referat — Abstract Originally there have been 73 different sire lines for Finnsheep, but now there are rams alive only from 44 different lines. There have been sperm samples collected in Hollola in the 1980s and 1990s but the breed and pedigree information of those rams is unknown thus they haven't been used in breeding program. The aim of this study was to estimate the genetic differences between Finnsheep sire lines using the genotype information and to find out if the old sperm samples belong to Finnsheep and if they can be used for regenerating some of the lost sire lines or creating new sire lines. The data contained genotypes of 80 animals, of which 43 were collected from alive rams and 37 were old sperm samples. The samples were genotyped with NeoGen GGP Ovine 50K chip. Some of the old sperm samples were not Finnsheep based on the multidimensional scaling. Rams of different sire lines formed a few loose groups but genetically they did not differ very much from each other. Genetic differences were most likely caused by common ancestors instead of different sire lines. It appeared to be impossible to connect the old sperm samples to the current or lost sire lines based on genotype data as the rams are related also to other sire lines through dams. However, old sperm sample rams are mainly genetically more distant to current sire line rams and thus could be utilized to increase the genetic diversity of the current Finnsheep population. Correlations between genomic relationships (G matrix) and additive genetic relationships (A matrix) were mainly high. The correlations were low for four rams. For the rest of the rams, the correlations varied between 0.35 and 0.95 the mean being 0.71. The low correlation is most likely caused by errors in pedigree recording, samples taken from the wrong animals or samples getting mixed during the genotyping. Based on this, the genotyping could be utilized at first for checking the relationships of Finnsheep as the errors can easily occur because of the flock size. It is also advisable to collect genotype data to be used in the future if the genomic selection is applied in the Finnsheep breeding program. The original idea of creating sire lines to simplify mating decisions has lost its relevance when performance recording software enables the calculation of inbreeding coefficient based on six generations. Based on this study, for maintaining the sufficient genetic diversity in Finnsheep, it would be more important to maintain the diversity of different families and to control the increase in inbreeding at the population level than try to conserve all the different sire lines.			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords Finnsheep, sire line, SNP, genetic diversity			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Master's programme in Agricultural Sciences, Department of Agricultural Sciences			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Supervisor Professor Pekka Uimari			

SISÄLLYS

1 JOHDANTO.....	4
2 SUOMENLAMMAS.....	5
2.1 Varhaishistoria.....	6
2.2 Lähihistoria ja jalostustyön alku.....	7
2.3 Jalostus ja kantakirja.....	8
2.4 Isälinjat	9
2.5 Geneettinen monimuotoisuus	12
2.6 Rodun säilytystyö	14
3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET.....	15
4 AINEISTO JA MENETELMÄT.....	15
4.1 Aineisto ja sen käsittely	15
4.2 Genotyyppitettävien eläinten valinta	16
4.3 Genotyyppitys.....	18
4.4 Genotyyppityksen onnistumisen arviointi	18
4.5 Pässien eriytymisen visualisointi.....	20
4.6 Genominen sukulaisuusmatriisin tekeminen	21
5 TULOKSET	21
5.1 Pässien geneettinen eriytyminen	21
5.2 Siemennäytepässien yhdistyminen isälinjoihin	28
5.3 A- ja G-matriisien vertailu.....	30
5.4 Genomisten ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien väliset korrelaatiot	30
6 TULOSTEN TARKASTELU	33
6.1. Siemennäytepässien rotujen tarkastelu	33
6.2 Eri isälinjojen ja siemenpässien geneettinen eriytyminen	34
6.3 Siemennäytepässien yhdistäminen olemassa oleviin isälinjoihin.....	36
6.4 A- ja G-matriisien sukulaisuuksien eroavaisuudet	37
6.5 Sukulaisuuksien väliset korrelaatiot	38
6.5 Genotyyppityksen hyödyntäminen suomenlammaspopulaatiossa.....	38
7 JOHTOPÄÄTÖKSET	40
8 KIITOKSET	41
9 LÄHTEET	42
LIITE 1: A-MATRIISI	46
LIITE 2: G-MATRIISI	47

1 JOHDANTO

Suomessa on alun perin kartoitettu suomenlampaalle 73 eri isälinjaa, mutta tällä hetkellä pässejä on elossa 44 eri linjasta. Isälinjoja merkitään suomenlampailla numeroilla ja karitsan isälinja määräytyy aina isän linjan perusteella. Linjoissa on pässejä niin valkoisista, mustista kuin ruskeistakin suvuista. Isälinjoja voidaan hyödyntää usealla eri tavalla parituksia suunniteltaessa. Yksi vaihtoehto on hyödyntää isälinjoja rotaatioparituksen tapaan, jolloin astujapässi valitaan aina seuraavasta saatavilla olevasta isälinjasta kuin mitä astutettava uuhi on. Isälinjoja voidaan hyödyntää myös siten, että jalostukseen pyritään käyttämään pässejä sellaisista isälinjoista, joista niitä on elossa vain vähän. Yleisimmin isälinjoja hyödynnetään kuitenkin siten, että astujapässi valitaan vain eri isälinjasta kuin astutettava uuhi.

Hollolassa on 1980–1990-luvuilla pakastettu 39 siemenannosta suomenlammaspässeistä, joiden polveutumistiedot ovat vajavaiset ja sitä myötä isälinjat eivät ole selvillä. Kahden Hollolassa pakastetun pässin siemeniä on käytetty keinosiemennykseen, ja niistä on tehty uudet linjat 80 ja 81. Ei ole kuitenkaan täyttä varmuutta, ovatko nämä todellisuudessa eri linjoja kuin jo aikaisemmat isälinjat, vai yhdistyvätkö ne johonkin jo aikaisemmin kartoitettuun isälinjaan. Hollolassa pakastetuissa siemenannoksissa voi olla jäljellä sellaisten isälinjojen pässien siementä, jotka ovat ehtineet hävitä Suomesta.

Suomenlampaan geenivarojen säilyttämisen kannalta olisikin tärkeää selvittää, mitä pakastetut siemenannokset todellisuudessa ovat, ja voisiko niitä käyttää joidenkin vanhojen isälinjojen palauttamiseen tai uusien isälinjojen luomiseen. Tällä tavalla voitaisiin toivottavasti lisätä suomenlammaspopulaation perinnöllistä monimuotoisuutta, mikä on tärkeää jalostusvalinnan ja populaation selviytymisen kannalta. Perinnöllinen monimuotoisuus parantaa populaation kykyä sopeutua esimerkiksi ympäristön tai tautipaineen nopeisiin muutoksiin.

Keväällä 2020 tehtiin maisterintutkielma aiheesta ”Pässilinjojen perinnöllisten osuuksien muutokset suomenlammaspopulaatiossa” (Järveläinen 2020). Tutkielmassa selvitettiin sukupuutietojen perusteella eri pässilinjojen ja yksittäisten jalostuseläinten kontribuutiot suomenlammaspopulaatiossa vuosina 1961–2017. Lisäksi tutkielmassa selvitettiin suurimpaan populaatioon eniten vaikuttaneita eläi-

miä ja tarkasteltiin näiden isälinjoja. Millään isälinjoista ei havaittu olevan huomattavasti muita linjoja korkeampaa kontribuutiota. Yksittäisiä eläimiä tarkasteltaessa havaittiin, että jotkut yksilöt olivat vaikuttaneet populaatioon merkittävästi jopa 15 vuoden ajan.

Usein populaation monimuotoisuutta, sukulaistumista ja sukusiitoksen kasvua tutkitaan nimenomaan sukupuuaineistoon perustuvilla menetelmillä (Gomez-Raya ym. 2015). Näiden tutkimusten luotettavuus riippuu kuitenkin täysin sukupuun kattavuudesta ja virheettömyydestä. Ne eivät myöskään ota huomioon meioosissa tapahtuvaa vaihtelua, minkä takia saman sukulaisuussuhteen omaavat yksilöt voivat olla perimältään hyvinkin erilaiset (Gomez-Raya ym. 2015). Populaation todellisesta monimuotoisuudesta saadaan siis huomattavasti luotettavampi kuva, mikäli populaatiota tarkastellaan sukupuuaineiston sijaan genomitasolla. Tämän takia tässä tutkimuksessa olisi tarkoituksena hyödyntää nimenomaan eri isälinjojen genotyyppitystä. Toisaalta puuttuvien polveutumistietojen vuoksi pakastettujen päässien sukulaisuuksien ja isälinjojen selvitys voi perustua vain genomiaineistoon.

2 SUOMENLAMMAS

Ryderin (1983) on jaotellut maailman lammasrodut maantieteellisen levinneisyyden ja rakennepiirteiden mukaan eri ryhmiin. Suomenlammas luokitellaan pohjoiseurooppalaisten lyhythäntälampaiden ryhmään, johon kuuluu myös venäläinen romanov, ruotsalainen turkislammas, norjalainen spael-sau, färsaartenlammas, islanninlammas, shetlanninlammas, isobritannialainen jacob sekä irlantilainen claddagh.

Suomenlammas on kainuunharmaksen ja ahvenanmaanlampaan ohella yksi Suomen kolmesta alkuperäisrodusta (Pehu ym. 2018). Se on määritelty vuonna 2016 kansallisessa eläingenivaraohjelmassa yksilömäärältään elinvoimaiseksi roduksi, jonka populaation koko on noin 10 000 yksilöä (Pehu ym. 2018). Suomenlammasta kuvaillaan kantakirjaohjesäännössä keskikokoiseksi ja sarvettomaksi roduksi, joka on väriltään yleensä valkoinen, mutta myös musta, ruskea ja harmaa tyyppi ovat olemassa. Hedelmällisyysominaisuudet ovat erinomaiset ja emo-ominaisuudet hyvät. Ruhojen teuraslaatu on tyydyttävällä tasolla ja villa yleisimmin keskihienoa (Koivisto ja Ahlskog 2022).

Maijalan (1996) mukaan 1990-luvulla suomenlampaista 90 prosenttia oli valkoisia, kahdeksan prosenttia mustia, yksi prosentti valkoisia ja yksi prosentti harmaita. ProAgrian ylläpitämässä suomenlampaiden kantakirjassa yli yksivuotiaiden suomenlammasuuhien ja -pässien värit jakautuivat 1.10.2021 otetussa tilastossa seuraavasti: 13 470 valkoista (46 %), 5 559 mustaa (19 %), 3 130 ruskeaa (11 %), 255 harmaata (1 %) sekä 6 822 muun väristä tai väri ei ollut tiedossa (23 %) (Ahlskog 2021). Valkoisten suomenlampaiden osuus on siis 1900-lukuun verrattuna merkittävästi vähentynyt ja värillisten lisääntynyt, mutta edelleen suurin osa suomenlampaista on kuitenkin valkoisia.

ProAgria toimii Suomessa lampaiden jalostusorganisaationa ja vastaa tuotosseurannasta sekä ylläpitää ahvenanmaanlammasta lukuun ottamatta kaikkien Suomessa olevien lammasrotujen kantakirjoja (ProAgria 2021a). Vuonna 2020 tuotosseurantatiloilla suomenlampaita oli 11 171 yli kaksivuotiasta karitsointua uuhia, 800 yksivuotiasta karitsointua uuhia ja siitokseen käytettiin 300 eri suomenlammaspässää (ProAgria 2021a). Vuonna 2019 määrät olivat hiukan korkeammat, sillä karitsoineiden yli kaksivuotiaiden uuhien määrä oli 11 556 ja siitokseen käytettiin yhteensä 326 suomenlammaspässää. Karitsoita syntyi vuonna 2020 keskimäärin 2,4 uuhia kohti, joista eloon jäi keskimäärin 2,1 karitsaa uuhia kohti. Suomenlammaskaritsoiden kolmen päivän paino oli vuonna 2020 keskimäärin 3,7 kilogrammaa, kuuden viikon paino 14,3 kilogrammaa ja neljän kuukauden paino 33,1 kilogrammaa. Yli kaksivuotiaiden uuhien aikuispaino oli keskimäärin 78,4 kilogrammaa (ProAgria 2021a).

2.1 Varhaishistoria

Lampaat ovat levinneet Eurooppaan kesytysalueeltaan Lähi-Idästä useassa eri leviämisaallossa (Chessa ym. 2009). Ensimmäiset lampaat ovat saapuneet Suomeen noin 6000 vuotta sitten tai 4000 vuotta domestikaation jälkeen (Ryder 1991). Nykyajan luoteis- ja pohjoiseurooppalaiset lammasrotut, joihin myös suomalaiset alkuperäisrotut kuuluvat, jakavat edelleen saman geneettisen taustan kuin ensimmäisen leviämisaallon mukana Eurooppaan tulleet kaikista alkukantaisimmat lampaat (Chessa ym. 2009).

Maijalan (1988) mukaan suomenlampaan alkuperästä on olemassa kaksi eri teoriaa, joista kumpakaan ei ole pystytty todistamaan todennäköisemmäksi. Suomenlampaan esivanhemmat ovat voineet saapua Suomeen noin tuhat vuotta sitten Venäjältä Ural-vuoriston itäpuolelta Suomeen matkanneiden ihmisten mukana (Maijala 1988). Pohjois- ja Keski-Venäjälle jääneiden ihmisten lampaista taas kehittyi luultavasti romanov-rotu, joka on myös lyhythäntäinen, hedelmällinen ja omaa muitakin samoja ominaisuuksia kuin suomenlammas (Maijala 1988). Venäläistä alkuperää tukee se, että suurin osa

suomen kielen kudontaan liittyvistä sanoista on slaavilaista alkuperää (Maijala 1988). Toisaalta suurin osa suomen kielen lammastuotantoon liittyvistä sanoista on lähtöisin germaanisista kielistä, minkä takia toinen teoria onkin, että suomenlammas on lähtöisin lännestä saapuneiden uudisasukkaiden mukanaan tuomista lampaista (Maijala 1988). Nämä lampaat ovat luultavasti lähtöisin villeistä muflo-neista, joita elää edelleen muutamilla Välimeren saarilla (Maijala 1988).

Suomalaisten lampaiden pääasiallinen käyttötarkoitus oli pitkään villan ja vuotien tuottaminen lihan ollessa pelkästään sivutuote (Maijala 1988). 1500-luvulla uuhia myös lypsettiin ja maidosta tehtiin juustoa. Lampaista kasvatettiin erittäin pienissä omavaraiskatraissa, minkä takia sukusiitosaste saattoi usein nousta korkeaksi (Maijala 1988). Suomenlampaan korkean hedelmällisyyden kehittymiseen vaikuttava tekijä saattoi olla se, että ykkösinä syntyneet isoimmat pässikaritsat teurastettiin aikaisin syksyllä, jolloin monikkovuonueiden hitaammin kasvavia pässikaritsia päädyttiin käyttämään siitokseen (Maijala 1988). Monissa muissa maissa siitokseen jäävien pässikaritsoiden valinta tehtiin pääasiassa koon perusteella, jolloin jalostuseläimiksi päätyi pääasiassa ykkösinä syntyneitä karitsia (Maijala 1988). Korkeaa hedelmällisyyttä selitti osittain mahdollisesti myös se, että suomenlampaita kasvatettiin ihmisasutuksen välittömässä läheisyydessä, jolloin suuremmat vuonueet jäivät varmemmin henkiin (Ryder 1983).

2.2 Lähihistoria ja jalostustyön alku

Suomenlampaan järjestelmällinen jalostustyö aloitettiin vuonna 1918, kun Suomen Lammas- ja Vuohenhoitoyhdistys perustettiin (nykyisin Suomen lammasyhdistys) (Maijala 1999). Jalostuksessa painotettiin aluksi taloudellisesti arvokkaita ominaisuuksia: villan laatu ja määrä, teuraspaino sekä sikiävyys (Maijala 1999). Suomalaisia maatiaislampaita oli aluksi kahta tyyppiä: Pohjanmaalla ja Satakunnassa oli hyvin pienikokoinen (20–25 kg) ja hitaasti kehittyvä lammastyyppi, kun taas Itä-Suomesta Kainuun alueelta löytyi isompi (40–60 kg) ja nopeakasvuisempi lammas (Maijala 1999). Jalostuksen perustaksi päätettiin ottaa kainuulainen lammastyyppi, jolla oli kohtuullinen koko, hyvä kasvukyky, korkea sikiävyys, hyvä maidontuotantokyky sekä tyydyttävä villa eikä siihen ollut sekoittunut Suomeen tuotuja ulkomaisia rotuja (Maijala 1999).

Suomenlampaan ensimmäiset kantakirjavaatimukset hyväksyttiin vuonna 1921 ja kantakirjaus aloitettiin seuraavana vuonna (Maijala 1999). Tällöin suomenlampaan jalostuksessa alettiin lihantuotannon lisäksi painottaa turkisten tuottamista, koska tuontivilla oli heikentänyt kotimaisen villan hintaa (Maijala 1999). Vuonna 1931 rodun jalostuksessa alettiin panostamaan kolmeen eri villatyyppiin:

talous-, turkis- ja tekstiilivilla (Maijala 1999). Varsinainen järjestelmällinen lammastarkkailu (nykyisin tuotosseuranta) aloitettiin vuonna 1948, mistä alkaen on talletettu suomenlampaan mittaustuloksia (Maijala 1999). Vuonna 1981 tuloksien käsittelyssä alettiin käyttämään tietokoneita (Maijala 1988). Katraskoot olivat tarkkailutiloilla aluksi pieniä, sillä vuonna 1948 tilalla oli keskimäärin 3,9 jalostusuuhia, kun taas vuonna 1984 jalostusuuhia oli keskimäärin 19,9 (Maijala 1988).

Suomenlampaat tulivat kansainvälisesti tunnetuksi roduksi professori Kalle Maijalan ansiosta 1960-luvulla (Ryder 1983). Hänen toimestaan Animal breeding research organization (ABRO) vei suomenlampaista Iso-Britanniaan vuonna 1962 käyttäkseen niitä tutkimuksessa, jossa vertailtiin eri hedelmällisten lammasrotujen ja paikallisten scottish blackface -rodun uuhien välisiä risteytyksiä. Suomenlampaat osoittautuivat risteytyksissä ylivoimaisiksi, kun vertailtiin vieroitettujen karitsoiden määrää ja uuhien tuottamien karitsoiden yhteispainoa (Flamant 1991).

Lampaiden kasvattajat ympäri maailmaa alkoivat 1960-luvulla kiinnostua karitsoiden kasvunopeuden ja ruhonmuodon lisäksi myös katraidensa tuottavuuden kehittämistä sikiävyyttä parantamalla (Flamant 1991). Tähän suomenlammas tarjosi hyvät mahdollisuudet (Flamant 1991). Suomenlammasta vietiinkin seuraavien vuosikymmenien aikana yli 40 eri maahan, jossa sitä käytettiin uusien rotujen luomisessa ja risteytyksissä liharotujen kanssa (Maijala 1999). Suomenlammas on maailmanlaajuisesti kaikista eniten käytetty rotu uusien hedelmällisten lammasrotujen luomisessa risteytyksen avulla (Maijala ja Terril 1991). Vuoteen 1991 mennessä suomenlammasta oli käytetty 23 uuden rodun luomisessa, ja sen osuudet uusissa roduissa olivat 5–50 % (Maijala ja Terrill 1991). Suomenlampaalle on perustettu omia yhdistyksiä ja kantakirjoja muun muassa USA:han, Kanadaan ja Ranskaan (Maijala ja Terril 1991).

2.3 Jalostus ja kantakirja

Tärkeimpänä tavoitteena suomenlampaan jalostuksessa on hedelmällisyysominaisuuksien säilyttäminen korkealla tasolla (Koivisto ja Ahlskog 2022). Tässä käytetään apuna karitsointikohtaista syntynyt/elossa -lukua sekä yksilökohtaista karitsatuotosta (Koivisto ja Ahlskog 2022). Lisäksi vuonna 2020 on aloitettu laskemaan vuonuekokoindeksi, vuonuepainoindeksi sekä näistä muodostuva yhdistelmäindeksi; uuhien tuotosindeksi (Ahlskog ja Sevón-Aimonen 2020). Myös näistä on apua suomenlampaiden hedelmällisyysominaisuuksien säilyttämisessä. Hedelmällisyyden lisäksi suomenlampaiden jalostuksessa kiinnitetään huomiota lihantuotanto-, villa- ja turkisominaisuuksien parantamiseen (Koivisto ja Ahlskog 2022).

Jalostuksessa käytettyjä valintakriteerejä ovat hedelmällisyys, emo-ominaisuudet, kasvunopeus, teurasominaisuudet, terveys, rakenne, villan määrä ja laatu sekä turkiksen laatu (Koivisto ja Ahlskog 2022). Kasvua seurataan virallisilla tuotosseurannan punnituksilla, joita ovat karitsoiden kolmen päivän, kuuden viikon ja neljän kuukauden painot sekä aikuispaino (Koivisto ja Ahlskog 2022). Lisäksi neljän kuukauden iässä karitsoille tehdään ProAgrian lammasasiantuntijan toimesta ulkomuotoarvostelu, selkälihaksen ja rasvanpaksuuden mittaus sekä halutessa villa-arvostelu (Koivisto ja Ahlskog 2022).

Käytössä olevia indeksejä ovat vuonueindeksien sekä uuhien tuotosindeksin lisäksi neljän kuukauden indeksi, lihakkuus- ja rasvaindeksit sekä näistä laskettu yhdistelmäindeksi; lihantuotantoindeksi. Laskenta tehdään BLUP-menetelmällä (Koivisto ja Ahlskog 2022).

Suomenlampaan kantakirjassa on pääosasto, joka jakaantuu perusluokkaan ja kolmeen arvoluokkaan. Lisäksi kantakirjassa on lisäosasto, joka jakaantuu kolmeen sukupolviluokkaan (Koivisto ja Ahlskog 2022). Kaikki tuotosseurantaan kuuluvat puhdasrotuiset suomenlampaat kuuluvat kantakirjan perusluokkaan, josta ne voivat siirtyä arvoluokkiin jalostusarvostelun jälkeen. Arvoluokkiin päästäkseen suomenlampaan tulee täyttää rodun ominaispiirteet, rakenteen tulee olla hyväksyttävät ja värityksen yksivärinen. Pässi on todettu siitoskykyiseksi jälkeläisten perusteella, ja uuhi on karitsoinut vähintään kerran. Arvoluokan määräytymiseksi tarkastellaan eläimen rakennetta, kokoa, villaa, sikiävyyttä ja emo-ominaisuuksia (Koivisto ja Ahlskog 2022).

2.4 Isälinjat

Suomessa aloitettiin kartoittamaan eri lammasrotujen isälinjoja vuonna 2002, jotta paritusvalintojen tekemistä saataisiin helpotettua (Ahlskog 2010). Karitsan isälinja määräytyy aina isän linjan perusteella ja suomenlampailla isälinjaa merkitään numerolla. Suomenlampaiden sukupuutiedot ovat luotettavasti tiedossa 1980-luvulle asti, minkä perusteella isälinjat voitiin erotella toisistaan (Manninen 2012). Suomenlampaiden osalta isälinjojen kartoitustyön aloitti ProAgria Etelä-Pohjanmaalla lammastilaneuvojana toiminut Veikko Pyykönen. Työtä jatkoi vuonna 2007 Kaie Ahlskog, ja tuloksena syntyi Suomenlampaan jalostusopas, jossa on esiteltynä kaikki eri isälinjat (Ahlskog ja Koivisto 2007). Suomenlampaan jalostusopasta päivitetään edelleen säännöllisesti ja viimeisin versio oppaasta julkaistiin keväällä 2022 (Koivisto ja Ahlskog 2022). Isälinjojen nimeämiseen on käytetty linjojen kantapässien nimiä (Koivisto ja Ahlskog 2022).

Vuonna 2007 löydettiin yhteensä 51 suomenlampaiden isälinjaa sekä lisäksi 11 sellaista uuhilinjaa, joissa ei ollut jäljellä yhtään linjaan kuuluvaa pässiä (Ahlskog 2010). Marraskuussa 2007 tehdyssä tarkastuksessa elossa olevia isälinjoja todettiin olevan 37, joista kuusi oli muihin verrattuna enemmän käytettyjä. Samassa tarkastuksessa löydettiin myös uusia linjoja, mutta monet linjat täytyi yhdistää yhteisten esivanhempien takia (Ahlskog 2010). Vuonna 2010 suomenlampaan isälinjoja oli yhteensä 56 ja uuhilinjat edelleen 11. Näistä isälinjoista 39 oli silloin aktiivisia (Ahlskog 2010).

Suomenlampaan isälinjojen päivityksessä keväällä 2016 elossa olevia isälinjoja todettiin olevan 41 (Hietamäki ja Ahlskog 2016). Kaksi uutta linjaa, isälinjat 80 ja 81, luotiin 29.9.2012 Suomen Lammasyhdistyksen jalostusvaliokunnan päätöksellä 1980-luvulla pakastettujen pässien siemenannoksista syntyneille karitsoille (Koivisto ja Ahlskog 2022, SLY tiedote 2018). Suomen Lammasyhdistyksen jalostusvaliokunta päätti 29.9.2017 vielä kolmen uuden linjan perustamisesta: isälinjat 69, 70 ja 71 (Koivisto ja Ahlskog 2022, SLY tiedote 2018). Vuonna 2019 isälinjoja oli löydetty yhteensä 73, joista 11 on pelkästään uuhilla olevia linjoja. Elossa olevia pässejä oli 15.1.2019 yhteensä 44 isälinjasta (Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot). Vuoden 2019 jälkeen 52-isälinjaa ei ole enää löytynyt tuotosseurannassa mukana olevilta tiloilta, minkä takia elossa olevia pässejä on 9.2.2021 löytynyt yhteensä 43 eri isälinjasta (taulukko 1) (Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot). Keväällä 2022 kadonneeseen 52-isälinjaan kuuluva pässi onnistuttiin löytämään tuotosseurannasta pois jättäytyneeltä tilalta (Torikka 2022). Pässi siirtyi tuotosseurantatilalle astumaan, jotta sen linja saataisiin jatkumaan (Torikka 2022).

Suomenlampaan pässilinjaliikennevaloissa eri linjoille on annettu värit sen mukaan, monellako tilalla pässejä on käytössä (Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot). Vihreä kuvaa niitä linjoja, joita on ollut käytössä yli kymmenellä tilalla, punainen alle viidellä tilalla käytössä olleita linjoja ja keltainen on näiden välissä (Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot). Tammikuussa 2021 tehdyn päivityksen mukaan linjat jakaantuvat väreihin seuraavasti: vihreä 23 isälinjaa, keltainen 10 isälinjaa ja punainen 10 isälinjaa (Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot) (taulukko 1).

Taulukko 1. Isälinjojen tyypilliset värit ja linjojen yleisyys vuonna 2021 (Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot). Väreissä v = valkoinen, m = musta, r = ruskea, h = harmaa, k = kirjava. Tilojen määrä kertoo linjaa käyttäneiden tilojen määrän vuonna 2021. Yleisyydessä linjat on jaoteltu luokkiin linjaa käyttävien tilojen määrän mukaan: vihreä > 10 tilaa, punainen < 5 tilaa, keltainen näiden välistä.

Isälinja	Linjan tyypilliset värit	Tilojen määrä 2021	Yleisyys
1	v, m	22	vihreä
2	v, m, r	5	keltainen
3	v	15	vihreä
4	v	8	keltainen
6	v, m, r	29	vihreä
7	v, m, r	30	vihreä
8	v, m	18	vihreä
12	v	28	vihreä
13	r, k	2	punainen
14	r, m	18	vihreä
15	v	34	vihreä
16	r, k	8	keltainen
17	m, r, v	9	keltainen
18	r, m, v	24	vihreä
19	r, m, v	13	vihreä
21	v, m	13	vihreä
23	r, m	17	vihreä
24	m, r	8	keltainen
25	r, m	2	punainen
30	v, r	18	vihreä
31	m, r	3	punainen
33	m, r	17	vihreä
34	v, m	22	vihreä
38	v, m	7	keltainen
43	v, m, r	16	vihreä
44	v, m	11	vihreä
45	v, m, r	38	vihreä
47	m, v	3	punainen
53	m	1	punainen
55	v, m, r	21	vihreä
56	v, k	2	punainen
57	v, m	12	vihreä
59	v, m, r	14	vihreä
62	r, m	5	keltainen
64	v, m	24	vihreä
65	v	46	vihreä
67	r, m, v	10	keltainen
68	k	3	punainen
69	v, m, r	7	keltainen
70	h	2	punainen
71	v, m	2	punainen
80	v	8	keltainen
81	m	4	punainen

2.5 Geneettinen monimuotoisuus

Suomenlampaat kuuluvat pohjoisiin lammassrotuihin, jotka ovat sopeutuneet elämään Pohjois-Euroopan kylmissä ja kosteissa olosuhteissa. Suomenlampaiden pitkä eristyneisyys muista roduista on tehnyt niistä uniikin ja geneettisesti heterogeenisen populaation (Tapio ym. 2010). Suomalaisien alkuperäisrotujen populaation sisäistä monimuotoisuutta sekä populaation rakennetta on tutkittu mitokondrio-DNA:n, Y-kromosomin markkereiden, mikrosatelliittien sekä koko genomin SNP-merkkien avulla (Meadows ym. 2006).

Mitokondrio-DNA periytyy emältä jälkeläisille, kun taas isältä pojalle periytyy Y-kromosomin DNA-merkit (Bruford ym. 2003). Mitokondrio-DNA:n avulla voidaan selvittää lajin ja rodun emän puolen historiaa, kun taas Y-kromosomin DNA-merkeillä voidaan tarkastella isän puolen historiaa (Kantanen 2007). Kesylle lampaalle on tällä hetkellä löydetty viisi erilaista mitokondrio-DNA haplotyyppi-ryhmää eli viisi erilaista emälinjaa (A, B, C, D ja E) (Meadows ym. 2006, Tapio ym. 2006). Lampaiden kesytystapahtumia on siis muiden kotieläinten tapaan ollut luultavasti useita eli muflonilampaita on otettu luonnosta useaan eri otteeseen (Meadows ym. 2006).

Ensimmäisenä luonnosta on saatu A- ja B-emälinjat, ja myöhemmin C-emälinja (Tapio ym. 2006). Eurooppalaisilla lampailla B-emälinja on erittäin yleinen ja A-emälinja taas harvinainen (Tapio ym. 2006). Tutkituista suomenlampaista 15 prosenttia kuului A-emälinjaan ja 85 prosenttia B-emälinjaan (Tapio ym. 2006). Koska suomenlampaalta on löydetty kahta eri emälinjaa, on todennäköistä, että niillä on ollut useampi esihistoriallinen perustajapopulaatio, jotka ovat mahdollisesti tulleet Suomen alueelle eri aikoina tai sitten rodun perustajapopulaatio on ollut geneettisesti monimuotoinen (Kantanen 2007). Niemi ym. (2013) tutkimuksessa analysoitiin suomalaisten muinaisaikojen lampaiden jäännöksistä mitokondrio-DNA:ta sekä Y-kromosomin monimuotoisuutta. Tutkimuksessa havaittiin, että suomalaisten lampaiden geneettinen monimuotoisuus on pysynyt hyvin samanlaisena viimeisten tuhannen vuoden ajan; sekä A- että B-emälinjoja on ollut Suomen lammasspopulaatiossa yli 700 vuoden ajan aika niiden osuuksissa ole tapahtunut merkittäviä muutoksia.

Suomenlampaiden mikrosatelliitti-DNA-merkkejä tarkasteltaessa on havaittu rodun olevan geneettisesti monimuotoinen. Tapio ym. (2003) tutkimuksessa tarkasteltiin kuudelta eri rodulta 15 mikrosatelliittia ja seitsemää proteiinialleelia. Tutkimuksessa oli mukana myös suomenlampaita; 35 valkoista, 30 mustaa ja 32 ruskeaa. Alleelien runsaus oli mikrosatelliittien perusteella valkoisilla suomenlampailla 5,7; mustilla 5,8 ja ruskeilla 5,0. Heterotsygotia-asteet olivat vastaavasti 0,72; 0,73 ja

0,70. Proteiinialleleja tarkasteltaessa taas alleelien runsaus oli valkoisilla suomenlampailla 2,5; mustilla 2,4 ja ruskeilla 2,2. Heterotsygotia-asteet olivat proteiinialleelien perusteella vastaavasti 0,28; 0,29 ja 0,22.

Tapio ym. (2005) myöhempi tutkimus perustui 22 mikrosatelliitin analyysiin kahdeltakymmeneltä pohjoiseurooppalaiselta alkuperäisrodulta sekä 12 Pohjois-Eurooppaan tuodulta lammasrodulta. Suomenlampaita oli tutkimuksessa mukana yhteensä kolmekymmentä ja niiden keskimääräinen heterotsygotia-aste oli tutkituista rodusta kaikista korkein; 0,76. Suomenlampailla myös alleelien runsaus oli tutkituista rodusta korkein; 6,26. Tapio ym. (2005) totesi suomenlampaan olevan yksi 15 tärkeimmästä rodusta, jotka lisäävät pohjoiseurooppalaisten lammasrotujen geneettistä monimuotoisuutta.

Tapio ym. (2003 ja 2005) tutkimuksissa suomenlampaan geneettistä monimuotoisuutta tutkittiin geneettisten markkereiden avulla. Sukupuuaineistoa hyväksikäyttäen suomenlampaan geneettistä monimuotoisuutta analysointiin ensimmäisen kerran vasta Li ym. (2009) tutkimuksessa. FAO (1998) ohjeiden mukaisesti tulisi pyrkiä siihen, että populaation sukusiitosaste ei nouse yli 1 % sukupolvea kohti, jotta voidaan varmistaa populaation säilyminen elinkelpoisena. Li ym. (2009) tutkimuksessa suomenlampaiden sukusiitosaste nousi keskimäärin 0,3 % sukupolvea kohti, mikä on selvästi alle kriittisen rajan. Tämän perusteella suomenlampaalla on edelleen potentiaalia geneettiseen edistymiseen. Myös suomenlampaan tehollinen populaatiokoko, joka on polveutumisaineiston perusteella noin 120 (Pehu ym. 2018), on selvästi korkeampi kuin FAO:n (1998) suosittelema vähintään 50.

Li ym. (2011) myöhemmässä tutkimuksessa vertailtiin 99 suomenlampaan ja kainuunharmaksen koko genomien laajuisen SNP-datan perusteella laskettuja sukusiitosasteita sukupuuaineiston perusteella laskettuihin sukusiitosasteisiin. Pitkällä aikavälillä eristäytyneissä populaatioissa, joka myös suomenlammas on, esiintyy todennäköisesti lähisukulaisten parittamista sekä monimutkaisia sukulaisuussuhteita, jossa kaikkien eläinten sukulaisuudet eivät ole luotettavasti tiedossa. Tällöin yksittäisen eläimen sukusiitosasteen laskeminen on epätarkkaa pelkän sukupuuaineiston perusteella. Tutkimuksen perusteella genomisen ja sukupuuaineistoon perustuva sukusiitosaste olivat pääasiassa yhteneviä selvästi sukusiitetyillä eläimillä ($F > 0,0625$) sekä toisilleen läheistä sukua olevilla eläimillä (täys- tai puolisisarukset). Arvot erosivat ei toisilleen sukua olevilla eläimillä sekä 3. asteen sukulaisilla, jolloin sukupuuaineistoon perustuva sukusiitosaste oli korkeampi.

Li ym. (2011) tutkimuksen perusteella genomiaiaineisto antaa hyödyllistä tietoa etenkin monimutkaisten sukulaisuuksien sekä vajavaisten sukulaisuustietojen tapauksissa. Genomisen sukusiitosasteen

luotettavuus riippuu kuitenkin aina käytetyn SNP-merkkipaneelin tiheydestä, eri yksilöiden geneettisten markkereiden alleelifrekvensseistä, genotyyppitettyjen yksilöiden määrästä sekä käytetystä laskentamenetelmästä. Sukupuutietoja on kuitenkin käytetty jo kauan, ja tullaan vielä käyttämään, suomenlammaspopulaation geneettisten parametrien arvioimisessa, sillä genotyyppittäminen riittävän tiheällä SNP-merkkipaneelilla isolle määrälle eläimiä on toistaiseksi vielä liian kallista.

2.6 Rodun säilytystyö

FAO (2012) määritelmän mukaan alkuperäisrotu on tietyltä maantieteelliseltä alueelta lähtöisin oleva rotu, joka on geneettisesti sopeutunut paikallisiin olosuhteisiin, maataloustuotantojärjestelmään ja ympäristöön. Alkuperäisrotujen geneettisen monimuotoisuuden tuomat hyödyt on tiedetty jo kauan, mutta lähiaikoina on alettu kiinnittää enemmän huomiota myös rotujen kulttuurilliseen arvoon (Ovaska ym. 2021). Häggblom (2007) mukaan suomenlampaan monipuolisuuden hyödyntämisessä ja säilytystyössä korostuu eläinaineksen jalostamisen lisäksi myös se, että opitaan hyödyntämään kaikki eläimestä saatavat ainutlaatuiset materiaalit monipuolisesti ja tuottavasti.

Alkuperäisrotujen säilytystyötä ohjataan Pohjoismaissa kansallisten säilytysohjelmien ja maataloustukijärjestelmien avulla (Ovaska ym. 2021). Merkittävin ohjauskeino on maatalouden ympäristötuen erityistukiin kuuluva tuki alkuperäisrotujen kasvattamisesta, joka on ollut käytössä jo vuodesta 1994 (Pehu ym. 2018, Ruokavirasto 2016). Tuen tarkoituksena on turvata taloudellisesti, tieteellisesti ja kulttuurihistoriallisesti arvokkaiden rotujen sekä niiden perinnöllisen muuntelun säilyminen (Karja 2007).

Ovaska ym. (2021) suomalaisten alkuperäisrotujen kasvattajille tekemän kyselytutkimuksen mukaan tukijärjestelmä kattaa vain juuri ja juuri sen tuotoksen eron, mikä alkuperäisrotuisten ja liharotuisten lampaiden tuotoksen välillä on. Tuottajat ovat hakeneet tähän ratkaisuja erilaisista erikoistuotteista sekä muista tuotantomuodoista, kuten eläinavusteisesta toiminnasta ja turismista. Taloudellisen tuen lisäksi onnistunut alkuperäisrotujen säilytystyö edellyttää myös sitä, että niiden tärkeys yhteiskunnalle ymmärretään ja tunnustetaan, ja että kasvattajat ovat motivoituneita kasvattamaan nimenomaan alkuperäisrotuja (Ovaska ym. 2021).

Suomenlampaalla tehollinen populaatiokoko on selkeästi korkeampi, kuin FAO:n (1998) suosittelemaa 50 yksilöä (Li ym. 2009). Myös suomenlammaspopulaation keskimääräinen sukusiitosaste on alle FAO:n (1998) suositteleman kriittisen rajan, koska sukusiitosaste nousee alle 1 % sukupolvea

kohti (Li ym. 2009). On kuitenkin rodun geneettisen monimuotoisuuden säilyttämisen kannalta tärkeää edelleen minimoida sukusiitosasteiden nousu, kun paritusvalintoja suunnitellaan ja toteutetaan. Yksittäisen eläimen sukusiitosaste riippuu siitä, kuinka luotettava käytössä oleva sukupuuaineisto on. Populaation monimuotoisuuden säilymisen kannalta yksittäisten yksilöiden sukusiitosasteiden sijaan tärkeintä on seurata populaation keskimääräisen sukusiitosasteen kehitystä (Li ym. 2009).

Li ym. (2009) tulosten perusteella suomenlampaiden jalostukseen ei ole tarpeen tehdä merkittäviä muutoksia geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiseksi. Hyvä tilanne on monen tekijän summa, jossa vaikuttavia tekijöitä ovat muun muassa se, että keskitetyn jalostusohjelman sijaan lampuri tekee itse parituspäätökset, yhtä pässiä käytetään vain pienelle määrälle uuhia ja keinosiemennys on hyvin harvinaista. Suomenlampaille on perustettu elävä geenipankki Pelson vankilan maatilalle Vaalaan 1980-luvulla (Pehu ym. 2018). Vankilatilan eläimet muuttavat syksyllä 2022 Ammattiopisto Lappian opetusmaatilalle Tervolan Louelle, jossa geenivarakatraan säilytys- ja ylläpitotyötä jatketaan yhteistyössä Luonnonvarakeskuksen kanssa (Mehtonen 2021). Suomenlammaspässeistä myös kerätään ja pakastetaan siemennestettä geenivarojen pitkäaikaissäilytystä varten (Pehu ym. 2018).

3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET

Tämä tutkielman tavoitteena on selvittää genotyyppityksen avulla, eroavatko nykyiset suomenlampaan isälinjat todellisuudessa geneettisesti toisistaan. Lisäksi tavoitteena on selvittää, mitä rotuja Hollolassa 1980–1990-luvuilla pakastetuissa siemenannoksissa on, sekä voisiko niistä löytyviä suomenlampaita mahdollisesti käyttää keinosiemennyksen kautta vanhojen kadonneiden isälinjojen palauttamiseen tai kannattaisiko niistä tehdä keinosiemennyksen avulla uusia isälinjoja suomenlampaille.

4 AINEISTO JA MENETELMÄT

4.1 Aineisto ja sen käsittely

Tutkimuksessa käytetty suomenlampaan sukupuuaineisto sekä tiedot vuoden 2021 helmikuussa elossa tuotosseurantatiloilla olleista yli vähintään 1-vuotiaista pässeistä saatiin ProAgria Keskusten liitolta. Sukupuuaineisto sisälsi seuraavat tiedot: yksilön tunnistenumero, isä, emä, syntymävuosi ja

syntymäkuukausi. Aineistossa oli yhteensä 682 308 eläintä. Vanhimmat eläimet olivat syntyneet vuonna 1961 ja nuorimmat aineistoon mukaan poimitut eläimet elokuussa 2020. Helmikuussa 2021 elossa olevien aikuisten pässien aineisto sisälsi pässin tunnistenumeron, isän, emän, isälinjan, syntymäpäivän sekä rodun. Vanhimmat elossa olevat pässit olivat vuodelta 2008. Aineisto sisälsi kaikkiaan 1 926 elossa olevan vähintään vuoden ikäisen suomenlammaspässin tiedot. Eri isälinjojen kantapässien tunnistenumerot koottiin suomenlampaan isälinjatyötä tehneiden Veikko Pyykösen ja Kaie Ahlskogin tiedostoista.

Elossa olevien pässien aineistosta karsittiin ensiksi pois kaikki ne pässit, joilla ei ollut isälinjatietoa. Jäljelle jäi 1 180 pässiä. Sukulaisuusaineistosta poistettiin eläimet, joiden molemmat tai toinen vanhemmista olivat tuntemattomia, jolloin jäljelle jäi 647 200 eläintä. Sukulaisuusaineistosta korjattiin 261 eläimen sukupuolia, koska niitä oli eri kohdissa merkitty sekä uroksiksi että naaraiksi. Aineistoja käsiteltiin R-Studio -ohjelmalla (2009–2021 RStudio, PBC), RelaX2-ohjelmalla (Strandén ja Vuori 2006) sekä Microsoft Excel -ohjelmalla.

Karsintojen jälkeen laskettiin jäljelle jääneiden 1 180 elossa olevan pässin sukulaisuudet kaikkien eri isälinjojen kantapässeihin (43 kantapässiä). Suomessa lampaiden isälinjoja ei pyritä säilyttämään puhtaina parittamalla aina saman isälinjan uuhia ja päsejä keskenään, vaan linjanumeroita hyödynnetään eri sukuisten pässien löytämiseksi. Tästä syystä lähes kaikissa tilanteissa isälinjan kantapässiin eniten sukua olevat pässit kuuluivat itse johonkin muuhun linjaan.

4.2 Genotyypitettävien eläinten valinta

Genotyypitystä varten jokaisesta elossa olevasta isälinjasta (43 linjaa) etsittiin sukupuuaaineiston perusteella aina kolme sellaista pässiä, jotka olivat eniten sukua oman isälinjansa kantapässiin. Joissain linjoissa elossa olevia päsejä ei ollut kuin yksi tai kaksi. Näistä valituista pässeistä tehtiin sukupuuaaineistoon perustuva sukulaisuusmatriisi (A-matriisi), jonka perusteella valittiin jokaisesta linjasta yksi pässi genotyypitystä varten niin, että genotyypitettävät pässit olisivat mahdollisimman vähän sukua toisilleen ja niiden sukulaisuus isälinjan kantapässiin olisi mahdollisimman korkea. Lisäksi valintaa tehtiin osittain myös sen perusteella, kuinka helposti pässit olivat saavutettavissa ja kuinka luotettavia niiden sukulaisuustietojen arvioitiin olevan. Genotyypitykseen valittujen pässien sukulaisuus muihin genotyypitykseen valittuihin pässeihin oli matala (0,0001–0,0246; keskimäärin 0,0140) (taulukko 2). Valittujen pässien sukulaisuus oman isälinjansa kantapässiin vaihteli 0,0004 ja 0,25 (keskimäärin 0,0334) (taulukko 2). Valitut pässit olivat syntyneet vuosina 2012–2019.

Taulukko 2. Genotyyppitykseen valitut pässit. Väreissä v = valkoinen, m = musta, r = ruskea, h = harmaa, k = kirjava.

Pässin isälinja	Pässin nimi	ID	Syntymä-päivä	Väri	Sukulaisuus kantapässeihin	Sukulaisuus muihin valittuihin pässeihin
1	Seikun Huuto	1395973	21.3.2016	v	0,005	0,018
2	Parikan Olvi	1635529	24.8.2019	v	0,004	0,022
3	Pelson Ryppy	1288030	8.3.2015	v	0,016	0,022
4	Tapper	1340808	5.4.2015	v	0,010	0,019
6	Kanasen Onni	1494256	18.3.2017	v	0,006	0,015
7	Lönn	1241631	25.3.2014	v	0,010	0,007
8	Pelson Veikko	1562068	18.9.2018	v	0,003	0,024
12	Ruuskan Lieto	1233901	1.4.2014	v	0,003	0,015
13	Rambo	1635824	13.5.2019	h	0,005	0,002
14	Mäntylän Bärtti	1315629	31.3.2015	r	0,007	0,011
15		1287668	15.1.2015	v	0,047	0,012
16	Vanhalan Pippuri	1521729	1.4.2018	m	0,003	0,016
17	Tuohelan Toivo	1193047	15.8.2013	v	0,011	0,008
18	Ala-uotilan Uki	1293769	29.3.2015	r	0,020	0,006
19	Mikinpoika	1530131	16.4.2018	r	0,033	0,011
21	Vanhalan Perttu	1555347	26.8.2018	v	0,034	0,024
23	Hakapellon Luikahdus	1565637	31.7.2018	v	0,003	0,005
24	Kivipellon Suhari	1448930	24.1.2017	m	0,021	0,010
25	Veräjäahon Arman	1584168	26.3.2019	r	0,002	0,009
30	Möksy	1385354	30.9.2015	v	0,005	0,022
31	Veräjäahon Nestori	1582802	25.3.2019	h	0,001	0,012
33	Keisari	1158155	7.1.2013	r	0,020	0,008
34		1432057	24.4.2016	v	0,005	0,021
38	Lukumiehen Aju	1591112	18.4.2019	v	0,010	0,012
43	Väinölän Reiska	1294708	6.3.2015	v	0,004	0,019
44	Nikkilän Volmari	1208460	31.8.2013	v	0,005	0,018
45	Joonas	1155436	16.9.2012	v	0,019	0,022
47	Kivipellon Vasili	1579736	2.2.2019	m	0,000	0,017
53	Batman	1504101	21.5.2017	m	0,133	0,005
55	Vanhalan Niklas Jr	1400195	5.4.2016	m	0,005	0,022
56	Parikan Hairi	1225114	7.4.2014	v	0,004	0,020
57	Kivipellon Majuri	1579533	29.1.2019	v	0,006	0,022
59	Laku	1261781	14.8.2014	m	0,006	0,010
62	Kuustonen	1538211	5.4.2018	m	0,031	0,007
64	Kuustonen	1218791	28.3.2014	v	0,016	0,020
65		1389380	29.1.2016	v	0,011	0,016
67	Perkkiön Pontus	1274904	29.4.2014	v	0,008	0,025
68	Mt. Cookie	1257282	29.3.2014	h	0,250	0,000
69	Kiviniemen Ottomaani	1453404	22.3.2017	r	0,125	0,006
70	Vekkilän Sakari	1544640	12.3.2018	h	0,250	0,003
71	Kupsun Faarao	1493194	22.8.2017	v	0,094	0,011
80	Mahti	1359686	6.8.2015	v	0,063	0,019
81	Kivipellon Juha-Pekka	1579839	8.2.2019	m	0,125	0,010

4.3 Genotyyppitys

Valituista pässeistä otettiin sierainnäyte Thermo Fisherin GenoTube-putkilla. Sierainnäytteiden DNA:n eristäminen teetettiin NeoGenillä. Hollolassa pakastetuista pässien siemenannoksista, joita on vähintään kolme pässiä kohti, eristettiin myös DNA genotyyppitystä varten. Näiden näytteiden DNA:n eristäminen tehtiin Luonnonvarakeskus LUKE:ssa Jokioisilla.

Kaikkien näytteiden genotyyppittäminen teetettiin NeoGenillä Skotlannissa. Tutkimuksessa käytettiin NeoGen GGP Ovine 50K -sirulla analysoituja SNP-genotyypppejä. GGP Ovine 50K -siru on Neogenin Genomics kehittämä MOLO-tekniikkaa (Multiple Objective Localized Optimization) hyödyntävä siru (Neogen 2021). Siruun on yhdistetty 15 000 SNP-merkkiä GGP Ovine 15K -sirusta, yli 10 000 SNP-merkkiä Illumina 50K-sirusta, yli 12 000 SNP-merkkiä Illumina HD-sirusta sekä lisäksi se sisältää 9 000 sellaista SNP-merkkiä, joita ei ole aikaisemmin sisällytetty lampaiden genotyyppittämisessä käytettyihin siruihin (Neogen 2021).

Genomiaineiston analyysissä käytettiin PLINK-ohjelmaa (Prucell ym. 2007), joka on avoimen lähdekoodin ohjelma ja tarkoitettu koko genomien assosiaatioanalyysiin. Sillä voidaan tehokkaasti käsitellä ja analysoida suuria genotyyppiaineistoja. Tutkielmassa ohjelmasta käytettiin versiota 1.09.

Alkuperäinen aineisto koostui kaikkiaan 82 näytteestä, joista 43 oli eläviltä päseiltä kerättyjä näytteitä ja 39 oli vanhoista siemennäytteistä otettuja näytteitä. Kaksi siemennäytettä karsittiin pois jo ennen tarkempien analyysien tekemistä, koska ne osoittautuivat genotyyppityksen perusteella samojen näytteiden kopioiksi. Tällöin jäljelle jäi 80 näytettä.

4.4 Genotyyppityksen onnistumisen arviointi

Genotyyppityksen onnistumista arvioitiin niin kutsuttujen call rate -arvojen (CR) perusteella. CR-arvo kuvaa onnistuneiden genotyyppitysten osuutta kaikista genotyyppityksistä ja se voidaan laskea sekä yksilö- että SNP-kohtaisesti. CR laskettiin kaavalla

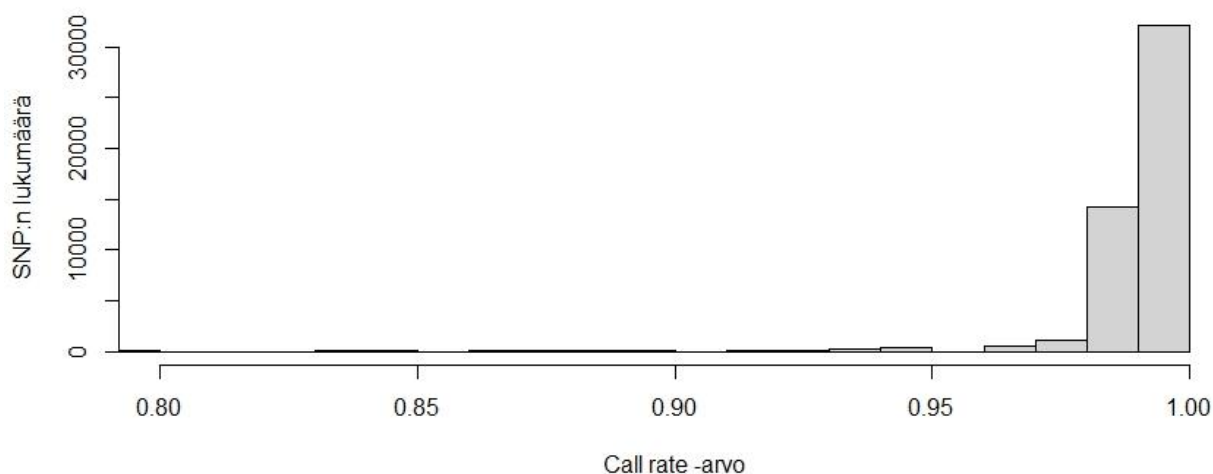
$$CR = \frac{N - n_{miss}}{N}, \quad (1)$$

jossa

N = kaikkien SNP-merkkien lukumäärä

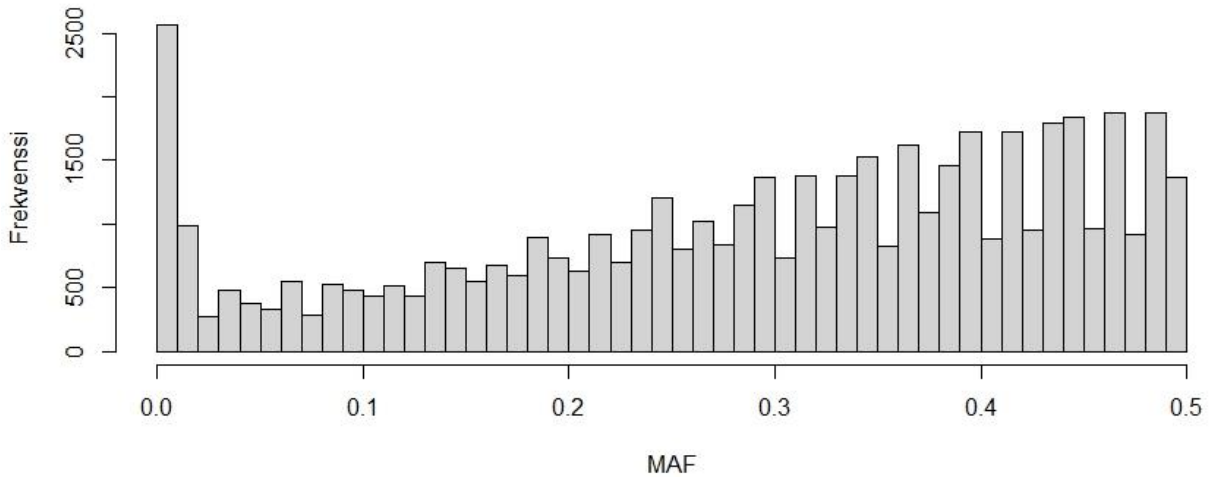
n_{miss} = epäonnistuneiden SNP-merkkien lukumäärä.

Tutkielmaan mukaan otetuista 80 näytteestä yhteensä 78 näytteen genotyypitys onnistui erittäin hyvin ($CR > 0,95$). Vain yksi siemennäytteistä otettu näyte karsiutui alhaisen CR-arvon takia ($CR < 0,90$). SNP-kohtaisten CR-arvojen jakauma on esitetty kuvassa 1. SNP-kohtainen CR-arvo oli 1 277 snipillä alle 0,9; 915 snipillä 0,9–0,95 ja 47 911 snipillä yli 0,95. Myös SNP-kohtaisten CR-arvojen rajaksi valittiin 0,90. Tällöin jäljelle jäi 48 826 SNP-merkkiä, joka on 97,5 % alkuperäisestä SNP-määrästä. Niin yksilö- kuin SNP-kohtaisestikin genotyypitykset onnistuivat CR-arvojen perusteella hyvin.



Kuva 1. SNP-kohtaisten CR-arvojen jakauma koko aineistossa.

Aineistoa karsittiin myös harvinaisemman alleelin frekvenssin eli MAF-arvojen (minor allele frequency) perusteella. Tutkimuksessa MAF-arvon rajaksi valittiin 0,01. SNP-markkereissa, joiden MAF-arvot olivat alle karsintarajan, ei esiinny riittävästi vaihtelua, jotta ne olisivat tutkimuksen kannalta hyödyllisiä. MAF-arvon takia yhteensä 3 128 markkeria karsiutui (kuva 2).



Kuva 2. Kaikkien näytteiden kaikkien SNP-markkereiden MAF-arvojen jakauma.

Aineistosta karsittiin myös ne SNP-markkerit, jotka eivät olleet Hardy Weinbergin -tasapainossa. Karsintarajana käytettiin HWE-testin p-arvoa 0,000001. Tällöin aineistosta karsiutui 73 markkeria.

4.5 Pässien eriytymisen visualisointi

Tutkielmassa tarkasteltiin myös siemennäytepässien ja eri isälinjoja edustavien elävien pässien eriytymistä toisistaan moniulotteisen skaalauksen eli multi dimensional scaling (MDS) avulla. Moniulotteisen skaalauksen perustana on genotyyppien perusteella arvioidut eläinten väliset geneettiset etäisyydet (D_{ij}). Geneettiset etäisyydet arvioitiin kaavalla

$$D_{ij} = 1 - \frac{IBS2 + \frac{1}{2}IBS1}{IBS0 + IBS1 + IBS2}, \quad (2)$$

jossa

IBS0 = niiden SNP:n määrä, jossa eläimet i ja j eivät jaa yhtään yhteistä alleelia

IBS1 = niiden SNP:n määrä, jossa eläimet i ja j jakavat yhden yhteisen alleelin

IBS2 = niiden SNP:n määrä, jossa eläimet i ja j jakavat kaksi yhteistä alleelia.

Moniulotteisessa skaalauksessa yksilöiden välisten geneettisten etäisyyksien kuvaamiseen voidaan käyttää kahta tai useampaa pääkomponenttia. Mitä kauempana kaksi yksilöä kuvassa ovat toisistaan, sitä suurempi on niiden välinen geneettinen etäisyys. Geneettisten etäisyyksien arviointiin käytettiin tässä tutkielmassa 45 566 markkeria alkuperäisestä 50 103 markkerista. Käytettyjen

markkereiden karsintaperusteet olivat samoja, kuin muunkin aineiston: CR vähintään 0,9; MAF-arvon raja 0,01 ja HWE-testin p-arvo 0,000001.

4.6 Genominen sukulaisuusmatriisin tekeminen

Elossa olleiden pässien genotyyppien perusteella muodostettiin genominen sukulaisuusmatriisi (G-matriisi) VanRadenin (2008) menetelmällä käyttäen kaavaa

$$G = \frac{ZZ'}{2\sum p_i(1-p_i)} , \quad (3)$$

jossa

Z = markkereittain keskitetty genotyyppimatriisi

p_i = aineiston perusteella määritetty alleelifrekvenssi lokuksessa i .

Genomista sukulaisuusmatriisia hyödynnettiin genomisten sukulaisuuksien ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien korrelaatioiden laskemisessa.

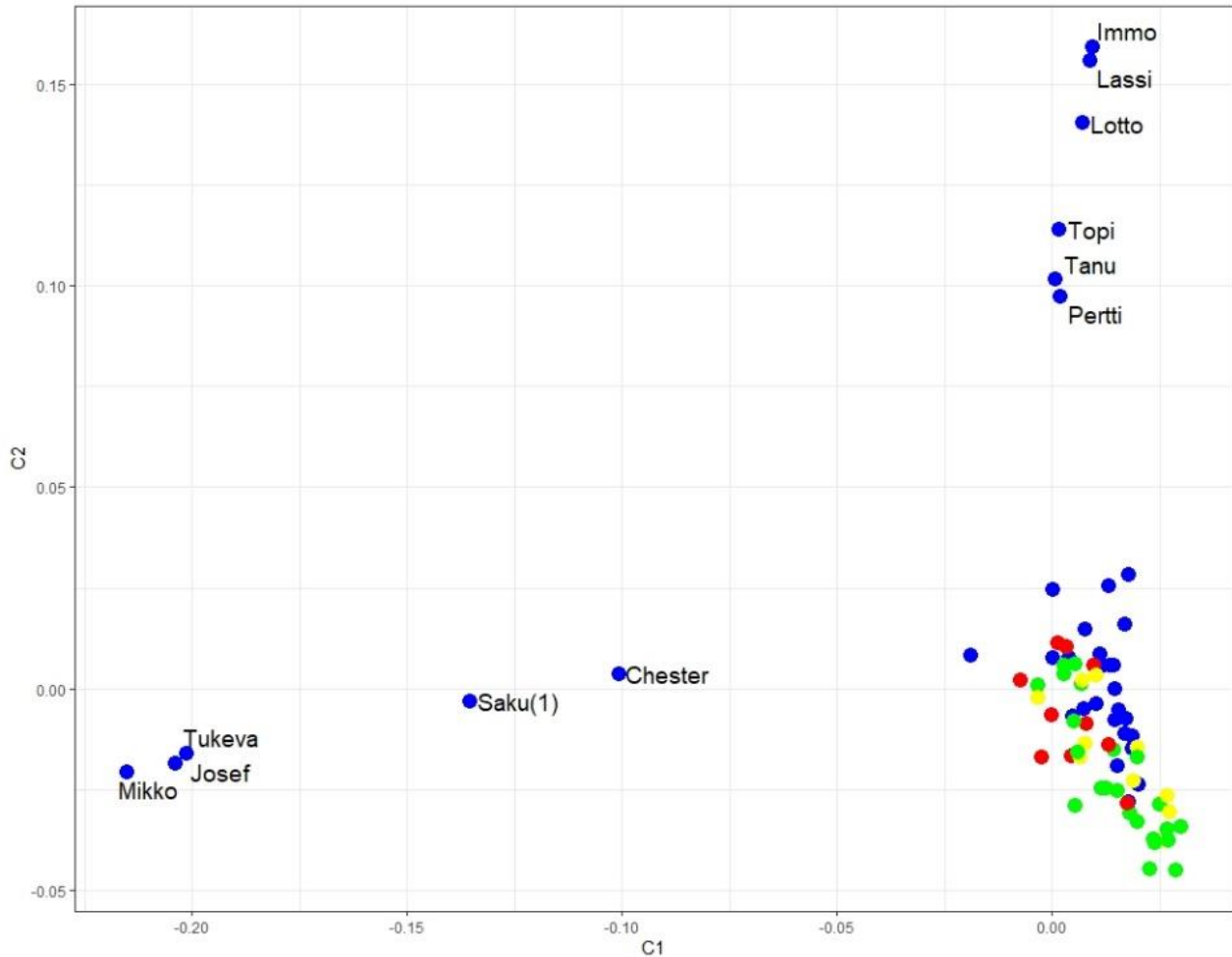
5 TULOKSET

5.1 Pässien geneettinen eriytyminen

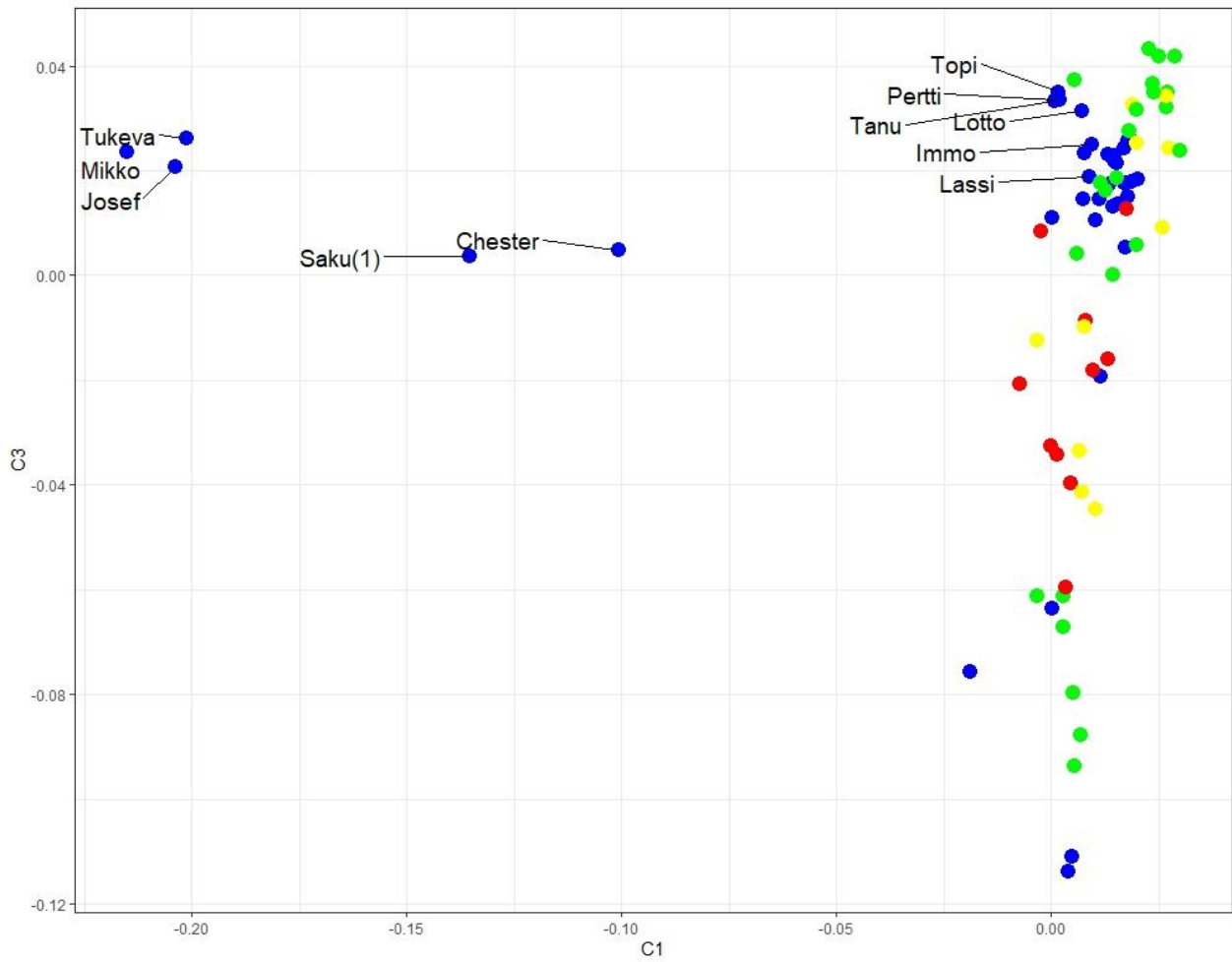
Elossa olevilta pässiltä kerättyjen näytteiden sekä vanhoista siemennäytteistä otettujen näytteiden geneettisiä eroja visualisoitiin moniulotteiden skaalauksen pääkomponenttien C1, C2 ja C3 avulla (kuvat 3, 4 ja 5). Kuvassa elossa olevien pässien näytteen on merkitty vihreällä, keltaisella ja punaisella. Siemennäytepässien näytteet on merkitty sinisellä. Elossa olevien pässien näytteet on merkitty Suomenlampaan pässilinjaliikennevalojen mukaisesti eri väreillä sen perusteella, monellako lammas-tilalla linjaa on ollut käytössä tammikuussa 2021. Väreistä vihreä kuvaa niitä linjoja, joita on ollut käytössä yli kymmenellä tilalla, punainen alle viidellä tilalla käytössä olleita linjoja ja keltainen on näiden välistä (vertaa taulukkoon 1).

Siemennäytepässeistä Immo, Lassi, Lotto, Topi, Tanu ja Pertti erosivat muista näytteistä omaksi ryhmäkseen pääkomponentin C2 suhteen (kuvat 3 ja 5). Tukeva, Josef ja Mikko taas erosivat omaksi ryhmäkseen pääkomponentin C1 suhteen (kuvat 3 ja 4). Myös Saku(1) ja Chester erosivat muista

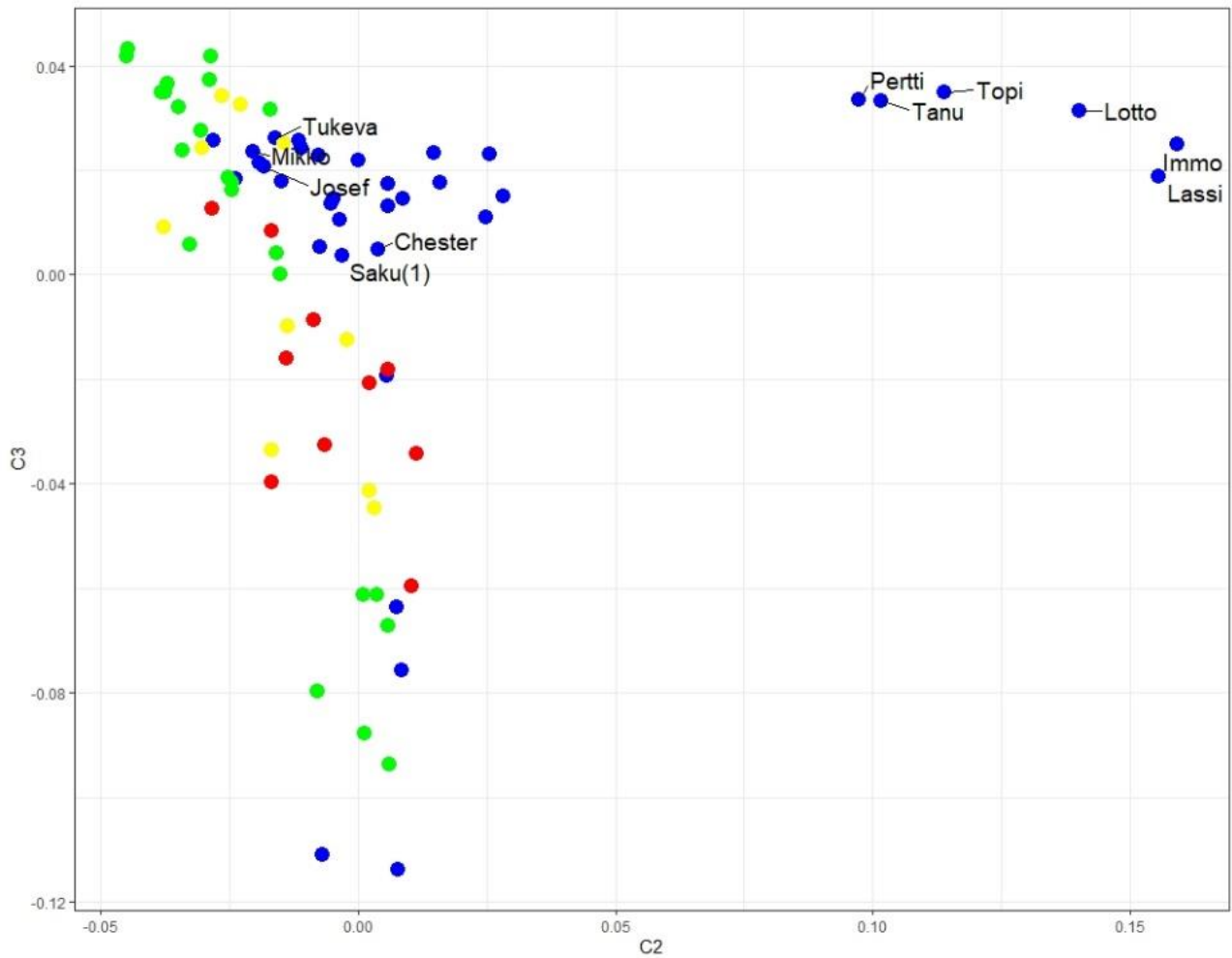
pääkomponentin C1 suhteen (kuvat 3 ja 4). Loput siemennäytepässeistä asettuvat pääkomponenttien C1, C2 ja C3 perusteella samaan ryhmään eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjen näytteiden kanssa (kuvat 3, 4 ja 5).



Kuva 3. Siemennäytepässien ja eläviltä suomenlampailta kerättyjen näytteiden väliset geneettiset erot moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C1 ja C2 perusteella esitettynä. Punainen, keltainen ja vihreä kuvaavat eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä, sininen siemennäytepässejä.



Kuva 4. Siemennäytepässien ja eläviltä suomenlampailta kerättyjen näytteiden väliset geneettiset erot moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C1 ja C3 perusteella esitettynä. Punainen, keltainen ja vihreä kuvaavat eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä, sininen siemennäytepässejä.



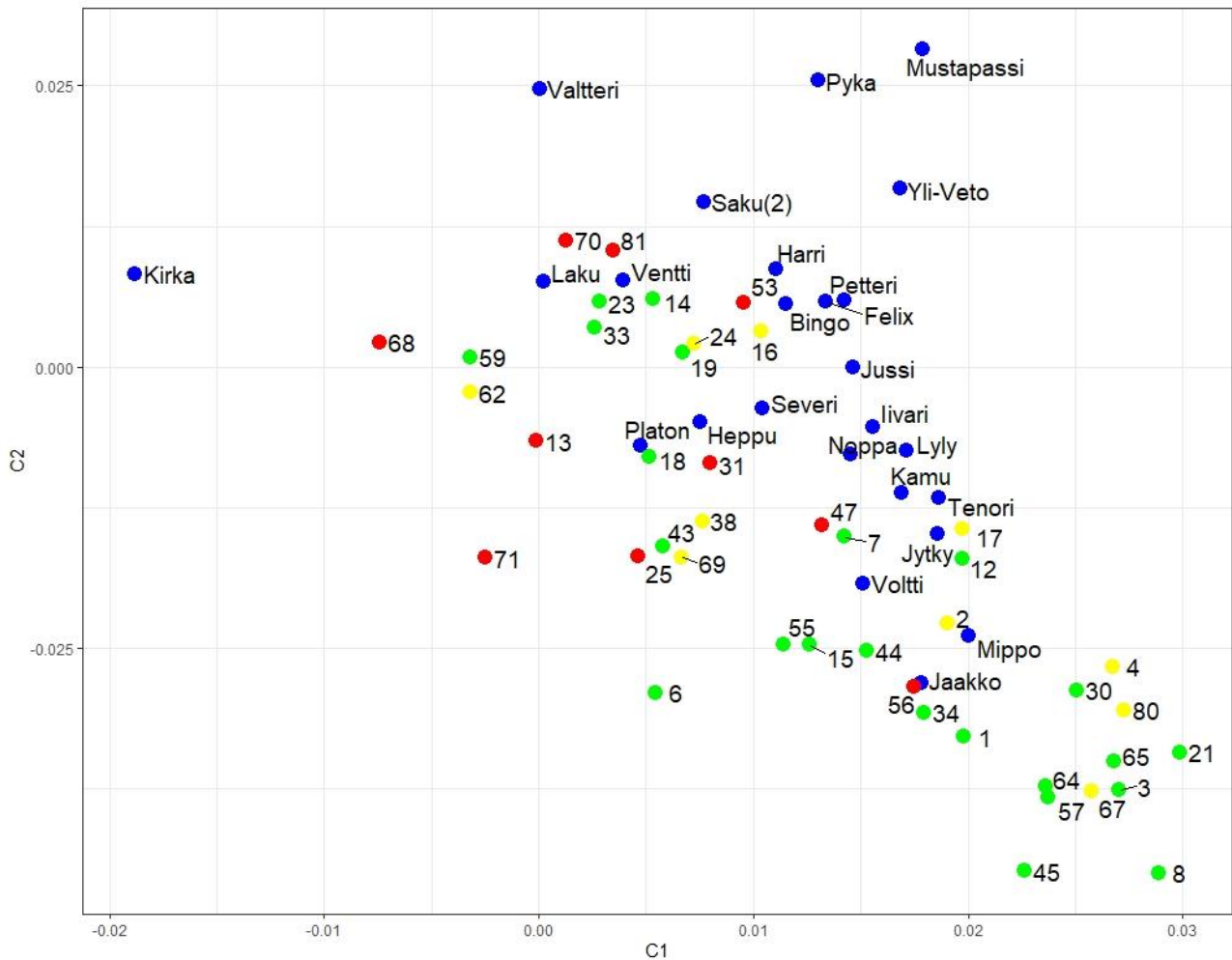
Kuva 5. Siemennäytepässien ja eläviltä suomenlampailta kerättyjen näytteiden väliset geneettiset erot moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C2 ja C3 perusteella esitettynä. Punainen, keltainen ja vihreä kuvaavat eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä, sininen siemennäytepässejä.

Kuvissa 6, 7 ja 8 on rajattu näkyviin vain elossa olevilta päseiltä kerätyt näytteet sekä siemennäyteistä ne, jotka pääkomponenttien C1, C2 ja C3 perusteella tarkasteltaessa kuuluivat samaan ryhmään eläviltä suomenlampailta kerättyjen näytteiden kanssa.

Yleisimpiin isälinjoihin (vihreä) kuuluvat pässit jakaantuvat pääkomponenttien C1, C2 ja C3 suhteen tarkasteltaessa karkeasti kahteen eri ryhmään (kuvat 6, 7 ja 8). Ensimmäisen ryhmän muodostavat isälinjoihin 14, 18, 19, 23, 33 ja 59 kuuluvat pässit. Myös harvinaisimpiin linjoihin (punainen) kuuluva 81-isälinjan pässi ja siemennäytepässeistä Platon, Laku ja Ventti ovat geneettisesti läheisiä ensimmäiseen ryhmään kuuluvien pässien kanssa. Toisen ryhmän muodostavat isälinjojen 3, 8, 21, 30,

45, 57, 64 ja 65 pässit. Loput yleisimpien isälinjojen pässeistä painottuvat kaikkien kolmen pääkomponentin perusteella löyhästi samaan joukkoon jälkimmäisen ryhmän kanssa.

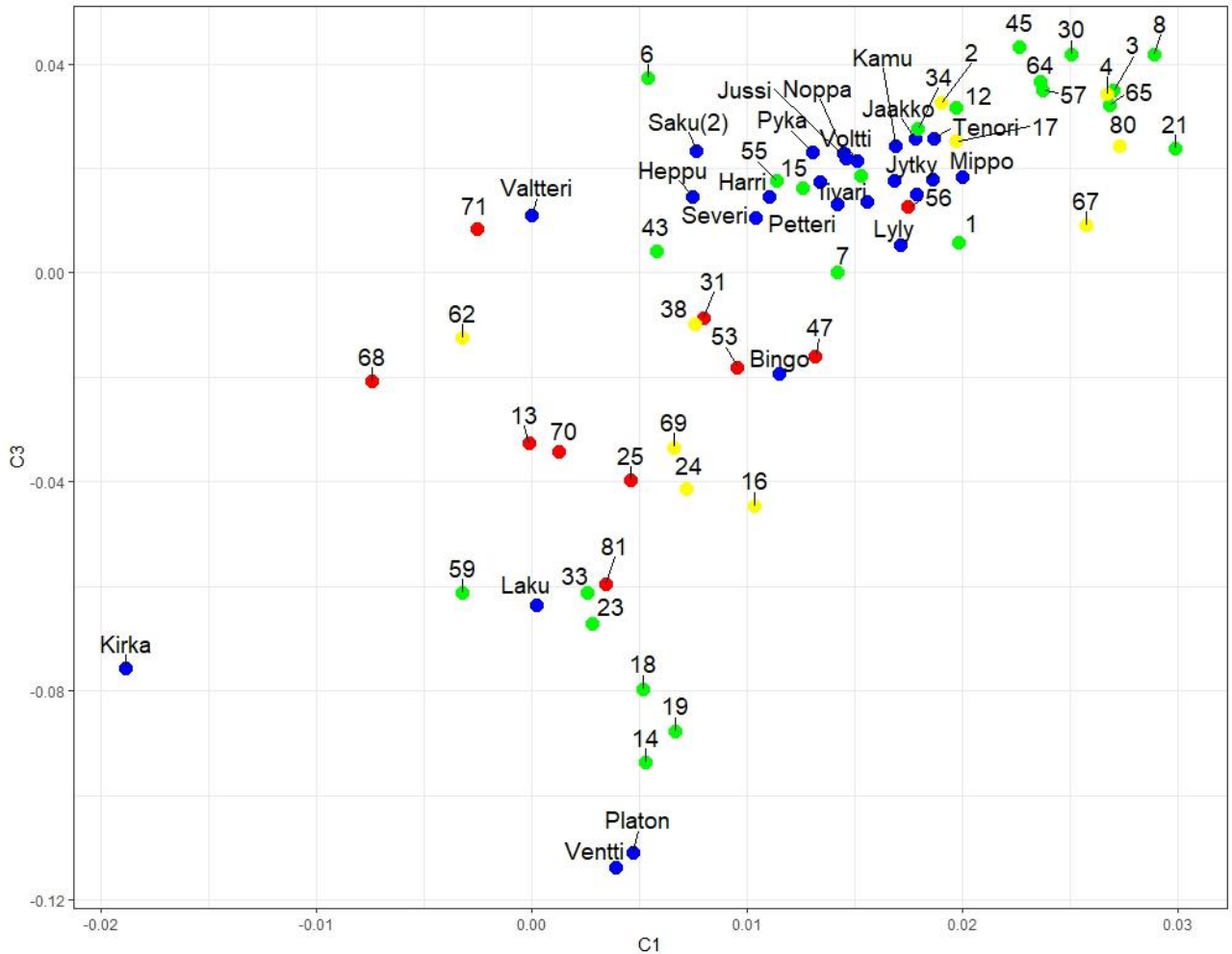
Harvinaisiin linjoihin (punainen ja keltainen) kuuluvat pässit 13, 16, 24, 25, 31, 38, 47, 53, 62, 68, 69 ja 70 sekä siemennäytepässeistä Bingo painottuvat pääkomponentin C3 suhteen geneettisesti lähelle toisiaan (kuvat 7 ja 8).



Kuva 6. Suomenlammasrotuisten siemennäytepässien geneettiset erot verrattuna eri isälinjojen elossa oleviin pässeihin moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C1 ja C2 perusteella esitetynä. Punainen, keltainen ja vihreä kuvaavat eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä, sininen siemennäytepässejä.

Siemennäytepässeistä Kirka, Valtteri, Pykä (kuvassa nimi Pyka), Mustapassi (kuvassa nimi Mustapassi) sekä Yli-Veto sijoittuvat pääkomponenttien C1 ja C2 suhteen tarkasteltaessa geneettisesti eril-

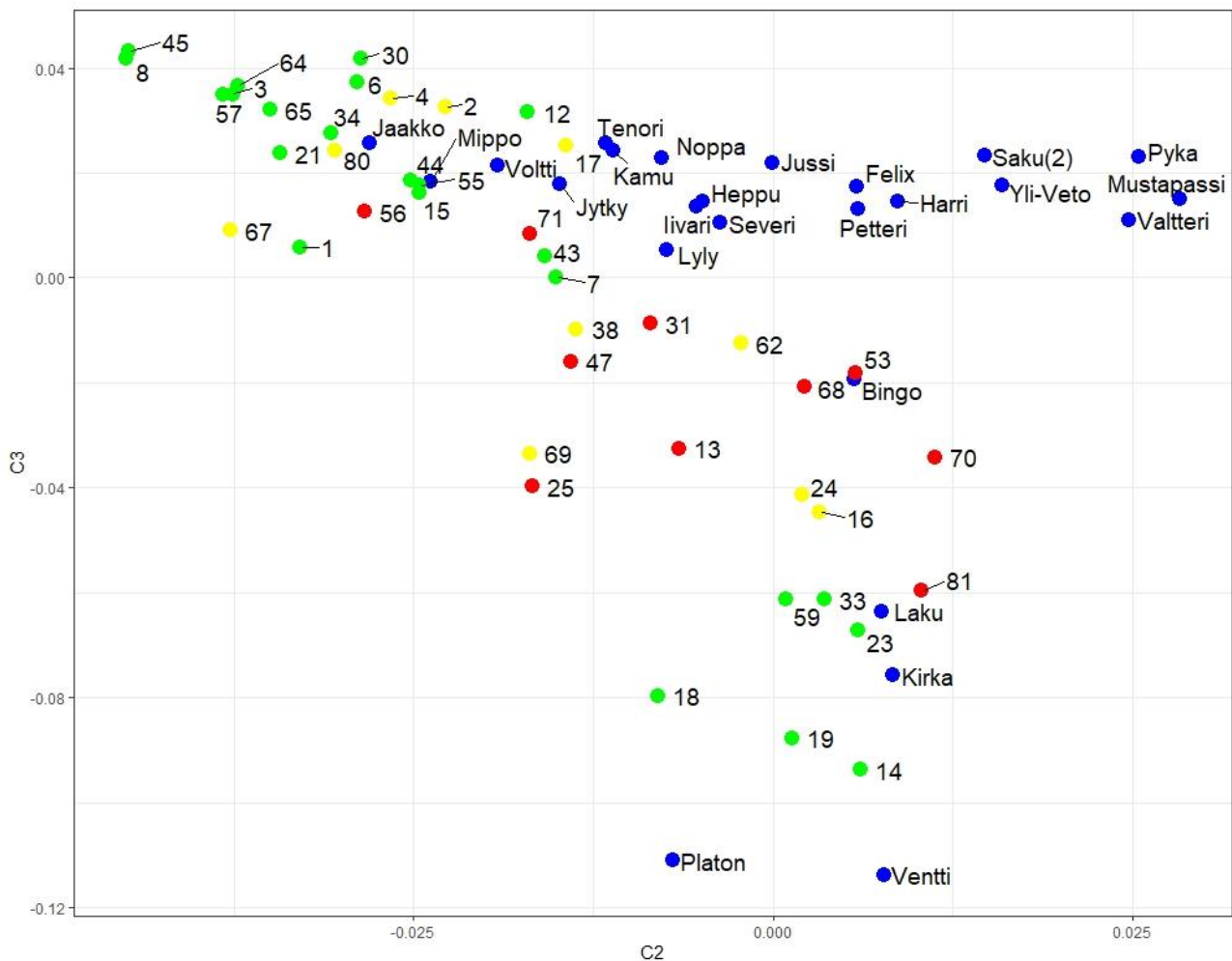
leen muista siemennäytepässeistä ja elävistä suomenlammaspässeistä (kuva 6). Loput siemennäytepässit sijoittuvat pääkomponenttien C1 ja C2 suhteen tarkasteltaessa samaan joukkoon elävien suomenlammaspässien kanssa (kuva 6).



Kuva 7. Suomenlammasrotuisten siemennäytepässien geneettiset erot verrattuna eri isälinjojen elossa oleviin pässiin moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C1 ja C3 perusteella esitetynä. Punainen, keltainen ja vihreä kuvaavat eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä, sininen siemennäytepässejä.

Kun tarkastellaan siemennäytepässejä moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C1 ja C3 perusteella (kuva 7), nähdään, että Ventti ja Platon sijoittuvat geneettisesti hyvin lähelle toisiaan ja hie-
man kauempana muista pässeistä. Kirka sijoittuu täysin erilleen muista siemennäytepässeistä ja elä-
vistä suomenlammaspässeistä. Laku, Bingo ja Valtteri sijoittuvat erilleen muista siemennäytepäs-
seistä, mutta lähelle eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä. Loput siemennäytepässit

ovat pääkomponenttien C1 ja C3 perusteella geneettisesti läheisiä toisiinsa ja useisiin yleisimpien isälinjojen pässeihin.

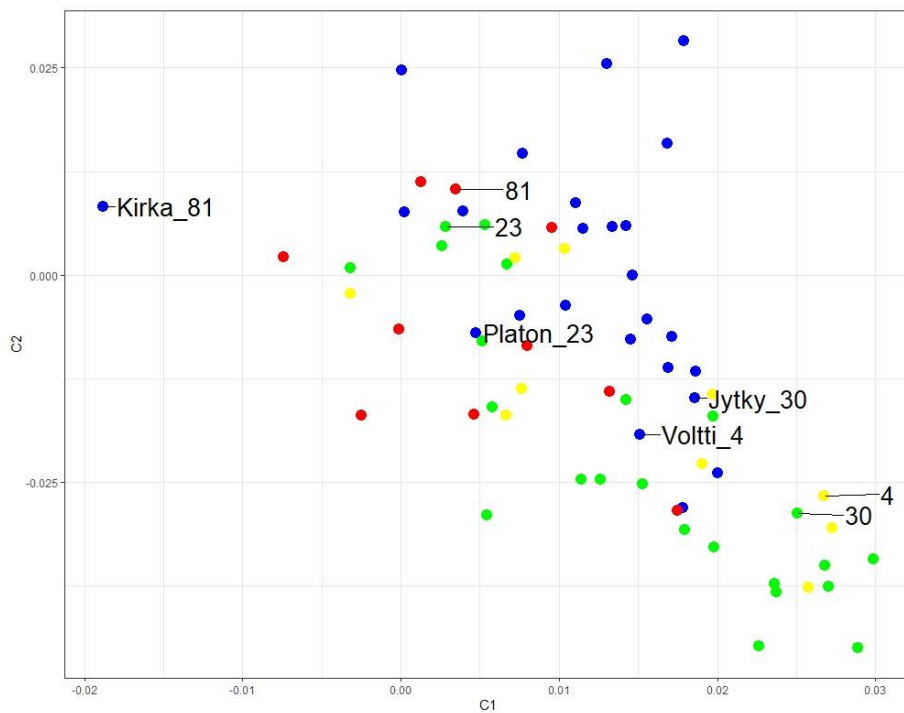


Kuva 8. Suomenlammasrotuisten siemennäytepässien geneettiset erot verrattuna eri isälinjojen elossa oleviin pässeihin moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C2 ja C3 perusteella esitettyinä. Punainen, keltainen ja vihreä kuvaavat eläviltä suomenlammaspässeiltä kerättyjä näytteitä, sininen siemennäytepässejä.

Tarkasteltaessa moniulotteisen skaalauksen pääkomponentteja C2 ja C3 (kuva 8) nähdään, että siemennäytepässeistä Platon ja Ventti sijoittuvat taas geneettisesti lähelle toisiaan ja kauemmaksi muista pässeistä. Laku ja Kirka sijoittuvat geneettisesti lähelle toisiaan sekä muutamia yleisimpien isälinjojen päsejä. Myös Bingo sijoittuu geneettisesti erilleen muista siemennäytepässeistä, mutta lähelle harvinaisimpien isälinjojen päsejä. Loput siemennäytepässit sijoittuvat pääkomponenttien C2 ja C3 perusteella geneettisesti kohtuullisen yhtenäiseksi ryhmäksi, joka sijoittuu lähelle monia yleisimpien isälinjojen päsejä.

5.2 Siemennäytepässien yhdistyminen isälinjoihin

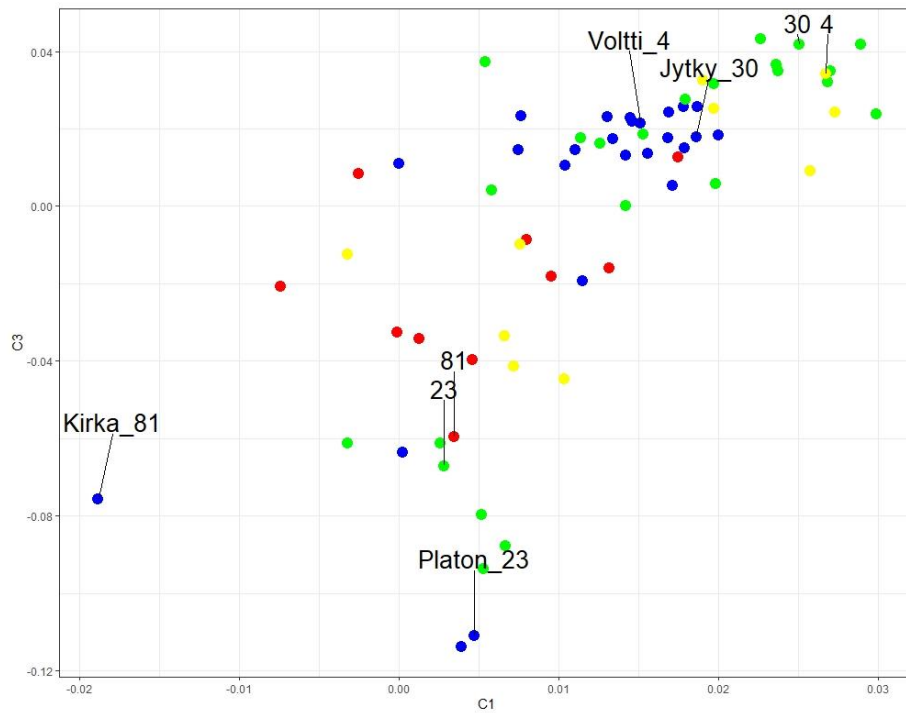
Kuvissa 9, 10 ja 11 esitetty moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C1, C2 ja C3 perusteella ne siemennäytepässit, joilta oli tiedossa sellainen tunnistenumero, jonka perusteella ne pystyttiin yhdistämään olemassa olevaan sukupuuaineistoon ja sitä kautta selvittämään, mihin isälinjaan ne kuuluvat. Tällaisia pässiä oli kolme: Voltti, Platon ja Jytty. Voltti kuuluu sukupuuaineiston perusteella isälinjaan 4, Platon isälinjaan 23 ja Jytty isälinjaan 30. Kuvaan on merkitty näkyviin myös Kirka, jota on siemennyksen kautta käytetty uuden 81-isälinjan luomiseen. Näiden lisäksi kuviin on merkitty näkyviin elossa olevien pässien näytteistä niiden isälinjojen edustajat, joihin nämä neljä edellä mainittua siemennäytepässää yhdistyvät.



Kuva 9. Geneettiset erot isälinjojen ja niiden siemennäytepässien, joilta isälinja on tiedossa, välillä moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C1 ja C2 perusteella esitettynä. Isälinjan numero siemennäytepässien nimien perässä.

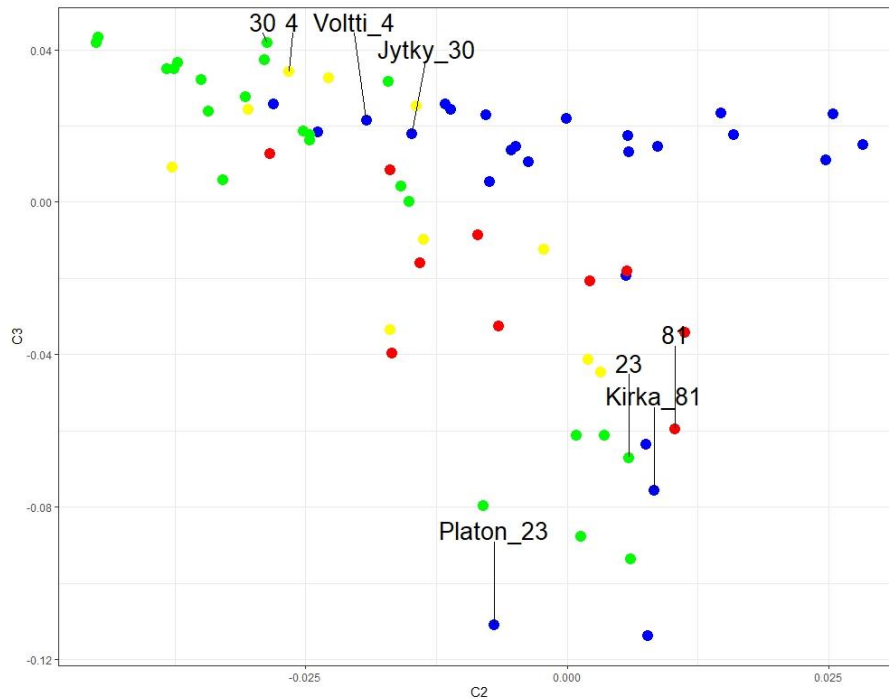
Isälinjoissa 4, 23 ja 30 siemennäytepässit ja elossa oleva isälinjaa edustava pässi ovat moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C1 ja C2 perusteella geneettisesti suhteellisen lähellä toisiaan (kuva 9). Isälinjassa 81 siemennäytepässit ja elossa oleva isälinjan edustajapässit ovat moniulotteisen skaalauksen pääkomponentin C2 suhteen geneettisesti hyvin lähellä toisiaan, mutta pääkomponentin C1 suhteen geneettisesti kauempana toisistaan (kuva 9).

Myös pääkomponenttien C1 ja C3 suhteen tarkasteltaessa siemennäytepässsi ja elossa oleva isälinjaa edustava pässi ovat isälinjoissa 4, 23 ja 30 suhteellisen lähellä toisiaan (kuva 10). Isälinjassa 81 siemennäytepässsi ja elossa oleva isälinjaa edustava pässi ovat hieman kauempana toisistaan, kun tarkastellaan pääkomponentteja C1 ja C3 (kuva 10).



Kuva 10. Geneettiset erot isälinjojen ja niiden siemennäytepässien, joilta isälinja on tiedossa, välillä moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C1 ja C3 perusteella esitettynä. Isälinjan numero siemennäytepässien nimien perässä.

Tarkasteltaessa moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C2 ja C3 suhteen, sijoittuvat 81-isälinjan elävä pässi ja siemennäytepässsi geneettisesti hyvin lähelle toisiaan (kuva 11). Myös isälinjoissa 4 ja 30 elävä pässi ja siemennäytepässsi sijoittuvat geneettisesti aika lähelle toisiaan pääkomponenttien C2 ja C3 suhteen. Isälinjassa 23 elävä pässi ja siemennäytepässsi sijoittuvat geneettisesti kauemmaksi toisistaan.



Kuva 11. Geneettiset erot isälinjojen ja niiden siemennäytepässien, joilta isälinja on tiedossa, välillä moniulotteisen skaalauksen (MDS) pääkomponenttien C2 ja C3 perusteella esitettynä. Isälinjan numero siemennäytepässien nimien perässä.

5.3 A- ja G-matriisien vertailu

Elossa olevien eri isälinjojen pässien sukupuuaaineistoon perustuvat sukulaisuudet näkyvät A-matriisissa (liite 1) ja genomisiin sukulaisuussuhteisiin perustuvat sukulaisuudet G-matriisissa (liite 2). Pässien keskimääräinen sukulaisuus muihin valittuihin pässeihin oli A-matriisissa 0,014 vaihdellen 0,000 ja 0,025 välillä. G-matriisissa pässien keskimääräinen sukulaisuus muihin valittuihin pässeihin oli -0,024 vaihdellen -0,026 ja -0,023 välillä. Genotyyppitykseen valittujen eri isälinjaa edustavien pässien keskimääräinen sukusiitosaste oli A-matriisissa 0,012 (0,000–0,036) ja G-matriisissa 0,003 (-0,038–0,097).

5.4 Genomisten ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien väliset korrelaatiot

Aineistosta laskettiin genomisten sukulaisuussuhteiden (G-matriisi) ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (A-matriisi) väliset Pearsonin korrelaatiokertoimet elossa oleville eri isälinjan pässille (43 pässiä). Korrelaatiokertoimet laskettiin erikseen jokaisen isälinjan pässille (taulukko 3). Korrelaatioiden laskemisessa käytetty aineisto sisälsi aina 42 pareittaista havaintoa pässin sukulaisuuksista muihin pässeihin. Esimerkiksi 1-isälinjan pässin korrelaation laskemisessa ensimmäinen

pareittainen havainto oli 1-isälinjan pässin sukulaisuus 2-isälinjan pässiin A-matriisin perusteella ja samojen pässien sukulaisuus G-matriisin perusteella. Toinen pareittainen havainto oli 1-isälinjan pässin sukulaisuus 3-isälinjan pässiin A-matriisissa ja G-matriisissa ja niin edelleen. Pässien sukulaisuuksia itseensä ei otettu huomioon. Oletuksena on, että korrelaatio on korkea eli pässin sukulaisuus muihin pässiin on samansuuruinen sukupuuhun ja genomiseen aineistoon perustuen. Jos korrelaatio on pieni, voi se johtua esimerkiksi siitä, että joko sukupuussa on virhe tai genotyyppityksessä näyte on otettu väärästä eläimestä tai näytteet ovat sekoittuneet.

Yksittäisille pässille lasketut korrelaatiokertoimet vaihtelivat $-0,26 (\pm 0,152)$ ja $0,95 (\pm 0,047)$ välillä. Keskimäärin yksittäisille pässille laskettu korrelaatiokerroin oli 0,65. Neljällä pässillä genomisten sukulaisuuksien ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien välillä oleva korrelaatio ei tilastollisesti poikennut nollasta. Nämä neljä pässiä kuuluivat isälinjoihin 13, 17, 62 ja 68. Lopuilla 39 eri isälinjan pässillä genomisten sukulaisuuksien ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien välillä oli tilastollisesti merkitsevä korrelaatio vaihdellen $0,35 (\pm 0,148)$ ja $0,95 (\pm 0,047)$ välillä keskiarvon ollessa 0,71.

Niiden isälinjojen pässille, joilla sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien ja genomiaiaineistoon perustuvien sukulaisuuksien välinen korrelaatio ei tilastollisesti poikennut nollasta (isälinjat 13, 17, 62 ja 68), tehtiin tarkempi korrelaatiokertoimien tarkastelu näytteiden mahdollisen sekoittumisen selvittämiseksi (taulukko 4). Jokaiselle näistä neljästä pässistä laskettiin korrelaatiot omien sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (A-matriisi) ja kolmen muun pässin genominäytteisiin perustuvien sukulaisuuksien (G-matriisi) välille. Eli laskettiin esimerkiksi 13-isälinjan pässin sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (A-matriisi) sekä 17-, 62- ja 68-isälinjojen genominäytteisiin perustuvien sukulaisuuksien (G-matriisi) väliset Pearsonin korrelaatiokertoimet.

Isälinjan 13 pässin korkein korrelaatio tuli 13-linjan genominäytteeseen (0,23), mutta ei ollut tilastollisesti nollasta poikkeava. Isälinjan 17 pässin korkein korrelaatio tuli myös 13-linjan genominäytteeseen (0,32) ja korrelaatio oli tilastollisesti merkitsevä. Isälinjaan 62 kuuluvan pässin korkein korrelaatio tuli 17-linjan genominäytteeseen (0,57) ja se oli tilastollisesti merkitsevä. Isälinjan 68 pässin korrelaatio oli korkein 68-linjan genominäytteen kanssa (0,22), mutta korrelaatio ei ollut tilastollisesti merkitsevä.

Taulukko 3. Pearsonin korrelaatiokertoimet genomisten sukulaisuussuhteiden ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuussuhteiden välillä elossa olleilta pässeiltä kerätyille näytteille.

Isälinja	Pässin nimi	r	p-arvo	Keskivirhe
1	Seikun Huuto	0,73	0,000	0,107
2	Parikan Olvi	0,66	0,000	0,119
3	Pelson Ryppy	0,86	0,000	0,081
4	Tapper	0,85	0,000	0,084
6	Kanasen Onni	0,79	0,000	0,097
7	Lönn	0,69	0,000	0,115
8	Pelson Veikko	0,89	0,000	0,072
12	Ruuskan Lieto	0,59	0,000	0,128
13	Rambo	0,23	0,146	0,154
14	Mäntylän Bärtti	0,84	0,000	0,086
15		0,68	0,000	0,115
16	Vanhalan Pippuri	0,65	0,000	0,121
17	Tuohelan Toivo	-0,26	0,091	0,152
18	Ala-uotilan Uki	0,61	0,000	0,125
19	Mikinpoika	0,85	0,000	0,084
21	Vanhalan Perttu	0,83	0,000	0,089
23	Hakapellon Luikahdus	0,47	0,002	0,140
24	Kivipellon Suhari	0,72	0,000	0,110
25	Veräjäahon Arman	0,61	0,000	0,126
30	Möksy	0,80	0,000	0,094
31	Veräjäahon Nestori	0,60	0,000	0,126
33	Keisari	0,66	0,000	0,119
34		0,84	0,000	0,086
38	Lukumiehen Aju	0,51	0,001	0,136
43	Väinölän Reiska	0,73	0,000	0,108
44	Nikkilän Volmari	0,72	0,000	0,110
45	Joonas	0,78	0,000	0,098
47	Kivipellon Vasili	0,77	0,000	0,101
53	Batman	0,74	0,000	0,107
55	Vanhalan Niklas Jr	0,83	0,000	0,089
56	Parikan Hairi	0,80	0,000	0,094
57	Kivipellon Majuri	0,95	0,000	0,047
59	Laku	0,72	0,000	0,109
62	Kuustonen	0,03	0,841	0,158
64	Kuustonen	0,87	0,000	0,077
65		0,72	0,000	0,110
67	Perkkiön Pontus	0,78	0,000	0,099
68	Mt. Cookie	0,22	0,346	0,230
69	Kiviniemen Ottomaani	0,38	0,014	0,146
70	Vekkilän Sakari	0,35	0,023	0,148
71	Kupsun Faarao	0,39	0,011	0,146
80	Mahti	0,90	0,000	0,068
81	Kivipellon Juha-Pekka	0,70	0,000	0,112

Taulukko 4. Isälinjojen 13, 17, 62 ja 68 pässien sukupuuaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (A-matriisi) ja genomiaiaineistoon perustuvien sukulaisuuksien (G-matriisi) Pearsonin korrelaatiokertoimien vertailu näytteiden mahdollisen sekaantumisen selvittämiseksi.

A-matriisin passi	G-matriisin näyte	r	p-arvo
13	13	0,23	0,146
13	17	0,02	0,893
13	62	-0,45	0,003
13	68	-0,52	0,000
17	13	0,32	0,042
17	17	-0,26	0,091
17	62	-0,06	0,719
17	68	0,22	0,168
62	13	-0,21	0,188
62	17	0,57	0,000
62	62	0,03	0,841
62	68	-0,51	0,001
68	13	-0,01	0,960
68	17	-0,14	0,576
68	62	-0,39	0,098
68	68	0,22	0,346

6 TULOSTEN TARKASTELU

Tässä työssä käytettiin yhteensä 80 lampaan genotyyppettä, joista 43 oli kerätty eläviltä suomenlammaspässeiltä ja 37 oli vanhoista siemennäytteistä. Näytteet genotyyppitettiin NeoGen GGP Ovine 50K -sirulla. Näytteiden genotyyppitys onnistui hyvin, sillä sekä yksilö- että SNP-kohtaisesti call rate -arvot olivat korkeita.

6.1. Siemennäytepässien rotujen tarkastelu

Osa vanhoista siemennäytteistä osoittautui moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C1, C2, C3 perusteella olevan todennäköisesti muita kuin suomenlampaita (kuvat 3, 4 ja 5). Tutkimuksessa ei ollut käytössä muiden lammasrotujen genotyyppettä, joihin näitä omiksi ryhmikseen erottuvia eläimiä olisi voitu vertailla ja siten varmentaa luotettavasti niiden rotuja.

Lotto ja Tanu kuuluvat niihin pässeihin, joiden siementä on viety Suomesta Yhdysvaltoihin 1990-luvun lopulla. Niiden tiedot löytyivät Yhdysvaltalaisen Finnsheep breeders' -yhdistyksen ylläpitämästä tietokannasta, johon suomenlampaisten tietoja on kerätty vuodesta 1971 alkaen (Finnsheep

breeders' association). Tietokannassa Lotto ja Tanu on merkitty harmaiksi suomenlampaiksi. Kainuunharmas on erotettu suomenlampaasta omaksi rodukseen vasta 2000-luvun alussa (Tapio ym. 2003). Tästä syystä 1990-luvulla näistä pässeistä pakastetut siemenannokset on merkitty kuuluvaksi suomenlammas-rotuun, vaikka todellisuudessa ne ovat todennäköisesti olleet kainuunharmaksia. Olemassa olevien tietojen perusteella voidaan hyvin todennäköisesti todeta, että Immo, Lassi, Lotto, Topi, Tanu ja Pertti ovat kainuunharmaksia, sillä ne erosivat selvästi suomenlampaista moniulotteiseen skaalauksen pääkomponentin C2 perusteella.

Tukevalla, Josefilla ja Mikolla oli siemennäytteissä merkintä, jonka perusteella ne olisivat mahdollisesti texeleitä. Chesterin näytteessä oli maininta rygjasta ja Saku(1) näytteessä maininta oxfródownista. Ilman näiden rotujen vertailugenotyypppejä rotuja ei voi luotettavasti varmistaa, mutta suomenlampaisiin nämä viisi näytettä eivät moniulotteisen skaalauksen perusteella kuulu.

6.2 Eri isälinjojen ja siemenpässien geneettinen eriytyminen

Moniulotteisen skaalauksen perusteella nähtiin, että suurin osa Suomessa yleisimmin käytössä olevien isälinjojen pässeistä painottuu löyhästi kahteen erilliseen ryhmään (kuvat 6, 7 ja 8). Myös harvinaisimpien linjojen pässeistä suurimman osan havaittiin moniulotteisen skaalauksen perusteella painottuvan löyhästi omaksi ryhmäkseen. Eri isälinjoja edustavien pässien väliset geneettiset erot eivät välttämättä johdu nimenomaan isälinjasta.

Tärkeimpänä genotyyppitettävien pässien valintaperusteena käytettiin sitä, että pässi olisi mahdollisimman paljon sukua oman isälinjansa kantapässiin. Suomessa eri isälinjoja ei pyritä säilyttämään omina puhtaina linjoinaan, vaan emien kautta yksilöiden esivanhempina on myös kaikkia muita isälinjoja. Tästä johtuen näytteenottoon valittujen pässien sukulaisuudet oman isälinjansa kantapässiin olivat pääasiassa matalia. Pässien valintaa tehtiin myös sen perusteella, että niiden sukulaisuus muihin genotyyppitykseen valittuihin pässeihin olisi mahdollisimman matala. Todennäköistä onkin, että isälinjaa enemmän pässien välillä havaittuihin geneettisiin eroihin vaikuttaa se, kuinka paljon yhteisiä esivanhempia valituilla pässeillä sattuu olemaan keskenään. Tässä merkittävään rooliin nousee se, jos joitain sukuja on esimerkiksi hyvien kasvu- ja lihakkuusominaisuuksien takia käytetty menneisyydessä paljon ja ne ovat levinneet Suomessa laajasti tiloille käyttöön. Tällöin samoja esivanhempia voi löytyä monien pässien taustalta ja se johtaa pässien välisten geneettisten erojen pienenemiseen, mikä näkyy moniulotteisessa skaalauksessa pässien välisten geneettisten erojen pienenemisenä ja pässien painottumisena löyhästi muutamaa eri ryhmään.

Harvinaisimpien linjojen osalta pässien geneettiseen läheisyyteen voi vaikuttaa myös se, että niitä kasvatetaan Suomessa vain yksittäisillä tiloilla. Tällöin näiden pässien geneettisiin eroavaisuuksiin vaikuttaa eniten se, mitä sukuja niitä kasvattavilla tiloilla olevien emien takana on. Jos harvinaisten linjojen pässien taustalta löytyy emien kautta paljon samoja esivanhempia, johtaa se pässien välisten geneettisten erojen pienemiseen.

Vanhat suomenlammasrotuiset siemenpässit sijoittuvat odotetusti moniulotteisen skaalauksen perusteella pääasiassa geneettisesti lähelle toisiaan ja hieman erilleen eläviltä suomenlampailta kerätyistä näytteistä. Tämä kuvaa hyvin sitä, että näytteet on otettu talteen 1980–1990-lukujen eläinaineksesta, joka oletettavasti eroaa hiukan nykyisestä eläinaineksesta.

Suomenlampaiden isälinjat on julkaistu Suomessa ensimmäisen kerran vuonna 2007 Suomenlampaan jalostusoppaassa (Ahlskog ja Koivisto 2007) eli tämän tutkielman tekemisen aikoihin niitä on käytetty 15 vuoden ajan. Alun perin isälinjajärjestelmä otettiin käyttöön, jotta paritusvalintojen tekemistä saatiin helpotettua, kun puhdasjalostukseen käytettyjen suomenlampaiden määrä oli pudonnut alle kriittisen tason. Tuolloin lampureilla oli käytössä WinLammas-ohjelma, jolla lampuri pystyi laskemaan omien pässiensä ja uuhiensa välisiä sukulaisuuksia vain kolmen sukupolven perusteella (Savolainen 2001). Vuonna 2011 lampaille otettiin käyttöön nettipohjainen tuotosseurantaohjelma, WebLammas, jossa oli mukana myös laaja sukulaisuustarkistus (Parikka 2011). Loppuvuonna 2021 siirryttiin käyttämään uutta nettipohjaista tuotosseurantaohjelmaa, Nettikatrasta, jossa sukulaisuussuhteet lasketaan kuutta sukupolvea käyttäen (ProAgria 2021b). Lampureilla on siis tämän tutkielman tekemisen aikoihin ollut käytössä 11 vuoden ajan sellaisia ohjelmia, joilla on mahdollista tehdä laajoja sukulaisuustarkistuksia paritusvalintojen tueksi.

Nykyään isälinjojen merkitys on vähentynyt paritusvalintojen tekemisessä, kun sukulaisuustarkistus onnistuu helposti tuotosseurantaohjelman avulla. Kuten nähtiin, olivat kaikki genotyyppitykseen valitut eri isälinjojen pässit geneettisesti kohtuullisen lähellä toisiaan. Näiden tulosten perusteella ei välttämättä ole perusteltua pyrkiä säilyttämään kaikkia suomenlampaan isälinjoja, vaan tärkeämpää olisi, että jalostusvalinnoilla pyrittäisiin säilyttämään mahdollisimman monipuolisesti eri sukuja ja pitämään sukusiitosasteen kasvu populaatiotasolla mahdollisimman alhaisena. Tähän lampaille käytössä olevan tuotosseurantaohjelman sukulaisuustarkistus tarjoaa paremman työkalun kuin isälinjojen seuraaminen.

Niillä tiloilla, jotka eivät käytä tuotosseuranohjelmaa ja pääse siksi tekemään sukulaisuustarkistuksia lampaille, tarjoaa isälinjojen käyttäminen yhden mahdollisuuden sopivien paritusmahdollisuuksien suunnittelemiseen. Tosin silloinkin on otettava huomioon emien takaa tulevat muiden isälinjojen edustajat, minkä takia tärkeintä on aina tarkastella paritettavien eläinten sukutauluja riittävän alhaisen sukusiitosasteen saavuttamiseksi.

Yksittäisten eläinten sukusiitosasteiden seuraamisen sijaan rodun kehittämisessä on kuitenkin tärkeintä huomioida sukulaistuminen ja keskimääräisen sukusiitosasteen kasvun nopeus koko populaation tasolla, jotta tehollinen populaatiokoko ei pienene. Tavoitteena tulisi pitää FAO:n suosituksia siitä, että keskimääräinen sukusiitosaste ei saisi nousta yli 1 % sukupolvea kohti ja tehollisen populaatiokoon tulisi olla vähintään 50 yksilöä. Paras tapa ylläpitää populaation monimuotoisuutta on käyttää mahdollisimman laajasti ja tasapuolisesti eri siitospäsejä.

6.3 Siemennäytepässien yhdistäminen olemassa oleviin isälinjoihin

Kuten tuloksista havaittiin, vanhat siemennäytepässit eivät asetu moniulotteisen skaalauksen perusteella välttämättä kovin lähelle saman isälinjan elossa olevaa pässiä (kuvat 9, 10 ja 11). Siemennäytepässit Jytky ja Voltti ovat moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C1, C2 ja C3 perusteella geneettisesti kohtuullisen lähellä saman isälinjan elossa olevia päsejä. Siemennäytepässi Platon on myös pääkomponenttien C1 ja C2 suhteen kohtuullisen lähellä saman isälinjan elossa olevaa pässiä, mutta pääkomponentin C3 suhteen selkeästi kauempana saman isälinjan elossa olevasta pässistä. Kuvista 9, 10 ja 11 kuitenkin nähdään, että monien muiden isälinjojen pässit ovat geneettisesti lähempänä näitä kolmea siemennäytepässiä kuin niiden kanssa samaan isälinjaan kuuluvat pässit.

Neljäs esimerkki siemennäytepässien yhdistämisestä nykyisiin isälinjoihin on 81-isälinja (kuvat 9, 10 ja 11). Isälinja 81 on luotu 1980-luvulla pakastetun Kirka-nimisen vanhan siemennäytepässin siemenannoksesta syntyneille karitsoille (Koivisto ja Ahlskog 2022). Kirka on 81-isälinjan kantapässi, jonka mukaan myös linja on nimetty (Koivisto ja Ahlskog 2022). Genotyyppitykseen valittu 81-isälinjan pässi on Kirkan pojanpoika. Tuloksista nähdään, että Kirka ja 81-isälinjan pässi ovat moniulotteisen skaalauksen pääkomponenttien C2 ja C3 suhteen geneettisesti hyvin lähellä toisiaan, mutta pääkomponentin C1 suhteen geneettisesti kauempana toisistaan. Jopa näin läheisten sukulaisten tapauksessa yksilöt eroavat geneettisesti toisistaan, koska emien kautta pässeihin sekoittuu muita isälinjoja. Tästä johtuen on mahdotonta yrittää luotettavasti yhdistää siemennäytepäsejä elossa oleviin tai jo kadonneisiin isälinjoihin genomineiston perusteella.

Siemennäytepässit ovat kuitenkin geneettisesti etäisempiä erityisesti suurimpaan osaan yleisimmistä isälinjoista. Tämän takia niiden hyödyntäminen siemennyksen kautta voisi auttaa lisäämään nykyisen suomenlammaspopulaation geneettistä monimuotoisuutta. Valtteri, Pykä, Mustapässi ja Yli-Veto osoittautuivat moniulotteisen skaalauksen pääkomponentin C2 perusteella olevan geneettisesti etäisimpiä elossa olevilta päseiltä kerättyihin näytteisiin (kuvat 9 ja 11). Platon ja Ventti taas osoittautuivat geneettisesti etäisemmiksi pääkomponentin C3 suhteen (kuvat 10 ja 11). Etenkin näiden pässien käyttäminen voisi siemennyksen avulla tuoda suomenlammaspopulaatioon lisää geneettistä vaihtelua. Pääkomponentin C1 suhteen geneettisesti kaikista kauimmaksi elossa olevista päseistä sijoituvaa Kirkaa onkin jo käytetty siemennyksen avulla uuden isälinjan luomiseen.

Mikäli vanhoja siemennäytepässejä päädytään siemennyksen kautta hyödyntämään, tulisi kiinnittää erityistä huomiota myös siihen, että emiksi valikoidaan sellaisia uuhia, jotka eivät ole kaikista yleisimmistä suvuista. Tällä syntyvät karitsat olisivat geneettisesti mahdollisimman etäisiä nykyisestä suomenlammaspopulaatiosta, jolloin ne lisäisivät nykyisen suomenlammaspopulaatio geneettistä vaihtelua mahdollisimman paljon.

6.4 A- ja G-matriisien sukulaisuuksien eroavaisuudet

Vertailtaessa eri isälinjaa edustavien pässien sukulaisuuksia ja sukusiitosasteita A- ja G-matriiseissa, nähtiin niiden eroavan toisistaan (liitteet 1 ja 2). Tämä voi johtua useista eri syistä. A-matriisin sukulaisuuksien ja sukusiitosasteiden estimaatteihin vaikuttavat sukupuun syvyys ja sukupuuaineiston virheettömyys. Suomenlampailla sukulaisuuksien kirjaamisessa voi tulla helposti virheitä, koska siikiävyys on korkea, sukulaisuuksien kirjaaminen on pelkästään tuottajan ilmoituksen varassa ja sukulaisuuksia varmennetaan DNA-testien avulla erittäin harvoin. G-matriisissa taas sukusiitosasteiden estimaatit eivät välttämättä kuvaa nimenomaan sukusiitoksesta johtuvaa homotsygotiaa. Tässä tutkielmassa saatuja G-matriisin estimaatteja voidaan kuitenkin käyttää vertailtaessa eri eläinten sukusiitosasteita, sillä ne kertovat luotettavasti, mitkä eläimet ovat korkeasti sukusiitettuja ja millä eläimillä sukusiitos on ollut vähäisempää, vaikka sukusiitosasteiden abosuulliset arvot eivät itsessään olekaan luotettavia (VanRaden 2008, Bjelland ym. 2013).

Mikäli sukusiitosasteiden vertailussa olisi käytetty ROH-jaksoihin (runs of homozygosity) perustuvia estimaatteja, olisi saatu luotettavampia genomitietoon perustuvia sukusiitosasteen arvioita (Curik ym.

2014). ROH-jaksoihin perustuva sukusiitosasteiden arviointi ei kuitenkaan kuulunut tämän tutkielman tavoitteisiin, minkä takia niitä ei tarkasteltu tässä työssä.

6.5 Sukulaisuuksien väliset korrelaatiot

Pässien genomiaiaineistoon perustuvien sukulaisuuksien ja sukupuuaaineistoon perustuvien sukulaisuuksien väliset korrelaatiot olivat pääasiassa korkeita (taulukko 3). Korkea korrelaatiokerroin kertoo siitä, että genomiset sukulaisuudet ja sukupuuaaineiston perusteella lasketut sukulaisuudet kuvaavat pääasiassa hyvin toisiaan. Korkea korrelaatiokerroin kertoo myös siitä, että sukupuun perusteella valittu yksilö on sama kuin genotyyppitetty eläin.

Neljällä eri isälinjan pässillä (isälinjat 13, 17, 62 ja 68) korrelaatio ei tilastollisesti poikennut nolasta. Tämä kertoo luultavasti siitä, että näiden pässien sukupuutiedoissa on virheitä, näytteet on otettu vääristä eläimistä tai näytteet ovat menneet sekaisin genotyyppityksessä. Näytteiden mahdollista sekoittumista selvitettiin laskemalla näille neljälle pässille korrelaatiot ristiin myös muiden kolmen pässin genominäytteiden perusteella laskettujen sukulaisuuksien kanssa. Korrelaatiot olivat kahden pässin tapauksessa korkeammat toisen pässin genominäytteen kanssa, mutta tulosten perusteella ei voitu varmentaa sitä, että näytteet olisivat sekoittuneet. Matalille korrelaatioille ei ole täysin pitävää selitystä, koska näiden neljän yksilön korrelaatiot vaihtelivat ristiin vertailtaessa. Tästä syystä tämä menetelmä ei luultavasti ole kovin luotettava alhaisten korrelaatioiden selvittämiseksi. Luultavasti todennäköisintä on, että näiden neljän pässin matala korrelaatio johtuu sukupuutietojen virheellisyydestä.

6.5 Genotyyppityksen hyödyntäminen suomenlammaspopulaatiossa

Perinteisesti kotieläinten arvioinnissa on käytetty fenotyyppistä aineistoa ja sukupuuaaineistoon perustuvia todennäköisyyksiä siitä, mikä osuus alleleista on periytynyt samoilta esivanhemmilta (VanRaden 2008). Sukupuuaaineistoa käytettäessä joudutaan oletamaan, että sukupuun ulkopuoliset eläimet eivät ole sukua keskenään ja myös sukupuussa olevat virheet voivat vääristää todellista sukusiitosastetta. Genomitieto mahdollistaa eläinten välisen sukulaisuuden selvittämisen eläinten genomitietojen yhtäläisyyksien perusteella, jolloin tuntemattomat esivanhemmat ja sukupuuaaineistossa esiintyvät virheet eivät vaikuta sukusiitosasteen suuruuteen, ja myös mendelistinen vaihtelu otetaan huomioon (Legarra ym. 2009, VanRaden 2008).

Genomisen sukusiitosasteen käyttämisessä on monia hyötyjä, mutta on muistettava, että SNP-merkkipaneelin tiheys, käytetyt alleelifrekvenssien arvot, genotyyppitettyjen yksilöiden määrä sekä käytetty laskentamenetelmä vaikuttavat suuresti genomisen sukusiitoksen luotettavuuteen (Forni ym. 2011, Li ym. 2011). Tässä tutkielmassa käytettiin aineiston perusteella määritettyjä alleelifrekvenssien arvoja, mikä voi aiheuttaa genomisen sukusiitosasteen nousemisen liian korkeaksi niillä yksilöillä, joiden alleelifrekvenssit eroavat peruspopulaatiosta (Pryce ym. 2014). Tätä voidaan yrittää korjata asettamalla kaikki peruspopulaation alleelifrekvenssit arvoon 0,5 (Pryce ym. 2014).

Lampaiden ensimmäiset genomiset tutkimukset on tehty vuonna 2009, kun Illumina OvineSNP50 BeadChip -siru kehitettiin osana International Sheep Genomics Consortium (ISGC) tutkimusta (Kijas ym. 2009). Vuonna 2016 genomista valintaa käytettiin lampaille Uudessa-Seelannissa ja Australiassa sekä maitolampaille Ranskassa (Rupp ym. 2016). Lypsykarjalla genomista valintaa taas käytettiin vuonna 2017 aktiivisesti Yhdysvalloissa, Kanadassa, Iso-Britanniassa, Irlannissa, Uudessa-Seelannissa, Australiassa, Ranskassa, Hollannissa, Saksassa ja Pohjoismaissa (Weller ym. 2017).

Lypsykarjalla genomisen valinnan käyttö on osoittautunut kannattavaksi, sillä sukupolvien välistä aikaa on saatu merkittävästi lyhennettyä ja genotyyppityksen hinta suhteessa eläimen arvoon on kohtuullisen alhainen (Rupp ym. 2016, Weller ym. 2017). Lampailla genomisen valinnan käyttäminen ei ole yleistynyt niin nopeasti, koska genotyyppityksen hinta suhteessa eläimen arvoon on korkeampi ja monet taloudellisesti arvokkaat ominaisuudet voidaan mitata molemmilta sukupuolilta ennen sukukypsyysyden saavuttamista (Rupp ym. 2016). Näitä ominaisuuksia ovat muun muassa kasvu, lihasen ja rasvan paksuuden mittaaminen ultraäänilaitteella sekä resistenssi joitain sairauksia vastaan (Rupp ym. 2016).

Genomisen valinnan käyttäminen lampailla ei ole ongelmallista, sillä referenssipopulaatiot ovat pieniä, kytkeäpöytäsaapaino on alhainen, useita rotuja on mukana samassa laskennassa, monessa maassa fenotyyppisten havaintojen kirjaaminen on puutteellista ja genomisesta valinnasta saatavat kustannushyödyt ovat pieniä (Rupp ym. 2016). Genomisen valinnan arvellaan kuitenkin merkittävästi lisääntyvän, kun genotyyppityksen hinta jatkuvasti laskee ja genomista valintaa opitaan hyödyntämään koko ajan entistä paremmin (Rupp ym. 2016).

Suomenlampaiden osalta merkittävin hyöty genotyyppityksestä voitaisiin Suomessa aluksi saavuttaa sukulaisuusien tarkistamisessa. Jopa tässä tutkielmassa, jossa eläviltä suomenlampailla kerättiin

näytteitä genotyyppitykseen vain 43 siitospässiltä, oli neljällä niistä mahdollisesti virheitä tai epäselvyyksiä sukupuutiedoissa (9,3 % pässeistä). Sukulaisuustietojen kirjaamisessa voi suomenlampaalla helposti tulla virheitä, kun yhdelle uuhelle syntyy kerralla lähes 2,5 karitsaa (ProAgria 2021a). Väärien sukulaisuustietojen takia eläinten paritusvalintojen perustana käytetyt sukusiitosasteet eivät välttämättä vastaa todellisuutta, vaan paritettavien eläinten välinen sukusiitosaste voi todellisuudessa olla huomattavasti korkeampi tai matalampi.

Vaikka koko suomenlammaspopulaation sukupuutiedoissa ei esiintyisi yhtä paljoa virheitä kuin tässä tutkielmassa, voivat virheet kuitenkin johtaa siihen, että populaatiotasolla sukusiitosaste nousee todellisuudessa nopeammin kuin mitä sukupuutietoihin perustuvissa analyyseissä on havaittu (Li ym. 2009). Genotyyppitystä voitaisiin suomenlampailla käyttää aluksi siitokseen käytettävien pässien sukulaisuuksien varmentamiseen, jolloin hyödyt varmennetuista sukulaisuuksista jakaantuisivat mahdollisimman monelle jälkeläisille ja samalla kustannukset pysyisivät tilatasolla kohtuullisina. Tällä tavoin saataisiin myös vähitellen kerättyä suomenlampaista genomiaineistoa, mitä voisi tulevaisuudessa hyödyntää, jos suomenlampailla haluttaisiin alkaa tekemään genomista valintaa.

7 JOHTOPÄÄTÖKSET

Tässä tutkielmassa oli tavoitteena selvittää genotyyppityksen avulla, eroavatko nykyiset suomenlampaan isälinjat geneettisesti toisistaan. Lisäksi selvitettiin, mitä rotuja Hollolassa 1980–1990-luvuilla pakastetuissa siemenannoksissa on ja voisiko niistä löytyneitä suomenlampaita käyttää keinosiemennyksen kautta vanhojen kadonneiden isälinjojen palauttamiseen tai uusien isälinjojen luomiseen suomenlampaalle.

Hollolassa pakastetuista vanhoista siemennäytepässeistä osa osoittautui olevan todennäköisesti muita rotuja kuin suomenlampaita. Neljä vanhaa siemennäytepässiä pystyttiin sukupuutietojen perusteella yhdistämään olemassa oleviin suomenlampaan isälinjoihin. Kun näitä neljää pässiä verrattiin samojen isälinjojen elossa olevien pässien näytteisiin, niin nähtiin niiden eroavan geneettisesti toisistaan. Tämän perusteella on mahdotonta luotettavasti yhdistää genomiaineiston perusteella vanhoja siemennäytepässejä elossa oleviin tai kadonneisiin isälinjoihin. Vanhat siemennäytepässit ovat kuitenkin pääasiassa geneettisesti hieman etäisempiä nykyisestä suomenlammaspopulaatiosta, minkä takia niitä

kannattaisi keinosiemennyksen kautta hyödyntää suomenlammaspopulaation geneettisen vaihtelun lisäämiseen.

Tutkielmaan valittiin eri isälinjoista sellaiset pässit, joiden sukulaisuus oman isälinjansa kantapässiin oli mahdollisimman korkea ja sukulaisuus muihin valittuihin pässeihin mahdollisimman matala. Eri isälinjoja edustavat elossa olevat pässit painottuivat löyhästi muutamaan eri ryhmään, mutta kokonaisuudessaan eri isälinjojen pässit eivät geneettisesti eronneet paljoa toisistaan. Pässien välillä havaitut geneettiset erot johtuivat todennäköisesti eniten siitä, kuinka paljon yhteisiä esivanhempia tutkielmaan mukaan valituilla pässeillä oli eikä niinkään pässien isälinjoista. Isälinjojen alkuperäinen tarkoitus paritusvalintojen tekemisen helpottamisessa on menettänyt merkitystään, kun lampaiden tuotosseurantaohjelma mahdollistaa sukulaisuuksien tarkistamisen kuuden sukupolven perusteella. Näiden tulosten perusteella suomenlampaan jalostuksessa tärkeintä olisi eri isälinjojen säilyttämisen sijaan pyrkiä ylläpitämään mahdollisimman monipuolisesti eri sukuja ja hillitsemään sukusiitosasteen kasvua populaatiotasolla.

Suomenlampailla genotyyppitystä kannattaisi hyödyntää aluksi ainakin sukulaisuuksien tarkistamisessa. Tässäkin tutkielmassa neljällä siitospässillä esiintyi mahdollisesti virheitä sukupuutiedoissa, sillä näiden pässien genomiaineistoon perustuvien sukulaisuuksien ja sukupuuaineistoon perustuvien sukulaisuuksien välinen korrelaatio oli matala. Rodun korkean sikiävyyden takia kirjaamisvirheitä voi helposti tapahtua. Sukulaisuuksien varmentumisen lisäksi saataisiin samalla kerättyä genomiaineistoa, jota voitaisiin hyödyntää tulevaisuudessa, jos halutaan alkaa tekemään genomista valintaa.

8 KIITOKSET

Suuret kiitokset ohjaajalleni kotieläinjalostustieteen professori Pekka Uimarille laadukkaasta ohjauksesta. Kiitokset kaikille lampureille, jotka antoivat minun tulla ottamaan näytteitä pässeistä tutkielmaani varten sekä ProAgria Keskusten Liitolle, joka antoi minun käyttää lampaiden sukupuuaineistoa tätä tutkielmaa varten. Kiitokset myös Luonnonvarakeskus LUKE:lle avusta näytteiden kanssa. Lisäksi erityiset kiitokset Vihtori Peltonen-Lihasulan Säätiölle, Lammastaloussäätiölle ja Suomen kansalliselle eläingenivaraohjelmalle, jotka rahoittivat tämän tutkielman tekemistä.

9 LÄHTEET

- Ahlskog, K. 2010. Pässilinjat ja linjajalostus lammastilalla. Lammas ja vuohi. Suomen lammasyhdistyksen julkaisu 2/2010. T-Print Ky. Hyvinkää.
- Ahlskog, K. 2021. Alkuperäisrotujen perimän monimuotoisuus. Luento: Lammastalouden tuotannon tekijät -hankkeen loppuseminaarissa 3.12.2021. Jämsä, Suomi.
- Ahlskog, K. & Koivisto, M. 2007. Suomenlampaan jalostusopas. Lihasulan säätiö. Siunula.
- Ahlskog, K. & Sevón-Aimonen, M-L. 2020. Indeksitietoja lampaiden jalostukseen. ProAgria hankejulkaisut 8.
- 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.
- Bruford, M., Bradley, D. & Luikart, G. 2003. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Genetics* 4: 900–910.
- Chessa, B., Pereira, F., Arnaud, F., Amoriom, A., Goyache, F., Mainland, I., Kao, R., Pemberton, J., Beraldi, D., Stear, M., Alberti, A., Pittau, M., Iannuzzi, L., Banabazi, M., Kazwala, R., Zhang, Y., Arranz, J., Ali, B., Wang, Z., Uzun, M., Dione, M., Olsaker, I., Holm, L.-E., Saarma, U., Ahmad, S., Marzanov, N., Eythorsdottir, E., Holland, M., Ajmone-Marsan, P., Bruford, M., Kantanen, J., Spencer, T. & Palmirini, M. 2009. Revealing the history of sheep domestication using rotavirus integrations. *Science* 324.
- Curik, I., Ferečaković, M. & Sölkner, J. 2014. Inbreeding and runs of homozygosity: a possible solution to an old problem. *Livestock Science* 166: 26–34.
- FAO 1998. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans: management of small populations at risk. FAO. Rooma, Italia.
- FAO 2012. Report of consultation on the definition of breed categories. <https://www.fao.org/3/me588e/me588e.pdf> Commission on genetics resources for food and agriculture. Rooma, Italia. Viitattu 4.2.2022.
- Finnsheep breeders' association. Verkkosivusto. <https://finnsheep.org/> Viitattu 14.5.2022.
- Flamant, J. 1991. International exchange of genetic material. Teoksessa: Genetic resources of pig sheep and goat, Maijala, K. (toim.). Elsevier science publisher B. V. Alankomaat. 556 s.
- Forni, S., Aguilar, I. & Misztal, I. 2011. Different genomic relationship matrices for single-step analysis using phenotypic, pedigree and genomic information. *Genetics selection evolution* 43.

- Hietamäki, M. & Ahlskog, K. 2016. Pässien isälinjojen päivitys helpottaa sukulinjojen säilytystyötä. Lammas ja vuohi. Suomen lammasyhdistyksen julkaisu 5/2016. T-Print Ky. Hyvinkää.
- Gomez-Raya, L., Rodríguez, C., Barragán, C. & Silió, L. 2015. Genomic inbreeding coefficients based on the distribution of the length of runs of homozygosity in closed line of Iberian pigs. *Genetics selection evolution* 47.
- Hägglom, M. 2007. Joka mökin elämän perustasta 2000-luvun erikoistuotantoeläimeksi. Teoksessa: Alkuperäisrotujen säilyttämisen taloudelliset, sosiaaliset ja kulttuuriset lähtökohdat. Karja, M. & Lilja, T. (toim.). Maa- ja elintarviketalous 106. 311 s.
- Järveläinen, T. 2020. Pässilinjien perinnöllisten osuuksien muutokset suomenlammaspopulaatiossa. Maataloustieteen maisterintutkielma. Maataloustieteiden osasto.
- Kantanen, J. 2007. Mitä ovat maatiaiseläimet genetiikan näkökulmasta? Teoksessa: Alkuperäisrotujen säilyttämisen taloudelliset, sosiaaliset ja kulttuuriset lähtökohdat. Karja, M. & Lilja, T. (toim.). Maa- ja elintarviketalous 106. 311 s.
- Kijas, J. W., Townley, D., Dalrymple, B. P., Heaton, M. P., Maddox, J. F., McGrath, A., Wilson, P., Ingersoll, R. G., McCulloch, R., McWilliam, S., Tang, D., McEwan, J., Cockett, N., Oddy, H., Nicholas, F. W. & Raadsma, H. 2009. A genome wide survey of SNP variation reveals the genetic structure of sheep breeds. *PLoS ONE* 4.
- Koivisto, M. & Ahlskog, K. 2022. Suomenlampaan jalostusopas. Verkkojulkaisu ProAgria Keskusten liiton verkkosivuilla: <https://www.proagria.fi/uploads/Suomenlampaan-jalostusopas-ProAgria.pdf> Viitattu 15.5.2022.
- Legarra, A., Aguilar, I. & Misztal, I. 2009. A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *Journal of dairy science* 92: 4656–4663.
- Li, M., Strandén, I. & Kantanen, J. 2009. Genetic diversity and pedigree analysis of the Finnsheep breed. *American society of animal science* 87: 1598–1605.
- Li, M., Strandén, I., Sevón-Aimonen, M-L., & Kantanen, J. 2011. A comparison of approaches to estimate the inbreeding coefficient and pairwise relatedness using genomic and pedigree data in a sheep population. *PLoS ONE* 6:11.
- Maijala, K. 1999. 80 Vuotta järjestettyä lampaanjalostusta: Suomen lammasyhdistys 1918–1998. Satakunnan painotuote Oy. Kokemäki. 22 s.
- Maijala, K. 1996. The Finnsheep. Teoksessa: Prolific sheep. Fahmy, M. H. (toim.) Cab International. Iso-Britannia. 542 s.
- Maijala, K. 1988. History, recent development and uses of Finnsheep. *Journal of agricultural science in Finland* 60: 449–454.

- Maijala, K. & Terrill, C. 1991. Breed structure, dynamics, and new breed developmetn in sheep. Teoksessa: Genetic resources of pig sheep and goat, Maijala, K. (toim.). Elsevier science publisher B. V. Alankomaat. 556 s.
- Manninen, E. 2012. Suomenlampaasta löytyy vanhimpien lammaskantojen perimää. Lehdessä: Eläingeenivarat 2012. Painotalo Casper Oy. Jokioinen
- Mason, I. 1991. Classification and distribution of sheep breeds. Teoksessa: Genetic resources of pig sheep and goat, Maijala, K. (toim.). Elsevier science publisher B. V. Alankomaat. 556 s.
- Meadows, J., Cemal, I., Karaca, O., Gootwine, E. & Kijas, J. 2006. Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breed of the Near East. *Genetics* 175: 1371–1379.
- Mehtonen, J. 2021. Pelson vankilatilan eläimet siirretään Lappian tiloihin Tervolan Louelle ensi vuonna. <https://yle.fi/uutiset/3-11863797> Yle-uutiset 31.2.2021. Viitattu 14.2.2022
- Neogen Corporation 2021. GeneSeek genomic profiler ovine 50K. GGP-Ovine-50K_Tech-Sheet_V1. Viitattu 1.4.2022.
- Niemi, M., Bläuer, A., Iso-Touru, T., Nyström, V., Harjula, J., Taavitsainen, J., Storå, J., Lindèn, K. & Kantanen, J. 2013. Mitochondrial DNA and Y-chromosomal diversity in ancient populations of domestic sheep (*ovis aries*) in Finland: comparison with contemporary sheep breeds. *Genetics selection evolution* 45.
- Ovaska, U., Bläuer, A., Krollokke, C., Kjetså, M., Kantanen, J. & Honkatukia, M. 2021. The conservation of native domestic animal breeds in Nordic countries: From genetic resources to cultural heritage and good governance. *Animals* 11.
- Parikka, P. 2011. WebLampaan aikakausi alkaa. Lammas ja vuohi. Suomen lammasyhdistyksen julkaisu 4/2011. T-Print Ky. Hyvinkää.
- Pehu, T., Kiviharju, E., Rusanen, M., Kantanen, J. & Heinimaa, P. 2018. Suomen maa-, metsä- ja kalatalouden kansallinen geenivaraohjelma. Maa- ja metsätalousministeriön julkaisuja 2018: 11a. ProAgria 2021a. ProAgrian lammastuotosseurannan vuosiyhteenveto 2020.
- ProAgria 2021b. Nettikatras käyttöön viikolla 50. Uutiskirje.
- Pryce, J. E., Haile-Mariam, M., Goddard, M. E. & Hayes, B. J. 2014. Identification of genomig regions associated with inbreeding depression in Holstein and Jersey dairy cattle. *Genetic Selection Evolution* 46: 71.
- Ruokavirasto 2016. Alkuperäisrodut – elävää kulttuuriperintöämme. https://www.ruokavirasto.fi/globalassets/tietoa-meista/asiointi/oppaat-ja-lomakkeet/viljelijat/tuet-ja-rahoitus/oppaat-ja-esitteet/alkuperaisrodut_esite.pdf Esite Ruokaviraston verkkosivuilla. Viitattu 8.2.2022
- Rupp, R., Mucha, S., Larroque, H., McEwan, J. & Conington, J. 2016. Genomic application in sheep and goat breeding. *Animal frontiers* 6: 39–44.

- Ryder, M. 1983. Sheep and man. Gerald Duckworth & Co. Ltd. Iso-Britannia. 846 s.
- Ryder, M. 1991. Domestication, history and breed evaluation in sheep. Teoksessa: World animal science, B 8. Genetic resources of pig, sheep and goat (toim. Maijala, K.). Elsevier, Amsterdam.
- Savolainen, U. 2001. Lammastarkkailu WinLammas. Käyttöohjeet.
- SLY tiedote 2018. Suomenlampaalle uusia pässilinjjoja. <https://lammasyhdistys.fi/ajankohtaista/suomenlampaalle-uusia-passilinjjoja/> Suomen Lammasyhdistys. Julkaistu nettisivuilla 18.3.2018. Viitattu 4.2.2022.
- Suomenlampaan pässilinjaliikennevalot. <https://lammasyhdistys.fi/suomenlampaan-passilinjaliikennevalot/> Suomen Lammasyhdistys. Viitattu 19.1.2022.
- Tapio, M., Miceikiene, I., Vilkki, J. & Kantanen, J. 2003. Comparison of microsatellite and blood protein diversity in sheep: inconsistencies in fragmented breeds. *Molecular ecology* 8: 2045–2056.
- Tapio, M., Tapio, I., Grislis, Z., Holms, L.-E., Jeppson, 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., 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 Evolution* 23: 1776–1783.
- Tapio, M., Ozerov, M., Tapio, I., Toro, M., Marzanov, N., Cinkulov, M., Goncharenko, G., Kiselyova, T., Murawski, M. & Kantanen, J. 2010. Microsatellite-based genetic diversity and population structure of domestic sheep in northern Eurasia. *BMC Genetics* 11.
- Torikka, T. Sukunsa viimeinen toivo. <https://www.maaseuduntulevaisuus.fi/maatalous/3734f211-1d81-4ff3-a1dc-900eb3e751e3> Maaseudun tulevaisuus 13.5.2022. Viitattu 14.5.2022.
- VanRaden, P. M. 2008. Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of dairy science* 91: 4414–4423.
- Weller, J. I., Ezra, E. & Ron, M. Invited review: a perspective on the future of genomic selection in dairy cattle. *Journal of dairy science* 100: 8633–8644.

LIITE 1: A-MATRIISI

	1	2	3	4	6	7	8	12	13	14	15	16	17	18	19	21	23	24	25	30	31	33	34	38	43	44	45	47	53	55	56	57	59	62	64	65	67	68	69	70	71	80	81		
1	1,00	0,03	0,03	0,02	0,02	0,00	0,03	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,07	0,01	0,06	0,01	0,00	0,01	0,03	0,01	0,00	0,02	0,01	0,02	0,02	0,06	0,02	0,00	0,01	0,03	0,02	0,00	0,01	0,02	0,03	0,06	NA	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01		
2	0,03	1,01	0,03	0,02	0,02	0,01	0,04	0,02	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,04	0,00	0,01	0,01	0,04	0,01	0,01	0,02	0,01	0,03	0,02	0,04	0,02	0,00	0,06	0,09	0,07	0,01	0,01	0,03	0,04	0,10	NA	0,01	0,00	0,02	0,03	0,01		
3	0,03	0,03	1,02	0,05	0,06	0,02	0,06	0,04	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,01	0,05	0,02	0,00	0,07	0,02	0,03	0,03	0,04	0,03	0,00	0,03	0,03	0,02	0,00	0,02	0,07	0,03	0,02	NA	0,01	0,00	0,02	0,03	0,01		
4	0,02	0,02	0,05	1,01	0,03	0,01	0,04	0,04	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,00	0,01	0,03	0,00	0,00	0,01	0,04	0,02	0,00	0,07	0,02	0,02	0,06	0,03	0,02	0,00	0,03	0,02	0,02	0,00	0,01	0,04	0,02	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01	0,02	0,01		
6	0,02	0,02	0,06	0,03	1,04	0,01	0,03	0,02	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,13	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,00	0,01	0,02	0,01	0,00	0,01	0,03	0,01	0,02	NA	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00		
7	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	1,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,04	0,01	0,00	0,00	0,02	0,03	0,01	NA	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00		
8	0,03	0,04	0,06	0,04	0,03	0,02	1,01	0,04	0,00	0,00	0,04	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01	0,06	0,01	0,00	0,04	0,01	0,04	0,05	0,04	0,02	0,00	0,03	0,04	0,03	0,00	0,01	0,08	0,03	0,09	NA	0,01	0,00	0,02	0,04	0,00		
12	0,01	0,02	0,04	0,04	0,02	0,01	0,04	1,01	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,01	0,04	0,02	0,00	0,02	0,01	0,02	0,03	0,04	0,01	0,00	0,02	0,02	0,01	0,00	0,02	0,04	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00		
13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	NA	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
14	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,02	0,00	0,01	0,02	0,03	0,14	0,00	0,01	0,02	0,02	0,00	0,01	0,03	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,01	NA	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01		
15	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,00	0,04	0,03	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,08	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,04	0,01	0,00			
16	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	1,02	0,02	0,01	0,02	0,03	0,01	0,04	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,04	0,05	0,11	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,04		
17	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	1,00	0,01	0,02	0,00	0,01	0,03	0,01	0,00	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02		
18	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,01	0,01	1,01	0,02	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	NA	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01			
19	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,02	0,02	0,02	1,02	0,00	0,01	0,01	0,02	0,00	0,02	0,03	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,01	NA	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01		
21	0,06	0,04	0,04	0,03	0,02	0,01	0,03	0,02	0,00	0,00	0,04	0,03	0,00	0,00	0,00	1,01	0,00	0,00	0,01	0,03	0,01	0,00	0,03	0,01	0,03	0,02	0,09	0,03	0,00	0,09	0,04	0,04	0,00	0,01	0,03	0,03	0,08	NA	0,00	0,00	0,03	0,03	0,01		
23	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	1,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
24	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,04	0,03	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	1,03	0,02	0,00	0,02	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,10	0,04	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06		
25	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,02	0,00	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	1,02	0,01	0,09	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01		
30	0,03	0,04	0,05	0,04	0,02	0,01	0,06	0,04	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01	1,02	0,01	0,00	0,03	0,01	0,03	0,10	0,06	0,01	0,00	0,02	0,04	0,03	0,00	0,01	0,04	0,03	0,06	NA	0,01	0,00	0,02	0,03	0,00		
31	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,00	0,01	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01	0,02	0,01	0,02	0,01	0,00	0,02	0,09	0,01	1,03	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	NA	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01
33	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,01	0,01	0,01	0,03	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01	1,02	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,02		
34	0,02	0,02	0,07	0,07	0,13	0,01	0,04	0,02	0,00	0,00	0,08	0,01	0,01	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,01	0,03	0,02	0,00	1,02	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0,00	0,02	0,02	0,02	0,00	0,02	0,05	0,02	0,02	NA	0,00	0,00	0,02	0,02	0,01		
38	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	1,03	0,01	0,07	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,05	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00	0,01	0,01		
43	0,02	0,03	0,03	0,02	0,01	0,01	0,04	0,02	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,03	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,02	0,01	1,01	0,02	0,02	0,02	0,00	0,06	0,05	0,06	0,00	0,01	0,03	0,03	0,03	NA	0,01	0,01	0,03	0,07	0,01		
44	0,02	0,02	0,03	0,06	0,02	0,01	0,05	0,03	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,01	0,10	0,01	0,00	0,02	0,07	0,02	1,00	0,03	0,01	0,00	0,02	0,02	0,02	0,00	0,01	0,03	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00		
45	0,06	0,04	0,04	0,03	0,02	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,09	0,01	0,00	0,00	0,06	0,01	0,00	0,03	0,01	0,02	0,03	1,03	0,01	0,00	0,02	0,04	0,03	0,00	0,02	0,04	0,05	0,09	NA	0,01	0,00	0,02	0,02	0,00		
47	0,02	0,02	0,03	0,02	0,01	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,01	0,04	0,02	0,00	0,01	0,03	0,00	0,10	0,01	0,01	0,02	0,01	0,02	0,01	0,02	0,01	0,01	1,00	0,03	0,06	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,04			
53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01			
55	0,01	0,06	0,03	0,03	0,01	0,01	0,03	0,02	0,00	0,01	0,01	0,11	0,00	0,00	0,00	0,01	0,09	0,00	0,00	0,01	0,02	0,01	0,00	0,02	0,01	0,06	0,02	0,02	0,06	0,00	1,02	0,04	0,06	0,01	0,01	0,03	0,01								

LIITE 2: G-MATRIISI

	1	2	3	4	6	7	8	12	13	14	15	16	17	18	19	21	23	24	25	30	31	33	34	38	43	44	45	47	53	55	56	57	59	62	64	65	67	68	69	70	71	80	81	
1	0.99	-0.03	-0.02	0.00	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.03	-0.05	-0.03	-0.04	-0.01	0.03	-0.03	-0.02	-0.03	-0.04	-0.03	0.01	-0.03	-0.03	-0.03	-0.05	-0.03	-0.02	-0.01	-0.01	-0.03	-0.03	-0.03	-0.02	-0.05	-0.04	-0.02	0.00	0.01	-0.04	-0.03	0.00	-0.02	-0.04	-0.03	
2	-0.03	0.99	-0.02	-0.01	-0.03	-0.02	-0.02	0.00	-0.04	-0.06	-0.03	-0.06	-0.03	-0.05	-0.05	-0.02	-0.05	-0.02	-0.03	0.00	-0.01	-0.03	-0.01	-0.05	-0.02	-0.04	0.01	-0.05	-0.03	0.02	0.00	0.03	-0.04	-0.03	-0.01	0.00	-0.03	-0.04	-0.03	-0.03	-0.03	0.00	-0.02	
3	-0.02	-0.02	0.97	0.00	0.03	-0.03	0.04	-0.03	-0.03	-0.05	-0.03	-0.03	0.01	-0.05	-0.04	0.00	-0.04	-0.06	-0.02	0.01	-0.01	-0.06	0.03	-0.01	-0.01	-0.03	0.01	-0.04	-0.05	-0.02	-0.01	-0.03	-0.05	-0.03	0.03	0.00	-0.03	-0.07	-0.04	-0.05	-0.02	-0.03	-0.06	
4	0.00	-0.01	0.00	1.00	0.01	-0.03	-0.01	0.02	-0.03	-0.05	0.00	-0.04	-0.01	-0.06	-0.05	-0.01	-0.05	-0.04	-0.04	0.00	-0.04	-0.05	0.02	-0.03	-0.05	0.02	-0.02	-0.03	-0.04	-0.03	-0.02	-0.03	-0.06	-0.02	0.01	0.00	-0.04	-0.04	-0.04	-0.03	-0.01	-0.03	-0.05	
6	-0.02	-0.03	0.03	0.01	1.07	-0.01	0.01	-0.01	-0.03	-0.05	-0.04	-0.04	-0.02	-0.05	-0.08	-0.01	-0.05	-0.03	-0.02	-0.01	-0.02	-0.04	0.05	-0.02	-0.03	-0.02	-0.01	-0.03	-0.02	-0.02	-0.03	-0.03	-0.05	-0.02	-0.02	0.01	-0.03	-0.03	-0.06	-0.04	-0.04	-0.05	-0.04	
7	-0.02	-0.02	-0.03	-0.03	-0.01	0.99	-0.03	-0.05	-0.03	-0.02	-0.03	-0.04	-0.03	-0.03	-0.04	-0.02	-0.01	-0.04	-0.04	-0.01	-0.03	-0.03	-0.02	-0.02	0.00	-0.03	-0.03	-0.03	-0.01	-0.04	0.02	-0.03	-0.02	-0.03	-0.02	-0.03	-0.02	-0.01	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.01	-0.05
8	-0.01	-0.02	0.04	-0.01	0.01	-0.03	0.99	0.00	-0.04	-0.08	0.01	-0.07	-0.03	-0.06	-0.08	-0.01	-0.05	-0.03	-0.04	0.02	-0.03	-0.06	-0.03	-0.05	-0.01	-0.03	0.01	-0.03	-0.05	-0.02	-0.03	-0.02	-0.05	-0.04	0.06	-0.01	0.07	-0.05	-0.03	-0.03	-0.03	-0.02	-0.06	
12	-0.02	0.00	-0.03	0.02	-0.01	-0.05	0.00	1.03	-0.02	-0.04	-0.03	-0.05	0.02	-0.04	-0.05	-0.03	-0.04	-0.05	-0.04	0.01	-0.03	-0.05	0.00	-0.02	-0.04	0.01	-0.02	-0.03	-0.02	0.00	-0.04	-0.04	-0.05	-0.01	-0.03	0.00	-0.05	-0.04	-0.01	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	
13	-0.03	-0.04	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.04	-0.02	1.10	0.01	0.00	-0.01	-0.04	0.02	-0.01	-0.07	0.01	-0.01	-0.03	-0.03	-0.04	-0.04	-0.02	-0.02	-0.03	-0.01	-0.03	-0.03	-0.03	-0.05	-0.02	-0.05	-0.01	-0.01	-0.07	-0.04	-0.02	-0.04	0.00	-0.02	-0.03	-0.05	-0.02	
14	-0.05	-0.06	-0.05	-0.05	-0.05	-0.02	-0.08	-0.04	0.01	1.03	-0.06	0.00	-0.05	0.03	0.16	-0.06	0.05	-0.01	0.00	-0.05	-0.03	0.04	-0.04	-0.02	-0.03	-0.05	-0.09	-0.02	-0.01	-0.06	-0.05	-0.06	0.04	-0.03	-0.05	-0.06	-0.03	-0.03	0.00	0.00	-0.02	-0.05	-0.02	
15	-0.03	-0.03	-0.03	0.00	-0.04	-0.03	0.01	-0.03	0.00	-0.06	0.97	-0.05	-0.02	-0.02	-0.05	-0.01	-0.03	-0.01	-0.02	0.02	-0.02	-0.03	0.03	-0.03	-0.04	-0.02	0.02	-0.04	-0.04	-0.05	-0.04	-0.03	-0.04	-0.02	-0.01	-0.03	-0.02	-0.02	-0.03	-0.03	-0.01	-0.03	-0.04	
16	-0.04	-0.06	-0.03	-0.04	-0.04	-0.04	-0.07	-0.05	-0.01	0.00	-0.05	0.98	-0.04	0.00	0.01	-0.01	-0.01	-0.03	-0.02	-0.04	-0.01	0.02	-0.04	-0.01	-0.03	-0.04	0.02	0.03	0.01	0.06	-0.03	-0.04	0.01	-0.03	-0.06	-0.03	-0.05	-0.03	-0.02	0.00	-0.03	-0.05	0.02	
17	-0.01	-0.03	0.01	-0.01	-0.02	-0.03	-0.03	0.02	-0.04	-0.05	-0.02	-0.04	0.98	-0.04	-0.03	-0.03	-0.03	-0.04	-0.04	-0.02	-0.01	-0.03	0.00	-0.02	-0.02	0.01	0.00	-0.04	0.02	-0.02	-0.03	-0.03	-0.05	-0.01	-0.01	-0.02	-0.04	-0.03	-0.05	0.00	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02
18	0.03	-0.05	-0.05	-0.06	-0.05	-0.03	-0.06	-0.04	0.02	0.03	-0.02	0.00	-0.04	1.01	0.02	-0.06	0.02	0.00	0.02	-0.06	-0.03	0.03	-0.05	-0.03	-0.04	-0.04	-0.06	-0.03	-0.02	-0.06	-0.05	-0.07	0.01	-0.03	-0.04	-0.05	-0.01	-0.01	-0.01	0.01	-0.03	-0.04	0.00	
19	-0.03	-0.05	-0.04	-0.05	-0.08	-0.04	-0.08	-0.05	-0.01	0.16	-0.05	0.01	-0.03	0.02	1.02	-0.05	0.02	-0.02	0.02	-0.05	-0.03	0.02	-0.04	-0.02	-0.02	-0.04	-0.07	-0.05	-0.01	-0.06	-0.04	-0.06	0.01	-0.01	-0.05	-0.04	-0.04	-0.01	0.01	0.00	-0.02	-0.06	0.00	
21	-0.02	-0.02	0.00	-0.01	-0.01	-0.02	-0.01	-0.03	-0.07	-0.06	-0.01	-0.01	-0.03	-0.06	-0.05	0.97	-0.06	-0.03	-0.03	-0.02	-0.05	-0.04	-0.02	-0.02	-0.03	-0.02	0.04	0.02	-0.02	0.02	0.01	0.01	-0.06	-0.04	-0.04	0.00	0.02	-0.04	-0.04	-0.04	-0.02	-0.02	-0.02	
23	-0.03	-0.05	-0.04	-0.05	-0.05	-0.01	-0.05	-0.04	0.01	0.05	-0.03	-0.01	-0.03	0.02	0.02	-0.06	1.01	0.00	-0.03	-0.04	-0.02	0.00	-0.01	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	-0.04	-0.01	-0.06	-0.02	-0.06	0.01	-0.01	-0.06	-0.05	-0.05	-0.02	0.00	-0.02	-0.02	-0.06	0.00	
24	-0.04	-0.02	-0.06	-0.04	-0.03	-0.04	-0.03	-0.05	-0.01	-0.01	-0.01	-0.03	-0.04	0.00	-0.02	-0.03	0.00	1.01	0.02	-0.05	-0.02	-0.01	-0.04	-0.02	-0.03	-0.04	0.06	0.04	0.06	-0.06	-0.05	-0.05	0.01	-0.04	-0.04	-0.04	-0.04	-0.02	-0.01	-0.03	-0.02	-0.04	0.03	
25	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	-0.02	-0.04	-0.04	-0.04	-0.03	0.00	-0.02	-0.02	-0.04	0.02	0.02	0.03	0.02	0.99	-0.04	0.04	0.01	-0.03	0.00	-0.04	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	-0.03	-0.03	-0.04	0.00	-0.03	-0.04	-0.04	-0.05	-0.03	0.01	-0.01	-0.03	-0.05	-0.04		
30	0.01	0.00	0.01	0.00	-0.01	-0.01	0.02	0.01	-0.03	-0.05	0.02	-0.04	-0.02	-0.06	-0.05	-0.02	-0.04	-0.05	-0.04	0.99	-0.04	-0.06	-0.02	-0.02	-0.04	0.02	0.03	-0.04	-0.02	-0.03	-0.03	-0.03	-0.04	-0.05	0.01	-0.03	0.00	-0.06	-0.04	-0.03	-0.02	-0.02	-0.07	
31	-0.03	-0.01	-0.01	-0.04	-0.02	-0.03	-0.03	-0.03	-0.04	-0.03	-0.02	-0.01	-0.01	-0.03	-0.03	-0.05	-0.02	-0.02	0.04	-0.04	1.03	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.03	-0.05	-0.02	0.00	-0.04	-0.04	-0.05	-0.01	-0.03	-0.01	-0.05	-0.04	-0.02	0.00	-0.01	-0.03	-0.03	-0.03	
33	-0.03	-0.03	-0.06	-0.05	-0.04	-0.03	-0.06	-0.05	-0.04	0.04	-0.03	0.02	-0.03	0.03	0.02	-0.04	0.00	-0.01	0.01	-0.06	-0.02	1.04	-0.06	-0.04	-0.04	-0.06	-0.05	-0.04	-0.03	-0.03	-0.04	-0.05	0.07	-0.02	-0.05	-0.05	-0.04	0.01	0.00	0.00	-0.04	-0.03	0.02	
34	-0.03	-0.01	0.03	0.02	0.05	-0.02	-0.03	0.00	-0.02	-0.04	0.03	-0.04	0.00	-0.05	-0.04	-0.02	-0.01	-0.04	-0.03	-0.02	-0.02	-0.06	0.99	-0.05	-0.04	-0.01	-0.02	-0.03	-0.04	-0.05	-0.02	-0.02	-0.05	-0.04	-0.02	-0.01	-0.04	-0.03	-0.04	-0.05	0.00	-0.01	-0.04	
38	-0.05	-0.05	-0.01	-0.03	-0.02	-0.02	-0.05	-0.02	-0.02	-0.02	-0.03	-0.01	-0.02	-0.03	-0.02	-0.02	-0.03	0.00	-0.02	-0.01	-0.04	-0.05	1.03	-0.04	0.01	-0.03	-0.04	0.00	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.01	-0.03	0.00	-0.04	0.00	0.00	-0.01	-0.04	-0.03	-0.03		
43	-0.03	-0.02	-0.01	-0.05	-0.03	0.00	-0.01	-0.04	-0.03	-0.03	-0.04	-0.03	-0.02	-0.04	-0.02	-0.03	-0.03	-0.03	-0.04	-0.04	-0.02	-0.04	-0.04	0.99	-0.02	-0.04	-0.01	-0.03	0.00	0.00	0.02	-0.03	-0.02	-0.03	-0.03	0.00	-0.01	-0.03	-0.04	-0.03	0.01	-0.02		
44	-0.02	-0.04	-0.03	0.02	-0.02	-0.03	-0.03	0.01	-0.01	-0.05	-0.02	-0.04	0.01	-0.04	-0.04	-0.02	-0.02	-0.04	-0.03	0.02	-0.03	-0.06	-0.01	0.01	-0.02	0.99	-0.01	-0.03	-0.04	-0.03	-0.04	-0.02	-0.04	-0.03	-0.01	-0.03	-0.05	-0.02	-0.02	-0.04	-0.02	-0.03	-0.04	
45	-0.01	0.01	0.01	-0.02	-0.01	-0.03	0.01	-0.02	-0.03	-0.09	0.02	-0.07	0.00	-0.06	-0.07	0.04	-0.04	-0.06	-0.03	0.03	-0.05	-0.05	-0.02	-0.03	-0.04	-0.01	0.99	-0.04	-0.04	-0.05	0.00	0.01	-0.05	-0.04	0.00	-0.01	0.03	-0.05	-0.06	-0.03	-0.01	0.02	-0.06	
47	-0.01	-0.05	-0.04	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	0.03	-0.04	-0.03	-0.05	0.02	-0.04	0.04	-0.02	-0.04	-0.02	-0.04	-0.03	-0.04	-0.01	-0.03	-0.04	0.98	0.01	0.06	-0.04	-0.04	-0.04	-0.01	-0.03	-0.03	-0.04	-0.03	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	0.03	
53	-0.03	-0.03	-0.05	-0.04	-0.02	-0.01	-0.05	-0.02	-0.03	-0.01	-0.04	0.01	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.01	0.06	-0.04	-0.02	0.00	-0.03	-0.04	0.00	-0.03	-0.04	0.01	0.99	-0.04	-0.03	-0.05	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.03	0.01	-0.03	-0.04	-0.01	-0.05	0.01	
55	-0.03	0.02	-0.02	-0.03	-0.02	-0.04	-0.02	0.00	-0.05	-0.06	-0.05	0.06	-0.02	-0.06	-0.06	0.02	-0.06	-0.03	-0.03	-0.04	-0.03	-0.05	-0.03	0.00	-0.03	-0.05	0.06	-0.04	0.98															