

Koiran domestikaatio ja erityispiirteet kotieläimenä

Iida-Maria Huhta



LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

20.12.2021

Sisällysluettelo

Tiivistelmä.....	3
1. Johdanto	4
2. Sudesta koiraksi.....	5
2.1 Koiran varhaisvaiheet	5
2.1.1 Milloin ja missä domestikaatio sai alkunsa	5
2.1.2 Koiran ja ihmisen kumppanuuden alku	7
2.2 Domestikaatiosyndrooma	8
2.3 Muutokset morfologisessa ja geneettisessä rakenteessa.....	10
2.4 Muutokset käyttäytymisessä.....	11
2.5 Rotujen kehitys	12
3. Koiran erityispiirteet kotieläimenä	15
3.1 Fenotyyppien monimuotoisuus.....	15
3.2 Kommunikaatio	17
3.3 Oppimiskyky	19
3.4 Hypersosiaalisuus	20
4. Pohdinta.....	21
Lähdeluettelo.....	23

Tiivistelmä

Koirat ovat maailman suosituimpia lemmikkieläimiä. Jo vuosituhansien ajan ne ovat kulkeet ihmisten rinnalla, ja yhdessä olemme levittäytyneet ympäri maailmaa. Tässä tutkielmassa selvitetään miten ja miksi koirasta tuli ihmisen paras ystävä. Koiran domestikaatioon, sekä sen erityispiirteisiin kotieläimenä tutustutaan tekemällä kirjallisuuskatsaus aiheesta seuraavien tutkimuskysymysten avulla: Millaisia eri teorioita koiran varhaisvaiheista on esitetty? Millaisia eroja domestikaation aikana koiran ja suden välille on kehittynyt? Mitä erityispiirteitä koiralla on kotieläimenä?

Koira periytyy todennäköisimmin jo sukupuuttoon kuolleesta susipopulaatiosta ja sen on arvioitu eronneen omaksi kehityshaarakseen myöhäisellä pleistoseenikaudella. Maantieteellisestä alkukodista on esitetty useita eri teorioita. Osa teorioista väittää, että koira olisi lähtöisin vain yhdestä kantasusipopulaatiosta, mutta osa puolestaan tukee useamman kantapopulaation mahdollisuutta. Vaikkei maantieteellisestä alkukodista olla varmoja, uskotaan että koiran ja ihmisen kumppanuus on alkanut, kun ihmiset ovat ottaneet löytämiään sudenpentuja lemmikeikseen ja ruokkineet niitä itselleen kelpaamattomalla liharavinnolla.

Domestikaation aikana koiralle on kehittynyt niin morfologisia, geneettisiä kuin käyttäytymisen piirteitä, jotka erottavat sen sudesta ja joiden avulla koirat ovat sopeutuneet elämään ihmisten rinnalla. Koirilla on lähes kaikille kotieläimille yhteisiä domestikaatioyndrooman mukaisia piirteitä, mutta myös joitain vain koirille ominaisia muutoksia, kuten kulkomankohottajalihaksen kehittyminen, sekä tärkkelyspitoisen ruokavalion hyödyntämiseen tarvittavan geenialueen moninkertaistuminen.

Kotieläinten keskuudessa koirilla on myös tiettyjä erityispiirteitä, joiden avulla ne ovat saavuttaneet nykyisenkaltaisen suosionsa. Näitä erityisominaisuuksia ovat fenotyypin monimuotoisuus, kyky ymmärtää ihmisen kommunikointia, uskomaton oppimiskyky, sekä hypersosiaalisuus, joka tekee koirista miellyttämishaluisia ja ihmiseen kiintyviä. Nämä ominaisuudet tekevät koirasta juuri sellaisen, mitä ihmisen parhaalta ystävältä vaaditaan: sopeutumiskykyisen erilaisiin ympäristöihin, useissa eri tehtävissä pärjäävän, saumattomaan yhteistyöhön kykenevän, sekä ehdotonta rakkautta ja kiintymystä meitä kohtaan osoittavan, uskollisen elämänkumppanin.

1. Johdanto

Koirat ovat hyvin erityislaatuisia kotieläimiä, sillä ne ovat jo tuhansia vuosia kulkeneet ihmisen rinnalla ja levinneet mukanamme aivan joka puolelle maailmaa (Zhang ym., 2020). Koiria on tällä hetkellä maailmanlaajuisesti enemmän kuin mitään muita lemmikkieläimiä, yli 470 miljoonaa (Bedford, 2020). Koiran ja ihmisen välillä vallitsee erityislaatuinen suhde, jollaista ei ole kehittynyt yhdenkään toisen ihmisen kesyttämän eläinlajin kanssa. Koiran ja ihmisen välinen yhteistyö on kehittynyt vuosituhansien aikana huippuunsa. Ihmislajin menestyksen jopa väitetään olevan seurausta ihmisen ja koiran välisestä siteestä ja yhteistyöstä (Laitman & Albertine, 2021).

Nykyään koirissa on havaittavissa satoja eri rotuja (Alderton, 2013). Rodut ovat tietoisesti jalostettu erilaisiin työtehtäviin ja näitä koirien ”ammatteja” löytyy laidasta laitaan (Zhang, 2020). Koiria työskentelee esimerkiksi viranomaisten kanssa, opaskoirina, harrastuskavereina, tryffelin etsijöinä, sekä tietenkin tärkeimmässä tehtävässään ihmisten seurana (Reisen, 2021). Koirien monimuotoisuus onkin eläinkunnan laajinta (Shearin & Ostrander, 2010) ja kaikkiin tehtäviin, sekä kaikille ihmisille löytyy varmasti sopiva rotu ja yksilö. Tämän monimuotoisuuden valossa on vaikea uskoa, että niin pikkuriikkinen chihuahua kuin valtava tanskandoggi, ovat molemmat lähtöisin samasta esi-isästä, eli sudesta (Shearin & Ostrander, 2010).

Domestikaatio sudesta koiraksi sai alkunsa tuhansia vuosia sitten ja koira onkin ensimmäinen ihmisen rinnalla elämään kesyyntynyt laji (Frantz ym., 2016). Koiran alkuperästä ei kuitenkaan ole kovin paljon varmaa tietoa, lukuisista tutkimuksista huolimatta, ja esimerkiksi kantapopulaation sijainnista, sekä ihmisen ja suden ensikohtaamisesta on esitetty vain monia eri teorioita. Tuhansien vuosien domestikaation aikana koirasta on kuitenkin muovautunut meille täydellinen kumppani. Domestikaation aikana koirille on myös kehittynyt monia sellaisia ominaisuuksia, jotka tekevät niistä niin erityislaatuisia. Esimerkiksi koiran kyky ymmärtää ihmisen kommunikointia erottaa ne monista muista eläimistä (Kaminski & Nitzschner, 2013).

Tässä tutkielmassa on tarkoitus tutustua koiran domestikaatiota koskeviin teorioihin, siihen miten sudesta kehittyi koira, sekä lisäksi selvittää koiran erityispiirteitä kotieläimenä. Tutkielmassa pyrin vastaamaan kolmeen tutkimuskysymykseen: 1. Millaisia eri teorioita koiran varhaisvaiheista on esitetty? 2. Millaisia eroja domestikaation aikana koiran ja suden välille on kehittynyt? 3. Mitä erityispiirteitä koiralla on kotieläimenä?

2. Sudesta koiraksi

2.1 Koiran varhaisvaiheet

2.1.1 Milloin ja missä domestikaatio sai alkunsa

Koira (*Canis lupus familiaris*) on ensimmäinen ihmisen kotieläimeksi kesyttämä laji ja sen domestikaatio alkoi jo myöhäisellä pleistoseenikaudella ennen kuin ihminen siirtyi metsästäjäkeräilijöistä paikallaan eläviksi maanviljelijöiksi (Frantz ym., 2016). Koira on myös ainoa suuri lihansyöjä, jonka ihminen on kesyttänyt kotieläimekseen (Freedman ym., 2014). Se, missä, milloin ja miten koiran domestikaatio on tapahtunut, on yhä epäselvää ja asiasta on esitetty vain eri teorioita, ilman varmaa vastausta. Täysin varmaa on vain se, että koira polveutuu sudesta (*Canis lupus*) (Alderton, 2013).

Yleisimmät teoriat ehdottavat, että koiran kesyyntyminen on todennäköisimmin tapahtunut noin 11 000–16 000 vuotta sitten, vaikka jopa yli 30 000 vuotta vanhoja koiraeläinten fossiililöydöksiä on ehdotettu ensimmäisten ihmisen kanssa elävien koirien jäänteiksi (Frantz ym., 2016; Perri, 2016). Vanhimpien koiraeläinfossiililöydöksiä ei kuitenkaan ole kuin rakenteellisia todisteita ja niiden on todettu olevan riittämättömiä siinä valossa, ettei myöhäisellä pleistoseeniaikakaudella eläneiden susien luontaista koko- ja rakennevaihtelua tällä hetkellä tunneta tarpeeksi hyvin (Perri, 2016). Sellaisia jäänteitä, jotka ovat yhdistettävissä ihmiseen esimerkiksi yhteisen hautapaikan perusteella, voidaan pitää pelkkiä domestikaation alkuvaiheen rakennemuutoksia varmempina merkkeinä domestikaatiosta (Boudadi-Maligne & Escarguel, 2014).

Myöskään siitä, missä koiran kesyyntyminen maantieteellisesti on tapahtunut, ei ole täyttä varmuutta. On mahdollista, että kesyyntyminen on tapahtunut useammassa paikassa samoihin aikoihin, tai että se on tapahtunut jossakin vain kerran. Varhaisimpia jäänteitä koirapopulaatioista on löytynyt Euraasian alueelta sekä Euroopasta että Itä-Aasiasta (Perri, 2016). Domestikaation maantieteellisestä kehityksestä on ollut pitkään kaksi hallitsevaa teoriaa. Ensimmäisen teorian mukaan koiralla on vain yksi maantieteellinen alkukoti, josta se on levinnyt sekä Länsi- että Itä-Euraasiaan (Perri, 2016). Koira olisi siis kesyyntynyt vain yhdestä tai useammasta hyvin lähekkäistä sukua olevasta susipopulaatiosta. Tätä teoriaa tukee genomitutkimus, jossa koiran viidestä esihistoriallisesta linjasta ei löytynyt merkkejä laajasta geenivirrasta villeistä *Canidi*-suvuista (Bergström, 2020). DNA-tutkimuksissa löydetty geneettiset eroavaisuudet läntisten ja itäisten koirapopulaatioiden välillä selittyisivät siten domestikaation aikana tapahtuneella perustajavaikutuksella. Jos koiran alkukoteja olisi

vain yksi, olisi se todennäköisimmin Euroopassa, sillä sieltä on löydetty vanhimpia jäänteitä ihmisen kanssa eläneistä koirista (Perri, 2016).

Toisen teorian mukaan koirat ovat kesyntyneet kahdesta toisistaan erillisestä susipopulaatiosta, joista toinen on elänyt läntisessä ja toinen itäisessä Euraasiassa. Koiran domestikaatio olisi siis tapahtunut samoin kuin esimerkiksi sian, eli useammin kuin kerran (Perri, 2016). Esihistoriallisien koirien jäänteistä tehty mitokondrio-DNA-tutkimus tukee tätä teoriaa, sillä tuloksissa on selvästi havaittavissa kaksi geneettisesti erilaistunutta populaatiota kummallakin puolella Euraasiaa (Perri, 2016). Lisäksi yhden alkupopulaation teoriaa tukevaa yksittäistä kantapopulaatiota ei ainakaan vielä ole löydetty Keski-Euraasiasta, vaan alueelta löytyneet vanhimmat koiran jäännökset ovat vain noin 8000 vuotta vanhoja (Perri, 2016).

Tuorein teoria koiran domestikaatiosta esittää kuitenkin täysin uudenlaisen näemyksen siitä, missä ja milloin koiran domestikaatio olisi saanut alkunsa. Tutkimus perustuu mitokondrion DNA:n haploryhmien vertailuun (Perri ym., 2021). Sen mukaan koirat olisivat olleet läsnä jo niissä ihmispopulaatioissa, jotka ensimmäisinä ylittivät Beringin salmen ja levittäytyivät asumaan Amerikkaan. Tämä ajoittaisi koiran domestikaation alun huomattavasti edellisiä teorioita aikaisemmaksi. Haploryhmätutkimus viittaa siihen, että domestikaatio olisi todennäköisesti alkanut jo 23 000 vuotta sitten (Perri ym., 2021). Teoria esittää domestikaation alun maantieteelliseksi paikaksi Siperiaa, josta koirat olisivat levinneet ihmisten mukana niin Amerikkaan kuin Euraasiaan. Myös ihmisillä tehty genominen analyysi tukee tätä teoriaa, sillä niin Amerikan alkuperäiskansoissa kuin länsieurooppalaisissa on havaittavissa geenivirtaa myöhäisellä pleistoseenikaudella eläneestä siperialaisesta kansasta. Nämä siperialaiset olisivat siten levittäneet kesyttämiään susia eli koiria mukanaan näille uusille asuinalueille (Perri ym., 2021).

Vaikka koiran tarkasta maantieteellisestä alkuperästä tai sen domestikaation alkua ajoista ei ole täyttä varmuutta, on kuitenkin todistettu, että Itä-Euraasiassa eläneet koirat ovat levinneet noin 6400–14 000 vuotta sitten Eurooppaan korvaten osittain alueella olleet alkuperäiset koirapopulaatiot (Perri, 2016). Todennäköisimmin koirat ovat liikkuneet kauppiaiden mukana ja ovat saattaneet olla myös kauppatavaraa (Bergström, 2020). Geneettisten tutkimusten valossa toinen varmistettu teoria koiran domestikaatiosta on se, että koira polveutuu todennäköisimmin susipopulaatiosta tai -populaatioista, jotka ovat kuolleet sukupuuttoon sen jälkeen, kun koirat erkanivat niistä omaksi kehityshaarakseen (Lahtinen ym., 2021).

2.1.2 Koiran ja ihmisen kumppanuuden alku

Sen kysymyksen ratkaisemiseksi, mikä lopulta johti susien kesyyntymiseen, on myös esitetty useita eri teorioita. Kaksi suosituinta teoriaa ovat olleet teoria susien metsästyskumppanuudesta sekä teoria siitä, että sudet olisivat itse siirtyneet elämään ihmisten rinnalla asutusalueiden ympäristön jätteiden houkuttelemina (Lahtinen ym., 2021). Molemmissa teorioissa on kuitenkin aukkoja.

Metsästyskumppanuus olisi kesyyntymisen alkuvaiheessa hyvin epätodennäköistä, sillä kesyttämättömät sudet tuskin tekisivät yhteistyötä ihmisen kanssa. Lisäksi sudet eivät välttämättä edes lisää metsästysmenestystä (Lupo, 2017; Lahtinen ym., 2021). Vaikka alkukoira olisi ollut periaatteessa mahdollisuus siihen esimerkiksi lyhentämällä saaliin löytämisaikaa, olisi kokonaisvaikutus metsästyksen tuottavuuteen ollut vaatimatonta (Lupo, 2017). Koirat olisivat lisänneet metsästysmenestystä merkittävästi ainoastaan erikoistilanteissa, kuten täysin uudessa ympäristössä tai uuteen tekniikkaan yhdistettynä. Koiran kehityshistorian ja leviämisteorioiden valossa voidaan kuitenkin päätellä, että kumpikaan näistä ei koiran domestikaation alkuvaiheessa ole toteutunut. Ensimmäiset kesytetyt sudet eivät siis ole merkittävästi lisänneet ihmisten metsästysmenestystä (Lupo, 2017).

Toinen teoria, jonka mukaan sudet olisivat itse hakeutuneet ihmisen seuraan ruuantähteiden houkuttelemana, on myös osittain epätodennäköinen, sillä metsästäjäkeräilijät tuskin viettivät nukkumapaikoillaan niin pitkiä aikoja, että lähiympäristöön olisi ehtinyt kertyä merkittävää määrää jätteitä (Lahtinen ym., 2021). Kuitenkin susien ja ihmisten elinalueet sijaitsivat viimeisimmän jääkauden aikaan hyvin lähellä toisiaan. Ne kuuluivat myös lähes samaan ekologiseen lokeroon, mikä aiheutti lajien välille kilpailua (Lahtinen ym., 2021). Sudet ja ihmiset elivät siis niin lähekkäin samalla alueella, että kohtaamisilta tuskin pystyttiin välttymään (Smith ym., 2020). Itsedomestikaatioteorian mukaan domestikaation varhaisvaiheessa kaikista vähiten aggressiiviset sekä pelokkaat sudet olisivatkin itse pyrkineet elämään ihmisasutuksen lähetyvillä esimerkiksi ravinnonhankinnan etujen houkuttelemana (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014).

Merkittävää koiran domestikaation kannalta on, että ihmiset eivät ole täysin sopeutuneet lihansyöjiksi, eivätkä näin pysty hyödyntämään vähärasvaista proteiiniravintoa kovin pitkiä aikoja kerrallaan. Sudet puolestaan pystyvät käyttämään vähärasvaista lihaa ravinnokseen jopa kuukausia (Lahtinen ym., 2021). Lisäksi, kun myöhäisellä pleistoseenikaudella eläneiden ihmisten tiedetään todistettavasti ottaneen villieläimiä lemmikeikseen, on hyvin todennäköistä, että koiran domestikaatio on saanut alkunsa, kun jääkaudella eläneet ihmiset

ovat ottaneet löytämiään sudenpentuja lemmikkieläimikseen (Lahtinen ym., 2021). Nämä ihmiset ovat pystyneet ruokkimaan susia riistasta ylijääneellä vähärasvaisella proteiinilla, jota eivät itse ole pystyneet hyödyntämään ravinnokseen (Lahtinen ym., 2021). Tätä teoriaa tukevat myös alkukoirien fossiilijäännökset, jotka kaikki ovat löytyneet joko pleistoseenikauden arktisilta tai subarktisilta alueilta, joilla tällaista vähärasvaista riistaa on koiran domestikaation alkuvaiheessa esiintynyt (Lahtinen ym., 2021).

Domestikaatio on joka tapauksessa ollut pitkä prosessi, eikä susi ole muuttunut koiraksi hetkessä, vaan domestikaatioon on kuulunut useita siirtymävaiheita (Smith ym., 2020). Lisäksi koiria on vastoin yleistä käsitystä alettu käyttää ihmisen apuna esimerkiksi vartioinnissa ja metsästyksessä vasta, kun koira oli jo kesyyntynyt elämään ihmisen rinnalla (Smith ym., 2020).

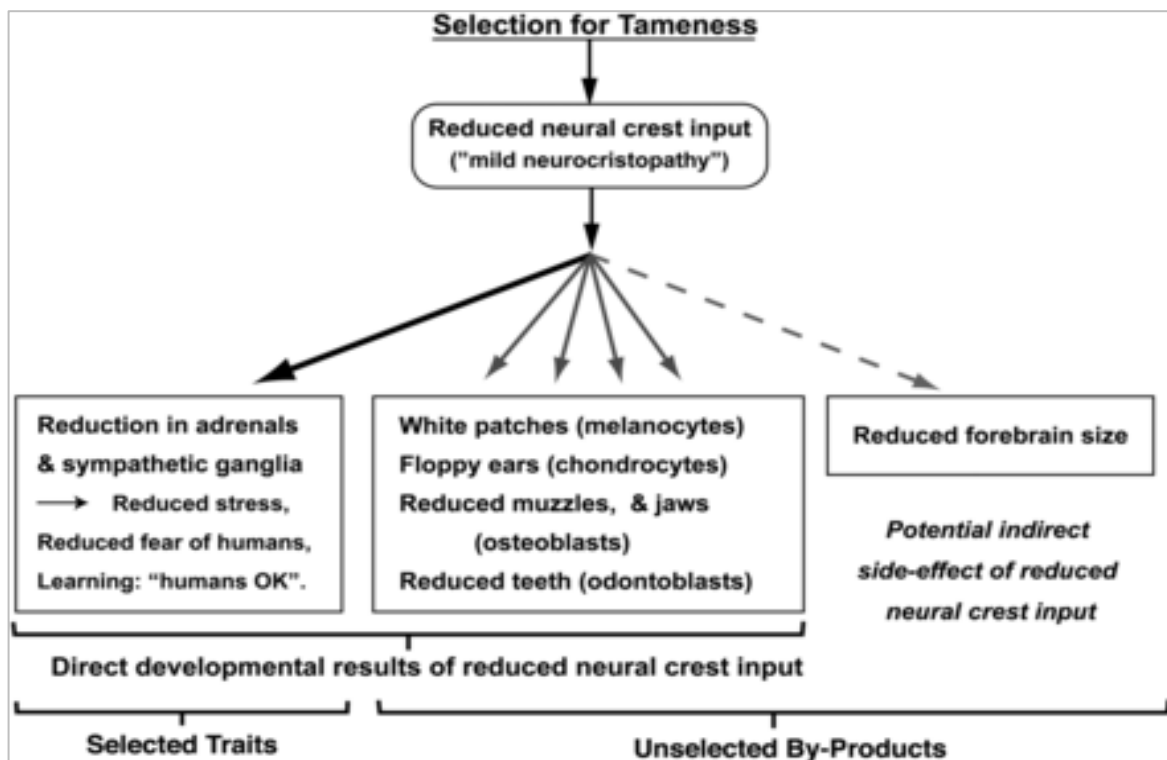
2.2 Domestikaatiosyndrooma

Domestikaation myötä koirissa on tapahtunut useita muutoksia, jotka erottavat suden ja koiran toisistaan (Chirchir, 2021). Silti varhaisimpia ihmisen rinnalla eläneitä koiria on hankalaa erottaa niitä edeltäneistä susista, sillä ne ovat muistuttaneet hyvin paljon toisiaan. Varhaisimpien jäännösten tunnistamiseen käytetään siksi löytökontekstia. Jos jäännökset löytyvät tarkoituksenmukaisesti ihmisjäännösten läheisyydestä, voidaan niiden olettaa kuuluvan kotieläimenä pidetylle sudelle (Smith ym., 2020). Suurin osa koiran domestikaation aikana tapahtuneista morfologisista, fysiologisista, geneettisistä sekä käyttäytymisen muutoksista ovat yhteneviä muidenkin kotieläimiksi kesytettyjen eläinten ominaisuusmuutoksien kanssa. Näistä muutoksista käytetään yhteistä nimitystä domestikaatiosyndrooma. (Wilkins ym., 2014; Chirchir 2021).

Domestikaatiosyndroomaan kuuluvat ominaisuudet tulevat näkyviin sivutuotteina, kun valinta kesytettävissä eläimissä kohdistuu vain ihmistä sietävään käytökseen (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Näitä esiin tulevia ominaisuuksia ovat pigmenttimuutokset, erityisesti valkoiset tai ruskeat merkit naamassa, hännänpäässä ja raajoissa, pyöristyneet korvat tai luppakorvat, lyhentynyt kuono, pienentyneet hampaat, pienempi ja pyöristyneempi kallo, kihartunut häntä, pidentynyt ja epäsäännöllinen lisääntymiskausi, parempi oppimiskyky, alentunut stressihormonituotanto sekä pentumaisempi käyttäytyminen verrattuna villeihin sukulaisiin. Nämä kaikki ominaisuudet löytyvät myös koiralta (Wilkins ym., 2014).

Koirien domestikaatiota on tutkittu 60 vuoden ajan venäläisellä hopeakettutarhalla (Trut ym., 2009). Tutkimus sai alkunsa ajatuksesta, että ihmiset ovat domestikaation varhaisvaiheessa todennäköisesti valinneet lemmikeikseen sellaisia yksilöistä, jotka ovat sietäneet ihmistä eivätkä ole käyttäytyneet aggressiivisesti ihmisiä kohtaan (Trut ym. 2009). Kokeen kettupopulaatiossa saatiin samanlaisen valintapaineen alla jo neljässä sukupolvessa esiin domestikaatiosyndrooman mukaisia koiramaisia piirteitä (Trut ym. 2009). Tämän tutkimuksen tulokset ovat antaneet vastauksia siihen, miten käyttäytymiseen kohdistunut valintapaine on muokannut koirasta jo domestikaation varhaisvaiheessa villistä sukulaisestaan sudesta erotettavissa olevan alkukoiran (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014).

Domestikaatiosyndrooman aiheuttava mekanismi on pitkään ollut kiistanalainen, mutta viimeaikaisten tutkimuksien myötä alkiovaiheen hermostoputken soluilla on huomattu olevan suuri vaikutus ominaisuuksien ilmentymiseen (Wilkins ym., 2014). Hermostoputken harjanteen souluista muodostuu hermostopienan soluja, jotka vaikuttavat vähintään epäsuorasti tai välillisesti kaikkien niiden elimien ja ruumiinosien kehitykseen, joissa domestikaatiosyndrooman mukaisia ominaisuuksia ilmenee (Kuva 1) (Wilkins ym., 2014). Kesymmän luonteen suosiminen olisi näin yhteydessä alkiovaiheen hermostoputken harjanteen solujen vähenemiseen ja aiheuttaisi sivutuotteena myös muiden domestikaatiosyndroomaan kuuluvien ominaisuuksien ilmentymisen kotieläimillä (Wilkins ym., 2014).



Kuva 1: Kesymmän luonteen valinnan vaikutukset muihin ominaisuuksiin (Wilkins ym., 2014). Julkaistu tekijänoikeuden haltian luvalla.

2.3 Muutokset morfologisessa ja geneettisessä rakenteessa

Domestikaatiosyndrooman mukaisten ominaisuuksien lisäksi koiralle on domestikaation aikana kehittynyt myös muutama sellainen ominaisuus, joita ei tiedetä samalla tavalla kehittyneen millekään toiselle kotieläimelle. Toinen näistä ominaisuuksista on tärkkelyspitoisen ravinnon pilkkomiseen tarvittavan haiman amylaasia koodaavan geenin *Amylase Alpha 2B* (*AMY2B*) kopiomäärän lisääntyminen (Arendt ym., 2014). *AMY2B* määrän kasvu on ollut merkittävä askel koirien evoluutiossa (Arendt ym., 2016). Mitä useampia kopioita koiralla on tästä *AMY2B*-geenistä, sen paremmin koira pystyy käyttämään tärkkelyspitoista ravintoa energianlähteenään (Arendt ym., 2014). Keskimäärin koirilla on noin 7,5 kertaa enemmän *AMY2B* kopioita kuin sudella (Freedman ym., 2014).

Koirilla kopiomäärän kasvu on liittynyt ruokavalion muutokseen. Kun ihmiset ovat muuttuneet metsästäjäkeräilijöistä maanviljelijöiksi, myös ruoka, joilla he ovat ruokkineet koiriaan, on muuttunut tärkkelyspitoisemmaksi (Freedman ym., 2014; Arendt ym., 2016). *AMY2B* kopiomäärän kasvu korreloi selkeästi maantieteellisesti sen mukaan, millaista elinkeinoa tietyssä paikassa maailmaa on harjoitettu. Muuntelu kopiomäärässä on havaittavissa vielä nykyroduistakin. Esimerkiksi pohjoisilla alkukantaisilla roduilla, kuten siperianhuskylä, joiden ravinto on pysynyt domestikaation aikana pääsääntöisesti proteiinipitoisena, on vain kaksi tai kolme kopiota *AMY2B* geenistä, mutta salukilla, joka on lähtöisin samalta hedelmällisen puolikuun alueelta kuin maatalouden kehitys, *AMY2B* kopioita on 29 (Freedman ym., 2014).

Toinen rakenteellinen muutos, joka löydetään kotieläimistä vain koirilta, on kasvojen lihaksiston muutos verrattuna villiin sukulaiseensa (Burrows ym., 2021). Koiralla on 20 sille tyypillistä ilmettä, kun esimerkiksi kotikissalla vain 13 (Burrows ym., 2021). Merkittävimmät kasvojen lihasten muutokset domestikaation aikana koiran ja suden välille on muodostunut silmänympäryslihaksiin (Kaminski ym., 2019). Susilta puuttuu lähes kokonaan tai on hyvin heikosti kehittynyt silmäpielen kulmankohottajalihas eli *Levator anguli oculi medialis*, joka koirilta puolestaan löytyy lähes poikkeuksetta (Kaminski ym., 2019). Kyseinen lihas mahdollistaa koiran kulmakarvojen liikuttelun sekä saa koiran silmät näyttämään suuremmilta. Suuremmat silmät aiheuttavat koirille pentumaisemman tai surullisemman ilmeen, joka vahvistaa ihmisessä hoivaviettiä (Kaminski ym., 2019). Kulmankohottajalihaksen vahvistuminen liittyy mahdollisesti myös koiran ja ihmisen väliseen kommunikaatioon. Koiran kasvojen anatomia on muovautunut koiran ja ihmisen välisessä sosiaalisessa vuorovaikutuksessa domestikaation aikana (Kaminski ym., 2019).

2.4 Muutokset käyttäytymisessä

Käyttäytyminen on todennäköisesti ollut koiran domestikaation alkuvaiheessa voimakkaimman valintapaineen alla (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Käyttäytymisen muutoksista kesyyntymisen alkuvaiheesta on kuitenkin hyvin vähän tietoa, sillä siitä ei jää samalla tavalla arkeologisia todisteita kuin rakenteen muutoksista (Wheat ym., 2019). Ensimmäisillä koirilla ihmistä sietävä käyttäytyminen on ollut edellytys domestikaation alulle (Zhang ym., 2020). Pelkästään ihmistä sietävän käyttäytymisen valinta johtaa nisäkkäillä domestikaatio-syndrooman mukaisten ominaisuuksien ilmentymiseen (Wheat ym., 2019).

Itsedomestikaatiohypoteesin mukaan ihminen ei ole domestikaation alkuvaiheessa yksin vaikuttanut ihmistä kohtaan vähemmän aggressiivisen ja pelokkaan käytöksen vähentämiseen, vaan sudet olisivat itse ottaneet ensimmäisen askeleen sietävämpään käyttäytymiseen (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Susista kaikkein vähiten aggressiiviset ja rohkeimmat yksilöt olisivat esimerkiksi ravinnonhankinnan etujen houkuttelemana siirtyneet itse elämään lähempänä ihmisiä. On hyvin todennäköistä, että ihmisen kanssa elämään kesytetyt sudet olivat näin jo valmiiksi normaalia vähemmän aggressiivisia ja pelokkaita (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Myöhemmin ihmiset jatkoivat kesymmän luonteen voimakasta valintaa ja jalostuspainetta, mikä on koirilla johtanut erittäin sosiaalisen käyttäytymisen muodostumiseen (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014).

Suurin osa kotieläimistä, kuten myös koirat, ovat tyypillisesti sosiaalisempia ja leikkisämpiä verrattuna villeihin sukulaisiinsa. Sudet käyttäytyvät huomattavasti pelokkaammin ja aggressiivisemmin kuin koirat (Wheat ym., 2019). Tämä domestikaation aikana tapahtunut muutos reaktiivisesta käyttäytymisestä sosiaaliseen käyttäytymiseen on seurausta hypotalamus-aivolisäke-lisämunuaiskuori-akselin matalampaan aktiivisuuteen, mikä vähentää adrenaliinin ja stressihormonien erittymistä (Wheat ym., 2019). Adrenaliinin ja stressihormonien vähentymisellä on suora vaikutus eläimen käyttäytymiseen. Villien sukulaisten ”taistele tai pakene” -käytöksen sijasta kotieläimet suhtautuvat myös uhkaaviin tilanteisiin vähemmän reaktiivisesti (Wilkins ym., 2014).

Koiran sosiaalinen käyttäytyminen ihmistä kohtaan on erityislaatuista kotieläimien keskuudessa. Koirien kiintymyssuhde ihmisiin on verrattavissa lapsen kiintymykseen vanhempiinsa. (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Susilla, jotka on kasvatettu samoissa oloissa kuin koirat, ei ole havaittu vastaavaa yhtä vahvaa kiintymyssuhdetta ihmiseen. Tämä on olennainen domestikaation aikana tapahtunut muutos käyttäytymisessä suden ja koiran välillä (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014).

Vaikka koiran käyttäytymisessä tapahtunut muutos reaktiivisesta sosiaalisesta on todistettu tapahtuneen kesyyntymisen aikana, vaihtelee koirien nykyinen sosiaalinen käyttäytyminen eri rotujen kesken (Wheat ym., 2019). Esimerkiksi alkuperäisrotuihin kuuluvaa shar peita kuvataan itsepäiseksi ja äreäksi, kun taas modernimpana rotuna pidettyä novascotiannoutajaa kuvaillaan tottelevaiseksi ja leikkisäksi kumppaniksi (Alderton, 2013). Alkuperäisrotuja ja moderneja rotuja tutkimalla on saatu selville, että käyttäytymiseen liitetty kehityskaava reaktiivisesta sosiaalisesta on katkennut kesyyntymisen aikana, ja että nykyaikaisissa roduissa ilmenevä sosiaalinen tai epäsosiaalinen käyttäytyminen on seurausta rotujen viimeaikaisesta jalostuspaineesta (Wheat ym., 2019).

2.5 Rotujen kehitys

Koiriin on domestikaation alkuajoista lähtien kohdistunut voimakas valikoiva jalostus (Talenti ym., 2018). Koiran fenotyypin muovautuvuus sekä ihmisen voimakas vaikutus koiran jalostukseen on johtanut 350–400 eri koirarodun kehittymiseen (Boyko, 2011; Parker ym., 2017). Domestikaation alussa valinnan painopiste oli todennäköisimmin vain kesymässä käyttäytymisessä, jonka sivutuotteena alkukoiriin ilmestyi myös ulkoisia, nykyisinkin tunnistettavia koiramaisia piirteitä domestikaatiosyndrooman myötä (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Domestikaation edetessä, kun koirat olivat jo kesyyntyneet elämään ihmisen rinnalla, muuttui valinnan painopiste käyttötarkoituksen mukaisten ominaisuuksien suosimiseen (Zhang ym., 2020). Tämä on johtanut lukuisiin erilaisiin koiran fenotyyppeihin, jotka nykyisin tunnustetaan eri koirarotuina (Talenti ym., 2018).

Nykyisten rotujen kantamuodot saivat siis alkunsa jo tuhansia vuosia sitten, kun ihmiset alkoivat suunnitelmallisesti valita voimakkaimmin tiettyjä haluttuja ominaisuuksia ilmentäviä yksilöitä lisääntymään (Galibert ym., 2011). Ensimmäisiä työtehtäviä, joihin koiria kasvatettiin suunnitelmallisesti, olivat metsästys, paimennus ja vartiointi. Näistä muodostuivat ensimmäiset koiran alatyypit: näkönsä avulla metsästävät vinttikoirat, haavoittunutta riistaa etsivät vainukoirat, paimenkoirat sekä vartioina käytettävät jättiläiskoirat (Larson ym., 2012). Ensimmäisten koiratyypien muodostumiseen on käyttötarkoituksen lisäksi vahvasti vaikuttanut myös maantieteellinen eristyneisyys, joka on johtanut tiettyjen ominaisuuksien yleistymiseen tietyissä populaatioissa (Parker ym., 2017).

Selvästi erottuvat nykyiset rodut ovat kuitenkin huomattavasti uudempaa perua, vain noin 200 vuoden takaa (Galibert ym., 2011). Keskiajalla ja renessanssin aikaan ihmiset alkoivat tietoisesti luoda uusia rotuja tietyn turkin värin tai rakenteen, ruumiin koon tai muodon sekä monipuolistuvien käyttötarkoituksien mukaan (Galibert ym., 2011). Nykyisten modernien rotujen aikakauden voidaan kuitenkin katsoa alkaneeksi vasta 1800-luvulta, sillä silloin perustettiin paljon rotu- ja kasvattajayhdistyksiä huolehtimaan eri rotujen järjestelmällisestä jalostuksesta (Larson ym., 2012; Wayne & vonHoldt, 2012). Rotuyhdistykset loivat rotumääritelmät, jotka perustuvat pitkälti käyttötarkoituksen mukaisiin ulkomuoto-ominaisuuksiin, sekä huolehtivat jalostuslinjojen puhtaudesta eli siitä, etteivät rodut sekoitu keskenään (Larson ym., 2012). Puhtaiden linjojen suosiminen on sukusiitoksien myötä kaventanut rotujen geenipoolia ja useilla roduilla esiintyy nykyisin paljon niille tyypillisiä perinnöllisiä sairauksia kuten dalmatialaisilla kuuroutta tai jättiläisroduilla lonkkadysplasiaa (Galibert ym., 2011).

Rotujen keskinäinen fylogeneettinen asema on voitu selvittää geneettisten menetelmien avulla. Näin esimerkiksi alkuperäisrotujen edustajat on pystytty erottamaan nuoremista moderneista roduista. Nämä alkuperäisiksi luokiteltavat rodut eivät kuitenkaan yllä historialtaan niille alueille, joilta koiran oletetaan olevan lähtöisin, vaan luokittelu perustuu ennemminkin siihen, etteivät rodut esimerkiksi maantieteellisen eristyneisyyden vuoksi ole sekoittuneet muihin rotuihin (Larson ym., 2012). Alkuperäisroduiksi kutsuttuja koirarotuja on yhteensä 14, mutta näistä parhaiten sekoittumatta ovat säilyneet akita, basenji, eurasier, suomenpystykorva, saluki, samojedinkoira sekä shar pei (Larson ym., 2012; Parker ym., 2017). Näistä suurin osa voidaan havaita koirarotujen fylogeneettisessä puussa täysin omina haaroinaan (Kuva 2) (Parker ym., 2017).

Roduille on erityisesti maailmansotien aikaan tapahtunut paljon geneettistä homogeenoitumista, koska silloin moni rotu päätyi sukupuuton partaalle ja maailmansotien jälkeen rotuja elvytettiin ”luomalla rotu uudelleen” esimerkiksi risteyttämällä muutamia säilyneitä yksilöitä samantyyppisten koirien kanssa (Larson ym., 2012). Geneettisen tutkimuksen myötä uusimmiksi roduiksi on määritelty esimerkiksi amerikkalaiset toy-rodut, novascotianoutaja sekä australianpaimenkoira, joiden perimässä on havaittavissa risteämiä useamman eri rodun kanssa (Parker ym., 2017). Esimerkiksi novascotiannoutaja on fylogeneettisessä puussa kaikkien noutajarotujen sisarryhmä (Kuva 2). Tämä viittaa siihen, että rotu on muodostunut vastikään risteyttämällä muita noutajia halutun päämäärän saavuttamiseksi (Parker ym., 2017).

3. Koiran erityispiirteet kotieläimenä

3.1 Fenotyyppien monimuotoisuus

Yksi koiran huomattavimpia erityispiirteitä verrattuna muihin kotieläimiin on valtava fenotyyppien monimuotoisuus (Shearin & Ostrander, 2010). Fenotyyppien monimuotoisuus pohjautuu geneettiseen monimuotoisuuteen, joka on ihmiseen verrattuna kaksinkertainen, vaikka suurin osa koiraroduista on kehittynyt vasta pari vuosisataa sitten. Koira on morfologisesti muuttuvin nisäkäs ja esimerkiksi ruumiinkoko vaihtelee koirilla enemmän kuin millään muulla nisäkäslajilla (Shearin & Ostrander, 2010; Zhang ym., 2020). Hyvänä esimerkkinä toimii chihuahuan ja bernhardinkoiran vertailu. Chihuahua on säkäkorkeudeltaan vain 15–23 cm ja painaa noin 1–3 kg, mutta bernhardinkoira voi kasvaa säkäkorkeudeltaan yli 90 cm korkuiseksi ja painaa täysikasvuisena jopa 130 kg (Alderton, 2013).

Koirien valtava ruumiin koon vaihtelu on seurausta yksinkertaisesta geneettisestä perustasta (Zhang ym., 2020). Kun ihmisellä muutaman sentin pituuserosta vastaa yli 100 geeniä, koirilla suurimman osan kokovaihtelusta selittää vain kuusi geeniä: *Growth Hormone Receptor (GHR)*, *High Mobility Group AT-Hook 2 (HMGA2)*, *SMAD Family Member 2 (SMAD2)*, *Stanniocalcin 2 (STC2)*, *Insulin Like Growth Factor 1 (IGF1)* sekä *Insulin Like Growth Factor 1 Receptor (IGF1R)* (Zhang ym., 2020). Näistä geeni *IGF1* koodaa insuliinin kaltaista kasvutekijää, joka liittyy erityisesti kehon kokovaihteluun koirilla (Sutter ym., 2007). Koirarotujen kokovaihteluista 50 % voidaan selittää *IGF1* muuntelulla (Boyko, 2011). Yksi geenin polymorfismista muodoista johtaa koirilla kääpiökokoon, sillä sen haplotyyppi on yhteinen kaikille kääpiöroduille, mutta puuttuu lähes kokonaan suurikokoisilta roduilta (Sutter ym., 2007). Jättiläisroduilla kokoon vaikuttavat edellä mainittujen geenien lisäksi myös kolme X-kromosomista löytyvää geeniä, jotka ovat *Insulin Receptor Substrate 4 (IRS4)*, *Immunoglobulin Superfamily Member 1 (IGSF1)* ja *Acyl-CoA Synthetase Long Chain Family Member 4 (ACSL4)* (Zhang ym., 2020).








Ruumiin koon vaihtelun lisäksi koirien kallon muodon vaihtelu on todella moninaista koirarotujen keskuudessa (Zhang ym., 2020). Tutkimuksissa on todettu, että *SPARC Related Modular Calcium Binding 2 (SMOC2)* geeni on tärkeässä roolissa kallojen pituuden vaihtelussa (Zhang ym. 2020). Koirien kallot voidaan jakaa kuuluviksi joko *dolichocephalia* muotoon, joka on pitkäkuonoinen kallo, kuten esimerkiksi salukilla ja colliella tai *brachycephalia*-muotoon eli lyhytkuonoiseen kalloon, kuten vaikka mopsilla ja boxerilla (Schoenebeck ym., 2012). *Brachycephalia*-kallon roduille tyypillisiä ovat lyhyt, ylöspäin suuntautuva kuono, massiivinen ja pyörästynyt pää sekä alapurenta. Näiden ominaisuuksien

taustalla on todettu olevan pistemutaatio *Bone Morphogenetic Protein 3 (BMP3)* geenissä, jota ihminen on valikoivalla jalostuksella tietyissä roduissa suosinut (Schoenebeck ym., 2012).

Lyhyt kuono ei ole ainoa koirilla ilmenevä äärimmäinen ominaisuus, jota ihminen on tietoisesti koirarotujen jalostuksessa suosinut. Joillain roduilla, kuten mäyräkoiralla tai corgieilla, esiintyy *kondrodysplasiaa* eli lyhytraajaisuutta (Parker ym., 2009). Tämän koirien lyhytraajaisen fenotyypin taustalla on geenin *Fibroblast Growth Factor 4 (FGF4)* variantit (Zhang ym., 2020). Ne vaikuttavat erityisesti raajojen pitkien luiden kasvulevyjen kalkkeutumisen aikaisin kasvu aikana, jolloin koirille muodostuu lyhyet jalat (Parker ym., 2009).

Helpoimmin huomattava fenotyypinen vaihtelu koirilla liittyy turkin laadun ja värien moninaisuuteen. Vaikka koiran turkinlaatuja voisi näennäisesti luulla olevan yhtä monta kuin on eri rotuja, voidaan ne jakaa seitsemään erilaiseen pääkarvanlaatuun (Kuva 3) (Cadieu ym., 2009). Nämä kaikki pääkarvanlaadut muodostuvat 95 prosenttisesti vain kolmen geenin eli *R-Spondin 2 (RSPO2)*, *Fibroblast Growth Factor 5 (FGF5)* ja *Keratin 71 (KRT71)* eri yhdistelmistä. Ne vaikuttavat koiran turkin karvojen kasvuun, pituuteen sekä kihartumiseen (Cadieu ym., 2009; Zhang ym. 2020). Lyhytkarvainen muunnos on todennäköisesti vanhin, sillä se vastaa kaikkien kolmen geenin osalta villityypin eli suden alleeleja. Pitkäkarvaisen turkin muodostaa *FGF5*-geenimuunnos, *KRT71* aiheuttaa turkin kihartumista ja *RSPO2*-geenimuunnos vastaa koiran pitkien kulmakarva- ja suupielikarvojen ilmentymisestä. Loput karvanlaadut muodostuvat näiden geenien eri yhdistelmistä (Kuva 3) (Cadieu ym. 2009). Myös karvattomuus on yksi koiran fenotyypeistä ja sen aiheuttaa mutaatio *Forkhead Box I3 (FOXI3)* geenissä (Shearin & Ostrander, 2010).

Turkin väri on riippumaton turkin laadusta (Shearin & Ostrander, 2010). Koiralla turkin väriin vaikuttavat erityisesti kolme geeniä, jotka ovat *Agouti Signaling Protein (ASIP)*, *Melanocortin 1 Receptor (MC1R)* ja *Defensin Beta 103 (CBD103)*. Nämä geenit koodaavat ligandireseptorijärjestelmää, joka kontrolloin pigmenttimuutoksia koirilla (Zhang ym., 2020). Edellisten lisäksi myös kolme muuta geeniä eli *Tyrosinase Related Protein 1 (TYRP1)*, *Melanocyte Inducing Transcription Factor (MITF)* sekä *Premelanosome Protein (SILV)* vaikuttavat koiran fenotyyppeihin muodostaen turkkiin ruskeaa väriä, valkoisen täplityksen tai merle-kuvioinnin (Zhang ym., 2020).

	Fenotyyppi	<i>FGF5</i>	<i>RSPO2</i>	<i>KRT71</i>	A Beagle	B Australian terrieri	C Airedalenterrieri
A	Lyhytkarvainen	-	-	-			
B	Karkeakarvainen	-	+	-			
C	Karkeakarvainen ja kihara	-	+	+			
D	Pitkäkarvainen	+	-	-	D Kultainenoutaja		E Partacollie
E	Pitkäkarvainen parralla ja kulmakarvoilla	+	+	-			
F	Kiharakarvainen	+	-	+		F Villakoira	G Bichon firé
G	Kiharakarvainen parralla ja kulmakarvoilla	+	+	+			

Kuva 3: Koirien karvanlaatujen päätyypit ja niihin vaikuttavat geenit (Muokattu Cadieu ym., 2009 kuvasta 3).

3.2 Kommunikaatio

Yksi koiran muista villi- ja kotieläimistä erottava ominaisuus on kyky ymmärtää ihmisten viestintää. Koirille on kehittynyt erityisiä sosiokognitiivisia taitoja, jotka ovat verrattavissa jopa ihmisen vastaaviin. Koiran erityiskyvyt kommunikoinnissa tulevat esille erityisesti yhteistyöhön perustuvassa viestinnässä, kuten ihmisen osoittavan eleen ymmärtämisessä (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014). Useissa eri tutkimuksissa on selvinnyt, että edes ihmisen lähin sukulainen simpanssi ei ole yhtä taitava tulkitsemaan ihmisen viestintää kuin koira. Sama pätee myös koiran lähimpään sukulaiseen, suteen (Kaminski & Nitzschner, 2013). Tutkimuksissa on kuitenkin selvinnyt, että jotkut ihmisen kasvattamat ja sosiaalistamat sudet pystyvät myös hetkellisesti seuraamaan ihmisen osoittavaa viestintää (Udell ym., 2008).

Sille, miten nämä koiran sosiaaliset taidot ovat domestikaation aikana kehittyneet, on kaksi mahdollista hypoteesia. Ensimmäistä kutsutaan sivutuotehypoteesiksi, sillä sen mukaan koiran sosiokognitiiviset taidot ovat kehittyneet sivutuotteena kesymmän luonteen suosimisessa (Kaminski & Nitzschner, 2013). Toinen hypoteeseista on nimeltään sopeutumishypoteesi. Sen mukaan ihmiset ovat aktiivisesti kohdistaneet valintaa sellaisiin koiriin, jotka

reagoivat herkästi ihmisen viestintään. Hypoteesin mukaan ihmiset kasvattivat koiria tarkoituksella tiettyihin käyttötarkoituksiin, kuten metsästyksen tai paimennukseen, joissa koirien piti esimerkiksi pitkien kontaktietäisyyksien takia ymmärtää ihmisen sosiaalista viestintää (Kaminski & Nitzschner, 2013).

Koirien herkkyyttä ihmisen antamille signaaleille, jotka on tarkoitettu kommunikoinniksi eleiksi, on testattu paljon kohteenvalinnan paradigmalla (Kaminski & Nitzschner, 2013; Bray ym., 2021). Testissä ihminen piilottaa koiran näkemättä esimerkiksi kupin alle ruokaa, ja koiran on valittava oikea kuppi ihmisen sosiaalisen vihjeen eli osoittamisen tai katseen avulla. On todettu, etteivät koirat valitse oikeaa kuppia esimerkiksi hajun perusteella, sillä koirat valitsevat myös ”väärän” vaihtoehdon, jos ihminen osoittaa sosiaalisia vihjeitä sitä kohtaan (Kaminski & Nitzschner, 2013). Herkkyys ihmisen viestintäsignaalien ymmärtämiseen on havaittavissa jo pennuilla sekä ensimmäisestä testikerrasta lähtien. Tästä voidaan päätellä, että taipumus ei ole opittua käytöstä, vaan sillä on vahva geneettinen perusta (Bray ym., 2021). Myös ihmisten kasvattamien ja sosiaalistamien susien menestymisen tässä tehtävässä tukee geneettistä perustaa (Udell ym., 2008; Bray ym., 2021).

Osoittamisen lisäksi koirat osaavat lukea myös paljon hienovaraisempia kommunikoinnin vihjeitä, kuten pään kääntämistä, nyökkäystä tai vilkaisua (Kaminski & Nitzschner, 2013). Lisäksi koirien on osoitettu olevan tietoisia ihmisen tarkkaavaisuuden tasosta. Tätä on testattu esimerkiksi ruoan varastamisella. Testissä koirat nappasivat kiellettyä ruokaa paljon suuremmalla todennäköisyydellä silloin, kuin tiesivät ihmisen kiinnittävän huomionsa johonkin muualle, kuten tietokonepeliin, tai kun he olivat selin koiraa kohti (Kaminski & Nitzschner, 2013). Koirien on myös testattu kerjäävän ruokaa paljon todennäköisemmin henkilöltä, joka on testitilanteessa suuntautunut koiraa kohti kuin henkilöltä, joka ei kiinnitä koiraan ollenkaan huomiota (Kaminski & Nitzschner, 2013).

Koirien kykyyn ymmärtää ihmisen kommunikaatiota liittyy myös kyky ymmärtää, milloin ihmisen viestintä on tarkoitettu niille (Kaminski & Nitzschner, 2013). Koirat käyttävät katsekontaktia selvästi eniten ja voimakkaimmin merkinä siitä, onko ihmisen viestintä kommunikoivaa ja onko se suunnattu niille (Kaminski ym., 2012). Jos ihmisen katsekontakti on koiran sijaan kiinnittynyt esimerkiksi toiseen ihmiseen, ei koira tarkkaile ihmisen antamia vihjeitä esimerkiksi ruoan sijainnista. (Kaminski ym., 2012). Vaikka katsekontakti on vahvin merkki koiralle siitä, onko viestintä tarkoitettu sille, ei katsekontakti silti ole välttämätön kommunikoinnin onnistumisen edellytys. Koirat seuraavat myös menestyksekkääsi ihmisen eleitä äänivihjeen kanssa. Äänivihjeenä toimii mikä tahansa ilmaisu, joka on sanottu tietyllä äänenpainolla, jota yleensä käytetään koiran kutsumiseen (Kaminski ym., 2012).

3.3 Oppimiskyky

Koirien on todistettu olevan todella oppimiskykyisiä. Esimerkiksi kolmen vuoden intensiivisen koulutuksen aikana bordercollie Chaser oppi tunnistamaan nimeltä 1022 leluaan ja lisäksi muisti ne kaikki koko kokeen ajan (Pilley & Reid, 2011). Chaser ei oppinut vain lelujen nimiä vaan osasi selvästi luokitella ne kuuluviksi eri kategorioihin, kuten palloihin frisbeehiin tai vain yleisesti leluihin. Se osasi myös yhdistää annetun toimintatavan eli noutamisen sekä tassulla tai kuonolla koskettamisen haluttuun leluun (Pilley & Reid, 2011). Lisäksi Chaser osoitti kykenevänsä erottamaan kolme kieliopillista rakennetta: epäsuoran ja suoran objektin sekä verbin (Pilley, 2013). Kokeet osoittava koirien kognitiivisen kyvykkyden säiliömuistin sekä työmuistin käyttöön, joka edesauttaa niitä ymmärtämään ihmisten sanallista viestintää (Pilley, 2013).

Vaikka koirat ovat osoittaneet laajaa oppimiskykyä, ei koirista ole domestikaation aikana kehittynyt susia älykkäämpiä. Tämä on mahdollista todistaa monilla ongelmanratkaisutesteillä. Sudet pärjäävät yleensä itsenäisesti ongelmanratkaisutesteissä paremmin kuin koirat (Udell, 2015; vonHoldt ym., 2017). Ratkaiseva ero koirien ja susien ongelmanratkaisussa on se, että koirat pyrkivät ottamaan kontaktia ihmiseen ratkaisun saavuttamiseksi, mitä sudet eivät tee. Kohdatessaan ongelman, jota koirat pitävät ratkaisemattomana, ne luovuttavat yrittämästä paljon susia nopeammin, jos ihmiset eivät auta antamalla sosiaalisia vihjeitä ratkaisun saavuttamiseksi (Udell, 2015).

Sosiaalisuudella onkin todettu olevan koirien oppimisessa suuri merkitys. Koirien on todistettu oppivan asioita sosiaalisen oppimisen eli asiantuntevien yksilöiden tarkkailun kautta (Kubinyi ym., 2009). Esimerkiksi tehtävässä, jossa koiran pitää löytää reitti aidan toisella puolella olevan ruoan luo, ne koirat, jotka ovat tarkkailleet ihmisen mallisuoritusta, onnistuvat tehtävässä todennäköisemmin kuin koirat, joille ei näytetty mallisuoritusta (Kubinyi ym., 2009). Sosiaalisen oppimisen mekanismeina toimivat ärsykkeen ja sen paikan tuntemuksen tehostaminen sekä edullisuuden oppiminen (Mersmann et al., 2011).

Ihmiset käyttävät koiransa sosiaalista oppimiskykyä jokapäiväisessä elämässä ja koiria koulutetaan monenlaisiin tehtäviin laajan oppimiskykynsä ansiosta. Mikä sitten motivoi koiria oppimaan ja toimimaan ihmisten määrittelemällä tavalla? Yleisesti koirien on ajateltu toimivan ruokapalkkion motivoimana. Viimeaikaisissa tutkimuksissa, jotka toteutettiin toiminnallisella magneettikuvauksella valveilla oleville koirille, havaittiin kuitenkin, että sosiaalinen palkkio ihmiseltä, kuten kehu, on koirista ruokapalkkiota palkitsevampi (Cook ym., 2016).

3.4 Hypersosiaalisuus

Empiirisistä tutkimuksista on selvinnyt, että koirilla esiintyy ylisosiaalista käyttäytymistä eli hypersosiaalisuutta, joka tarkoittaa kohonnutta taipumusta olla kontaktissa sekä hakeutua kontaktiin ihmisen kanssa. Aikuisilla susilla tällaista käyttäytymistä ei havaita (vonHoldt ym., 2017). Domestikaation aikana sosiaaliseen käyttäytymiseen kohdistunut valinta on muokannut koiran kromosomissa 6 sijaitsevaa genomialuetta, joka ihmisillä on yhdistettävissä Williams-Beuren oireyhtymän (WBS) ilmentymiseen (vonHoldt ym. 2017). Ihmisillä tähän synnyntäiseen kehityshäiriöön kuuluu yhtenä piirteenä hypersosiaalisuus (vonHoldt ym., 2017).

Tutkimukset ovat osoittaneet, että myös koirilla esiintyvä hypersosiaalinen käyttäytyminen voidaan liittää koirien vastaavan WBS-lokuksen rakenteellisiin muutoksiin (vonHoldt ym., 2018). Erityisesti kaksi geenialueen geeniä *General Transcription Factor Iii (GTF21)* ja *GTF2I Repeat Domain Containing 1 (GTF2IRD1)* vaikuttavat koirilla hypersosiaalisen käyttäytymisen ilmenemiseen. Nämä geenit ovat osallisina myös ihmisen Williams-Beuren oireyhtymän sosiaalisen käyttäytymisfenotyypin muodostumisessa. *GTF21*-geeni vaikuttaa koiralla lisäksi korkeaan oksitosiinipitoisuutta, mikä selittää myös osittain koiran hypersosiaalista käyttäytymistä. Lisäksi tämä koirien hypersosiaalinen käyttäytyminen ei rajoitu pelkästään ihmiseen, vaan koirat pystyvät luomaan kiintymyssuhteita myös melkein mitä tahansa muita lajeja kohtaan (vonHoldt ym., 2017; Wynne, 2020).

Hypersosiaalinen käyttäytyminen on yksi domestikaation aikana muodostunut keskeinen piirre, joka erottaa koiran sudesta (vonHoldt ym., 2017). Lisäksi *GTF21* ja *GTF2IRD1* geenit todennäköisesti myötävaikuttavat koiran kehityksen viivästymiseen, mikä johtaa pentumaisen käyttäytymisen pidempään esiintymiseen sekä edelleen edesauttaa koiran ja ihmisen välisen sidoksen muodostumista (vonHold ym., 2017).

Koiran ja ihmisen hypersosiaalisen käyttäytymisen mekanismit ovat kuitenkin hieman erilaiset. Ihmisillä, joilla ei ole muutoksia *GTF21* ja *GTF2IRD1* geneeissä, ei esiinny Williams-Beuren oireyhtymää eikä hypersosiaalista käyttäytymistä (vonHoldt ym., 2017). Koirilla näiden kahden geenin kopioluvun muutokset vaikuttavat geenien transkriptiosäätelyyn hypermetylaation kautta, johtaen WBS-geenialueen vaimentamiseen sekä koiran hypersosiaalisen käyttäytymisen ilmentymiseen (vonHoldt ym., 2018).

4. Pohdinta

Koiran domestikaatiossa on muutamia asioita, joista tutkijat ovat jo pitkään olleet samaa mieltä. Näitä ovat esimerkiksi koiran polveutuminen sudesta, mutta todennäköisesti jo sukupuuttoon kuolleesta populaatiosta, sekä koiran domestikaation alun ajoittumisesta huomattavasti muita kotieläimiä aikaisemmaksi. (Frantz ym., 2016; Lahtinen ym., 2021). Kuitenkaan läheskään kaikkiin koiran varhaisvaiheita käsitteleviin kysymyksiin ei vielä tähänkään mennessä olla saatu varmoja vastauksia, vaikka eri tutkijat ovat esittäneet niihin liittyen hyviä ja perusteltuja teorioita.

Maantieteellisen alkukodin suhteen on esitetty teorioita niin yhdestä kuin useammastakin kantasusipopulaatiosta Euraasiassa ja lisäksi uusimman teorian mukaan koiran alkukodiksi on ehdotettu myös Siperiaa (Perri, 2016; Perri ym., 2021). Euraasiaan sijoittuvien teorioiden mukaan koiran domestikaatio olisi alkanut noin 11 000–16 000 vuotta sitten (Frantz ym., 2016; Perri, 2016). Siperiaa alkukodiksi ehdottavan teorian mukaan domestikaatio ajoittuisi jo paljon aiemmaksi noin 23 000 vuotta sitten alkaneeksi (Perri ym., 2021).

Miten koira ja ihminen sitten päätyivät kumppaneiksi? Todennäköisin teoria tähän on, että itsedomestikaatioteorian mukaan osa susista itse aloitti domestikaation siirtymällä elämään lähemmäs ihmisten elinympäristöä. Ihmiset sitten löydettyään näiden, valmiiksi jo vähemmän pelokkaiden ja aggressiivisten yksilöiden pentuja, ottivat niitä lemmikeikseen (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014; Lahtinen ym., 2021). Merkittävää alun domestikaatiossa oli se, että ihmiset pystyivät pitämään susia lemmikkeinään, sillä eivät itse voineet hyödyntää kaikkea riistansa lihaa, vaan sitä jäi myös lemmikeille, jotka olivat sopeutuneet lihansyöjiksi ihmisiä paremmin (Lahtinen ym., 2021).

Domestikaation aikana koiralle on muodostunut niin morfologisia, geneettisiä kuin käyttäytymisen muutoksia, jotka erottavat sen sudesta ja joiden avulla se on sopeutunut elämään paremmin ihmisen rinnalla. Morfologisista muutoksista selkeimmät kuuluvat myös muilla kotieläimillä tavattavaan domestikaatiosyndroomaan. Domestikaatiosyndroomassa kesymmän käyttäytymisen valinta vaikuttaa hermostopienan soluihin, jotka taas puolestaan välillisesti aiheuttavat esimerkiksi vaaleamman värityksen, pienemmän ja pyöristyneen kallon, kippuran hännän, sekä luppakorvien muodostumisen (Wilkins ym., 2014). Geneettisistä muutoksista yksi merkittävimpiä sopeutumia on *AMY2B* geenin kopiomäärän kasvu, joka mahdollistaa koirien ravinnon muuttumisen tärkkelyspitoisemmaksi (Arendt ym., 2014). Lisäksi domestikaation myötä koiran käyttäytyminen on muuttunut huomattavasti sosiaalisemmaksi, leikkisemmäksi ja miellyttämishaluisemmaksi verrattuna suteen (Marshall-Pescini & Kaminski, 2014; Wheat ym., 2019).

Mikä sitten tekee juuri koirasta ihmisen parhaan ystävän? Sen lisäksi, että ihmisillä ja koirilla on kotieläimistä kaikkein pisin yhteinen historia, on koiralla myös joitain sellaisia erityispiirteitä, jonka avulla ne ovat saaneet etulyöntiaseman kotieläinten keskuudessa. Niistä ensimmäinen on koiran fenotyypinen monimuotoisuus. Koirarotuja on maailmassa lähes 400 ja melkein jokainen näistä on fenotyypiltään erotettavissa muista (Parker ym., 2017). Esimerkiksi ruumiin koko vaihtelee koiralla enemmän kuin millään muulla nisäkäslajilla ja lisäksi koiran turkinlaatuja on useita erilaisia (Cadieu ym. 2009; Zhang ym., 2020). Näiden ominaisuuksien avulla koirat ovat voineet sopeutua ihmisen rinnalla moniin erilaisiin tehtäviin ja elinympäristöihin, kuten rekikoiriksi napapiirille tai seurakoiraksi kerrostaloasuntoon New Yorkiin.

Fenotyypinen monimuotoisuus ei kuitenkaan selitä vielä täysin koirien suosiota, vaan sen lisäksi ihmisen parhaalta ystävältä vaaditaan myös esimerkiksi yhteistyökykyä. Koirat ovat geneettisen perustan avulla kehittyneet todella taitaviksi ymmärtämään ihmisen kommunikaatiota. Koirat osaavat jo pennusta asti tulkita ihmisen osoittavia eleitä ja ymmärtävät myös muita hyvin hienovaraisia kommunikaation vihjeitä kuten katseen suuntaa (Kaminski & Nitzschner, 2013). Katsekontaktin avulla koirat myös osaavat tulkita, milloin ihmisen kommunikoivat viestit ovat tarkoitettu niille (Kaminski ym., 2012). Nämä ominaisuudet mahdollistavat sen, että koirat ja ihmiset pystyvät toimimaan yhdessä.

Oppimiskyky on myös tärkeä erityispiirre. Sen avulla koiria voidaan kouluttaa erilaisten tehtävien suorittamiseen. Koirien oppimiskyvyn on osoitettu olevan lähes rajaton ja sosiaalisen palkan toimiminen motivaationa tekee koirista lähes täydellisiä työskentelykumppaneita (Pilley & Reid, 2011; Cook ym., 2016).

Tärkeimpänä ominaisuutena ihmisen parhaalta ystävältä vaaditaan kuitenkin ehdottomasti rakkautta ihmisiä kohtaan. Viimeaikaisissa tutkimuksissa on selvinnyt, että koirat pystyvät luomaan korkeiden oksitosiinipitoisuuksiensa takia sosiaalisia kiintymyssuhteita lähes rajattomasti (vonHoldt ym. 2017). Tämä hypersosiaalisena käyttäytymisenä ilmenevä kohonnut taipumus olla kontaktissa tai hakeutua kontaktiin ihmisen kanssa, luo pohjan kaikelle ihmisen ja koiran väliselle ystävyydelle.

Kotieläimistä kaikkein pisimpään ihmisen rinnalla eläneelle koiralle on domestikaation aikana muodostunut useita erilaisia sopeutumia ja erityispiirteitä, joiden avulla siitä on tullut yksi tärkeimmistä ja monipuolisista kotieläimistämme.

Lähdeluettelo

- Alderton, D. (2013). *Koirat rodut ja hoito* (suom. Heikkinen-Lehkonen P.) Gummerus Kustannus, Iso-Britannia
- Arendt, M., Cairns, K. M., Ballard, J. W. O., Savolainen, P., & Axelsson, E. (2016). Diet adaptation in dog reflects spread of prehistoric agriculture. *Heredity*, *117*(5), 301–306. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.48>
- Arendt, Maja, Fall, T., Lindblad-Toh, K., & Axelsson, E. (2014). Amylase activity is associated with AMY2B copy numbers in dog: Implications for dog domestication, diet and diabetes. *Animal Genetics*, *45*(5), 716–722. <https://doi.org/10.1111/age.12179>
- Bergström, A., Frantz, L., Schmidt, R., Ersmark, E., Lebrasseur, O., Girdland-Flink, L., Lin, A. T., Storå, J., Sjögren, K. G., Anthony, D., Antipina, E., Amiri, S., Bar-Oz, G., Bazaliiskii, V. I., Bulatović, J., Brown, D., Carmagnini, A., Davy, T., Fedorov, S., ... Skoglund, P. (2020). Origins and genetic legacy of prehistoric dogs. *Science*, *370*(6516), 557–564. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABA9572>
- Bedford E. (2020). *Global dog and cat pet population 2018*. Statista. <https://www.statista.com/statistics/1044386/dog-and-cat-pet-population-worldwide/#main-content> (Haettu: 14.12.202).
- Boudadi-Maligne, M., & Escarguel, G. (2014). A biometric re-evaluation of recent claims for Early Upper Palaeolithic wolf domestication in Eurasia. *Journal of Archaeological Science*, *45*(1), 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.02.006>
- Boyko, A. R. (2011). The domestic dog: man's best friend in the genomic era. *Genome Biology* *2011 12:2*, *12*(2), 1–10. <https://doi.org/10.1186/GB-2011-12-2-216>
- Bray, E. E., Gnanadesikan, G. E., Horschler, D. J., Levy, K. M., Kennedy, B. S., Famula, T. R., & MacLean, E. L. (2021). Early-emerging and highly heritable sensitivity to human communication in dogs. *Current Biology*, *31*(14), 3132–3136. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2021.04.055>
- Burrows, A. M., Kaminski, J., Waller, B. M., Omstead, K. M., Rogers-Vizena, C., & Mendelson, B. (2021). Dog faces exhibit anatomical differences in comparison to other domestic animals. *Anatomical Record*, *304*(1), 231–241. <https://doi.org/10.1002/ar.24507>
- Cadiou, E., Neff, M. W., Quignon, P., Walsh, K., Chase, K., Parker, H. G., VonHoldt, B. M., Rhue, A., Boyko, A., Byers, A., Wong, A., Mosher, D. S., Elkhouloun, A. G., Spady, T. C., André, C., Lark, K. G., Cargill, M., Bustamante, C. D., Wayne, R. K., & Ostrander, E. A. (2009). Coat Variation in the Domestic Dog Is Governed by Variants in Three Genes. *Science (New York, N.Y.)*, *326*(5949), 150. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1177808>

- Chirchir, H. (2021). Trabecular bone in domestic dogs and wolves: Implications for understanding human self-domestication. *Anatomical Record*, *304*(1), 31–41. <https://doi.org/10.1002/ar.24510>
- Cook, P. F., Prichard, A., Spivak, M., & Berns, G. S. (2016). Awake canine fMRI predicts dogs' preference for praise vs food. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *11*(12), 1853–1862. <https://doi.org/10.1093/SCAN/NSW102>
- Frantz, L. A. F., Mullin, V. E., Pionnier-Capitan, M., Lebrasseur, O., Ollivier, M., Perri, A., Linderholm, A., Mattiangeli, V., Teasdale, M. D., Dimopoulos, E. A., Tresset, A., Duffraisse, M., McCormick, F., Bartosiewicz, L., Gál, E., Nyerges, É. A., Sablin, M. v., Bréhard, S., Mashkour, M., ... Larson, G. (2016). Genomic and archaeological evidence suggests a dual origin of domestic dogs. *Science*, *352*(6290), 1228–1231. <https://doi.org/10.1126/science.aaf3161>
- Freedman, A. H., Gronau, I., Schweizer, R. M., Ortega-Del Vecchyo, D., Han, E., Silva, P. M., Galaverni, M., Fan, Z., Marx, P., Lorente-Galdos, B., Beale, H., Ramirez, O., Hormozdiari, F., Alkan, C., Vilà, C., Squire, K., Geffen, E., Kusak, J., Boyko, A. R., ... Novembre, J. (2014). Genome Sequencing Highlights the Dynamic Early History of Dogs. *PLoS Genetics*, *10*(1), 1004016. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016>
- Galibert, F., Quignon, P., Hitte, C., & André, C. (2011). Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus Biologies*, *334*(3), 190–196. <https://doi.org/10.1016/J.CRVI.2010.12.011>
- Kaminski, J., & Nitzschner, M. (2013). Do dogs get the point? A review of dog–human communication ability. *Learning and Motivation*, *44*(4), 294–302. <https://doi.org/10.1016/J.LMOT.2013.05.001>
- Kaminski, J., Schulz, L., & Tomasello, M. (2012). How dogs know when communication is intended for them. *Developmental Science*, *15*(2), 222–232. <https://doi.org/10.1111/J.1467-7687.2011.01120.X>
- Kaminski, J., Waller, B. M., Diogo, R., Hartstone-Rose, A., & Burrows, A. M. (2019). Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(29), 14677–14681. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820653116>
- Kubinyi, E., Pongrácz, P., & Miklósi, Á. (2009). Dog as a model for studying conspecific and heterospecific social learning. *Journal of Veterinary Behavior*, *4*(1), 31–41. <https://doi.org/10.1016/J.JVEB.2008.08.009>
- Lahtinen, M., Clinnick, D., Mannermaa, K., Salonen, J. S., & Viranta, S. (2021). Excess protein enabled dog domestication during severe Ice Age winters. *Scientific Reports*, *11*(7). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78214-4>
- Laitman, J. T., & Albertine, K. H. (2021). A human's best friend comes to The Anatomical Record: A special issue explores the world of the dog. *The Anatomical Record*, *304*(1), 7–9. <https://doi.org/10.1002/AR.24539>

- Larson, G., Karlsson, E. K., Perri, A., Webster, M. T., Ho, S. Y. W., Peters, J., Stahl, P. W., Piper, P. J., Lingaas, F., Fredholm, M., Comstock, K. E., Modiano, J. F., Schelling, C., Agoulnik, A. I., Leegwater, P. A., Dobney, K., Vigne, J.-D., Vilà, C., Andersson, L., & Lindblad-Toh, K. (2012). Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(23), 8878–8883. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1203005109>
- Lupo, K. D. (2017). When and where do dogs improve hunting productivity? The empirical record and some implications for early Upper Paleolithic prey acquisition. *Journal of Anthropological Archaeology*, *47*, 139–151. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2017.05.003>
- Marshall-Pescini, S., & Kaminski, J. (2014). The Social Dog: History and Evolution. *The Social Dog: Behavior and Cognition*, 3–33. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407818-5.00001-2>
- Mersmann, D., Tomasello, M., Call, J., Kaminski, J., & Taborsky, M. (2011). Simple Mechanisms Can Explain Social Learning in Domestic Dogs (*Canis familiaris*). *Ethology*, *117*(8), 675–690. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0310.2011.01919.X>
- Parker, H. G., Dreger, D. L., Rimbault, M., Davis, B. W., Mullen, A. B., Carpintero-Ramirez, G., & Ostrander, E. A. (2017). Genomic Analyses Reveal the Influence of Geographic Origin, Migration, and Hybridization on Modern Dog Breed Development. *Cell Reports*, *19*(4), 697–708. <https://doi.org/10.1016/J.CELREP.2017.03.079>
- Parker, H. G., VonHoldt, B. M., Quignon, P., Margulies, E. H., Shao, S., Mosher, D. S., Spady, T. C., Elkahloun, A., Cargill, M., Jones, P. G., Maslen, C. L., Acland, G. M., Sutter, N. B., Kuroki, K., Bustamante, C. D., Wayne, R. K., & Ostrander, E. A. (2009). An Expressed Fgf4 Retrogene Is Associated with Breed-Defining Chondrodysplasia in Domestic Dogs. *Science (New York, N.Y.)*, *325*(5943), 995. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1173275>
- Perri, A. (2016). A wolf in dog's clothing: Initial dog domestication and Pleistocene wolf variation. *Journal of Archaeological Science*, *68*, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2016.02.003>
- Perri, A. R., Feuerborn, T. R., Frantz, L. A. F., Larson, G., Malhi, R. S., Meltzer, D. J., & Witt, K. E. (2021). Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(6). <https://doi.org/10.1073/PNAS.2010083118>
- Pilley, J. W. (2013). Border collie comprehends sentences containing a prepositional object, verb, and direct object. *Learning and Motivation*, *44*(4), 229–240. <https://doi.org/10.1016/J.LMOT.2013.02.003>
- Pilley, J. W., & Reid, A. K. (2011). Border collie comprehends object names as verbal referents. *Behavioural Processes*, *86*(2), 184–195. <https://doi.org/10.1016/J.BEPROC.2010.11.007>

- Resen J. (2021). *15 Unique Jobs Only Dogs Can Do*. American Kennel Club. <https://www.akc.org/expert-advice/training/working-dogs-jobs-dogs-can/> (Haettu: 14.12.2021)
- Schoenebeck, J. J., Hutchinson, S. A., Byers, A., Beale, H. C., Carrington, B., Faden, D. L., Rimbault, M., Decker, B., Kidd, J. M., Sood, R., Boyko, A. R., Fondon, J. W., III, Wayne, R. K., Bustamante, C. D., Ciruna, B., & Ostrander, E. A. (2012). Variation of BMP3 Contributes to Dog Breed Skull Diversity. *PLoS Genetics*, *8*(8), 1002849. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PGEN.1002849>
- Shearin, A. L., & Ostrander, E. A. (2010). Canine Morphology: Hunting for Genes and Tracking Mutations. *PLoS Biology*, *8*(3). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.1000310>
- Smith, T. D., van Valkenburgh, B. & Timothy Smith, C. D. (2020). The dog-human connection. *The Anatomical Record*, *304*(1), 10–18. <https://doi.org/10.1002/ar.24534>
- Sutter, N. B., Bustamante, C. D., Chase, K., Gray, M. M., Zhao, K., Zhu, L., Padhukasahasram, B., Karlins, E., Davis, S., Jones, P. G., Quignon, P., Johnson, G. S., Parker, H. G., Fretwell, N., Mosher, D. S., Lawler, D. F., Satyaraj, E., Nordborg, M., Lark, K. G., ... Ostrander, E. A. (2007). A Single IGF1 Allele Is a Major Determinant of Small Size in Dogs. *Science (New York, N.Y.)*, *316*(5821), 112. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1137045>
- Talenti, A., Dreger, D. L., Frattini, S., Polli, M., Marelli, S., Harris, A. C., Liotta, L., Cocco, R., Hogan, A. N., Bigi, D., Caniglia, R., Parker, H. G., Pagnacco, G., Ostrander, E. A., & Crepaldi, P. (2018). Studies of modern Italian dog populations reveal multiple patterns for domestic breed evolution. *Ecology and Evolution*, *8*(5), 2911–2925. <https://doi.org/10.1002/ECE3.3842>
- Trut, L., Oskina, I., & Kharlamova, A. (2009). Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, *31*(3), 349. <https://doi.org/10.1002/BIES.200800070>
- Udell, M. A. R. (2015). When dogs look back: inhibition of independent problem-solving behaviour in domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) compared with wolves (*Canis lupus*). *Biology Letters*, *11*(9). <https://doi.org/10.1098/RSBL.2015.0489>
- Udell, M. A. R., Dorey, N. R., & Wynne, C. D. L. (2008). Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour*, *76*(6), 1767–1773. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2008.07.028>
- vonHoldt, B. M., Ji, S. S., Aardema, M. L., Stahler, D. R., Udell, M. A. R., & Sinsheimer, J. S. (2018). Activity of Genes with Functions in Human Williams–Beuren Syndrome Is Impacted by Mobile Element Insertions in the Gray Wolf Genome. *Genome Biology and Evolution*, *10*(6), 1546–1553. <https://doi.org/10.1093/GBE/EVY112>

- vonHoldt, B. M., Shuldiner, E., Koch, I. J., Kartzinel, R. Y., Hogan, A., Brubaker, L., Wanser, S., Stahler, D., Wynne, C. D. L., Ostrander, E. A., Sinsheimer, J. S., & Udell, M. A. R. (2017). Structural variants in genes associated with human Williams-Beuren syndrome underlie stereotypical hypersociability in domestic dogs. *Science Advances*, 3(7), e1700398. <https://doi.org/10.1126/SCIADV.1700398>
- Wayne, R. K., & vonHoldt, B. M. (2012). Evolutionary genomics of dog domestication. *Mammalian Genome 2012 23:1*, 23(1), 3–18. <https://doi.org/10.1007/S00335-011-9386-7>
- Wheat, C. H., Fitzpatrick, J. L., Rogell, B., & Temrin, H. (2019). Behavioural correlations of the domestication syndrome are decoupled in modern dog breeds. *Nature Communications 2019 10:1*, 10(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10426-3>
- Wilkins, A. S., Wrangham, R. W., & Fitch, W. T. (2014). The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics*, 197(3), 795–808. <https://doi.org/10.1534/GENETICS.114.165423>
- Wynne, C (2020). Dog tales. BBC. Viitattu 22.8.2021 Yle Arena -verkkopalvelu <https://areena.yle.fi/1-50467625>
- Zhang, Z., Khederzadeh, S., & Li, Y. (2020). Deciphering the puzzles of dog domestication. *Zoological Research*, 41(2), 97–104. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2020.002>