

Tiedonkeruun vaikutus porojen valintaan

Heini Riipi
Maisterintutkielma
Helsingin yliopisto
Maataloustieteiden laitos
Kotieläinten jalostustiede
Toukokuu 2017

HELSINGIN YLIOPISTO — HELSINGFORS UNIVERSITET — UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Laitos — Institution — Department Maataloustieteiden laitos	
Tekijä — Författare — Author Heini Riipi			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Tiedonkeruun vaikutus porojen valintaan			
Oppiaine — Läroämne — Subject Kotieläinten jalostustiede			
Työn laji — Arbetets art — Level Maisterintutkielma		Aika — Datum — Month and year Toukokuu 2017	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 54.
Tiivistelmä — Referat — Abstract <p>Porotalouden kannattavuus on vähitellen laskenut. Jalostuseläinten tehokkaampi valinta on kestävä keino parantaa porotalouden tuottoa pysyvästi. Poronomistajat valitsevat jalostusyksilöt perimätietoon ja kokemukseen perustuen. Valintaa voi tehostaa porojen yksilökohtaisella tiedonkeruulla, merkitsemisellä ja sukulaistiedoilla. Jalostusarvon varmuus ja valinnan tulos riippuu eläimistä saatavien omien tuloksien ja sukulaistietojen määrästä. Valintateho arvioitiin sukulaistietoja hyväksikäyttävän valintaindeksin arvosteluvarmuudella. Sukulaisuusindeksi laajennettiin yli sukupolvien ulottuvan sukulaistiedon hyödyntämiseen, jolloin se lähestyi BLUP-menetelmää. Menetelmällä pystyttiin vertaamaan tapauksia, joissa vaatimella oli vaihteleva määrä vasoja, hirvasta paritettiin eri vaadinmäärillä ja ominaisuuden periytymisaste vaihteli. BLUP-approksimaatiolla pystyttiin arvioimaan myös toisen korreloituneen ominaisuuden vaikutus. Tulokset laskettiin R-ohjelmalla. Vaatimen jälkeläismääräksi oletettiin 2–5 vasaa, ja hirvaan parituskumppanien määräksi 10–50 vaadinta. Sukulaistieto parantaa merkittävästi valinnan arvosteluvarmuutta. Vasan emän ja isän tunnistamisesta saatava hyöty oli suurin matalilla periytymisasteilla. Pelkästään emien tunnistamisesta saatavilla tiedoilla oli sukulaisuusindeksillä vasosta tehtävän valinnan arvosteluvarmuus 3–20 % suurempi kuin vasan fenotyypin perustuva arvosteluvarmuus. Kun myös isät tunnetaan, niin arvosteluvarmuus oli jopa 40 % suurempi. Kun sukulaisuusindeksi laajennettiin BLUP:ksi, emien tiedoilla saatu arvosteluvarmuus nousi 20–30 % ja lisätynä isien tiedoilla yli kaksinkertainen fenotyypiseen valintaan verrattuna. Toinen korreloitunut ominaisuus ei sanottavasti parantanut arvosteluvarmuutta. Käytetyt sukulaisuusindeksipohjaiset menetelmät antavat hyvän kuvan valinnan arvosteluvarmuuden nykytilasta ja siitä kuinka sukulaistiedot parantavat sitä. Erityisesti vasojen isien tunnistaminen kasvattaa valinnan arvosteluvarmuutta.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords Kotieläinjalostus, poro, valinta, arvosteluvarmuus, sukulaistieto, BLUP			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Maataloustieteiden laitos ja Viikin kampuskirjasto			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Työtä ohjasivat kotieläinten jalostustieteen professori Asko Mäki-Tanila ja MMT Kirsi Muuttoranta			

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 Heini Riipi			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Effects of pedigree information for selection in reindeer husbandry			
Oppiaine—Läroämne— Subject Animal breeding science			
Työn laji — Arbetets art — Level Master's thesis		Aika— Datum — Month and year May 2017	Sivumäärä— Sidoantal— Number of pages 54 pages
Tiivistelmä—Referat— Abstract <p>Profitability of reindeer husbandry is gradually declining. Selection of breeding animals is a sustainable way to achieve permanent changes in animals' performance. Reindeer herders are using (empirical) selection which could be strengthened by systematic book keeping on animals' pedigree and performance.</p> <p>The outcome of selection depends on volume of information on animals' pedigree and performance. We used pedigree and multi-trait selection indices to assess the impact of these sources of information. The analytical tools were extended to cover across generation information and thereby they were approximating the use of BLUP type methodology in genetic comparison of selection candidates. The compact method allowed studying the cases of differing amount of genetic variation (heritability) and relationship (genetic correlation) between traits and the n The results were calculated by R program. We assume that a dam had a life time crop of 2-5 calves while a sire could be mated to 10-50 dams. Pedigree information will markedly improve the efficiency of selection. Benefits from the identification of the calves' dams and sires were highest for low-heritability traits. Adding information on the identities of calves' dams and using pedigree based selection the efficiency gains (depending on heritability) were some 3-20 % of that by selection based solely on calves' own performance. Adding sire information, the efficiency was even 40% of that by phenotypic selection. When the pedigree information accrued across generations (BLUP selection), the gains with female-side pedigree were 20-30% while the efficiency was doubled when also sires were known. The use of information on correlated traits had rather modest benefits.</p> <p>In conclusion, the highest priority is to develop tools to assign sires for the reindeer calves. Such tools could be constructed by resorting to genomic analyses.</p>			
Avainsanat—Nyckelord— Keywords Animal breeding, reindeer, selection, accuracy, pedigree information, BLUP			
Säilytyspaikka—Förvaringsställe— Where deposited Department of Agricultural Sciences and Viikki Campus Library			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Supervisors Professor of Animal Breeding Science Asko Mäki-Tanila and PhD Kirsi Muuttoranta			

SISÄLLYS

<u>1 JOHDANTO</u>	6
<u>2 KIRJALLISUUSKATSAUS</u>	7
<u>2.1 Porotalous yleisesti</u>	7
<u>2.1.1 Porojen domestikaatio</u>	7
<u>2.1.2 Poronhoito Suomessa</u>	8
<u>2.1.3 Poronhoitoalue ja paliskuntajärjestelmä</u>	9
<u>2.1.4 Poronhoitovuosi ja poronhoitotyöt</u>	11
<u>2.2 Porojen jalostus</u>	13
<u>2.2.1 Valintaohjelma</u>	13
<u>2.2.2 Valittavat ominaisuudet</u>	14
<u>2.2.3 Arvostelu ja arvosteluvarmuus</u>	14
<u>2.2.4 Sukupolvien välinen aika</u>	15
<u>2.2.5 Valinnan intensiteetti</u>	16
<u>2.3 Teurastus ja ruholuokitus</u>	16
<u>2.3.1 Teurastusta koskevat säädökset</u>	16
<u>2.3.2 Teurastus</u>	17
<u>2.3.3 Ruhonlaatuominaisuudet</u>	18
<u>2.3.4 Lihanlaatuominaisuudet</u>	19
<u>2.3.5 Ruhonlaadun yhteys muihin ominaisuuksiin</u>	20
<u>2.3.6 Ruhonlaatuominaisuuksien perinnöllisyys</u>	20
<u>3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET</u>	21
<u>4 MENETELMÄT</u>	21
<u>4.1 Yhden ominaisuuden tapaus</u>	22
<u>4.1.1 Emän puolisisariin perustuva sukulaisuusindeksi</u>	22
<u>4.1.2 Emän puolisisariin perustuva BLUP</u>	24
<u>4.1.3 Sukulaisuusindeksi kun isät tunnetaan</u>	25
<u>4.1.4 Täys- ja puolisisarperheet BLUP:lla kun isät tunnetaan</u>	26
<u>4.1.5 Sekä emän että isänpuoleiset puolisisaret tunnetaan</u>	28
<u>4.2 Kahden ominaisuuden tapaus</u>	29
<u>5 TULOKSET JA TULOSTEN TARKASTELU</u>	35
<u>5.1 Valinta yhden ominaisuuden perusteella</u>	35
<u>5.1.1 Emät tunnetaan</u>	35
<u>5.1.2 Myös isät tunnetaan</u>	37
<u>5.1.3 Sekä emän että isänpuoleiset puolisisaret tunnetaan</u>	39
<u>5.2 Valinta kahden ominaisuuden perusteella</u>	41
<u>5.3 Menetelmien käyttökelpoisuus</u>	44

<u>5.4 Kasvu- ja teurastietojen keruu</u>	45
<u>5.5 Merkittävien eläinten lukumäärä</u>	47
<u>5.6 Isien tunnistamisen kustannukset</u>	47
<u>6 JOHTOPÄÄTÖKSET</u>	48
<u>7 KIITOKSET</u>	49
<u>8 KIRJALLISUUS</u>	50

1 JOHDANTO

Poronhoito on paikallisesti erittäin merkittävä elinkeino ja luo Lapille sen erityisen imagon. Porotalouden kannattavuus on ollut pitkään heikko (Luke Taloustohtori 2017). Porotaloudelle haluttaisiin lisää tuottoa, mutta porojen lukumäärää ei voi lisätä, jottei se ylitä ympäristön kantokykyä. Porojen jalostus on hyvä keino parantaa porotalouden kannattavuutta, sillä jalostus lisäisi tuottoa pysyvästi ja kestävästi luonnonvarojen käytön kannalta.

Eläinten jalostusvalinta perustuu järjestelmälliseen jalostusohjelmaan. Jalostusohjelman edellytyksiä ovat eläinten tunnistaminen, niiden tulosten seuranta, tiedot eläinten välisistä sukulaisuuksista ja perinnöllisen vaihtelun tunteminen. Porotalous poikkeaa monin tavoin tavallisesta kotieläintuotannosta, ja tämä aiheuttaa haasteita jalostukselle. Poroja ei tarvitse merkitä yksilöllisesti, porojen välisiä sukulaisuuksia ei yleensä tunneta ja yksittäisten porojen tuloksia ei välttämättä seurata. Käytännössä siitoseläinten valinta tehdään vasan ilmiäsun eli fenotyypin perusteella, minkä lisäksi myös vasan emä voi vaikuttaa valintaan.

Eläinten jalostaminen ja valintaohjelma perustuvat monenlaisiin eläintietoihin, nämä edellyttävät eläinten tunnistamista ja eläinkohtaisten tietojen keräämistä eri ominaisuuksista. Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää, mitä tietoja porotaloudessa on jo olemassa, miten niitä kerätään, voiko tiedonkeruuta vielä kehittää ja mitä tietoja lisäksi vielä tarvittaisiin tuloksekkaan valintaohjelman kehittämiseksi.

Porojen jalostusta ja valintaohjelmaa suunniteltaessa täytyy pitää mielessä, että poronhoito on hyvin vanha ja perinteinen elinkeino. Poronlihan tuotanto on kuluttajien silmissä säilynyt perinteisenä ja eettisenä, ja sellaisena sen tulisi myös säilyä.

2 Kirjallisuuskatsaus

2.1 Porotalous yleisesti

2.1.1 Porojen domestikaatio

Poro (*Rangifer tarandus tarandus L.*) on puoliksi luonnoneläin ja puoliksi kotieläin, joka on domestikoitunut villistä tunturipeurasta. Poronhoito kehittyi alkujaan peuran metsästyksestä, kun vähitellen metsästyksestä siirryttiin porojen paimennukseen. Porojen domestikaation ajasta ja paikasta ei ole tieteellistä varmuutta, sitä on tutkittu esimerkiksi eri populaatioista kerätyistä mitokondrionaali-DNA -näytteistä (Bjørnstadym. 2012, Røed ym. 2008). Venäjältä ja eri alueilta Fennoskandiasta kerätyt DNA-näytteet osoittavat, että Fennoskandian saamelaiset ja Länsi-Venäjän alkuperäiskansat ovat domestikoineet omat poropopulaatiot toisistaan riippumatta (Røed ym. 2008).

Viimeisen jääkauden jälkeen porot olivat olennainen syy ihmisille arktisen ja subarktisen Euraasian asuttamiseen, niistä saatavan ravinnon vuoksi (Gordon 2003). Arktisten alueiden asukkaille poro oli elintärkeä kulttuurille ja fyysiselle selviytymiselle tuhansien vuosien ajan (Kofinas ym. 2000). Paikallisten domestikoituneitten protokkien sekoittuminen villiin porokantaan on ollut aikoinaan yleistä. Toisaalta villinä elänyt porokanta ei päässyt vaikuttamaan kaikkiin domestikoituneisiin porolaumoihin, jolloin domestikaation taso on ollut vaihtelevaa eri laumojen välillä (Røed ym. 2008). Erot eri laumojen domestikaatiotasossa heijastavat eristyneiden alkuperäiskansojen siirtymisen metsästyksestä porotalouteen, ja porojen paimentamiseen ja laiduntamiseen (Røed ym. 2008).

Kirjoitettua tietoa porojen hoidosta on jo vuodelta 890 (Bjørnstadym. 2012), vaikka porojen metsästyksestä siirryttiin poronhoitoon vuoden 1500 aikoihin. Porotalous kävi läpi rakennemuutoksen noin 1600–1700 luvulla, kun suuret porokarjat yleistyivät (Bjørnstad ym. 2012).

Poroista saatiin lihaa, maitoa ja muita raaka-aineita, lisäksi poroja hyödynnettiin myös kuljettamisessa (Kofinas ym. 2000, Røed 2005). Ruotsissa saamelaiset osasivat hyödyntää poronmaitoa jo 1600-luvulla, ja lisäksi poroja käytettiin houkuttimina

peurojen metsästyksessä (Lundmark 2007). Poronhoidossa noudatetaan edelleen satoja vuosia vanhoja perinteitä ja hyödynnetään porojen luonnollista käyttäytymistä esimerkiksi laumojen kokoamisessa ja laidunkierrossa.

2.1.2 Poronhoito Suomessa

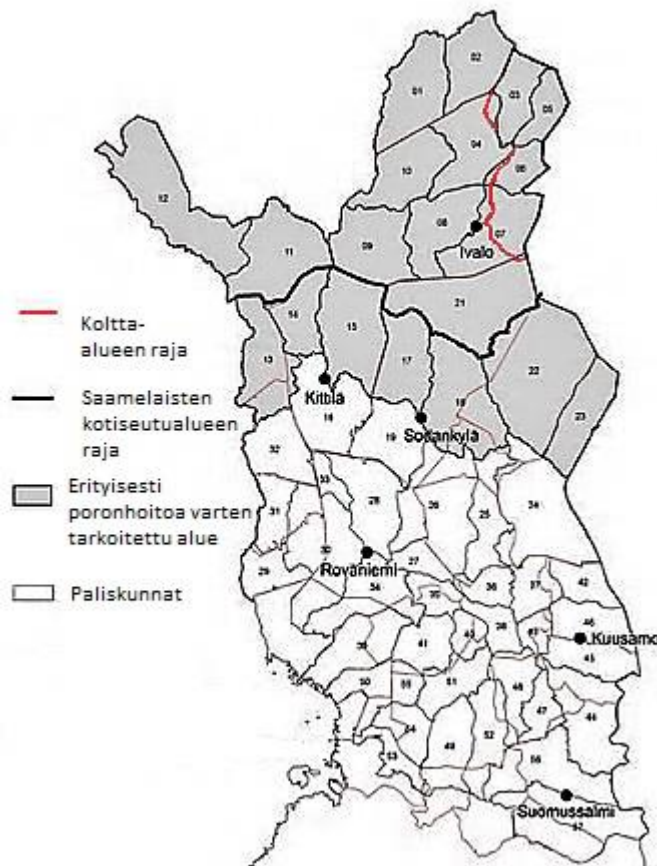
Poronhoito on vanha pohjoinen elinkeino ja yhä elinvoimainen. Poronhoito on tärkeä työllistäjä ja pienien kylien elinvoimaisuuden ylläpitäjä (Paliskuntain yhdistys 2016). Myös perinteiden ja kulttuurin säilyttämisessä porolla on merkittävä rooli (Mazzullo 2010). Nykyään poroja kasvatetaan pääosin lihan takia. Myös esimerkiksi poromatkailu on tärkeä ja kasvava tulonlähde (Paliskuntain yhdistys 2016). Poronlihaa tuotetaan noin 2–3 miljoonaa kilogrammaa vuodessa (Paliskuntain yhdistys 2016). Suomessa poronhoito on sallittu elinkeino myös muille kuin saamelaisille, kun taas Ruotsissa ja Norjassa vain saamelaiset saavat harjoittaa poronhoitoa (Poronhoitolaki 1990). Poronhoitovuonna 2014–2015 Suomessa oli yhteensä 4384 poronhoitajaa (Paliskuntain yhdistys 2016).

Poronhoito poikkeaa monella tavalla tavanomaisesta kotieläintuotannosta. Poro on puoliksi luonnossa elävä kotieläin ja laiduntaa suurimman osan vuodesta vapaana. Porot elävät laajoilla laidunalueilla, ja syksyisin porot kootaan yhteen poroerotuksiin, joissa ne lajitellaan teurasporoiksi tai siitokseen eloporoiksi. Suurin osa teurasporoista on vasoja, joista vain parhaat jätetään siitoskäyttöön.

Nykyään poronhoitoon kohdistuu muutospaineita (Muuttoranta 2014). Suurpetojen lisääntyminen kasvattaa poroihin kohdistuvaa saalistusta, ja vaikuttaa näin porotalouden kannattavuuteen (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2012). Muu maankäyttö Pohjois-Suomessa hankaloittaa poronhoitoa, sillä poronhoito vaatii laajoja yhtenäisiä alueita porojen laidunnukseen. Muu maankäyttö on lisääntynyt viimeisten vuosikymmenten aikana, esimerkiksi metsähakkuut, rakentaminen ja kaivokset pirstovat porojen laidunalueita (Paliskuntain yhdistys 2016). Porojen lisäruokinta talvisin on lisääntynyt lähes koko poronhoitoalueella laidunten pirstoutumisen ja niiden laadun heikentymisen vuoksi. Lisäruokinta aiheuttaa merkittäviä taloudellisia kustannuksia poronhoidossa (Maijala ja Nieminen 2004). Myös ilmastonmuutos aiheuttaa muutoksia elinkeinoon, joskin kaikkia sen vaikutuksia on vaikeaa arvioida.

2.1.3 Poronhoitoalue ja paliskuntajärjestelmä

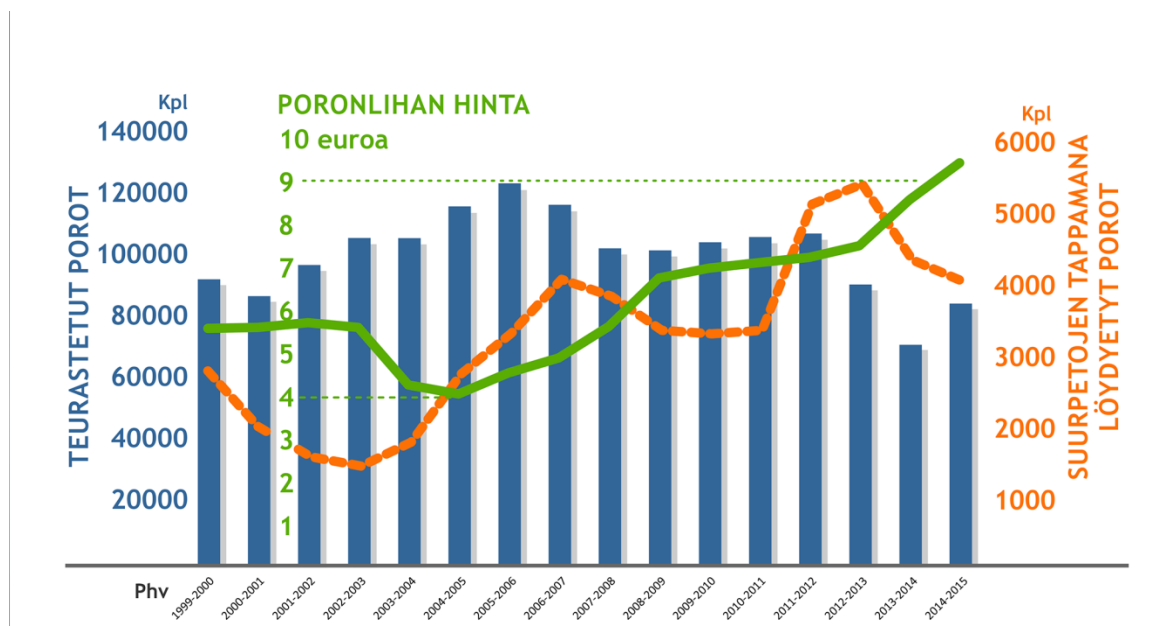
Poronhoitolailla on määritelty poronhoitoalue, joka on 122936 neliökilometriä laaja ja käsittää koko Suomen pinta-alasta noin 36 prosenttia (Poronhoitolaki 1990). Poronhoitoalue alkaa Pohjois-Pohjanmaan ja Kainuun pohjoisosista ja kattaa koko Lapin maakunnan pois lukien Kemin, Keminmaan ja Tornion. Poronhoitoalue on jaettu lainsäädännöllisesti kolmeen osaan: poronhoitoalueeseen, erityisesti poronhoitoa varten tarkoitettuun alueeseen ja saamelaisalueeseen (kuva 1). Saamelaisalueeseen sisältyy myös koltta-alue. Poronhoitoalue on määritetty Poronhoitolaissa (1990), saamelaisalue Saamelaiskäräjäläissa (1995) ja koltta-alue Kolttalaissa (1995). Poronhoidolle on välttämätöntä oikeus porojen vapaaseen laidunnukseen, joka koskee poronhoitoaluetta Suomessa, ja on maan omistussuhteista riippumaton (Paliskuntain yhdistys 2016).



Kuva 1. Suomen poronhoitoalue ja paliskunnat. Kuvassa on merkitty poronhoitoalue ja paliskunnat. Lisäksi kuvaan on merkitty erityisesti poronhoitoon tarkoitettu alue harmaalla pohjalla, saamelaisten kotiseutualueen eteläraja mustalla viivalla ja koltta-alueen raja punaisella viivalla. Kuva on muokattu Anttosen (2014) esityksestä.

Poronhoitoalue on jaettu 54:een paliskuntaan, jotka ovat pinta-alaltaan ja poromääriltään erikokoisia (Paliskuntain yhdistys 2016). Paliskunta vastaa oman alueensa poronhoidosta, ja paliskuntaa johtaa poroisäntä (Poronhoitolaki, 1990). Jokainen poronmistaja kuuluu johonkin paliskuntaan. Paliskuntain yhdistys (Py) on paliskuntien yhteinen asiantuntijaorganisaatio, joka toimii paliskuntien yhdyssiteenä, kehittää ja edistää poronhoitoa ja porotaloutta ja sen tutkimusta (Poronhoitolaki, 1990). Py ylläpitää poromerkkirekisteriä ja hyväksyy uudet poromerkit. Py:n jäseniä ovat kaikki paliskunnat.

Paliskunnille määrätään kymmeneksi vuodeksi kerrallaan suurimmat sallitut eloporomäärät. Koko poronhoitoalueen yhteinen suurin sallittu eloporomäärä vuosina 2010–2020 on 203700 poroa. Suurimmat sallitut eloporomäärät säätelee maa- ja metsätalousministeriö, ja määriä valvoo Lapin aluehallintovirasto (Poronhoitoasetus 450/2010). Ministeriö määrittelee myös yhden poronmistajan suurimman sallitun poromäärän, joka on pohjoisella poronhoitoalueella 500 eloporoa ja eteläisellä alueella 300 eloporoa. (Poronhoitoasetus 450/2010).



Kuva 2. Kuvassa on pylväinä porojen teurastusmäärät vuosittain vuodesta 1999 vuoteen 2015 asti. Kuvassa on myös kuvattu poronlihan hinnan vuotuinen kehitys vihreällä käyrällä, ja suurpetojen tappamana löydetyt suurpedot punaisella käyrällä. (Kuva Paliskuntain yhdistys; kuvan käyttämiseen on saatu tekijän lupa.)

2.1.4 Poronhoitovuosi ja poronhoitotyöt

Poronhoitoalueen eri osat poikkeavat toisistaan maantieteeltään ja luonnonoloiltaan. Poronhoitoalueen monimuotoisuus vaikuttaa eri alueiden poronhoitotapoihin, käytäntöihin ja kulttuuriin. Poronhoitotyöt ja toimintatavat vaihtelevat eri paliskuntien välillä, ja joskus myös paliskuntien sisällä. Suurimmat erot ovat pohjoisen ja eteläisen poronhoitoalueen välillä ja tulevat esiin erityisesti talven poronhoitotyössä (Anttonen 2014).

Suurimman osan vuodesta porot elävät vapaana luonnossa poronomistajan tarkkailun ulkopuolella (Mazzullo, 2010). Vasat syntyvät keväällä, pääasiassa toukokuussa, jolloin poronhoitovuosi alkaa (Filppa, 2005). Vaatimet vasovat vapaana luonnossa tai vasotusaitauksessa. Suurin osa vaatimista vasoo vapaana, ja vaatimilla on melko vakiintuneet vasomisalueet (Norberg ym. 2005). Paliskunnissa joissa vasotus tapahtuu vapaana, porot kootaan yhteen vasamerkintää varten juhannuksen aikoihin, jolloin vasat ovat suunnilleen kuukauden ikäisiä (Norberg ym. 2005).

Norberg ym. (2005) ovat kuvanneet vasotusaitauksissa vasomista. Vasotusaidassa vasottaminen on nykyään harvinaista. Vasotusaitauksessa vasottaminen poikkeaa vapaana luonnossa tapahtuvasta vasotuksesta erityisesti ravinnon ja petojen saalistuksen osalta, koska tarjolla on rehua ja porot ovat suojassa pedoilta. Vasotusaitauksessa vasat saadaan merkittyä helpommin. Toisaalta taas vasotusaitauksia varten tarvitaan suuret ja puhdistetut aitaukset ja työvoimaa hoitamaan tiineitä vaatimia. Tiineet vaatimet erotetaan muista poroista vasotusaitaukseen ennen vasonta-ajan alkua. Vaatimet voidaan pitää vasotusaidassa koko vasonta-ajan tai päästää vapaaksi sitä mukaa, kuin vasat syntyvät ja saavat merkkinsä. Yleensä vasotusaidassa vasat merkitään niiden ollessa noin 2-3 vuorokauden ikäisiä, jolloin vasan ja sen emän välinen sosiaalinen side on muodostunut tarpeeksi vahvaksi.

Jos vaatimet vasovat vapaana, ne yleensä kootaan kesä-heinäkuun aikana kesäaitaan vasojen merkitsemistä varten (Filppa, 2005). Porot kootaan aitaan jalkaisin tai mönkijöillä. Niin kutsutussa leikkoaidassa kaikki merkittömät vasat otetaan ensin kiinni, ja niille laitetaan numerolaput kaulaan (Paliskuntain yhdistys 2016). Kun kaikilla vasoilla on numerolappu, niiden annetaan etsiä emänsä aidassa (Paliskuntain yhdistys 2016). Tämän jälkeen tarkkaillaan mikä vasa seuraa mitäkin vaadinta (Paliskuntain yhdistys

2016). Vasojen numerolaput ja niiden emien korvamerkit tarkistetaan ja kirjataan ylös. Kun vasojen emät ja niiden omistajat ovat selvillä, vasat otetaan uudelleen kiinni ja merkitään leikkaamalla niiden korviin emän omistajan korvamerkki (Paliskuntain yhdistys 2016). Vasamerkinnän jälkeen porot päästetään vapaaksi.

Syksyn poroerotuksissa hyödynnetään rykimäaikaa, porojen kiima-aikaa, jolloin hirvaat kokoavat vaatimista itselleen haaremin eli parttion ja pitävät sen koossa (Muuttoranta ja Mäki-Tanila, 2011). Hirvaiden pitämät tokat kootaan ja ajetaan erotusaitoihin. Teurasporot ja eloporot erotellaan kirnussa, johon ne ajetaan pienissä erissä. Porot otetaan kiinni käsin tai suopungilla ja niiden poromerkki luetaan ja ilmoitetaan lukumiehelle, jotka yhdessä kirjurien kanssa merkitsevät siitosporot omistajittain poroluetteloon (Paliskuntain yhdistys 2016). Eloon jääville poroille tehdään karvaan niin sanottu lukumerkki, jotta nähdään sen käyneen erotuksessa. Eloporoille voidaan antaa loislääke eläinlääkärin toimesta. Tämän jälkeen eloon jätetyt siitosporot päästetään vapaaksi. Teurasporot laitetaan teuraskonttoreihin eli karsinoidiin. Myös teurasporot luetteloidaan ja niille laitetaan korvaan teuraspiltoa, josta selviää teurastuspaikka ja poronomistaja. Teurasporot kuljetetaan erotuksen jälkeen poroteurastamoon. Kaikki erotuksessa käyneet porot lasketaan ja lukumäärät kirjataan ylös. Erotusten perusteella laaditaan poroluettelo, joka sisältää listauksen paliskunnan poronomistajienomistamista poroista (Poronhoitolaki, 1990). Lisäksi kesällä merkitsemättömät vasat merkitään.

Norberg ym. (2005) ovat kuvanneet porojen talviaikaista hoitoa, talvisin poronhoito voi vaihdella porojen paimentamisesta talvilaitumilla (ilman merkittävää lisäruokintaa) eriasteisen maastoruokinnan kautta tarharuokintaan. Porojen talviruokinnalla pyritään ehkäisemään porojen kunnan liiallinen heikkeneminen. Paimentamista ja laidunnusta ilman merkittävää lisäruokintaa harjoitetaan pohjoisimmilla poronhoitoalueilla, kuten esimerkiksi Käsivarren ja Lapin paliskunnissa. Poroja paimennetaan talvilaitumilla esimerkiksi moottorikelkkojen ja koirien avulla, ja niille voidaan tarjota lisäravintoa paimennusruokintana. Maastoruokinnassa porot saavat yleensä suurimman osan ravinnosta talvilaitumilta, lisäruokintaa tehdään, jotta porot pysyvät halutulla alueella. Porot voidaan myös pitää poroidassa, jossa niitä ruokitaan läpi talven. Eteläisellä poronhoitoalueella ruokitaan enemmän kuin pohjoisessa. Suurin osa poroista on jonkin asteisessa lisäruokinnassa talvisin.

Talviruokinnalla on vaikutusta syntyvien vasojen selviämiseen, sillä talviruokitut emät pystyvät huolehtimaan vasoista paremmin kuin aliravitut emät (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2013). Talviruokinnassa olevat porot ovat paremmin omistajansa kontrollissa ja poronomistaja voi tarkkailla ja oppia tuntemaan porot paremmin. Tämä voi parantaa porojen valinnan tulosta poroerotuksissa (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2013).

2.2 Porojen jalostus

2.2.1 Valintaohjelma

Porojen jalostusvalinnalla pyritään parantamaan porojen perinnöllistä tasoa ja sitä kautta myös tuotannon taloudellisuutta. Jalostettavat ominaisuudet ja jalostusvalinnan perusteet ovat poronomistajien itsenäisesti päätettävissä, sillä poronhoidossa ei ole käytössä yhteistä organisoitua valintaohjelmaa.

Poronhoidossa jalostukseen jätettävät vasat valitaan yleensä niiden fenotyypin perusteella, toisin kuin perinteisessä kotieläintuotannossa, jossa eläinten perinnöllinen taso saadaan selville sukulaisista tehdyn tiedonkeruun ansiosta. Vasan oman fenotyypin lisäksi sen emän ominaisuudet otetaan huomioon siitosvasojen valinnassa (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011), ja se tehostaa jalostuseläinten valintaa (Rönnegård ja Danell 2001). Suomalaisen haastattelututkimuksen (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011) mukaan erotuksissa jalostukseen pyritään saamaan vasat, jotka ovat terveitä, painavia, lihaksikkaita ja joilla on hyvä karvapeite. Nämä ominaisuudet liittyvät lihantuotanto-, emo- ja elinkykyominaisuuksiin

Porojen valintakriteerit ovat selkeitä ja samansuuntaisia eri paliskuntien ja poronomistajien välillä (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011).

Jalostukseen käytettävien porojen valinnassa on monia haasteita, kuten sukulaistietojen, yksilöiden merkitsemisen ja mittausten puuttuminen. Porot elävät vapaana myös rykimäaikana, joten siitokseen valittujen eläinten jälkeläistuotanto ei ole poronomistajan kontrollissa (Rönnegård ja Danell 2001). Vasojen emät pystytään tunnistamaan, mutta isistä ei yleensä ole tietoa. Yksilöiden tunnistaminen voi olla puutteellista, sillä poroilla ei ole yleensä yksilöllisiä korvamerkkejä tai pilttoja. Kuitenkin nykyään yli puolet

suomalaisista poroisännistä merkitsee siitosporonsa yksilöllisesti ja pitävät niistä kirjanpitoa, esimerkiksi moni heistä sanoo muistavansa vaadinten vasomiset ja vasojen laadun (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011). Luonnonvalinta, petojen saalistus, ulkotyö ja kiire erotuksissa ovat haasteita, joihin poronomistajat eivät itse voi juuri vaikuttaa.

2.2.2 Valittavat ominaisuudet

Porotalouden päätuote on poronliha, jonka määrä riippuu vaadinten lisääntymisestä, vasojenelinvoimasta ja kasvusta. Sen takia jalostuksessa valittavat ominaisuudet liittyvät elinvoima- ja kasvuominaisuuksiin (Muuttoranta 2014). Porojen valinnassa elinvoimaominaisuudet korostuvat, sillä porojen tulee selvitä haastavissa luonnonoloissa.

Kyselytutkimuksen mukaan karvanlaatu, aikainen sarvien kelominen ja sarvien haaroittuneisuus ovat myös valittavia ominaisuuksia, koska ne kuvaavat vasan hyvää kuntoa (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011). Karvanlaatu on hyvä valintakriteeri poroilla, sillä karvanlaatu ja vasan kunto korreloivat positiivisesti keskenään (Varo 1972).

Jalostusvalinnassa tärkeä valintakriteeri on vasan emä, sillä poromiehet haluavat jättää vasa ja hyville emille (Danell 1999). Emän laatua kuvaavia ominaisuuksia ovat esimerkiksi emän aiemmat jälkeläiset ja hoitokyky, joka vaikuttaa vasan kasvuun ja selviytymiseen (Danell 1999, Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011). Ruhonlaatuominaisuuksista tuloksia on vain osittain ja silloinkin vain ruhopaino, muita laatuominaisuuksia ei mitata.

2.2.3 Arvostelu ja arvosteluvarmuus

Porojen jalostusarvostelulla pyritään vertaamaan yksilöitä valittavien ominaisuuksien suhteen. Käytännössä arvostelu ei perustu mihinkään mitattavaan tai pisteytettävään ominaisuuteen vaan vasojen ja niiden emien kokemukseräiseen ja silmämääräiseen arviointiin (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011). Poronomistajat tekevät valintapäätökset helposti havaittavista ominaisuuksista, kuten ulkonäöstä, missä apuna ei ole yhtenäistä arvostelumenetelmää eikä sukulaisuustietoja (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011). Ympäristötekijöiden vaikutus on valinnassa oletettua vähempää, koska erotuksissa voidaan vertailla saman kevään ja samoilla alueilla kasvaneita, lähes saman ikäisiä vasa ja keskenään.

Arvosteluvarmuus kuvaa eläimen jalostusarvon ennusteen käyttökelpoisuutta, ja ilmaistaan todellisen jalostusarvon ja jalostusarvon ennusteen indeksin välisenä korrelaationa. Arvosteluvarmuus voi saada arvoja nolasta ykköseen, ja siihen vaikuttaa ominaisuuden periytymisaste, eläimen omien tuloksien lukumäärä, jälkeläisten ja muiden sukulaisten tietojen määrä. Poroilla nykyisen fenotyypin perustuvan valinnan arvosteluvarmuus on ominaisuuden periytymisasteen neliöjuuri eli $\sqrt{h^2}$. Poroilla luonnostaan olevan vertaisryhmän sisäinen eli saman kevään ja saman alueen vasojen välinen vertailu parantaa arvosteluvarmuutta. Valintaa voidaan edelleen tehostaa, jos vasat punnittaisiin erotuksessa, porot merkittäisiin yksilöllisesti ja porojen sukulaistiedot olisivat käytössä.

2.2.4 Sukupolvien välinen aika

Suurin osa vaatimista vasoo ensimmäisen kerran 2-4 vuoden iässä (Rönnegård ym. 2001). Holand (2006) toteaa kirjallisuuskatsauksessaan, että vaadinten toivotaan tiinehtyvän ensimmäisen kerran 1,5 vuoden iässä ja vasovan sen jälkeen joka vuosi. Porot voivat tulla sukukypsiksi jo ensimmäisenä syksynään, mutta tämä on harvinaista. Noin puolet vaatimista tulee tiineeksi 1,5 vuoden iässä. Tätä vanhemmat vaatimet tiinehtyvät käytännöllisesti katsoen kaikki (90–95 %) joka syksy (Laaksonen 2016).

Arviot porojen sukupolvien välisestä ajasta vaihtelevat hieman eri lähteiden mukaan (Rönnegård ja Danell 2003, Rönnegård ym. 2003). Vaatimilla laskettu sukupolvien väliseksi ajaksi on saatu Ruotsissa 6,4 vuotta yhdessä tutkimuksessa (Rönnegård ja Danell 2003). Toisessa tutkimuksessa isossa poropopulaatiossa hirvaille laskettu sukupolvien välisen ajan keskiarvo on 2,16 vuotta ja vaatimille 5,88 vuotta, jolloin hirvaiden ja vaatimien yhteinen keskiarvo sukupolvien väliseksi ajaksi on 4,2 vuotta (Rönnegård ym. 2003). Vaatimilla sukupolvien välinen aika on pitkä verrattuna muihin kotieläimiin, ja voi sen takia hidastaa geneettistä edistymistä (Rönnegård ja Danell 2003).

2.2.5 Valinnan intensiteetti

Poronhoidossa siitosporojen valinta on tiukkaa, koska suurin osa vassoista teurastetaan, kun porojen sallittu lukumäärä on tarkoin säädeltyä (Poronhoitolaki 1990). Muuttoranta ja Mäki-Tanila (2012) ovat koonneet tilastoa porojen karsinnasta ja valinnasta Suomessa.

Siitokseen jätetään 19–40 % kaikista vasoista eri paliskunnissa. Urosvasojen valinta on paljon tiukempaa, sillä hirvaita tarvitaan jalostuskäyttöön vähemmän kuin naaraita. Perinnöllisen edistymisen näkökulmasta hirvaiden valinnalla on tämän takia suurempi merkitys kuin vaadinten, kun hirvaat saavat enemmän jälkeläisiä ja vaikuttavat näin enemmän tuleviin sukupolviin. Kaikkiaan hirvaiden osuus porokarjoissa on 6,6–8,2 %. Vaatimet teurastetaan yleensä noin 10–12 vuoden iässä, ja hirvaat 4–7 vuoden iässä. Poroihin kohdistuva petojen saalistus vaikuttaa valintaintensiteettiin. Petojen vähentäessä vasojen lukumäärää valinnan mahdollisuudet vähenevät ja säilyneistä vasoista iso osa siitokseen. Etenkin poronhoitoalueen kaakkoisosassa, missä saalistuspaine on korkea, valinta on melko tehotonta.

Porokarjan tuotto on laskennallisesti optimaalista, kun noin 33 % naarasvasoista ja 6 % urosvasoista jätetään eloon erotuksen jälkeen (Tahvonen ym. 2014). Porotalouden tuottavuuden kannalta olisi ihanteellista, jos vaatimet teurastettaisiin 9,5 vuoden iässä ja hirvaat noin 5,5 vuoden iässä, kun niiden lisääntymiskyky alkaa heiketä ja hirvaita tulisi olla protokassa pienin mahdollinen määrä, jolla kuitenkin vuosittainen vasontatulos olisi mahdollisimman korkea (Kumpula ym. 2015). Hirvaat ovat tuottavimmillaan 3–4 vuoden iästä eteenpäin, mutta suuri määrä nuoria hirvaita laskee token tuottavuutta (Danell 1999).

2.3 Teurastus ja ruholuokitus

2.3.1 Teurastusta koskevat säädökset

Ennen EU-jäsenyyttä porot teurastettiin yleensä erotusaitojen yhteydessä olevissa kentäteurastamoissa. EU-asetusten mukaan muuhun kuin omaan käyttöön tai suoramyynntiin tarkoitettu poronliha pitää teurastaa EU-säädökset täyttävissä poroteurastamoissa (Paliskuntain yhdistys 2016). Suomessa on yhteensä 19 poroteurastamoita, joista 13 on paliskuntien omistuksessa ja kuusi muiden omistamia teurastamoita (Paliskuntain yhdistys 2016). Euroopan komission päätöksen (Euroopan unionin virallinen lehti, EUVL C 19/22) (4.5.2006) mukaan tuoretta poronlihaa saa myydä suoraan kuluttajalle teurastuspaikalta tai kotitalalta. Päätöksessä mainitaan että suoramyynnin osuus poronlihan kokonaismyynnistä on noin 4-5 prosenttia

2.3.2 Teurastus

EUVL:ssä (C 19/22) on kuvattu teuraaksi menevien porojen merkintää. Poroerotuksissa teuraaksi meneville poroille laitetaan korvaan teurasmerkki eli teuraspilttä, jossa on teurasporolle annettu numero. Teuraspiltan avulla voidaan tarvittaessa selvittää poroerotuspaikka ja poronmistajan tiedot. Teuraspiltan numero kulkee ruhon mukana lihan paloitteluun asti, jonka jälkeen leikatut lihat numeroidaan leikkaus- ja jalostuseränumerolla. Lihanleikkaamoilla ja lihavalmistelaitoksilla täytyy olla kirjanpito laitokseen tulevista ruhoista ja laitokselta lähetetyistä lihoista. Porojen kasvatus-, teurastus- ja lihanjalostusprosessin valvontaa ohjaa Elintarviketurvallisuusvirasto Evira.

Poroteurastamoon tuotaville poroille elävänä tarkastuksen tekee tarkastuseläinlääkäri (Lihantarkastusasetus 7, 2014). Tarkastus voidaan tehdä erotuspaikalla tai teurastamolla (Evira 2015).

Seuraavassa on Laaksosen (2016) kuvaama teurastusprosessi porojen teurastamolle saapumisesta ruhojen jäädyttämiseen asti:

Teurastamolle kuljetetut vasat, vaatimet ja hirvaat erotetaan omiin aitauksiinsa tappeluiden välttämiseksi. Teurastamon tarhoissa tulee olla puhdasta juomavettä tarjolla ja porot voidaan ruokkia tarvittaessa pitkän kuljetusmatkan jälkeen. Teurastettavat porot tarvitsevat riittävästi lepoa kuljetuksen jälkeen, jotta lihasten glykogeenivarastot tasaantuvat porojen kokeman kuljetusstressin jälkeen. Teurastusprosessi alkaa poron tainnutuksesta. Yleensä porot tainnutetaan nautojen tapaan pulppipistoolilla. Pisto ja verenlasku aloitetaan 60 sekunnin kuluessa tainnuttamisesta. Verenlasku suoritetaan katkaisemalla toinen tai molemmat kaulavaltimot. Ennen kuin teurastusta jatketaan, varmistetaan että poro on kuollut ja kaikki veri on valunut pois. Teurastuksessa ensimmäiseksi tehdään kielen ja pään irrottaminen. Nylkeminen aloitetaan vatsapuolelta ruhon keskiviivaa pitkin. Raajat nyljetään ja katkaistaan. Taljan vedossa talja irrotetaan ruhosta ja korvasta irrotetaan teuraspilttä ruhon mukaan. Tämän jälkeen poistetaan ruuansulatuskanava ja yhtenä nippuna henkitorvi, munuaiset ja perna. Teurastettu ruho ja elimet jäädytetään. Teurastusprosessin aikana ruhoa ja sen laatua tarkkaillaan silmämääräisesti. Ruhojen puhtauteen ja vertymien määrään kiinnitetään erityistä

huomiota. Ruhoista otetaan mikrobiologista tutkimusta varten näytteitä esimerkiksi hygieenisen laadun ja lääkeainejäämien varmistamiseksi.

2.3.3 Ruhonlaatuominaisuudet

Ruhon ominaisuuksista poroilla on tärkein teuraspaino, koska se on ainoa mitattava ominaisuus. Kun poron elopainosta vähennetään ruuansulatuskanavan, sisäelimiä, veren, nahan, pään ja jalkojen paino, saadaan ruhopaino eli teuraspaino. Teurasprosentti kuvaa teuraspainon osuutta elopainosta. Porojen elopainolla ja teurasprosentilla on positiivinen korrelaatio (Pettersson ja Danell 1993). Ruokinnalla voidaan vaikuttaa porojen teuraspainoon, teurasprosenttiin, ja ruhon valkuais- ja rasvapitoisuuteen (Maijala ja Nieminen 2004). Teurasprosenttiin, rasvaisuuteen ja lihakkuuteen ei juuri kiinnitetä huomiota eikä niitä mitata poroteurastamoilla Suomessa. Ruhon rasvaisuus ja lihakkuus ovat yleensä naudoilla, lampailla ja sioilla, ja Ruotsissa myös poroilla ominaisuuksia, joita mitataan EUROP-luokituksella (Jordbruksverket 2016).

EUROP-luokituksen tarkoituksena on erottaa erilaiset teurasruhot toisistaan. EUROP-luokitus on EU-alueen yhteinen ja lakisääteinen luokitusasteikko, ja sen avulla määritellään ruhon käyttöarvo ja silmämääräisesti punaisen lihan ja rasvan osuus ruhon kokonaispainosta (Maaseutuvirasto 2017). Ruhon lihakkuus voidaan jakaa viiteen perusluokkaan E, U, R, O ja P ja näissä perusluokissa lisäksi +- ja -luokkiin (Atria 2017). Ruholuokituksen avulla tuottaja voi arvioida eläinten kasvatuksen onnistumista ja myös tuotannon taloudellisuutta.

Ruotsissa porojen EUROP-ruholuokitus on tehty onnistuneesti ja se vaikuttaa ruhojen hinnoitteluun. Ruholuokitus noudattaa EU-säännöksiä, Ruotsin lakia ja Maatalouden säädöksiä. Jordbruksverket valvoo ruhonluokitusta, jonka tavoitteena on arvostella ruhot samoilla periaatteilla koko maassa ja soveltaa sääntöjä oikein. Ruhonluokituksen tarkoituksena on arvioida ruhon kokonaiskäytettävyyttä. Ruholuokitus on osa tiedonkeruuta ja sitä hyödynnetään jalostuksessa (Olofsson 2011).

Suomessa poronruhoille ei teurastamoissa ole käytössä ruholuokituksen perustuvaa hinnoittelua. Osa poroteurastamoista ei maksa alle 14 kilogramman painoisista vasoista ollenkaan (Muuttoranta & Mäki-Tanila 2011). Aikaisemmin Suomessa joillain teurastamoilla oli käytössä niin kutsuttu rasvasakko rasvaisille poronruhoille

(Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011). Joidenkin poronomistajien mielestä taas perinteisesti parhailla teurasporoilla on nahan alla paksu rasvakerros, mistä syystä rasvasakosta ei pidetty ja negatiivinen mielikuva aikaisemmasta rasvasakosta voi aiheuttaa poronomistajien keskuudessa vastustusta esimerkiksi EUROP-luokitusta kohtaan (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2010).

2.3.4 Lihanlaatuominaisuudet

Lihan laatua kuvataan lihan mureuden, pH:n, syöntilaadun, värin ja vedensidontakyvyn avulla. Poronliha on erittäin mureaa ja sen syöntilaatu on hyvä, joten näitä ei tarvitse jalostuksellisin keinoin pyrkiä parantamaan (Wiklund 1996).

Poronliha on hyvin vähärasvaista ja rasvakudoksessa on runsaasti tyydyttämättömiä kaksoissidoksia sisältäviä rasvahappoja, eniten öljyhappoa, steariinihappoa ja palmitiinihappoa (Soppela ja Nieminen 1989). Poronliha muistuttaa rasvahappokoostumukseltaan kalaa (Paliskuntain yhdistys 2016). Poronlihan rasvahappokoostumus voi muuttua, jos poroja ruokitaan pitkään teollisella poronrehulla, mutta sillä ei ole vaikutusta lihan aistinvaraisiin laatuominaisuuksiin, kuten ulkonäköön, rakenteeseen ja makuun (Maijala ja Nieminen 2004).

Lihan laatua heikentää arvokkaiden ruhonosien tervalihaisuus. DFD-lihaksi (Dark, Firm, Dry) eli tervalihaksi kutsutaan lihaa, jonka pH on yli 6,0 vuorokauden kuluttua teurastuksesta, kun normaalisti lihan pH on noin 5,5 vuorokauden päästä teurastuksesta (Meristö ym. 2004). DFD-liha on tummempaa ja kuivempaa, ja sen säilyvyys on huonompi kuin normaalin lihan (Meristö ym. 2004). DFD-lihaa voi esiintyä poroilla, jotka ovat altistuneet stressille ennen teurastusta (Malmfors ja Wiklund 1996). Stressaantuneilla poroilla lihasten glykogeenivarastot on käytetty loppuun. Teurastuksen jälkeinen maitohapon muodostuminen estyy (pH pysyy korkeana), kun käytettävissä ei ole lähtöainetta glykogeenia (Meristö ym. 2004).

Lihanlaatuominaisuuksiin vaikuttavat sekä ympäristötekijät että geneettiset tekijät. Eniten poronlihan laatuun vaikuttaa porojen käsittely, kuljetus ja porojen keskinäinen kahinointi ennen teurastusta ja näihin liittyvä stressi alentaa laatua (Malmfors ja Wiklund 1996). Lihanlaatua on vaikeaa ottaa huomioon siitosvalinnassa, kun ominaisuuksia voi

mitata vain teurastetuilta eläimiltä eikä tiedetä miten eloon jätetyt ja teurastetut ovat sukua keskenään.

2.3.5 Ruhonlaadun yhteys muihin ominaisuuksiin

Petterson ja Danell (1993) huomasivat, että vasojen painon nousuun vaikuttivat esimerkiksi vasan sukupuoli, erotusaitauksessa vietettyjen päivien lukumäärä ja vuosi. Urosvasat olivat painavampia kuin naarasvasat. Kasvukäyrien mukaan kasvu oli nopeinta heinä- ja syyskuun aikana.

Myös Wiklund ym. (2008) ovat tutkineet porojen ruhon laatua. Kastratio ei vaikuttanut lihan aistinvaraisiin ominaisuuksiin, mutta lihan rasvapitoisuus oli korkeampi härillä. Elopainon ja teurasprosentin todettiin olevan korkeimmillaan 3-vuotiailla hirvailla ja härillä.

2.3.6 Ruhonlaatuominaisuuksien perinnöllisyys

Ruhonlaatuominaisuuksia ja niiden periytymisastetta on tutkittu paljon tuotantoeläimillä. Utreran ja Van Vleckin (2004) kirjallisuuskatsauksessa ruhopainon periytymisaste oli naudoilla 0,35–0,42 välillä, ja teurasprosentin periytymisasteen keskiarvo noin 0,28. Pabiou ym. (2011) tutkivat monipuolisesti samoja asioita ja kastroidujen teurassonnien teuraspainon periytymisaste oli 0,48 ja hiehojen 0,58. Ruhon rasvaisuuden periytymisaste oli kastroiduilla teurassonneilla arvion mukaan 0,27 ja hiehoilla vastaavasti 0,46. Ruhon rasvaisuus oli lihakkuuden kanssa heikosti korreloiva ominaisuus, kastroiduilla teurassonneilla ominaisuuksien välinen fenotyypinen korrelaatio oli 0,03 ja geneettinen korrelaatio -0,05. Hiehoilla ominaisuuksien fenotyypinen korrelaatio oli -0,01 ja geneettinen korrelaatio 0,39. Ruotsalaistutkimuksessa (Stålhammar ym. 1997) nautojen lihakkuuden periytymisasteeksi saatiin 0,19–0,45.

Safari ym. (2005) mainitsivat kirjallisuuskatsauksessaan lampaiden kasvunopeuden periytymisasteen vaihdelleen tutkimuslähteiden mukaan välillä 0,15–0,41. Teurasprosentin periytymisaste oli katsauksen mukaan noin 0,42. Ruho-ominaisuuksilla oli kohtalaiset periytymisasteet, esimerkiksi ruhon rakenteen ja muodon periytymisaste oli 0,29 ja rasvaisuuden 0,35. Geneettinen korrelaatio ruhonrakenteen ja teurastuoton välillä oli 0,45. Lampaalla lihan pH:n periytymisaste oli vain 0,18 ja värin 0,16.

Ruhonlaatuominaisuuksien ja lisääntymisominaisuuksien välillä ei todettu olevan geneettistä korrelaatiota.

Muuttorannan ym. (2014) mukaan elopainon (suorien ja maternellivaikutusten yhdessä muodostama) periytymisaste porolla oli 0,29. Tulokset saatiin Paliskuntain yhdistyksen ylläpitämältä Kutuharjun koetarhalta, jossa muista tutkimusaineistoista poiketen tiedetään myös vasojen isät ja voidaan näin tutkia myös emien hoitokyvyn perinnöllistä vaihtelua. Vasan keskimääräinen päiväkasvun periytymisaste oli 0,24 ja emävaikutuksen periytymisaste 0,18 (Muuttoranta ym. 2014).

3 Tutkimuksen tavoitteet

Tutkimuksen tavoitteena on analysoida

- miten poroista kerättäviä nykyisiä olemassa olevia tietoja voidaan käyttää hyväksi siitoseläinten jalostusvalinnassa
- mitä hyötyä on sukulaistiedon käyttämisestä jalostusvalinnassa poroille tyypillisessä perherakenteessa
- miten uusia taloudellisia ominaisuuksia voidaan valita käyttämällä kerättyjä tietoja toisista ominaisuuksista
- millaisia kustannuksia eläintietojen hankinnasta seuraa.

4 Menetelmät

Perinnöllisen edistymisen avulla mitataan jalostuksen tehokkuutta, eli miten paljon jalostamalla saadaan aikaan perinnöllistä edistymistä populaatiossa. Perinnöllinen edistyminen (ΔG) yhdelle sukupolvelle voidaan laskea kaavalla

$$\Delta G = i r_{a\hat{a}} \sigma_a,$$

jossa i tarkoittaa valintaintensiteettiä, $r_{a\hat{a}}$ jalostusarvon (a) ennusteen (\hat{a}) arvosteluvarmuutta ja σ_a additiivista geneettistä hajontaa.

Arvosteluvarmuudella voidaan arvioida arvostelun luotettavuutta, eli miten varmasti eläinten geneettiset erot tunnetaan ja millä luotettavuudella parhaat eläimet valitaan jalostuskäyttöön.

Tarkoituksena oli arvioida (determinististä simulaatiota käyttäen) analyttisesti, miten arvosteluvarmuudet muuttuvat, kun ominaisuuden ja ominaisuuksien periytymisasteet muuttuvat ja informaation määrä ja lähteet vaihtelevat (Falconer ja Mackay 1996).

Poroja ei yleensä ole merkitty yksilöllisesti, niillä ei ole sukulaistietoja, joihin jalostusvalinta voisi perustua, vaan siitoseläinten valinta pohjautuu tavallisesti yksilön fenotyyppiin (Muuttoranta ja Mäki-Tanila 2011).

Kaikki tapaukset arvioitiin R-ohjelmalla, versiolla 3.2.4 Revised (2016-03-16 r70336).

4.1 Yhden ominaisuuden tapaus

Vertailun lähtökohtana on edellä ollut fenotyyppinen valinta ja tässä yksinkertaisimmassa tapauksessa arvosteluvarmuus lasketaan yksilön omista tiedoista, jolloin arvosteluvarmuus on $\sqrt{h^2}$.

4.1.1 Emän puolisisariin perustuva sukulaisuusindeksi

Koska vasa seuraa emäänsä pitkään, poroilla tunnetaan emä ja valinnassa pitää ottaa huomioon myös emien ominaisuudet. Isiä ei tunneta. Tällä perusteella yksilön jalostusarvon arvostelun tiedonlähteinä ovat yksilön oma fenotyyppi ja emänpuoleisten puolisisarjälkeläisten fenotyyppien keskiarvo. Tarkastelussa vaihdellaan emän jälkeläisten lukumäärää, n (2 ja 5) ja ominaisuuden periytymisastetta, h^2 (0.05, 0.2, 0.5, 0.8).

Menetelmän esittelemiseksi tarkastellaan tilannetta, kun yksilön jalostusarvo lasketaan sen oman fenotyypin (p) ja puolisisarten keskiarvon (\overline{HS}) perusteella, joista voidaan muodostaa yksilön jalostusarvon ennuste tai sukulaisuusindeksi painottamalla tiedonlähteitä kertoimilla b_1 ja b_2 (Falconer ja Mackay 1996)

$$\hat{a} = b_1 p + b_2 \overline{HS}$$

Tästä saadaan yhtälöryhmä tarkastelemalla ennustettavan jalostusarvon kovarianssia $p:n$ ja \overline{HS} :n kanssa

$$\begin{aligned} b_1 \text{cov}(p, p) + b_2 \text{cov}(p, \overline{HS}) &= \text{cov}(p, a) \\ b_1 \text{cov}(\overline{HS}, p) + b_2 \text{cov}(\overline{HS}, \overline{HS}) &= \text{cov}(\overline{HS}, a) \end{aligned}$$

missä

$$\text{cov}(p, p) = \sigma_p^2$$

$$\text{cov}(p, a) = \sigma_a^2$$

$$\text{cov}(\overline{HS}, p) = \text{cov}(\overline{HS}, \overline{HS}) = V(\overline{HS}) = \frac{1}{4} \sigma_a^2 + \frac{\frac{3}{4} \sigma_a^2 + \sigma_e^2}{n}$$

ja

$$\text{cov}(\overline{HS}, a) = \frac{1}{4} \sigma_e^2 + \frac{\frac{3}{4} \sigma_a^2}{n}$$

ja näissä σ_e^2 tarkoittaa ympäristövaikutusten varianssia ja n emän puolisisarjälkeläisten lukumäärää. Tässä oletetaan, että puolisisarjälkeläisten vaihtelussa ei ole yhteisestä emästä johtuvaa pysyvien ympäristövaikutusten varianssia. Kovarianssien johtamisessa (ja myöhemmissä vastaavissa analyyseissä) oletetaan, että yksilö kuuluu puolisisarperheeseen.

Yhtälöryhmä voidaan kirjoittaa matriisi-vektorimuodossa (Lynch ja Walsh 1998)

$$\mathbf{P} \mathbf{b} = \mathbf{g}$$

missä \mathbf{P} on symmetrinen fenotyyppiarvojen (ko)variassimatriisi

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \sigma_p^2 & \text{cov}(\text{yksilö}, \overline{HS}) \\ \text{cov}(\text{yksilö}, \overline{HS}) & V(\overline{HS}) \end{pmatrix}$$

Edelleen, \mathbf{g} -vektori on genotyyppiarvojen (ko)variassi pystyvektori ja sisältää yksilön geneettisen arvon kovarianssin itsensä ja tässä tapauksessa sen emänpuoleisten puolisisarten genotyyppiarvojen keskiarvon kanssa.

$$\mathbf{g}' = \left(\sigma_a^2, \frac{1}{4} \sigma_a^2 + \frac{\frac{3}{4} \sigma_a^2}{n} \right)$$

Yksilölle laskettavassa sukulaisuusindeksissä yksilön ja sen puolisisarten keskiarvon painot (\mathbf{b}) ratkaistaan seuraavasti

$$\mathbf{b} = \mathbf{P}^{-1} \mathbf{g} \quad (1)$$

Yksilön jalostusarvonennusteen (\hat{a} tai EBV, Estimated Breeding Value) varianssi on

$$V(\hat{a}) = \mathbf{g}' \mathbf{P}^{-1} \mathbf{g} \quad (2)$$

ja jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuus

$$r_{a\hat{a}} = \frac{V(\hat{a})}{\sqrt{V(\hat{a})} \sigma_a} = \frac{\sqrt{V(\hat{a})}}{\sigma_a} \quad (3)$$

4.1.2 Emän puolisisariin perustuva BLUP

Tämä tapaus voidaan edelleen kehittää BLUP:ksi (Best Linear Unbiased Prediction), jossa hyödynnetään ilman tavanomaista ympäristötekijöiden vaikutusten samanaikaista arviointia kaikkien aiempien polvien ja nykyisen polven sukulaisten tietoja (Wray ja Hill 1989). Niin kuin edellä, tässä vaihdellaan puolisisarten lukumäärää, n ja ominaisuuden periytymisastetta h^2 . Jalostusarvon laskemisessa lähteenä käytetään yksilön oman fenotyypin ja puolisisarten fenotyyppien keskiarvon lisäksi emän jalostusarvon ennustetta (\hat{a}_d). Sukulaisuusindeksi on silloin muotoa

$$\hat{a} = b_1 p + b_2 \overline{HS} + b_3 \hat{a}_d$$

\mathbf{P} -matriisi muodostetaan samaan tapaan kuin edellisessä ollut fenotyyppinen kovarianssimatriisi (merkitään \mathbf{P}_1), joka on uuden matriisin osana.

$$\mathbf{P}_2 = \begin{pmatrix} \mathbf{P}_1 & \text{cov}(p, \hat{a}_d) \\ \text{cov}(p, \hat{a}_d) & \text{cov}(\overline{HS}, \hat{a}_d) \\ \text{cov}(\overline{HS}, \hat{a}_d) & V(\hat{a}_d) \end{pmatrix}$$

Matriisin $\text{cov}(p, \hat{a}_d)$ lasketaan

$$\text{cov}(p, \hat{a}_d) = V(\hat{a}_d)/2 = r_{aa}^2 \sigma_a^2/2$$

jossa r_{aa}^2 on jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuuden neliö.

BLUP:n vaikutusta ja arvosteluvarmuutta päästään arvioimaan laittamalla emän jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuudeksi sukulaisindeksillääsaadun yksilön jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuus (Wray ja Hill 1989). Tämän seurauksena yksilön jalostusarvon arvosteluvarmuus nousee ja toistamalla sama sijoitus peräkkäin eli iteroimalla 5-10 kertaa, yksilön arvosteluvarmuus hakeutuu tasolleen. Näin saadaan approksimaatio BLUP:lle käytettävissä oleviensuskupolvien sukulaistiedoilla.

Tarkalleen ottaen sukulaisuusindeksi muuttuu BLP:ksi (Best Linear Prediction) eikä BLUP:ksi koska kiinteiden tekijöiden vaikutusta ei tässä arvioida (Henderson 1984) ja tekstissä käytetään perinteistä BLUP-nimitystä.

Vastaavasti \mathbf{g} -vektori muodostetaan yksilön jalostusarvon kovarianssista itsensä, puolisisarten keskiarvon, emän jalostusarvon ennusteen ja puolisisaremiin jalostusarvoennusteiden keskiarvojen kanssa, joista kaksi viimeistä ovat samoja kuin yksilön fenotyyppille.

$$\mathbf{g} = \left(\sigma_a^2, \frac{1}{4}\sigma_a^2 + \frac{\frac{3}{4}\sigma_a^2}{n}, \frac{1}{2}r_{aa}^2\sigma_a^2 \right)$$

Uuden menetelmän mukainen arvosteluvarmuus saadaan aiempien lausekkeiden (2) ja (3) tapaan.

4.1.3 Sukulaisuusindeksi kun isät tunnetaan

Kun myös vasojen isät tunnetaan (esimerkiksi DNA-merkkien avulla), arvosteluvarmuuksien laskemiseen voidaan käyttää täyssisar- ja isänpuoleisten puolisisarperheiden keskiarvoja. Yksilön jalostusarvon ennusteen lähteinä käytetään yksilön omaa fenotyyppiä, täyssisarten ja puolisisarten keskiarvoja. Sukulaisuusindeksi on silloin muotoa

$$\hat{a} = b_{1p} + b_2 \overline{FS} + b_3 \overline{HS}$$

Nyt vaihdellaan emän jälkeläismäärää, n (2 ja 5), emien määrää yhtä isää kohti eli puolisisarperheiden lukumäärää, m (5, 10, 20, 50) ja periytymisastetta (0.05, 0.2, 0.5, 0.8).

Fenotyyppinen kovarianssimatriisi \mathbf{P}_3 muodostetaan siten, että diagonaalille tulee yksilön fenotyypin, täyssisararten fenotyyppien keskiarvon (\overline{FS}) ja puolisisararten fenotyyppien keskiarvon (\overline{HS}) varianssit. Näiden väliset kovarianssit muodostavat diagonaalin ulkopuoliset elementit.

$$\mathbf{P}_3 = \begin{pmatrix} \sigma_p^2 & \text{cov}(p, \overline{FS}) & \text{cov}(p, \overline{HS}) \\ & V(\overline{FS}) & \text{cov}(\overline{FS}, \overline{HS}) \\ \text{symmetrinen} & & V(\overline{HS}) \end{pmatrix}$$

Matriisissa σ_p^2 on fenotyyppinen varianssi, kuten aiemminkin. Täyssisararten keskiarvon varianssi $V(\overline{FS})$ on sama kuin yksilön ja täyssisararten keskiarvon välinen kovarianssi eli

$$V(\overline{FS}) = \text{cov}(p, \overline{FS}) = \frac{1}{2} \sigma_a^2 + \frac{\frac{1}{2} \sigma_a^2 + \sigma_e^2}{n} \quad (4)$$

Tässä oletetaan, että yksilö kuuluu täyssisarperheeseen eikä täyssisarjälkeläisten vaihtelussa ole yhteisestä emästä johtuvaa pysyvien ympäristövaikutusten varianssia. $V(\overline{HS})$ tarkoittaa puolisisararten keskiarvon varianssia, joka on sama kuin yksilön ja puolisisararten keskiarvon kovarianssi eli

$$V(\overline{HS}) = \text{cov}(p, \overline{HS}) = \frac{1}{4} \sigma_a^2 + \frac{\frac{1}{4} \sigma_a^2}{m} + \frac{\frac{1}{2} \sigma_a^2 + \sigma_e^2}{m n} \quad (5)$$

jossa m on puolisisarperheiden lukumäärä ja n emän täyssisarjälkeläisten lukumäärä.

\mathbf{P}_3 -matriisissa $\text{cov}(\overline{FS}, \overline{HS})$ tarkoittaa kovarianssia täyssisararten ja puolisisararten keskiarvojen välillä, ja se on myös sama kuin puolisisararten keskiarvon varianssi.

\mathbf{g} -vektori sisältää yksilön jalostusarvon kovarianssit itsensä ja täyssisar- ja puolisisarperheiden keskiarvojen kanssa.

$$\mathbf{g}' = \left(\sigma_a^2, \frac{1}{2} \sigma_a^2 + \frac{\frac{1}{2} \sigma_a^2}{n}, \frac{1}{4} \sigma_a^2 + \frac{\frac{1}{4} \sigma_a^2}{m} + \frac{\frac{1}{2} \sigma_a^2}{m n} \right)$$

Jalostusarvon arvosteluvarmuus lasketaan samalla tavalla kuin ensimmäisessä tapauksessa lausekkeilla (1), (2) ja (3).

4.1.4 Täyssisar- ja puolisisarperheet BLUP:lla kun isät tunnetaan

Tätä tapausta voidaan myös viedä kohti BLUP:ia. Yksilön jalostusarvon ennusteen lähteenä ovat sukulaisuusindeksin tietojen lisäksi emän jalostusarvon ennuste, isän

jalostusarvon ennuste (\hat{a}_s) ja saman isän parituskumppaneiden jalostusarvojen ennusteiden keskiarvo ($\overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}$) (Wray ja Hill 1989). Sukulaisuusindeksi on silloin muotoa

$$\hat{a} = b_1 p + b_2 \overline{\text{FS}} + b_3 \overline{\text{HS}} + b_4 \hat{a}_d + b_5 \overline{\hat{a}_{\text{HSd}}} + b_6 \hat{a}_s$$

ja fenotyypinen (ko)varianssimatriisi on

$$\mathbf{P}_4 = \begin{pmatrix} & & \text{cov}(p, \hat{a}_d) & \text{cov}(p, \overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}) & \text{cov}(p, \hat{a}_s) \\ & \mathbf{P}_3 & \text{cov}(\overline{\text{FS}}, \hat{a}_d) & \text{cov}(\overline{\text{FS}}, \overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}) & \text{cov}(\overline{\text{FS}}, \hat{a}_s) \\ & & \text{cov}(\overline{\text{HS}}, \hat{a}_d) & \text{cov}(\overline{\text{HS}}, \overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}) & \text{cov}(\overline{\text{HS}}, \hat{a}_s) \\ & & V(\hat{a}_d) & \text{cov}(\hat{a}_d, \overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}) & \text{cov}(\hat{a}_d, \hat{a}_s) \\ & & & V(\overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}) & \text{cov}(\overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}, \hat{a}_s) \\ \text{symmetrinen} & & & & V(\hat{a}_s) \end{pmatrix}$$

P3-matriisi sisältyy tähän **P4**-matriisiin. Yksilön kovarianssi isän jalostusarvon ennusteen kanssa on samanlainen kuin yksilön kovarianssi emän jalostusarvon ennusteen kanssa eli

$$\text{cov}(p, \hat{a}_s) = \text{cov}(p, \hat{a}_d) = \frac{1}{2} r_{aa}^2 \sigma_a^2 \quad (6)$$

Matriisissa $\text{cov}(p, \overline{\hat{a}_{\text{HSd}}})$ on yksilön ja vasan isänpuoleisten puolisisarten emien jalostusarvojen ennusteiden keskiarvon välinen kovarianssi, ja se lasketaan

$$\frac{1}{2} V(\hat{a}_d)/m \quad (7)$$

$V(\overline{\hat{a}_{\text{HSd}}})$ tarkoittaa puolisisarten emien jalostusarvonennusteiden keskiarvon varianssia

$$V(\overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}) = V(\hat{a}_d)/m \quad (8)$$

$V(\hat{a}_s)$ on tarkoittaa isän jalostusarvon ennusteen varianssia ja se on samanlainen kuin emän jalostusarvon ennusteen varianssi, eli

$$V(\hat{a}_s) = V(\hat{a}_d) = r_{aa}^2 \sigma_a^2 \quad (9)$$

Koska isät ja emät eivät ole sukua keskenään $\text{cov}(\hat{a}_d, \hat{a}_s)$ eli kovarianssi emän ja isän jalostusarvojen ennusteiden välillä on 0. Samoin $\text{cov}(\overline{\hat{a}_{\text{HSd}}}, \hat{a}_s) = 0$.

\mathbf{g} -vektori muodostetaan yksilön jalostusarvon ennusteen ja emän jalostusarvon ennusteen kovarianssista itsensä, täyssisarten keskiarvon, puolisisarten keskiarvon, puolisisarperheiden emien jalostusarvojen ennusteiden keskiarvon ja isän jalostusarvon ennusteen kanssa. Genotyyppinen (ko)varianssivektori on \mathbf{P} -matriisin mukaisessa esitysjärjestyksessä

$$\mathbf{g}' = \left(\sigma_a^2, \frac{1}{2}\sigma_a^2 + \frac{\frac{1}{2}\sigma_a^2}{n}, \frac{1}{2}\sigma_a^2 + \frac{\frac{1}{4}\sigma_a^2}{m} + \frac{\frac{1}{2}\sigma_a^2}{mn}, \frac{1}{2}r_{a\hat{a}}^2\sigma_a^2, \frac{1}{2m}r_{a\hat{a}}^2\sigma_a^2, \frac{1}{2}r_{a\hat{a}}^2\sigma_a^2 \right)$$

Arvosteluvarmuus lasketaan kuten edellä olevassa BLUP:ssa ja molempien vanhempien jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuudeksi laitetaan yksilön jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuus. Arvosteluvarmuutta iteroidaan kuten emän puolisisariin perustuvassa BLUP:ssa.

Yksilön arvosteluvarmuus lasketaan samalla tavalla kuten edellisessä mallissa lausekkeilla (1), (2) ja (3), kuten edellä.

4.1.5 Sekä emän että isänpuoleiset puolisisaret tunnetaan

Porolla on vain satunnaisesti täyssisaria ja on realistisempaa olettaa että emällä on vain yksi jälkeläinen yhtä isää kohden. Emä voi pariutua useamman isän kanssa eri vuosina, ja näin sen jälkeläiset ovat puolisisaruksia keskenään. Kuten edellisessä esimerkissä, vasan isä pariutuu todennäköisesti useamman vaatimen kanssa, joten vasalla on myös isänpuoleisia puolisisaruksia. Sukulaisuusindeksissä tiedonlähteinä käytetään silloin yksilön omaa fenotyyppiä, emänpuoleisten puolisisarten (n) jalostusarvon ennusteiden keskiarvoa ja isänpuoleisten puolisisarten (m) jalostusarvon ennusteiden keskiarvoa.

Tähän saakka on tarkasteltu hierarkkista pariutumista ja sillä perherakenteella laskettua sukulaisuusindeksiä (Wray ja Hill 1989). Nyt siirrytään tapaukseen, jossa myös emä voi pariutua useamman hirvaan kanssa. Tätä sanotaan faktoriaaliseksi paritukseksi. Woolliams (1989) on analysoinut tällaisten valintaindeksien laatimista alkioituotantoon perustuvan ydinkarjajalostuksen yhteydessä ja Sorensen ym. (2005) yleisemmällä tasolla.

Sukulaisuusindeksi on muotoa (alaindeksi d viittaa emän- ja s isänpuoleisiin puolisisariin)

$$\hat{a} = b_1p + b_2\overline{HS}_d + b_3\overline{HS}_s$$

ja fenotyypisessä kovarianssimatriisissa on muun muassa elementtejä

$$V(\overline{HS}_d) = \text{cov}(p, \overline{HS}_d) = \frac{1}{4} \sigma_a^2 + \frac{\frac{3}{4} \sigma_a^2 + \sigma_e^2}{n}$$

$$V(\overline{HS}_s) = \text{cov}(p, \overline{HS}_s) = \frac{1}{4} \sigma_a^2 + \frac{\frac{3}{4} \sigma_a^2 + \sigma_e^2}{m}$$

$$\text{cov}(\overline{HS}_d, \overline{HS}_s) = \frac{1}{nm} \sigma_p^2$$

Puolisisarjälkeläisten vaihtelussa ei ole yhteisestä emästä johtuvaa pysyvien ympäristövaikutusten varianssia. Yksilön jalostusarvon arvosteluvarmuus lasketaan edellisten tapaan lausekkeilla (1), (2) ja (3).

Tätäkin sukulaisuusindeksiä voidaan kehittää edelleen BLUP:ksi, kun sukulaisuusindeksin tietojen lisäksi BLUP:ssa tiedonlähteenä käytetään emän jalostusarvon ennustetta ja isän jalostusarvon ennustetta sekä emän ja isänpuoleisten puolisisarien vanhempien jalostusarvoennusteiden keskiarvoa (\hat{a}_d ja \hat{a}_s).

Fenotyypisessä (ko)varianssimatriisissa on elementtejä

$$\text{cov}(p, \hat{a}_s) = \text{cov}(\overline{HS}_s, \hat{a}_s) = \text{cov}(p, \hat{a}_d) = \text{cov}(\overline{HS}_d, \hat{a}_d) = \frac{1}{2} r_{aa}^2 \sigma_a^2$$

$$\text{cov}(p, \hat{a}_s) = \text{cov}(\overline{HS}_s, \hat{a}_d) = \frac{1}{2m} r_{aa}^2 \sigma_a^2$$

$$\text{cov}(p, \hat{a}_d) = \text{cov}(\overline{HS}_d, \hat{a}_s) = \frac{1}{2n} r_{aa}^2 \sigma_a^2$$

Matriisiin tulee myös 0:ia, koska

$$\text{cov}(\hat{a}_d, \hat{a}_s) = \text{cov}(\hat{a}_d, \hat{a}_s) = \text{cov}(\hat{a}_s, \hat{a}_d) = 0$$

Arvosteluvarmuus lasketaan kuten emän puolisisariin ja täys- ja puolisisariin perustuvassa BLUP:ssa. Molempien vanhempien jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuudeksi laitetaan yksilön jalostusarvon ennusteen arvosteluvarmuus ja sitä iteroidaan kuten edellä olevissa likimääräisissä BLUP:ssa. Valintakandidaattiyksilön jalostusarvon arvosteluvarmuus lasketaan kuten edellisissä tapauksissa lausekkeilla (1), (2) ja (3).

4.2 Kahden ominaisuuden tapaus

Oletetaan että jos kasvun lisäksi vasoilta on tietoa karsittujen sisarten ruhonlaadusta, halutaan tietoa mitä hyötyä on sisällyttää geneettiseen arvosteluun toisen ominaisuuden

mittatulos. Halutaan parantaa ominaisuutta 1 (X_1) ominaisuuden 2 (X_2) avulla ja niiden periytymisasteet ovat h^2_1 ja h^2_2 . Ominaisuuden 1 geneettinen edistyminen fenotyypillisellä valinnalla on $ih_1\sigma_{a1}$

Ominaisuuksien välinen geneettinen korrelaatio on r_g , fenotyypin korrelaatio r_p ja ympäristövaikutusten korrelaatio r_e . Silloin (Falconer ja Mackay 1996)

$$r_p = r_g h_1 h_2 + r_e \sqrt{(1-h_1^2)(1-h_2^2)}$$

Jos ominaisuuksien periytymisasteet h^2_1 ja h^2_2 ovat pieniä, silloin $r_g h_1 h_2$ on pieni ja fenotyypin korrelaatio r_p määräytyy ympäristöpoikkeamien korrelaatiosta r_e . Edelleen saadaan

$$r_p > r_g \text{ kun } r_e > r_g$$

Kahden ominaisuuden indeksi (I) voidaan rakentaa kertoimilla b_1 ja b_2

$$I = b_1 X_1 + b_2 X_2 \quad (10)$$

Vastaavat jalostusarvot ominaisuuksille ovat a_1 ja a_2 . Kun valinnan kohteena on ominaisuus 1, saadaan indeksikertoimet ratkaistua muodostamalla fenotyypeistä X_1 ja X_2 ennustettavana a_1 :n kovarianssi näiden kanssa (Falconer ja Mackay 1996)

$$\text{cov}(a_1, X_1) = b_1 \text{cov}(X_1, X_1) + b_2 \text{cov}(X_1, X_2)$$

$$\text{cov}(a_1, X_2) = b_1 \text{cov}(X_1, X_2) + b_2 \text{cov}(X_2, X_2)$$

Koska

$$\text{cov}(X_1, X_1) = \sigma_{p1}^2, \text{cov}(a_1, X_1) = \sigma_{a1}^2,$$

$$\text{cov}(X_2, X_2) = \sigma_{p2}^2, \text{cov}(a_2, X_2) = \sigma_{a2}^2$$

ja

$$\text{cov}(X_1, X_2) = r_p \sigma_{p1} \sigma_{p2}, \text{cov}(a_1, X_2) = r_g \sigma_{a1} \sigma_{a2},$$

indeksin kertoimiksi saadaan

$$b_1 = \frac{h_1^2 (1 - r_p Q)}{1 - r_p^2}$$

$$b_2 = \frac{\sigma_{p1} h_1^2 (Q - r_p)}{\sigma_{p2} (1 - r_p^2)}$$

missä $Q = r_g \sqrt{\frac{h_2^2}{h_1^2}}$

Kun indeksi I on fenotyyppiarvojen X_1 ja X_2 lineaarinen funktio, on helppo muodostaa indeksin korrelaatio ominaisuuden 1 geneettisen arvon a_1 kanssa (sijoittamalla lausekkeeseen edellä saatu b_2)

$$\begin{aligned} \text{cov}(a_1, I) &= b_1 \text{cov}(a_1, X_1) + b_2 \text{cov}(a_1, X_2) = b_1 \sigma_{a1}^2 + b_2 r_a \sigma_{a1} \sigma_{a2} = \\ &= \frac{h_1^2}{1 - r_p^2} \sigma_{a1}^2 (1 - r_p Q) + \frac{\sigma_{a1}}{h_1} \frac{h_2}{\sigma_{a2}} \frac{h_1^2}{1 - r_p^2} (Q - r_p) r_g \sigma_{a1} \sigma_{a2} = \\ &= \frac{h_1^2}{1 - r_p^2} \sigma_{a1}^2 [1 - r_p Q + Q(Q - r_p)] \end{aligned}$$

Edellä olevasta Searle (1965) päätteli, että apuominaisuudesta saatava hyöty verrattuna pelkästään ominaisuuden itsensä mittatulosten käyttöön on

$$\sqrt{1 + \frac{(Q - r_p)^2}{1 - r_p^2}}$$

Positiivisilla r_g :n arvoilla yleensä Q on arvoltaan suurempi kuin fenotyyppinen korrelaatio, eli ominaisuuksien 1 ja 2 välillä on positiivinen korrelaatio ja ominaisuuden 2 periytymisaste on suurempi kuin ominaisuuden 1. Silloin ominaisuuden 2 huomioon ottamisesta on hyötyä, kun halutaan parantaa ominaisuutta 1.

Jos ominaisuuksien periytymisasteet ovat yhtä suuria ja geneettinen korrelaatio on suurempi kuin fenotyyppinen korrelaatio, niin toisen ominaisuuden huomioimisesta ei ole merkittävästi hyötyä. Jos geneettinen korrelaation on 0, silloin $Q = 0$ ja hyöty toisesta ominaisuudesta johtuu pelkästään fenotyyppisestä korrelaatiosta.

Toisaalta indeksi voidaan kertoa (tai jakaa) eikä se muuta indeksin ominaisuuksia. Esimerkiksi jakamalla lauseke (10) molemmilla puolilla b_1 :llä, saadaan suora esitys apuominaisuuden lisäyksen vaikutuksesta (Falconer ja Mackay 1996). Apuominaisuuden painokertoimeksi tulee $b'_2 = \frac{b_2}{b_1} = \frac{\sigma_{p1}(Q-r_p)}{\sigma_{p2}}$ joka on 0 (eli apuominaisuudella ei ole merkitystä) kun periytymisasteet ovat yhtä suuria ja lisäksi geneettinen ja fenotyyppinen korrelaatio ovat yhtä suuria.

Edellä oleva pätee yksilön omiin fenotyyppisiin perustuvalla valinnalla. Seuraavaksi arvioidaan mitä hyötyä korreloivasta ominaisuudesta on sukulaisuusindeksin tai BLUP:n yhteydessä.

Ominaisuuksien jalostusarvojen avulla kokonaistavoite $A_t = w_1 a_1 + w_2 a_2$ voidaan ilmaista taloudellisten painojen (vektori $\mathbf{w}' = (w_1 \ w_2)$) ja jalostusarvojen avulla. Asetetaan valintatavoitteeksi pelkästään ominaisuuden 1 muuttaminen eli $\mathbf{w} = (1 \ 0)$, ja otetaan mukaan mittatulokset molemmista ominaisuuksista.

Jalostustavoitteena olevien ominaisuuksien geneettinen (ko)variassimatriisi merkitään \mathbf{C} :llä. Sen diagonaalilla ovat ominaisuuksien geneettiset varianssit ja diagonaalin ulkopuolella ominaisuuksien väliset kovarianssit. Kahden ominaisuuden tapauksessa

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} \sigma_{a1}^2 & \sigma_{a12}^2 \\ \sigma_{a21}^2 & \sigma_{a2}^2 \end{pmatrix}$$

Geneettinen vaihtelu jalostustavoitteessa on

$$V(A_t) = \mathbf{w}' \mathbf{C} \mathbf{w}$$

Kahden ominaisuuden tapauksessa arvioidaan valinnan tehoa laskemalla arvosteluvarmuudet painotuksen seurauksena molemmille ominaisuuksille, esimerkiksi kasvulle ja teuraslaadulle. Oletetaan että myös isät tunnetaan ja tiedonlähteinä käytetään yksilön, sisarten ja puolisisarten keskiarvoa, emän puolisisarten jalostusarvoja ja isän jalostusarvoa. Jalostusarvon ennuste riippuu tässä tapauksessa kahden korreloituneen ominaisuuden informaatiosta. Taloudellisia painokertoimia muuttamalla saadaan erilaisia tilanteita. Esimerkiksi asettamalla teuraslaadun painoksi 1 ja kasvun painoksi 0, saadaan tietää mitä hyötyä on kasvatiedon käytöstä teuraslaadun valinnassa. Valintatuloksen

taloudelliseen vertailuun voidaan laittaa molemmille ominaisuuksille paino ja hakea niiden avulla tavoitteen mukaiset kertoimet valintaindeksissä.

Tässä tutkitaan, miten arvosteluvarmuudet (kokonaisarvosteluvarmuus sekä kasvun ja teuraslaadun arvosteluvarmuus) muuttuvat kun geneettisen korrelaation, ominaisuuksien periytymisasteet (h^2_1 ja h^2_2), täyssidarten, n ja puolisisarten m määrä vaihtelevat. Erona muihin tapauksiin on, että molempien ominaisuuksien periytymisasteet ja niiden välinen geneettinen korrelaatio ja kovarianssi huomioidaan.

Sukulaisten tiedoista muodostetaan indeksi matriisiesityksenä samoilla periaatteilla kuin yhden ominaisuuden tapauksessa. Yksinkertaisuuden vuoksi mittaustuloksia on kahdesta ominaisuudesta, esimerkiksi suoraan itse parannettavista ominaisuuksista, kuten kasvusta ja teuraslaadusta. Fenotyypinen kovarianssimatriisi \mathbf{P} sisältää nyt yhden ominaisuuden mittatulosten varianssien ja kovarianssien (\mathbf{P}_{11}) lisäksi myös samat parametrit toiselle ominaisuudelle (\mathbf{P}_{22}) sekä näiden kahden ominaisuuden mittatulosten kovarianssit (\mathbf{P}_{12} ja sen transpoosin \mathbf{P}_{21}). Silloin yhdistelmä on muotoa

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \mathbf{P}_{11} & \mathbf{P}_{12} \\ \mathbf{P}_{21} & \mathbf{P}_{22} \end{pmatrix}$$

\mathbf{P}_{11} - ja \mathbf{P}_{22} -matriisin (ko)varianssielementit ovat edellä esitettyjen kaltaisia (lausekkeet 5–10). Kahden ominaisuuden (merkitään alaindekseillä j ja k) mittatulosten kovarianssit ovat rakenteeltaan samanlaisia kuin yhden ominaisuuden parametrit (Falconer ja Mackay 1996, Lynch ja Walsh 1998). \mathbf{P}_{12} -matriisissa yksilön sisällä fenotyypinen kovarianssi kahden ominaisuuden välillä on $\text{cov}(p_j, p_k) = \sigma_{p(jk)}$. Tässä $\text{cov}(\overline{FS})_{jk}$ tarkoittaa täyssidarten kahden ominaisuuden keskiarvojen kovarianssia, ja on sama kuin yksilön ominaisuuden j fenotyypin ja täyssidarten ominaisuuden k keskiarvon välinen kovarianssi eli

$$\text{Cov}(\overline{FS})_{jk} = \text{Cov}(p_j, \overline{FS}_k) = \frac{1}{2}\sigma_{a(jk)} + \frac{\frac{1}{2}\sigma_{a(jk)} + \sigma_{e(jk)}}{n}$$

jossa $\sigma_{a(jk)}$ tarkoittaa additiivista geneettistä kovarianssia ($= r_{g(jk)}\sigma_{aj}\sigma_{ak}$) ja $\sigma_{e(jk)}$ tarkoittaa ympäristövaikutusten kovarianssia ($= r_{e(jk)}\sigma_{ej}\sigma_{ek}$) ja n täyssidarten lukumäärää.

Samalla tavalla saadaan $\text{Cov}(\overline{\text{HS}})_{jk}$ (sama kuin vastaava yksilön tai täyssisarten keskiarvon ja puolisisarten keskiarvon kovarianssi)

$$\text{Cov}(\overline{\text{HS}})_{jk} = \text{cov}(x_j, \overline{\text{HS}}_k) = \text{Cov}(\overline{\text{HS}}_j, \overline{\text{FS}}_k) = \frac{1}{4} \sigma_{a(jk)} + \frac{\frac{1}{4} \sigma_{a(jk)}}{m} + \frac{\frac{1}{2} \sigma_{a(jk)} + \sigma_{e(jk)}}{m n}$$

Lisäksi tarvitaan ominaisuuksien eri sukulaistietojen kaksisarakkeinen kovarianssimatriisi

$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} \mathbf{g}_{11} & \mathbf{g}_{12} \\ \mathbf{g}_{21} & \mathbf{g}_{22} \end{pmatrix}$$

missä \mathbf{g}_{11} ja \mathbf{g}_{22} ovat erikseen kummankin ominaisuuden (ko)varianssivektoreita (Villanueva ym. 1993). Sarakkeesta j voidaan käyttää merkintää \mathbf{g}_j . Vektoreiden \mathbf{g}_{12} ja \mathbf{g}_{21} elementit ovat samoja ja saadaan fenotyypin kovarianssimatriisin \mathbf{P}_{12} (tai \mathbf{P}_{21}) lävistäjän elementeistä poistamalla ympäristöstä johtuvat kovarianssit. Jalostusarvoennusteita koskevat elementit ovat monimutkaisia. Kun yhden ominaisuuden tapauksessa esimerkiksi emän jalostusarvoennusteen varianssi (10) ilmaistiin BLUP-aproksimaation kehittäessä muodossa

$$V(\hat{a}_d) = r_{aa}^2 \sigma_a^2 = \frac{(\text{Cov}(a, \hat{a}))^2}{\sigma_a^2 V(\hat{a})} \sigma_a^2 = \mathbf{g}' \mathbf{P}^{-1} \mathbf{g}$$

Kahden ominaisuuden tapauksessa saadaan analogisesti käyttäen \mathbf{G} -matriisin sarakkeita, esimerkiksi ominaisuutta 1 vastaten

$$\mathbf{g}_1 = \begin{pmatrix} \mathbf{g}_{11} \\ \mathbf{g}_{21} \end{pmatrix}$$

silloin ominaisuudelle j (Villanueva ym. 1993)

$$V(\hat{a})_j = \mathbf{g}_j' \mathbf{P}^{-1} \mathbf{g}_j$$

ja edelleen ominaisuusparin j, k jalostusarvoennusteiden kovarianssille

$$\text{cov}(\hat{a}_j, \hat{a}_k) = \mathbf{g}_j' \mathbf{P}^{-1} \mathbf{g}_k$$

Puolisisarten vanhempien jalostusarvoennusteita koskevat parametrit jaetaan näitä vastaavilla lukumäärillä. Kokonaisindeksin painokertoimet lasketaan yhden ominaisuuden tapaan ottamalla mukaan vielä \mathbf{w} -vektori

$$\mathbf{b} = \mathbf{P}^{-1} \mathbf{G} \mathbf{w}$$

Kahden ominaisuuden indeksin varianssi on

$$V(I) = \mathbf{b}' \mathbf{P} \mathbf{b}$$

Yksilön kokonaisjalostusarvon arvosteluvarmuus lasketaan

$$r_{AI} = \frac{\sqrt{V(I)}}{\sqrt{V(A_t)}}$$

Molemmille ominaisuuksille saadaan laskettua indeksivalinnasta seuraavat arvosteluvarmuudet erikseen

$$r_{AI(1)} = \frac{\mathbf{b}' \mathbf{g}_1}{\sqrt{V(I)} \sigma_{a(1)}}$$

$$r_{AI(2)} = \frac{\mathbf{b}' \mathbf{g}_2}{\sqrt{V(I)} \sigma_{a(2)}}$$

Jalostusarvon arvosteluvarmuudet BLUP:ssa iteroidaan kuten yhden ominaisuuden tapauksessa.

5 Tulokset ja tulosten tarkastelu

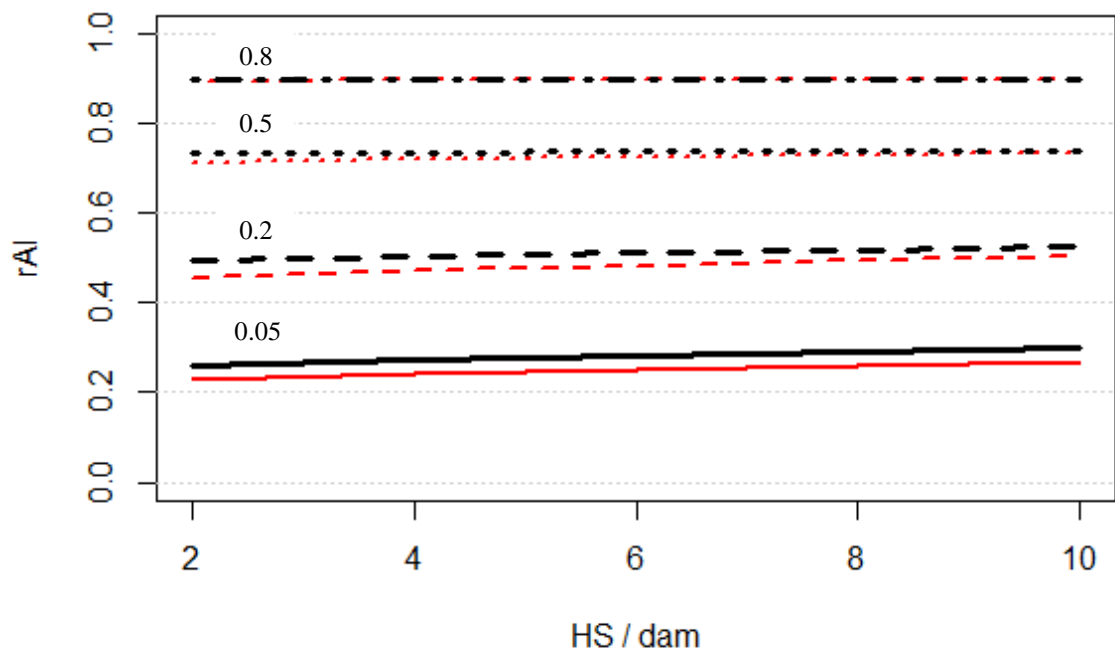
5.1 Valinta yhden ominaisuuden perusteella

5.1.1 Emät tunnetaan

Valinnan tehon vertailussa on lähtökohtana fenotyypin valinnan tarkkuus. Vasan emän tunnistamisesta ja sitä kautta saatavan puolisisartiedon käytöstä on hyötyä erityisesti kun ominaisuuden periytymisaste on alhainen ja vasan puolisisaria on useita (kuva 3). Käytännössä tällaisia puolisisaria on 4-6, harvassa tapauksessa enemmän kuin 10.

Vasan emänpuolisten puolisisarten ja emän naaraspuolisten puolisisarten tunteminen kasvattaa arvosteluvarmuutta hieman sukulaisuusindeksillä, ja BLUP:lla laskettuna taas enemmän kuin sukulaisuusindeksillä (kuva 3). Sukulaisuusindeksin ja BLUP:n käytön vaikutus arvosteluvarmuuteen on molemmilla suurinta matalilla periytymisasteilla. Sukulaisuustiedon edullisuus pienenee, mitä suuremmaksi periytymisaste ja puolisisarten määrä kasvaa. Esimerkiksi 0.5:n ja 0.8:n periytymisasteilla menetelmien välillä ei juuri ole eroa valinnan arvosteluvarmuudessa.

Emän tunnistamisesta ja sen avulla saatavasta sukupuutiedosta saadaan parannusta valinnan arvosteluvarmuuteen. Jos ominaisuuden periytymisaste on 0,05, ja puolisisarien määrä 2, niin sukulaisuusindeksin hyöty vasan fenotyypin valintaan verrattuna on noin 3 %. Jos puolisisarien määrä kasvaa 10:een, niin indeksin hyöty fenotyypin valintaan verrattuna kasvaa 21 %.



Kuva 3. Emänpuolisten puolisisarten määrän (vaaka-akselilla) vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri periytymisasteilla (0.05, 0.2, 0.5 ja 0.8). Pystyakselilla on arvosteluvarmuudet (r_{AI}). Punaisella käyrällä on sukulaisuus-indeksien ja mustalla käyrällä BLUP:n saamat arvostelu-varmuudet. Periytymisasteet on merkitty kuvaan kunkin kuvaajaparin yhteyteen.

Keskinkertaisilla ja suurilla periytymisasteilla sukulaisuusindeksin hyöty on pienempi. Jos periytymisaste on 0.2 ja puolisisarien määrä 2, sukulaisuusindeksistä saatava hyöty

on noin 2 %. Puolisisarien määrän noustessa 10:een hyöty on 13 %. Periytymisasteen kasvaessa 0.8:aan sukulaisuusindeksiin hyöty on kahdella puolisisarella vain 0.1 %.

Emän puolisisariin perustuvaa BLUP:ia käytettäessä hyöty on suurempi sekä fenotyypin perustuvaan valintaan ja sukulaisuusindeksiin verrattuna (taulukko 1). Hyöty on sukulaisuusindeksiin mukaisesti suurempi alhaisilla periytymisasteilla, kuin korkeilla. Jos periytymisaste on 0.5 ja puolisisarien määrä 2, niin BLUP:n hyöty on fenotyypiseen valintaan verrattuna noin 16 % ja sukulaisuusindeksiin verrattuna noin 13 %. Periytymisasteen noustessa 0.2:een, BLUP:n hyöty on 10.5 % fenotyypiseen valintaan verrattuna ja 8 % sukulaisuusindeksiin verrattuna. 0.8 periytymisasteella hyöty on vain 0.6 % fenotyypiseen valintaan verrattuna ja noin 0.4 % sukulaisuusindeksiin verrattuna.

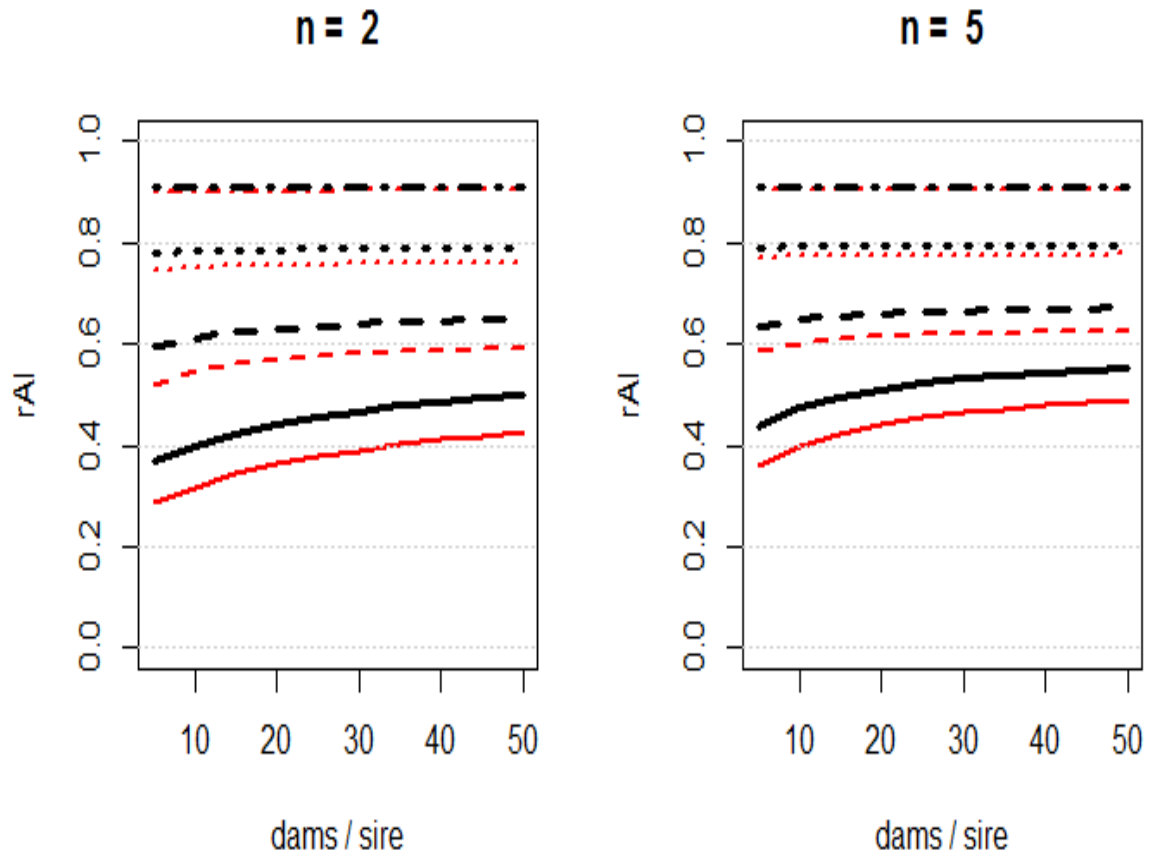
Taulukko 1. BLUP:n hyöty verrattuna fenotyypiseen valintaan ja sukulaisuusindeksiin. Sarakkeilla h^2 tarkoittaa ominaisuuden periytymisastetta, r_{aa} fenotyypin perustuvan valinnan arvosteluvarmuutta, n_{HS} puolisisarten lukumäärää, r_{aa} BLUP on BLUP:lla saatava arvosteluvarmuus, ja seuraavilla sarakeilla on BLUP:lla saatava hyöty arvosteluvarmuudessa prosentteina fenotyypeillä ja sukulaisuusindeksillä tehtävään valintaan verrattuna.

h^2	r_{aa} fenot. valinta	n_{HS}	r_{aa} BLUP	BLUP:n hyöty fenot. valintaan %	BLUP:n hyöty sukulaisuus- indeksiin %
0.05	0.224	2	0.260	16	13
		10	0.299	34	11
0.2	0.447	2	0.494	10.5	8
		10	0.525	17	4
0.8	0.894	2	0.900	0.6	0.4
		10	0.900	0.6	0.1

Kaikkein suurinta hyöty on kun periytymisaste on hyvin alhainen (taulukossa lukema 0.05) jolloin parannus arvosteluvarmuudessa fenotyypiseen valintaan verrattuna voi sukulaisuusindeksille olla 20–30% ja edelleen BLUP sukulaisuusindeksiin verrattuna 10–15%.

5.1.2 Myös isät tunnetaan

Isien tunnistamisen vaikutus arvosteluvarmuuksiin on suuri sekä sukulaisuusindeksillä että BLUP:lla (kuva 4). BLUP:n ja isien tunnistamisen avulla arvosteluvarmuus kasvaa yli kaksinkertaiseksi fenotyyppiin perustuvaan valintaan verrattuna.



Kuva 4. Täys- ja puolisisarperheiden koon vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri periytymisasteilla (0.05, 0.2, 0.5, 0.8, vrt Kuva 3) kun sekä vasan emä että isä tunnetaan. Täyssisarperheiden lukumäärä on n (2 tai 5). Vaaka-akselilla on isänpuoleisten puolisisarperheiden koko. Punaisella käyrällä on eri sukulaisuusindeksien ja mustalla BLUP:n saamat arvosteluvarmuudet.

Sukulaisuusindeksin ja BLUP:n hyöty arvosteluvarmuudessa on suurempi matalilla periytymisasteilla ja suurella puolisisarperheiden lukumäärällä (taulukko 2). Sukulaisuusindeksin ja BLUP:n hyödyt fenotyyppiseen valintaan verrattuna pienenevät suurilla periytymisasteilla (0.5 ja 0.8). Samalla indeksin ja BLUP:n väliset erot pienenevät, kun periytymisaste kasvaa. Sukulaisuusindeksillä laskettuna arvosteluvarmuus on tunnistamisen myötä noin 27 % parempi kuin fenotyyppisen valinnan arvosteluvarmuus, periytymisasteen ollessa 0.05 (ei näytetty). BLUP:lla isien tunnistamisesta laskettu arvosteluvarmuus on jopa yli 100 % suurempi kuin

fenotyypin valinnan arvosteluvarmuus alhaisilla periytymisasteilla (taulukossa 0.05). Isien tunnistamisella lasketun BLUP:n arvosteluvarmuus on 0.05 periytymisasteella 42 % parempi kuin emien tiedoilla lasketun BLUP:n.

Taulukko 2. Isien tunnistamisesta saatava hyöty (ilmaistuna arvosteluvarmuudella r_{aa}) BLUP:lla fenotyypiseen valintaan ja sukulaisuusindeksiin verrattuna eri periytymisasteilla (h^2) kun täyssisarten (FS) ja emien määrä per isä vaihtelevat. Viimeisessä sarakkeessa on (BLUP isä vs emä %) isien tunnistamisella saatavan BLUP:n hyöty prosentteina verrattuna emien tiedoilla laskettuun BLUP:iin.

h^2	r_{aa} fenot. valinta	FS	r_{aa} BLUP emien tiedoilla	emiä/ isä	r_{aa} BLUP	BLUP:n hyöty fenot. valintaan %	BLUP:n hyöty sukulaisuus- indeksiin %	BLUP isä vs emä %
0.05	0.224	2	0.260	5	0.368	64	29	42
				25	0.456	>100	21	
				50	0.500	>100	17	
0.2	0.447	5	0.494	5	0.635	42	8	29
				25	0.664	48	7	
				50	0.671	50	7	
0.8	0.894	5	0.900	5	0.910	2	0.3	1
				25	0.910	2	0.3	
				50	0.910	1.8	0.4	

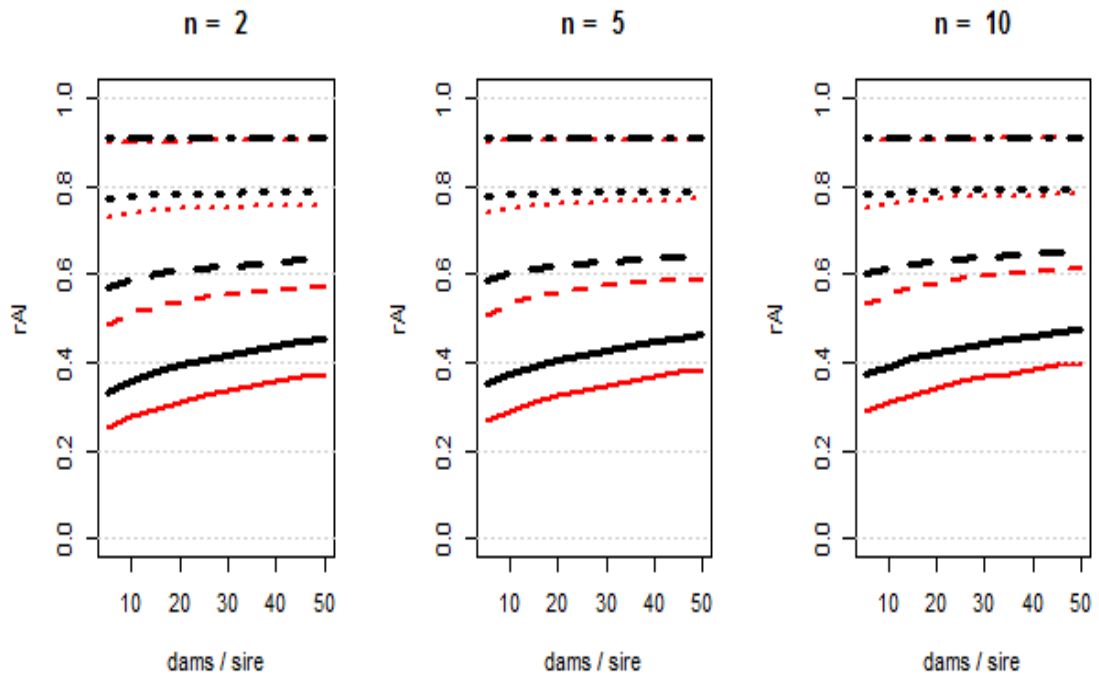
Keskinkertaisella periytymisasteella (0.2) isien tunnistamisella lasketun BLUP:n hyöty on fenotyypiseen valintaan verrattuna 42 %, sukulaisuusindeksiin verrattuna 8 % ja emien tiedoilla laskettuun BLUP:iin verrattuna 29 % suurempi. Periytymisasteen ollessa 0.8, isien tunnistamisella lasketun BLUP:n hyöty on enimmillään 2 % fenotyypiseen valintaan verrattuna, ja muihin menetelmiin nähden vielä pienempi (<1).

5.1.3 Sekä emän että isänpuoleiset puolisisaret tunnetaan

Kun vasan sisarukset ovat puolisisaria keskenään, niin sukupuu näyttää seuraavalta



Sekä emän (alaviite d) että isänpuoleisten (alaviite s) puolisisarten tunnistamisesta on hyötyä sukulaisuusindeksillä ja BLUP:lla saatujen jalostusarvoennusteiden arvosteluvarmuudelle (kuva 5). Hyöty on edellisten tapausten mukaisesti suurimmillaan matalilla periytymisasteilla ja suurella puolisisarperhekoolla. Mitä suuremmaksi periytymisaste kasvaa, sitä pienemmäksi BLUP:n avulla saatavasta laajemmasta sukulaistiedosta saatava hyöty jää.



Kuva 5. Emänpuoleisten ($n = 2, 5$ ja 10) ja isänpuoleisten ($\text{dams/sire} = 5 - 50$) puolisisarperheiden koon vaikutus arvosteluvarmuuksiin eri periytymisasteilla. Punaisella käyrällä on eri sukulaisuusindeksien ja mustalla BLUP:n saamat arvosteluvarmuudet.

Taulukko 3. Emänpuoleisten (n_{HS_d}) ja isänpuoleisten (n_{HS_s}) puolisisarperheiden koon vaikutus arvosteluvarmuuksiin (r_{aa}) eri periytymisasteilla (vrt Kuva 3). Sukulaisuusindeksin ja BLUP:n hyöty (%) verrattuna sukulaisuusindeksiin jossa tietoa on vain emistä.

h^2	n_{HS_d}	r_{aa} suk.indeksi emätiedoilla	n_{HS_s}	r_{aa} suk.ind sis. myös isätiedon	% suk.indeksi emä vs isätieto	BLUP r_{aa}	% BLUP emä vs isätieto
0.05	2	0.229	5	0.252	10	0.334	33
	5		25	0.337		0.417	24
	10	0.270	50	0.384	42	0.473	23
0.2	2	0.456	5	0.486	ei hyötyä	0.571	17
	5		25	0.567		0.624	10
	10	0.525	50	0.613	16	0.653	6
0.8	2	0.896	5	0.899	ei hyötyä	0.909	1
	10	0.899	25	0.907	0.7	0.910	0.3

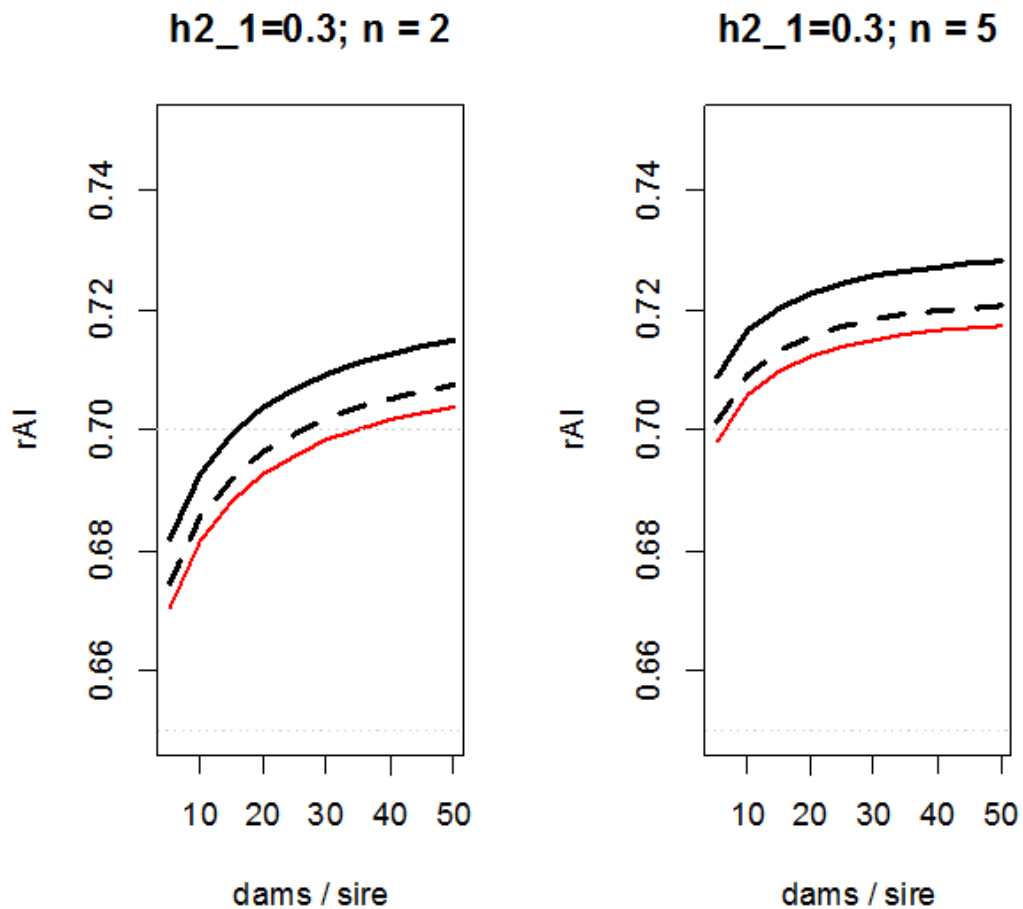
Sukulaisuusindeksillä laskettuna emän ja isänpuoleisten puolisisarten tietojen avulla arvosteluvarmuus on noin 10–40% parempi, kuin pelkästään emien tiedoilla lasketulla sukulaisuusindeksillä (taulukko 3) periytymisasteen ollessa 0.05. BLUP:lla laskettuna vastaava etu on 20–30 %.

Keskinkertaisella periytymisasteella (0.2) sukulaisuusindeksillä laskettuna emän ja isänpuoleisten puolisisarten tunnistamisesta saatava hyöty on suunnilleen yhtä suuri kuin emien tiedoilla laskettu sukulaisuusindeksin arvosteluvarmuus. Vastaavasti BLUP:lla laskettuna hyöty vaihtelee 6–17 % välillä. Kun periytymisaste on 0.8, niin emän ja isänpuoleisten puolisisarten tunnistamisesta saatava hyöty on sekä sukulaisuusindeksillä että BLUP:lla laskettuna alle 2 %.

5.2 Valinta kahden ominaisuuden perusteella

Kahden ominaisuuden tapauksessa ensisijaisesti jalostuksella parannettavan ominaisuuden (h^2_1), arvosteluvarmuutta pyritään parantamaan ottamalla valintaan mukaan korreloinut ”apuoimaisuus” (h^2_2). Kahden ominaisuuden jalostamisessa

arvosteluvarmuus voi parantua, koska niiden välisen geneettisen korrelaation avulla saadaan lisää tietoa ominaisuuksista.

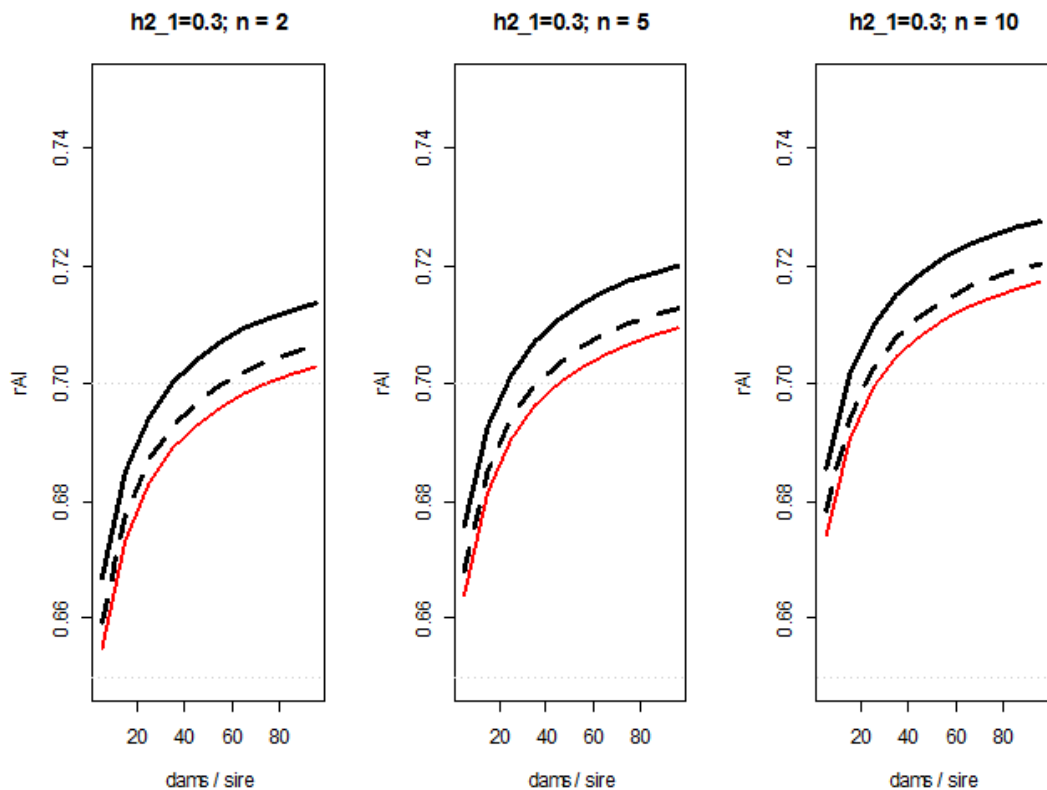


Kuva 6. Toisesta ominaisuudesta ($h^2_2 = 0.5$) saatava hyöty valittavan ominaisuuden ($h^2_1 = 0.3$) arvosteluvarmuuteen (pystyakseli). Punainen on ominaisuuden arvosteluvarmuus yksinään ja musta arvosteluvarmuus, kun mukana ovat tiedot myös toisesta ominaisuudesta. Geneettinen korrelaatio r_g on 0.5 ja fenotyypin korrelaatio $r_p = 0.5$ (katkoviiva) ja 0.8 (yhtenäinen viiva). Vaaka-akselilla on isänpuoleisten puolisisarperheiden koko. Täyysisarten määrä on $n = 2$ ja 5.

Edellä esitetyt tulokset kahden ominaisuuden fenotyypisestä valinnasta osoittavat, että apuominaisuudesta on hyötyä silloin, kun ominaisuudet ovat geneettisesti korreloituneita ja indikaattoriominaisuuden periytymisaste on suurempi kuin itse valittavan ominaisuuden (vrt. Mrode ja Thompson 2005). Mitä pienempi ominaisuuksien välinen geneettinen korrelaatio on, sitä suurempi pitäisi apuominaisuuden periytymisasteen olla. Useamman ominaisuuden yhteydessä tarkasteltavia yhdistelmiä on suuri määrä. Siksi kannattaa keskittyä porojen lihantuotannon kannalta oleellisiin ominaisuuksiin, vasojen kasvuun ja teuraslaatuun. Oletetaan että jalostettavan ominaisuuden periytymisaste

porojen kasvun geneettisen analyysin (Muuttoranta ym. 2014) mukaan on 0.3, samaa voidaan olettaa teuraslaadulle naudalla ja lampaalla saatujen (Safari ym. 2005, Utrera ym. 2004) tulosten perusteella.

Tarkastellaan tämän mukaisesti tapausta jossa apuominaisuuden periytymisaste on 0.5 ja geneettinen korrelaatio jalostettavaan ominaisuuteen 0.5 ja fenotyypinen korrelaation joko 0.5 tai 0.8 (kuva 6). Jalostusarvon estimointi on tehty BLUP:lla. Vertailun vuoksi tarkastellaan ensin tilannetta, jossa sallitaan täyssisarten ($n = 2$ tai 5) olemassaolo. Toisen ominaisuuden käytöstä arvostelussa ei saada suurta hyötyä ja arvosteluvarmuus nousee vain 0–5 % (kuva 6), sillä niiden geneettinen ja fenotyypinen korrelaatio ovat yhtä suuria.. Sekä yhden että kahden ominaisuuden valinnassa, ominaisuuksien arvosteluvarmuus kasvaa puolisisarperheiden lukumäärän kasvaessa, muutos on enää pientä 20 – 30:tä suuremmalla perhekoolla. Ero täyssisarten määrän noustessa 2:sta 5:een on suhteellisen pieni (< 5 %).



Kuva 7. Toisesta ominaisuudesta saatava hyöty valittavan ominaisuuden arvosteluvarmuuteen. Selitykset ovat samat kuin Kuvassa 6, erona siihen verrattuna on tässä täyssisarten sijasta emänpuoleisia puolisisaria ($n = 2, 5$ ja 10).

Käytännön kannalta on oleellisempaa arvioida toisesta ominaisuudesta saatavaa hyötyä perherakenteella, jossa ei ole täyssisaria (kuva 7), niiden sijasta emällä on puolisisarjälkeläisiä. Toisesta ominaisuudesta saatu hyöty verrattuna yhden ominaisuuden tietojen käyttöön on edellä olevaan täyssisaria sisältäneeseen tilanteeseen verrattuna vieläkin pienempi (noin 2 %). Ainoa vähäinen ero on se, että isänpuoleisten puolisisarten määrän lisäämisestä on hyötyä vielä suurillakin määrillä.

5.3 Menetelmien käyttökelpoisuus

Tässä tutkimuksessa on arvioitu sukulaistiedoista ja korreloituneesta ominaisuudesta saatuja etuja. Silloin kun sukulaistiedot ovat erilaisia ja niitä on käytettävissä eri sukupolvista, pitää tietojen hyödyntämisen edut arvioida BLUP:ia käyttäen. BLUP:n merkitys arvioidaan yleensä stokastisella simulaatiolla (esim. Juga ja Mäki-Tanila 1987, Strandén ym. 1991). Wray ja Hill (1989) kehittivät BLUP:lle approksimaation, jota tässä tutkimuksessa on sovellettu. He osoittivat deterministisen simulaation tulosten käyttökelpoisuuden stokastisilla simulaatioilla. Dekkers (1992) vertasi menetelmiä ja kutsui approksimaatiota pseudo-BLUP:ksi. Shepherd ja Kinghorn (1993) ovat soveltaneet BLUP-approksimaatioita jalostusohjelmatutkimuksessa. Myös Pieter Bijma on käyttänyt pseudo-BLUP:ia monissa tutkimuksissa (esim. Bijma ym. 2001). Villanueva ym. (1993) laajensivat approksimaation usean ominaisuuden BLUP:lle ja osoittivat apuominaisuudesta saatavan hyödyn olevan odotusten mukainen erilaisissa hierarkkisen parituksen tapauksissa. Analyytinen menetelmä antaa stokastiseen menetelmään verrattuna nopeasti tuloksia oleellisten tekijöiden laajalle vaihteluvälille ja eri tekijöiden vaikutukset on helppo tulkita. Menetelmä on yksinkertainen käyttää, ja erilaisia arvostelutilanteita voi vaihtaa helposti kerroinmatriisin elementtejä vaihtelemalla. Vanhemmilta, täys- ja puolisisarilta saatava informaatio voitiin huomioida, sillä monen eri tekijän huomioiminen ei juuri lisännyt ohjelman monimutkaisuutta koska (ko)variassimatriisien ja -vektoreiden perusrakenne on yhdenmukainen.

Tässä tutkimuksessa ei tarkasteltu ominaisuuksien painotuksen vaikutusta valinnalla saatavaan taloudelliseen hyötyyn. Tämä on kuitenkin helposti toteutettavissa arvioimalla ensin kokonaistavoitteen mukaiset painot ominaisuuksille.

Kehitettäviä menetelmällisiä kohtia ovat esimerkiksi:

- 1) Porotutkimuksen kannalta sukulaisuusindeksin, BLUP:n tai taloudellisen indeksin tulosten vertailussa huomattava vajaus on geneettisten parametrien tuntemisessa. Parhaiten tunnetaan vasojen kasvun periytymisaste (Muuttoranta ym. 2014). Sen sijaan vasaruhojen teuraslaadun perinnöllisestä vaihtelusta ja sen korrelaatiosta esimerkiksi kasvun kanssa ei ole tietoa.
- 2) Poroilla vaatimen hoitokyky on vazoille tärkeä kasvuvaiheessa ja ensimmäisenä talvena (Muuttoranta 2014). Muuttoranta ym. (2014) arvioivat Kutuharjun porotutkimusaseman aineistosta, että emien hoitokyvyn periytymisaste on 0.18 ja sen geneettinen korrelaatio vasakasvun kanssa on negatiivinen. Näiden ominaisuuksien yhteisen kehittämisen vaatimaa tiedonkeruun laajuutta ja valintatulosta voidaan arvioida monen ominaisuuden pseudo-BLUP:lla.
- 3) Sukupolven välinen aika on vaatimilla pitkä ja siksi kestää vuosia, että emälle saadaan hyvän arvosteluvarmuuden edellyttämä puolisisarten perhekoko. Toisaalta voidaan pohtia, väheneekö emän perheeseen merkitys BLUP:ssa kun tietoa kerääntyy enemmän.
- 4) Porojen tehokkaampi jalostusvalinta aiheuttaa geneettisen vaihtelun pienenemistä populaatiossa, tätä kutsutaan Bulmer-vaikutukseksi (Bulmer 1971). Bulmer-vaikutukseen tulee kiinnittää huomiota jalostusvalintaa suunniteltaessa. Toisaalta Wray ja Hill (1989) huomasivat, että pelkkä ensimmäisen polven valinnan vaikutus oli käyttökelpoinen erilaisten monipolvisten valintaohjelmien vertailussa eikä sen takia ole välttämättä tarvetta esimerkiksi Bulmer-vaikutuksen huomioon ottamiseen. Valinta aiheuttaa sukulaistumista ja edelleen vaihtelun kaventumista (esim. Falconer ja Mackay 1996). Tässä on oletettu, että populaatio on niin suuri ja valittavien siitoseläinten lukumäärä sellainen, ettei sukulaistumista ja vaihtelun muuttumista sen takia ole tapahtunut.

5.4 Kasvu- ja teuraslaatu-tietojen keruu

Porojen valinnan perusedellytys on tietojen kerääminen valintakandidaattien tuotanto-ominaisuuksista, esim. lihantuotantoon vaikuttavasta kasvusta ja yksilöiden emien

lisääntymisestä. Porojen omistajat keräävät tällaisia tietoja vain satunnaisesti. Kattavan tiedonkeruun järjestäminen on vaikeata. Sen takia kannattaa pohtia vaihtoehtoisia kustannustehokkaita ratkaisuja valintaohjelman järjestämisessä. Porotalous on perinteinen paliskunnan yhteistyönä toteuttama talous. Tällaisen eläintuotannon kehittämiseksi on kehitetty ja sovellettu yhteisöperusteista valintaohjelmaa (Mueller ym. 2015). Kehittämistyön kohteena on koko tuotannon kenttä.

Yksi uskottavimmista ratkaisuista yhteisön ohjaamalle valintaohjelmalle on käyttää jalostusyttimeen eli nukleukseen perustuvaa ohjelmaa (Smith 1988). Ydinkarjaan voi tulla eläimiä takaisin tuotantokarjoista. Ydinkarjassa kerätään kaikista yksilöistä tietoa ja niiden sukupuoli tunnetaan, ja näin eläinten geneettisessä vertailussa voidaan käyttää BLUP-menetelmää.

Tällainen ohjelma on toimintakykyinen ja tuloksellinen vain silloin kuin nukleuksen tavoitteiden asettamiseen ja tuotteiden käyttöön osallistuu koko kenttä ja sen rahoitus on turvattu. Tässä yhteydessä saadaan selvyys siitä, mitä ominaisuuksia halutaan parantaa ja minkälaisella tiedonkeruulla ja ominaisuuksien painotuksella päästää tässä mielessä tyydyttävään lopputulokseen. Alkuvaiheessa tarvitaan kansallista ja alueellista julkista rahoitusta, kunnes ohjelma pystyy rahoittamaan toimintansa tuottamansa eläinaineksen myynnillä. Eläinten myynnillä saadaan rahoitusta keskitetyn nukleuksen ylläpitoon ja valintaohjelmaan ja myös geneettisiä linkkejä tuotantokarjojen välille (Wurzinger ym. 2011).

Poroilla nukleuskarjan ohjelmassa syntyy työkustannuksia eläinten merkinnässä ja tietojen hankinnassa, esimerkiksi punnitus erotuksissa, teuraslaadun määrittäminen ruhoista ja teurastamon henkilökunnan koulutus tehtävään. Lopullisia kustannuksia näistä on vaikea arvioida. Nukleusohjelmasta aiheutuvia kustannuksia voidaan kompensoida myymällä jalostushirvaita. Jos esimerkiksi yhdessä paliskunnassa perustettaisiin Kutuharjun koeporotarhaa vastaava ydinkarja, jonka kaikki yksilöt merkitään ja tulokset kerätään, niin toiminnan talous vahvistuisi, jos jalostusyksilöitä myytäisiin muille paliskunnille. Tällaisessa ydinkarjassa kannattaisi myös pohtia vasotusaitauksien ja tarhaamisen etuja. Vasotusaidassa vasojen tunnistaminen olisi luotettavampaa, vasat kasvaisivat isommaksi kuin vapaana ollessa paremman ruokinnan ansiosta ja petovahingot vähenisivät. Talviaikaisen tarhaamisen avulla porojen kuntoluokka säilyisi

parempana ruokinnan ansiosta, luonnonlaitumien kulutus vähenisi ja petovahingot olisivat pienempiä.

5.5 Merkittävien eläinten lukumäärä

Siitoshirvaiden valinnalla on eniten vaikutusta geneettiseen edistymiseen, koska niitä valitaan vähiten, noin 5 %. Poroilla tehollisen populaatiokoon pitäisi olla noin 100 hirvasta yhtä sukupolvea kohden, joten vuosittain uusia siitoshirvaita tulisi valita suunnilleen 50 yksilöä. 50 hirvasta on 5 % 1000 syntyneestä urosvasasta, ja naarasvasoja syntyy suunnilleen saman verran. Tällaisen arvion mukaan jalostuksella kehitettävä populaatio olisi siis noin 2000 vaadinta, joille syntyy vuosittain 2000 vasaa. Kaikki 2000 vasaa pitäisi merkitä yksilöllisillä korvamerkeillä kesämerkinnässä, ja samalla ottaa niistä DNA-näyte genotyypitystä varten. Samalla voidaan tunnistaa vasan emä. Tällä tavalla syksyn erotukseen mennessä vasojen isä saadaan tunnistettua, ja varmistettua myös emä. Ensimmäisinä vuosina kun yksilöllinen merkintä ja genotyypitys otetaan käyttöön, niin kohteena täytyy olla myös vanhemman polven yksilöt, siitosvaatimet- ja hirvaat.

5.6 Isien tunnistamisen kustannukset

Vasojen isien tunnistaminen voidaan tehdä luotettavasti genotyypittämällä geenimerkkeinä toimivien SNP-pistemutaatioiden (single nucleotide polymorphism) avulla. Genotyypitystä varten mahdollisista isistä pitää ottaa verinäyte tai kudospala (esimerkiksi korvamerkkilävistyksellä) DNA:n eristykseen. Eristykseen verestä tai kudospalasta voidaan käyttää esimerkiksi MN NucleoSpin Tissue kittiä, jolla saadaan eristettyä 250 näytettä. MN NucleoSpin Tissue kitin hinta on 619 euroa ilman arvonlisäveroa, joten yhden näytteen hinnaksi tulee noin kolme euroa (Kari Elo, Helsingin yliopisto 8.12.2016).

Jos näytteet halutaan genotyypittää itse, niin paras vaihtoehto on teettää räätälöity Illuminan iSelect HD genotyypityssiru, jolla voi määrittää 3072- 90 000 SNP- merkkiä. Esimerkiksi 6000 SNP- merkin sirussa on koettimia 24: lle DNA-näytteelle, ja siruja pitää tilata vähintään 48 kappaletta. Nämä sirut maksavat yhteensä 68 000 euroa ilman arvonlisäveroa, ja siruilla voidaan genotyypittää yhteensä 1152 yksilöä (Kari Elo, Helsingin yliopisto 8.12.2016). Yhden näytteen hinnaksi tulisi siis 58 euroa ilman

arvonlisäveroa. Tämän päälle tulisi muita kuluja esimerkiksi laboratorion kulutustavaroista ja reagensseista. Todellinen hinta olisi siis suunnilleen 60- 70 euroa per näyte (Kari Elo, Helsingin yliopisto 8.12.2016).

Sirujen genotyypityksen voi myös ostaa palveluna kaupalliselta laboratoriolta, jolloin hinta olisi suunnilleen sama (Kari Elo, Helsingin yliopisto 8.12.2016).

Tulevaisuudessa yksilökohtaisen merkinnän, genotyypityksen ja yksilön tulosten seurannan ansiosta voi olla mahdollista tehdä genomista valintaa poroilla. Tämä edellyttää kuitenkin suurta tietomäärää. Poronhoidossa on tärkeää ottaa huomioon sen erityinen asema perinteisenä ja kuluttajien näkökulmasta eettisenä elinkeinona, ja toteuttaa porojen jalostusta niin, että elinkeinon imago säilyy.

6 Johtopäätökset

Järjestelmällinen tiedonkeruu on valintaohjelman perusedellytys. Tiedonkeruuta varten poroille tarvitaan yksilöllinen merkintä, tiedot yksilön tuloksista ja sen sukulaisista. Poronhoidossa tehokkaan tiedonkeruun järjestämisessä on vielä paljon kehitettävää.

Työssä käytetyt menetelmät antavat hyvän käsityksen porojen arvosteluvarmuuden nykytilanteesta, ja siitä miten sukulaistiedot mahdollisesti parantaisivat sitä.

Jalostusvalinnassa sukulaistietojen käyttämisestä on eniten hyötyä arvosteluvarmuuden kasvattamisessa. Oleellista on kerätä sukulaisista ominaisuuden fenotyypitietoja. Korreloituneista ominaisuuksista on eniten hyötyä, kun niissä geneettisen vaihtelun osuus on suurempaa kuin valittavassa ominaisuudessa. Sukulaistietojen saamiseksi poroille tarvitaan yksilöllinen merkintä ja genotyypitys. Valintaohjelmassa yksilöiden tunnistamisen alkukustannukset ovat suuria, koska uusimman sukupolven tunnistamisen lisäksi myös niiden vanhemmat pitää merkitä ja genotyypittää.

Porojen yksilöllisestä tunnistamisesta ja merkinnästä on hyötyä myös jalostusvalinnan ulkopuolella. Yksilömerkinnän avulla pronomistajat pystyvät seuraamaan porojen selviytymistä entistä paremmin.

Yksilöllinen merkintä mahdollistaa tiedon keräämisen porojen tuloksista, kuten vasomisesta, painosta ja teuraslaadusta. Yksilön tulokset yhdistettynä sen sukulaistietoihin parantaa arvosteluvarmuutta huomattavasti ja perinnöllinen edistyminen

kasvaa. Tiedonkeruun ansiosta genominen valinta voi olla tulevaisuudessa poroilla mahdollista, mutta se täytyy toteuttaa niin, että poronhoidon perinteinen ja eettinen imago säilyisi.

7 Kiitokset

Haluan lämpimästi kiittää kotieläinten jalostustieteen professori Asko Mäki-Tanilaa ja MMT Kirsi Muuttorantaa maisteritutkielmani ohjaamisesta, ilman teidän apuanne tämä tutkielma ei olisi valmistunut. Teiltä sain neuvoja ja kommentteja aina kun tarvitsin, ja sain vastaukset nopeasti. Kiitos myös yliopistolehtori Jarmo Jugalle monista hyödyllisistä korjausehdotuksista.

Kiitokset opiskelukavereilleni Tiinalle, Helille, Sonjalle ja Essille, teidän kanssanne opiskeluaika oli hauskaa, antoisaa, ja siitä jäi paljon muistoja. Suurkiitos erityisesti Tiinalle, kun jaksoit auttaa minut maisterivaiheen kursseista lävitse, ja uskoa minuun silloinkin kun minä en. Kiitokset myös Juhanille, perheelleni ja muille ystäväilleni kaikesta avusta ja tuesta, jota teiltä sain opintojeni aikana. Kiitos vaarilleni, jonka kautta sain innostuksen tutkielman aiheeseen.

8 Kirjallisuus

- Anttonen 2014. Opas poronhoidon tarkasteluun maankäyttöhankkeissa. Paliskuntain yhdistys. 47s. https://paliskunnat.fi/poroyva/PoroYVA_2014_FI_web.pdf. Viitattu 12.11.2016.
- Atria 2017. <https://www.atriatuottajat.fi/atrianauta/lihanautatila/teuraskypsyys/>. Viitattu 11.5.2017.
- Bijma, P., Van Arendonk, J. & Woolliams, J. 2001. Predicting rates of inbreeding for livestock improvement schemes. *Journal of Animal Science* 79: 840-853.
- Bjørnstad, G., Flagstad, Ø., Hufthammer, A. K. & Røed, K. H. 2012. Ancient DNA reveals a major genetic change during the transition from hunting economy to reindeer husbandry in northern Scandinavia. *Journal of Archaeological Science* 39: 102-108.
- Bulmer, M.G. 1971 The Effect of Selection on Genetic Variability. *American Naturalist* 105: 201-211.
- Danell, Ö. 1999. Optimal produktion. *Rangifer* 19: 125-136.
- Dekkers, J. 1992. Asymptotic response to selection on best linear unbiased predictors of breeding values. *Animal Production* 54: 351-360.
- Euroopan unionin virallinen lehti, EUVL (C 19/22). [http://eur-lex.europa.eu/legal-content/FI/TXT/?uri=CELEX%3A52008XC0125\(07\)](http://eur-lex.europa.eu/legal-content/FI/TXT/?uri=CELEX%3A52008XC0125(07)) päätös 4.5.2006. Viitattu 18.9.2016
- Evira 2015. Eläimen elävänä tarkastaminen (ante mortem -tarkastus) osana lihantarkastusta. https://www.evira.fi/globalassets/tietoa-evirasta/lomakkeet-ja-ohjeet/elintarvikkeet/laitokset/liha/eviran_ohje_16028_1.pdf. Viitattu 10.1.2017.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. 1996. C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*.
- Filppa, J. 2005. Reindeer husbandry in Finland. *Rangifer* 25: 59-62.
- Gjedrem, T. 1967. Selection Indexes Compared with Single Trait Selection: II. The Efficiency of Selection for a Trait when Included in an Index. *Acta Agriculturae Scandinavica* 17: 269-275.
- Gordon, B. 2003. Rangifer and man: An ancient relationship. *Rangifer* 23: 15-28.

Henderson, C. R. 1984. Applications of linear models in animal breeding. Applications of linear models in animal breeding. University of Guelph.

Holand, Ø. 2006. Flokkstruktur og slaktestrategi i reindriften – et historisk perspektiv. Rangifer 12: 21-33.

Jordbruksverket 2016. <http://www.jordbruksverket.se/amnesomraden/handelmarknad/kottmjolkochagg/kottklassning.4.35974d0d12179bec285800013.html>. Klassning av slaktkroppar. Viitattu 10.1.2017

Juga, J. & Mäki-Tanila, A. 1987. Genetic change in a nucleus breeding dairy herd using embryo transfer. Acta Agriculturae Scandinavica 37: 511-519.

Kofinas, G., Osherenko, G., Klein, D. & Forbes, B. 2000. Research planning in the face of change: the human role in reindeer/caribou systems. Polar Research 19: 3-22.

Kolttalaki 1995. Kolttalaki 24.2.1995/253.
<http://www.finlex.fi/fi/laki/smur/1995/19950253>

Kumpula, J., Pekkarinen, A., Tahvonen, O. & Rasmus, S. 2015. Poronhoidon tuottavuus ja ekonomia erilaisissa laidun- ja ympäristöolosuhteissa. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 68/2015, Luonnonvarakeskus.

Laaksonen S. 2016. Tunne poro – poron sairaudet ja terveydenhuolto [Know the reindeer–diseases and health care of reindeer]. Kuusamo: Wazama Media Oy Riga: Livonia Print. 375s.

Lihantarkastusasetus 7, 2014. Maa- ja metsätalousministeriön asetus lihentarkastuksesta. Annettu 10.7.2014. <http://www.finlex.fi/fi/laki/alkup/2014/20140590#Pidp1140832>. Viitattu 10.1.2017.

Luke Taloustohtori 2017. <https://portal.mtt.fi/portal/page/portal/taloustohtori/porotalous/aikasarja>. Viitattu 11.5.2017.

Lundmark, Lennart. "Reindeer pastoralism in Sweden 1550-1950." Rangifer 27.3 (2007): 9-16.

Lynch, M. & Walsh, B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Sunderland, MA. 874s.

Maaseutuvirasto 2017. <http://www.mavi.fi/fi/tuet-ja-palvelut/yrittaja-kauppa-teollisuus/>. Viitattu 11.5.2017.

Maijala, V. & Nieminen, M. 2004. Poron ympärivuotinen ruokinta ja sen kannattavuus. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos.

Malmfors, G. & Wiklund, E. 1996. Pre-slaughter handling of reindeer—effects on meat quality. *Meat Science* 43: 257-264.

Mazzullo, N. 2010. More than meat on the hoof? Social significance of reindeer among Finnish Saami in a rationalized pastoralist economy. *Northeast Asian Study Series* 11: 101-119.

Meristö, T., Järvinen, J., Kettunen, J., & Nieminen, M. 2004. Porotalouden tulevaisuus—Keitä olemme ja mitä meille kuuluu? Kala- ja riistaraportteja 298.

Mrode, R.A & Thompson, R. 2005. *Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values*. 344s. CABI.

Muuttoranta, K. 2014. Current state of and prospects for selection in reindeer husbandry. Väitöskirja, Helsingin yliopisto.

Muuttoranta, K., Holand, Ø., Røed, K. H., Tapio, M., Nieminen, M. & Mäki-Tanila, A. 2014. Genetic variation in meat production related traits in reindeer (*Rangifer t. tarandus*). *Rangifer* 34: 21-36.

Muuttoranta, K. & Mäki-Tanila, A. 2011. Selection decisions among reindeer herders in Finland. *Rangifer* 31: 129-138.

Muuttoranta, K. & Mäki-Tanila, A. 2013. Regional differences in reindeer herding operations in Finland. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A—Animal Science* 62: 142-152.

Mueller, J.P., Rischkowsky, B., Haile, A., Philipsson, J., Mwai, O., Besbes, B., Valle Zárate, A., Tibbo, M., Mirkena, T., Duguma, G., Sölkner, J. & Wurzinger, M. 2015. Community-based livestock breeding programmes: essentials and examples. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 132: 155–168

- Norberg, H., Nieminen, M., Kumpula, J., Kojola, I. & Maijala, V. 2005. Porovasojen kuolleisuus ja kuolinsyyt: yhteenveto telemetriatutkimuksista Suomen poronhoitoalueella vuosina 1997-2004. Kala- ja riistaraportteja 355.
- Olofsson, A. 2011. Towards adaptive management of reindeer grazing resources. Doctoral thesis, Sveriges lantbruksuniversitet. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae 2011:16.
- Pabiou, T., Fikse, W., Amer, P., Cromie, A., Näsholm, A. & Berry, D. P. 2011. Genetic variation in wholesale carcass cuts predicted from digital images in cattle. *Animal* 5: 1720-1727.
- Paliskuntain yhdistys, 2016. <https://paliskunnat.fi/py/>. Viitattu 20.9.2016.
- Petterson, C. J., & Danell, B. 1993. Causes of variation in growth rate of reindeer calves. *Rangifer*, 13(2), 105-116.
- Poronhoitolaki 1990. Poronhoitolaki 14.9.1990/848
<http://www.finlex.fi/fi/laki/ajantasa/1990/19900848>.
- Røed, K. H. 2005. Refugial origin and postglacial colonization of holarctic reindeer and caribou. *Rangifer* 25: 19-30.
- Roed, K. H., Flagstad, O., Nieminen, M., Holand, O., Dwyer, M. J., Rov, N. & Vila, C. 2008. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer. *Proceeding of the Royal Society B* 275: 1849-1855.
- Rönnegård, L. & Danell, O. 2001. Gene flow and potential selection response in age-structured subpopulations having a common male pool. *Animal Science* 72: 427-440.
- Rönnegård, L. & Danell, Ö. 2003. Genetic response to selection on reindeer calf weights. *Rangifer* 23: 13-20.
- Rönnegård, L., Woolliams, J. & Danell, Ö. 2003. Breeding schemes in reindeer husbandry. *Rangifer* 23: 45-55.
- Saamelaiskäräjälaki 1995. Laki saamelaiskäräjistä 17.7.1995/974.
<http://www.finlex.fi/fi/laki/ajantasa/1995/19950974>

Safari, E., Fogarty, N. & Gilmour, A. R. 2005. A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livestock Production Science* 92: 271-289.

Searle, S. 1965. The value of indirect selection: I. Mass selection. *Biometrics* 21: 682-707

Shepherd R. K., & Kinghorn B. P. 1993 A deterministic model of BLUP selection in two tier nucleus breeding scheme. *Livestock Production Science* 33: 341–354.

Smith C. 1988 Genetic improvement of livestock using nucleus breeding units. *World Animal Review* 65: 2–10.

Soppela, P. & Nieminen, M. 1989. Adipose tissue fatty acid composition from different body sites in reindeer calves during autumn and spring. *Rangifer* 63: 4 Special Issue.

Sørensen, A. C., Berg, P. & Woolliams, J. A. 2005. The advantage of factorial mating under selection is uncovered by deterministically predicted rates of inbreeding. *Genetics Selection Evolution* 37: 57-81.

Stålhammar, H., Henningsson, T. & Philipsson, J. 1997. Factors influencing ultrasonic scanning measures, muscularity scores and body measures in performance-tested dairy bulls and their usefulness as predictors of beef production ability in Friesian cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica A—Animal Sciences* 47: 230-239.

Strandén, I., Mäki-Tanila, A. & Mäntysaari, E. 1991. Genetic progress and rate of inbreeding in a closed adult MOET nucleus under different mating strategies and heritabilities. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 108: 401-411.

Tahvonen, O., Kumpula, J. & Pekkarinen, A. 2014. Optimal harvesting of an age-structured, two-sex herbivore–plant system. *Ecological Modelling* 272: 348-361.

Utrera, A.R & Van Vleck, L. D. 2004. Heritability estimates for carcass traits of cattle: a review. *Genetics and Molecular Research* 3 (3): 380-394.

Varo, M. 1972. Investigations on the possibilities of reindeer breeding. II. *Journal of the Scientific Agricultural Society of Finland* 44: 234-248.

Villanueva, B., Wray, N. & Thompson, R. 1993. Prediction of asymptotic rates of response from selection on multiple traits using univariate and multivariate best linear unbiased predictors. *Animal Science* 57: 1-13.

Wiklund, E. 1996. Pre-slaughter handling of reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.)-effects on meat quality. SLU. Doctoral thesis, Sveriges lantbruksuniversitet. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* 1996:11.

Wiklund, E., Finstad, G., Worker, S. & Bechtel, P. J. 2008. Effects of early castration on carcass composition, yield and quality characteristics of meat from young reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) bulls and steers. *Rangifer* 28: 1-8.

Woolliams, J. 1989. Modifications to MOET nucleus breeding schemes to improve rates of genetic progress and decrease rates of inbreeding in dairy cattle. *Animal Production* 49: 1-14.

Wray, N. R. & Hill, W. 1989. Asymptotic rates of response from index selection. *Animal Production* 49: 217-227.

Wurzinger, M., Sölkner, J. & Iñiguez, L. 2011. Important aspects and limitations in considering community-based breeding programmes for low-input smallholder livestock systems. *Small Ruminant Research* 98: 170–175.