

Suomenhevosen geneettinen monimuotoisuus

Emilia Kallio

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

Joulukuu 2022

Tiivistelmä

Suomenhevonen on ainoa alkuperäinen hevosrotu Suomessa ja Suomen kansallishevonen. Suomenhevosen yksilömäärä on suhteellisen pieni, eikä geenivirtaa tule rotuun muualta, sillä suomenhevosta halutaan jalostaa omana puhtaana rotunaan. Pieni yksilömäärä ja rodun edustajien maantieteellinen sijoittuminen lähinnä vain Suomen alueelle saa aikaan tiettyjen piirteiden yleistymisen ja geneettisen monimuotoisuuden vähenemisen, kun sukua olevat yksilöt lisääntyvät keskenään. Ihmisen tekemällä valinnalla eli jalostuksella on myös suuri merkitys siihen, mitkä yksilöt pääsevät lisääntymään ja näin siirtämään genejensä tuleville sukupolville. Tässä työssä tutkin suomenhevosen geneettisen monimuotoisuuden tilaa, jalostuksen vaikutusta suomenhevosrotuun sekä sitä onko suomenhevosen neljän eri jalostussuunnan välillä geneettisiä eroja.

Suomenhevosen tehollinen populaatiokoko vaihtelee suuresti nukleaarisen SNP-datan ja mitokondrio-DNA:n perusteella laskettujen kokojen välillä. Geneettistä muuntelua tulee siis huomattavasti enemmän äitilinjojen ja tammojen puolelta. Suomenhevosen sukusiitosaste on muihin hevosrotuihin verrattuna pieni, mutta tulee nousemaan ajan kuluessa, sillä uutta geneettistä materiaalia ei tule rodun ulkopuolelta.

Ihmisen jalostuksen avulla aikaansaamaa suuntaavaa valintaa voidaan huomata suomenhevosen rakenteellisissa ominaisuuksissa ja väreissä, sekä niiden jakautumisessa suomenhevosrodun yksilöiden välillä. Jalostuksen vaikutus on myös huomattavissa suomenhevosen genomissa. Suomenhevosissa suositaan monipuolisuutta ja sopusuhtaista rakennetta, mikä voidaan huomata esimerkiksi askellajigeenin *DMRT3* suhteen, jonka heterotsygootti genotyyppi on huomattavasti homotsygootteja genotyyppisiä yleisempi suomenhevosten keskuudessa. Suomenhevosten perimässä esiintyy siis enemmän monipuolisuutta suosivia geenialleleja, kuin alleleja, jotka suuntaisivat suomenhevosen suoriutumista vain yhden ominaisuuden suhteen.

Suomenhevosrodulle on määritelty neljä jalostussuuntaa: juoksija-, ratsu-, työ- ja pienhevonen. Eri jalostussuunnan hevosia käytetään usein eri käyttötarkoituksiin ja ne eroavatkin ominaisuuksiltaan. Kuitenkaan suuria geneettisiä eroja käyttölinjojen välille ei ole toistaiseksi muodostunut.

Suomenhevosen geneettinen monimuotoisuus vaikuttaa nykytutkimuksen perusteella olevan suhteellisen hyvällä tasolla, vaikkakin tehollisen populaatiokoon pienuus onkin huolestuttavaa. Näiden asioiden huomioiminen esimerkiksi jalostuksessa voi parantaa suomenhevosrodun tilaa ja siten taata rodun säilymisen tulevaisuudessa.

Sisällys

| | |
|---|----|
| Tiivistelmä | 2 |
| 1. Johdanto..... | 4 |
| 2. Työn tarkoitus | 4 |
| 3. Rodun historia | 5 |
| 4. Rodun ja sen monimuotoisuuden kehitys ajan myötä | 6 |
| 4.1 Sukulaisuus muihin rotuihin | 6 |
| 4.2 Tehollinen populaatiokoko ja sukusiitosaste | 7 |
| 5. Eri käyttölinjat ja niiden väliset geneettiset erot..... | 11 |
| 5.1 Erot käyttölinjojen välillä..... | 11 |
| 5.2 DMRT3..... | 11 |
| 5.3 MSTN | 13 |
| 6. Jalostuksen vaikutus rodun ominaisuuksiin ja ominaisuuksien periytyminen | 14 |
| 6.1 Värigeenit | 14 |
| 6.2 Hevosen rakenne ja koko | 15 |
| 6.3 Ominaisuuksien periytyminen | 16 |
| 7. Yhteenveto | 17 |
| Lähteet | 19 |

1. Johdanto

Hevosia (*Equus caballus*) on jalostettu jo vuosisatojen ajan. Osalta hevosista on vaadittu ketteryyttä esteiden ylittämiseen ja nopeutta matkan taittamiseen ratsain, osalta voimaa ja kestävyyttä raskaiden kuormien vetoon, tai älykkyyttä ja yhteistyönhalua esimerkiksi karjan paimennukseen. Haluttuja piirteitä suosimalla on ajan saatossa muovautunut satoja erilaisia hevos- ja ponirotuja, joilla kaikilla on tyypilliset ominaisuutensa (FAO, 2022). Tiettyjen ominaisuuksien lisääntyminen valikoivan jalostuksen takia saa aikaan muutoksia lajin geneettisessä monimuotoisuudessa. Saman rodun edustajien lisääntyminen keskenään eli ns. puhdasrotuisten jälkeläisten tuottaminen tarkoittaa usein sukua olevien yksilöiden lisääntymistä keskenään. Tämä kasvattaa rodun sukusiitosastetta ja voi johtaa yksilön kelpoisuuden (fitness) huononemiseen eli ns. sukusiitosheikkouteen (inbreeding depression) (Hill ym., 2022). Tämä johtuu homotsygotian eli samaperintäisyyden lisääntymisestä, minkä seurauksena resessiiviset, usein haitalliset mutaatiot ja perinnölliset sairaudet yleistyvät (Hill ym., 2022). Monissa roduissa on myös havaittavissa ns. perustajavaikutus eli rodun kehittymisen alkuvaiheissa käytetyt yksilöt määrittelevät jälkipolvien geneettisen materiaalin. Myös rodun sisällä tapahtuva pullonkaulailmiö (population bottleneck) eli rodun yksilöiden äkillinen väheneminen vähentää rodun geneettistä monimuotoisuutta.

Useat hevosrodut toimivat myös maansa symboleina, kuvastaen sen kansaa ja kulttuuria. Suomessa ainoa alkuperäinen kansallisrotu on suomenhevonen. Suomenhevonen on monipuolinen yleishevonen, jolla on ollut vahva vaikutus Suomen historiassa. Rodun voidaankin sanoa kehittyneen kansan mukana, sen tarpeisiin sopeutuen. Suomessa suomenhevosta on nykyään noin 20 000 yksilöä (Hippos.fi, 2022). Rodun yksilömäärä on siis hyvin pieni, ja sitä tavataan lähinnä vain Suomessa (Hippos.fi, 2022).

2. Työn tarkoitus

Tässä kirjallisuustutkielmassa selvitän suomenhevosen geneettisen monimuotoisuuden tilaa, ottaen huomioon siihen mahdollisesti vaikuttaneet historian tapahtumat. Lisäksi tutkin suomenhevosen neljän eri käyttölinjan välisiä geneettisiä eroja, sekä jalostuksen mahdollista vaikutusta suomenhevosen ominaisuuksiin ja perimään. Suomenhevosen tilaa on tärkeää tarkastella sen tulevaisuuden kannalta, ja samalla miettiä, mitä rodun jalostuksessa ja kasvatustoiminnassa tulisi huomioida sen säilymisen takaamiseksi.

3. Rodun historia

Arvio on, että hevonen on kesytetty noin 5500 vuotta sitten (Gaunitz ym., 2018; Outram ym., 2009). Jo vuosituhansien ajan hevosia on käytetty maanviljelyssä, metsätoissa, liikkumisessa ja sodankäynnissä. Suomalaisen hevosen ja monen muun pohjoismaisen hevosrodun ajatellaan polveutuneen pohjoiseurooppalaisesta metsähevosesta (Peltonen & Saastamoinen, 2007). Peltonen & Saastamoisen mukaan (2007) suomalainen hevonen on risteytynyt muiden baltialaisten, eurooppalaisten ja venäläisten rotujen kesken. Etenkin Ruotsin vallan aikana 1500-luvulla tätä risteytymistä tapahtui, kun suomalaisia hevosia risteytettiin eurooppalaisten rotujen kanssa, hevosten koon kasvattamiseksi, sillä sen aikaiset suomalaiset hevoset olivat nykyisiä suomenpienhevosia pienempiä (Karppinen & Ketelimäki, 2014).

Suomessa 1890 -luvulla tapahtunut kansallisuusaatteen herääminen sai kuitenkin aikaan halun alkaa jalostamaan suomalaista hevosta omana puhtaana rotunaan ja suomenhevosen kantakirja perustettiin vuonna 1907 (Peltonen & Saastamoinen, 2007). Useita hevosjalostusliittoja ja järjestöjä perustettiin suomenhevosen edun ajamiseksi, mm. Hevoskasvatusyhdistys Hippos ja Suomenhevosliitto (Peltonen & Saastamoinen, 2007). Suomenhevosrotu kehittyi ja mukautui kansan mukana, ja rotu toimikin monessa käytössä, esimerkiksi sotaratsuna sekä työhevosena maa- ja metsätaloudessa. Jälleenrakentamisen aikana 1950-luvulla suomenhevosia oli arviolta 400 000, mutta kanta romahti etenkin maa- ja metsätaloustyön koneellistumisen ja siten hevosen kysynnän laskemisen myötä noin 15 000 yksilöön 1960-luvun loppuun mennessä (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Myöhemmin suomenhevosen suosio kuitenkin kasvoi ratsastus- ja raviurheilun kasvun myötä, ja nykypäivänä suomenhevosia on Suomessa noin 20 000 yksilöä (Karppinen & Ketelimäki, 2014).

Alun perin suomenhevosen käyttötarkoitus oli suurimmaksi osaksi työhevonen maatilojen ja metsätoiden apuna, ja kantakirjassakin oli vain yksi suomenhevostyyppi, raskarakenteinen työhevonen (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Kevyemmät ja urheilullisemmat suomenhevoset soveltuivat kuitenkin raskarakenteisempia hevosia paremmin ratsuksi sotilaille, ja niiden yleistyessä kantakirjaan lisättiin vuonna 1924 toinen linja kevyemmille hevosille (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Aluksi ravikilpailut olivat enimmäkseen maanviljelijöiden hupia ja kilpailuissa juoksivat raskarakenteiset työhevoset, jotka myöhemmin korvautuivat kevyemmillä ja

urheilullisemmilla hevosilla (Kumpulainen, 2007). Ravi- ja ratsuharrastuksen yleistyessä useita eri käyttölinjoja alkoi kehittyä ja nykyään suomenhevosten kantakirjassa on neljä jalostuslinjaa: työhevoset, ratsut, juoksijat ja pienhevoset (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Suomenhevosityksilö voi kuulua yhteen tai useampaan linjaan, ja useita suomenhevosia ei ole kantakirjattu ollenkaan (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Moni suomenhevonen ehtiikin kokeilemaan useampaa uraa ja toimimaan ravurina, ratsuna sekä työhevosena elämänsä aikana.

Suomenhevosrodun historian ja työkäyttöön jalostamisen ansiota suomenhevonen on pysynyt terveenä, pitkäikäisenä ja monimuotoisena rotuna (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Karppinen & Ketelimäki (2014) kuvailevat suomenhevosen rakennetta vankaksi, mutta liikettä joustavaksi ja pehmeäksi. Suomenhevosen luonteesta mainitaan lempeys ja maatiaisroduille ominainen vaatimattomuus ja älykkyys. Suomenhevosen jalostuksen historia näkyy paljon myös sen värityksessä. Suurin osa suomenhevosista on väriltään rautiaita, mikä johtuu jalostuksesta 1900-luvulla, jolloin rautias oli kantakirjassa ainut sallittu väri (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Rautiaiden väri kuitenkin voi vaihdella paljon vaaleasta karvasta lähes mustaan. Muita yleisiä piirteitä, joita suomenhevosille mainitaan ovat pään ja jalkojen valkoiset merkit ja pitkät jouhet, sekä osalla hevosista esiintyvä liinaharja eli valkoiset jouhet (Karppinen & Ketelimäki, 2014). Myös harvinaisempia värejä, kuten kimoja (valkoinen-harmaa), mustia tai suomenkirjavia esiintyy suomenhevosissa, mutta vain muutamassa yksilössä tai sukulinjassa (Karppinen & Ketelimäki, 2014).

4. Rodun ja sen monimuotoisuuden kehitys ajan myötä

4.1 Sukulaisuus muihin rotuihin

Kuten aiemmin mainitsin, suomenhevosen uskotaan polveutuneen pohjoiseurooppalaisesta metsähevosesta. Suomenhevonen onkin läheistä sukua muille pohjoismaisille roduille kuten islanninhevoselle, norjanvuonohevoselle, pohjoisruotsinhevoselle, gotlanninrussille, eestinhevoselle sekä idästä löytyville roduille kuten mongolianhevoselle (Kvist ym., 2019). Suomenhevosen perimästä on myös löydetty yhteys przewalskinhevosen kanssa (Kvist ym., 2019). Kyseissä tutkimuksessa suomenhevosen mitokondrio-DNA:n perusteella suomenhevoset luokiteltiin emälinjaryhmiin A-R. Neljä tutkimukseen osallistuvista suomenhevosesta ja yksi

latvialainen hevonen kuuluivat haplotyypiltään ryhmään F, joka aikaisemmin ajateltiin esiintyvän ainoastaan przewalskinhevosessa (*Equus przewalskii*).

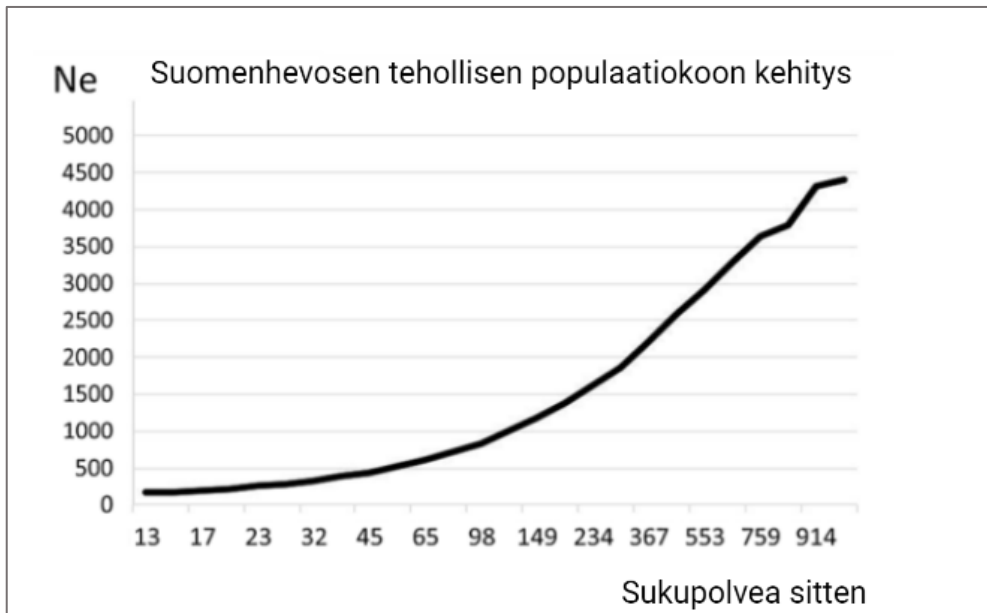
Myöhemmässä tutkimuksessa luodun fylogeneettisen puun avulla saatiin selville, että nämä neljä suomenhevosta ja latvialainen hevonen, jotka kuuluivat haploryhmään F, muodostivat sisarhaaran przewalskinhevosen kanssa (Kvist & Niskanen, 2021). Linjojen eroamisen arvioidaan tapahtuneen noin 13 300 vuotta sitten. Havainto ei kuitenkaan todista suomenhevosen polveutumista suoraan przewalskinhevosesta, vaan on todennäköisempää, että niillä on ollut yhteinen kantamuoto, joka on eriytynyt kahdeksi eri linjaksi. Der Sarkissian ym. (2015) ovat todenneet, että aiemmin alkuperäisenä villihevosena pidetyn przewalskinhevosen arvellaan polveutuvan Botai-kulttuurin (5700–5100 vuotta sitten) aikaisista kesyhevosista. Geenivirtaa nykyisten kesyhevosten ja przewalskinhevosen linjan välillä on kuitenkin täytynyt olla, sillä nykyhevosten genomista 13,7 % on havaittavissa przewalskinhevosen genomissa (Der Sarkissian ym., 2015). Linjojen välillä löytyy kuitenkin suuria eroja esimerkiksi kromosomien lukumäärässä. Przewalskinhevosen kromosomilukumäärä on $2n=66$, kun taas kesyhevosella kromosomipareja on yksi vähemmän $2n=64$ (Benirschke ym., 1965).

4.2 Tehollinen populaatiokoko ja sukusiitosaste

Suomenhevosen geneettistä monimuotoisuutta on selvitetty tutkimalla genomista muuntelua yksilöiden välillä. Kvist ym. (2019) tutkimuksessa selvitettiin suomenhevosen eri käyttölinjojen välisiä eroja sekä rodun historiaa arvioimalla tehollisen populaatiokoon (effective population size, N_e) muutosta ja rodun sukusiittoisuutta mitokondrio-DNA:n ja tuman genomien emäsmuunteluun (single nucleotide polymorphism, SNP) perustuvan yli 65 000 SNP:tä sisältävän paneelin avulla. Sukusiittoisuutta suomenhevosen ja muiden hevosrotujen välillä arvioitiin sukusiitoskerroimien (inbreeding coefficient, F_{IS}) ja yhtenäisten homotsygoottisten jaksojen avulla (runs of homozygosity, ROH). Suomenhevosen yhtenäisten homotsygoottisten jaksojen lukumäärä oli pienempi muihin hevosrotuihin verrattuna (suomenhevosen ROH keskiarvo 8,1 ja muiden rotujen ROH vaihteli arvojen 11–38 välillä). Suomenhevosen ROH-jaksot olivat kuitenkin pidempiä kuin muilla roduilla, mikä viittaa sukusiittoisuuteen. Suomenhevosen ROH-jaksot olivat keskimäärin yli 15 000 kb pitkiä, muilla roduilla ROH-jaksojen keskimääräinen pituus vaihteli välillä 6 800–15 000 kb. Sukusiitoskerroin F_{IS} kuvaa eroa arvioitujen ja havainnoitujen heterotsygoottisten yksilöiden

määrässä, ja sen arvot vaihtelevat välillä -1 (enemmän heterotsygootteja) ja +1 (enemmän homotsygootteja). Suomenhevosten sukusiitoskerroin oli 0,016 ja muiden rotujen ryhmälle se oli 0,143. Tämän tutkimuksen mukaan suomenhevosrotu on siis vähemmän sukusiittoinen muihin rotuihin verrattuna, vaikkakin pitkät homotsygoottiset jaksot genomissa aiheuttavatkin huolenaihetta (Kvist ym., 2019). Suomenhevosten sukusiitosaste on kuitenkin noussut 2000-luvulla huomattavasti nopeammin aikaisempaan verrattuna (Ojala ym., 2007). 1990-luvulla suomenhevosten sukusiitosaste oli noin 2,4 % ja se nousi kymmenessä vuodessa arvoon 3,5–4,0 % (Ojala ym., 2007). Suomenhevosten sukusiitosaste ei kuitenkaan ajatella olevan vielä liian korkea, ja jalostuksella pyritään vaikuttamaan sukusiitoksen välttämiseen (Ojala ym., 2007).

Tehollinen populaatiokoko N_e on suure, jonka voi yksinkertaistetusti ajatella kuvaavan niiden yksilöiden lukumäärää, jotka osallistuvat geenien tuottamiseen seuraavassa sukupolvessa eli se kuvaa ideaalipopulaation kokoa. Kvist ym. (2019) tutkimuksessa suomenhevosten tehollista populaatiokokoa arvioitiin SNP-merkkien avulla eri käyttölinjojen välillä sekä koko suomenhevosrodulle. Suomenhevosten tehollinen populaatio on laskenut huomattavasti sukupolvien aikana, mutta lasku on alkanut tasaantumaan (Kuva 1). Tutkimukseen osallistuneiden suomenhevosten avulla laskettu tehollinen populaatiokoko vaihteli välillä 43–56 neljän käyttölinjan (ratsu, ravuri, työhevonen ja pienhevonen) sekä kantakirjaamattomien suomenhevosten ryhmissä. Tämä on todella pieni koko, sillä tehollisen populaatiokoon ollessa alle 100 lajin lyhytaikainen säilyminen on uhattuna ja pitkäaikaisen säilymisen kannalta tehollisen populaatiokoon olisi hyvä olla yli 1000 (Frankham ym., 2014). Kvist ym. (2019) tutkimuksen mukaan SNP-datan avulla arvioitu tehollinen populaatiokoko koko suomenhevosrodulle oli kuitenkin 161 kun kaikki eri käyttölinjojen hevoset, sekä kantakirjaamattomat hevoset yhdistettiin. Tämä luku on rodun säilymisen kannalta parempi, ja kertookin että kantakirjaamattomat hevoset voisivat tuoda jalostuslinjoihin lisää geneettistä materiaalia.

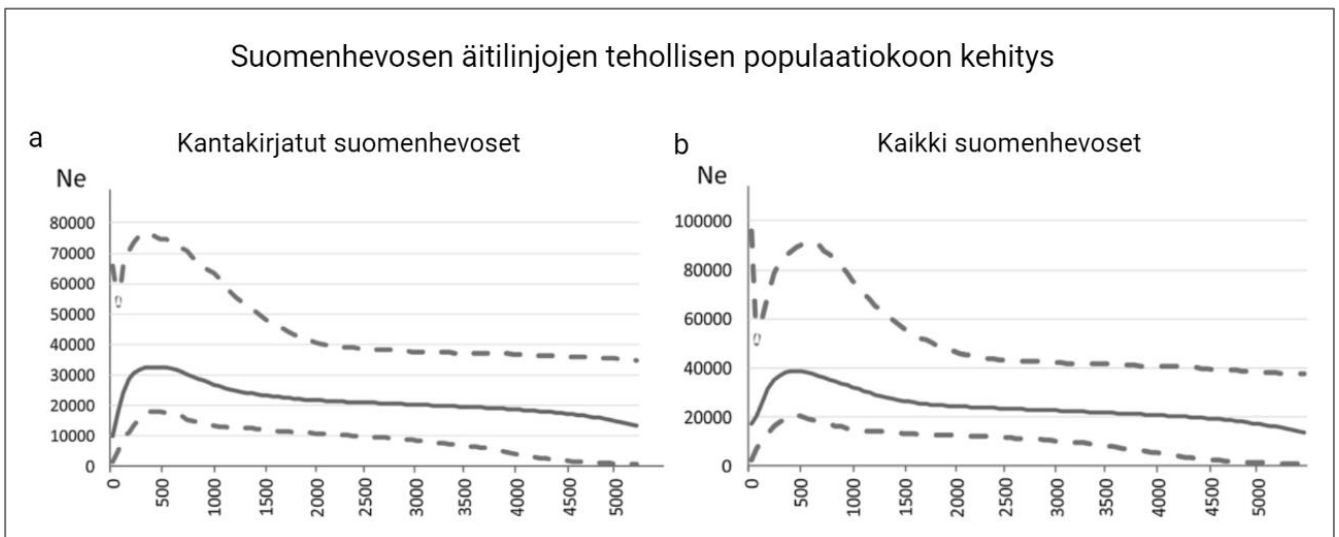


Kuva 1. Suomenhevosen tehollisen populaatiokoon kehitys sukupolvien myötä. Laskettu nukleaarisen SNP-datan avulla, sisältäen kaikki suomenhevoset. Kuva muokattu julkaisusta Kvist ym., (2019).

Tutkimuksessa mitokondrio-DNA:n avulla arvioitu emälinjojen tehollinen populaatiokoko havaittiin olevan nukleaarisen DNA:n pohjalta arvioitua tehollista populaatiokokoa huomattavasti suurempi, keskiarvoltaan noin 17 200, sisältäen kaikki tutkimukseen osallistuneet suomenhevoset. Nukleaarisen ja mitokondrio-DNA:n perusteella arvioitujen tehollisten populaatiokokojen ero johtuu todennäköisesti suomenhevosrodun historiasta ja jalostuksesta. Jo hevosen domestikaatioprosessissa arvellaan olleen enemmän tammoja niiden helpomman luoteen takia (Kvist ym., 2019). Suomenhevosrotua perustettaessa käytettiin lukuisia tammoja, jotka olivat peräisin osin eristyneistäkin populaatioista, ja toivat siten rotuun monimuotoista geneettistä materiaalia (Peltonen & Saastamoinen, 2007). Kantakirjaa perustettaessa siihen kuitenkin hyväksyttiin vain tietyt kriteerit täyttävät hevoset, mikä rajoitti huomattavasti jalostuksessa käytettyjä yksilöitä. Suomenhevosten sukupuissa onkin havaittavissa ainoastaan neljä kantaoria, joista kaikki suomenhevoset periytyvät: Murto, Uljaanpoika, Lohdutus ja Kirppu (Ojala ym., 2007). Usein esimerkiksi oreja, joilla on hyvä ravimenesitys, suositaankin jalostuksessa huomattavasti muita enemmän, ja näin vain muutama ori voi tuottaa suuren määrän jälkeläisiä, kun taas osa oreista ei tuota jälkeläisiä ollenkaan. Tämä pienentää suomenhevosen perimän monimuotoisuutta entisestään.

Kvist ym. (2019) tutkimuksen mukaan suomenhevosen mitokondrio-DNA:n avulla arvioitu eli ns. emälinjojen tehollinen populaatiokoko nousi vielä 500 vuotta sitten, mutta alkoi laskemaan noin

300 vuotta sitten (Kuva 2). Viimeisen 50 vuoden aikana kantakirjattujen suomenhevosten emälinjojen tehollinen populaatiokoko väheni lähes puoleen aikaisemmasta (Kuva 2a). Laskua tehosti rodun kantakirjan perustaminen ja eri jalostuslinjojen muodostuminen. Syynä emälinjojen tehollisen populaatiokoon laskemiselle on todennäköisesti perustajavaikutus, jalostuskäytänteet ja historian tapahtumat. Kuten aikaisemmin mainitsin, suomenhevosen kantakirjaa perustettaessa vain tietyt kriteerit täyttävät hevoset hyväksyttiin ja näin jalostuksessa käytettävien hevosten määrä oli pieni, jolloin geneettistä muuntelua oli vähän. Myös 1980-luvulla tapahtunut suomenhevosyksilöiden lukumäärän pieneneminen johti populaation pullonkaulailmiöön (population bottleneck), eli populaation äkilliseen pienenemiseen, minkä seurauksena vain osa yksilöistä jäi jatkamaan sukua ja näin määrittelemään tulevien sukupolvien geneettisen materiaalin lähtökohdan (Kvist ym., 2019).



Kuva 2. Suomenhevosten emälinjojen tehollisen populaatiokoon Ne kehitys, perustuen mutaationopeuteen 2.9×10^{-6} . Minimi- ja maksimikoot on merkitty katkoviivalla. Kuva a sisältää kantakirjatut suomenhevoset ja kuva b kaikki suomenhevoset eri käyttölinjoista, sekä kantakirjaamattomat suomenhevoset. Kuva muokattu julkaisusta Kvist ym., (2019).

5. Eri käyttölinjat ja niiden väliset geneettiset erot

5.1 Erot käyttölinjojen välillä

Neljän jalostuslinjan syntyessä suomenhevosen kantakirjaan ja hevosten käyttö eri tarkoituksiin on luonut ominaisuuksiltaan eriäviä saman rodun edustajia. Hevoset valitaan jalostussuuntaan rakenteellisten ominaisuuksien ja usein esim. ajo-, ratsastus- tai käyttökokeen avulla (Hippos.fi, 2022). Jalostustavoitteiden (Hippos.fi, 2022) mukaisesti juoksijalinjan hevoselta vaaditaan urheilullista ja sopusuhtaista rakennetta, sekä kestävyyttä ja ravivarmuutta. Ratsuhevosen tulee olla joustava ja tasapainoinen ja sen tulee pystyä pidentämään ja lyhentämään askelta kaikissa askellajeissa (Hippos.fi, 2022). Pienhevosen jalostussuuntaan hyväksytään suomenhevoset, joiden säkäkorkeus on korkeintaan 148 cm ja joilla tulee ratsun tavoin olla kyky askeleen pituuden säätelyyn ratsastaessa tai ajaessa (Hippos.fi, 2022). Työhevostinjan hevosilla on oltava vetämisen mahdollistava vahva rakenne, hyvä vetokyky, sekä sitkeä ja rauhallinen luonne (Hippos.fi, 2022).

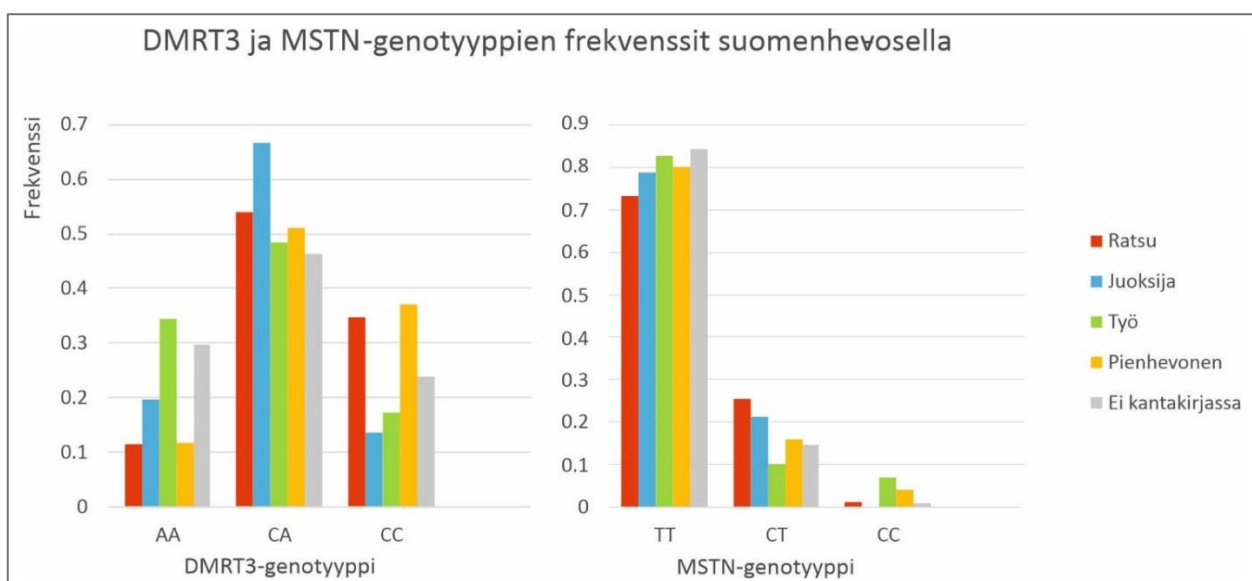
5.2 DMRT3

Jalostuksen avulla eri käyttötarkoituksissa hyödylliset piirteet ovat yleistyneet. Usein esimerkiksi hyvin ravikilpailuissa menestyneitä hevosia käytetään huomattavasti enemmän jalostuksessa kuin muita hevosia. Jäderkvist Fegeraues ym. (2015) suorittamassa tutkimuksessa tutkittiin askellajigeenin *DMRT3* (*Doublesex And Mab-3 Related Transcription Factor 3*) jakautumista suomenhevostinjen ja ravureiden välillä. Aikaisempien tutkimusten perusteella *DMRT3*-geenistä tiedetään, että sen yhden emäksen mutaatio, jossa sytosiini C korvautuu adeniinillä A, ja etenkin mutaation homotsygootti muoto AA saa aikaan hevosen paremman suoriutumisen ravikilpailuissa. AA-genotyyppiä esiintyy myös muita genotyyppisiä enemmän erityisiä askellajeja omaavissa hevosroduissa, kuten islanninhevosilla, jotka pystyvät käynnin, ravin ja laukan lisäksi tölttiin ja passiin (Kvist ym., 2021). Genotyyppit AC ja CC taas saavat aikaan paremmat askellajit ratsuhevosille. Jäderkvist Fegeraues ym. (2015) tutkimuksessa huomattiin samanlainen tulos myös suomenhevosten kohdalla. Genotyyppin AA suomenhevoset menestyivät ravikilpailuissa muita genotyyppisiä paremmin. Genotyyppin AA ravureilla oli paremmat ajat, suuremmat voittosummat ja suurempi osuus voitoissa. Ratsujen joukossa huomattiin, että genotyyppien CC ja CA hevosilla oli huomattavasti paremmat askellajit kuin genotyyppillä AA. Tutkimuksessa huomattiin myös, että genotyyppin CA hevosista huomattavasti useampi yksilö on osallistunut kouluratsastuskilpailuihin

muihin genotyypeihin verrattuna (kouluratsastuskilpailuihin osallistuvien hevosten määrä CA-genotyypin sisällä 80 %, CC 24 % ja AA 31 %). Tämä tulos poikkesi muista hevosroduista, joilla ns. villityyppi CC oli yleisin kouluratsastuksessa (Jäderkvist Fegraeus ym., 2015).

Tutkimuksessa Kvist ym. (2021) selvitettiin valinnan vaikutusta suomenhevoseen, sekä mm. *DMRT3*-geenin jakautumista eri käyttölinjojen välillä. Tutkimuksessa huomattiin, että suomenhevosilla esiintyy vähemmän CC-genotyyppiä ja enemmän CA-genotyyppiä muihin rotuihin verrattuna. Huomattiin myös, että puhtaan kolmitahtisen laukan omaavilla suomenhevosilla esiintyi enemmän CA ja CC genotyyppiä, kuin AA-genotyyppiä. Yllättäen AA-genotyyppiä esiintyi kuitenkin eniten työhevosilla 34,5 % ja juoksijalinjan hevosilla vain 19,7 %. Vähiten AA-genotyyppiä esiintyi ratsuilla 11,5 %. CC-genotyyppiä esiintyi eniten pienhevosilla 37,2 % ja ratsuilla 34,6 % ja vähiten juoksijoilla 13,6 %. CA-genotyyppiä esiintyi eniten juoksijoilla 66,7 % ja vähiten työhevosilla 48,3 % (Kuva 3). Genotyypeistä CA oli huomattavasti muita yleisempi suomenhevosien joukossa. Tutkimuksessa esitetään CA-genotyypin yleisyyden syyksi suomenhevosten monipuolinen käyttö ja eri käyttölinjojen välinen geenien vaihto jalostuksen kautta (Kvist ym., 2021).

Hevosille, etenkin ravureille on kehitetty myös ns. ravivarmuusgeenitestejä, jossa hevosen ravivarmuusgeenin eli *DMRT3*-geenin genotyyppi voidaan selvittää jouhinäytteiden avulla (UC Davis Veterinary Medicine, 2022). Testin avulla hevosen genotyyppi voidaan siten huomioida valmennuksessa ja jalostuksessa.



Kuva 3. *DMRT3* ja *MSTN*-genotyyppien frekvenssit suomenhevosen eri käyttölinjoilla ja kantakirjaamattomilla suomenhevosilla. Kuva muokattu artikkelista Kvist L., (2019).

5.3 MSTN

Aikaisemmissa tutkimuksissa on huomattu, että myostatiinigeeni *MSTN* on yhteydessä lihaksikkuuden lisäksi myös suoriutumiseen. *MSTN*-geenissä tapahtuneen mutaation (deleetion) on huomattu aiheuttavan ennenaikaisen stop-kodonin, joka vähentää myostatiinin tuotantoa ja siten lisää yksilön lihaksikkuutta esimerkiksi hiirillä, koirilla, lampailla, lehmillä ja hevosilla (Mosher ym., 2007). Mutaation on huomattu parantavan suorituskyykyä mm. vinttikoirilla, joilla genotyypin CT koirat suoriutuvat villityypin TT tai homotsygootti CC-genotyyppejä koiria paremmin (Hill ym., 2010). Mutaation suhteen homotsygootit vinttikoirat (eli genotyyppi CC) eivät kuitenkaan suoriudu kilpailussa yhtä hyvin, todennäköisesti liiallisen lihasmassan takia, mikä pienentää keuhkojen tilavuutta (Mosher ym., 2007). Hevosilla on huomattu *MSTN*-geenin vaikuttavan hevosten nopeuteen ja kestävyyskykyyn. CC-genotyyppiä esiintyy enemmän nopeilla, lyhyen matkan juoksijoilla, kun taas TT-genotyyppi on yleisempi kestävyttä vaativilla pitkän matkan juoksijoilla. CT-genotyyppi on yleisin parhaiten keskipitkän matkan suorittavilla hevosilla (Hill ym., 2010).

Kvist ym. suorittamassa tutkimuksessa (2021) huomattiin, että tutkimukseen osallistuneilla suomenhevosilla esiintyi enemmän TT-genotyypin omaavia yksilöitä muihin tutkimukseen osallistuneisiin hevosrotuihin verrattuna. Tutkimuksessa ei kuitenkaan löydetty eroja *MSTN*-geenin suhteen eri käyttölinjojen välillä (Kuva 1). Tutkimuksessa mainittiin, että jalostuksella on todennäköisesti ollut vaikutuksensa tähän, sillä kestäviä hevosia suosittiin esim. metsätöissä nopeiden lyhyen matkan juoksijoiden sijaan. Tutkimuksessa mainitaan myös, että muutkin ominaisuudet kuin lihaksikkuus vaikuttavat suorituskyykyyn ja että rakenteellisesti tasapainoinen hevonen suoriutuu todennäköisesti liiallisen lihaksikasta hevosta paremmin (Kvist ym., 2021).

MSTN-geenin mutaatioita ei ole vielä tutkittu tarpeeksi niiden haitallisuuden ja mahdollisten terveydellisten ongelmien määrittämiseksi. Lehmillä, jotka ovat homotsygootteja mutaation suhteen on kuitenkin huomattu useiden elimien, kuten keuhkojen koon pienenemistä (Mosher ym., 2007). Lihaksikkuudestaan tunnetussa belgiansininen -lihakarjarodussa *MSTN*-geenin mutaatio on fiksoitunut lähes koko populaatioon, sillä se periytyy vanhemmilta jälkeläisille (Meyermans ym., 2022). Belgiansinisessä on huomattu, että mutaatiota kantavat lehmät ovat alttiimpia punkkien (*Psoroptes*) aiheuttamille ihosairauksille, villityypin lehtiin verrattuna (Meyermans ym., 2022). Belgiansinisillä esiintyy myös ongelmia liikkumisessa ja poikimisessa liiallisen lihasmassan takia ja

keisarinleikkaukset ovatkin yleisempiä kuin luonnollinen synnytys, jopa 95–99 % puhdasrotuisista belgiansinisen vasikoista syntyy keisarinleikkauksella (Kolkman ym., 2010). Nämä ongelmat ovatkin aiheuttaneet keskustelua ja jopa ehdotuksia rodun tuonnin kieltämisestä useissa maissa. Rotua kuitenkin kasvatetaan myös EU:n alueella ja sen liha on suosittua sen laadun ja hyvän rakenteen takia (Belgian Blue Group, 2022). Vastaavaa ns. liiallista lihaksikkuutta ja siitä aiheutuvia ongelmia ei toistaiseksi ole havaittu hevosilla. *MSTN*-geenin mutaatiota voidaan tulevaisuudessa hyödyntää karjankasvatuksen lisäksi myös lääketieteessä esimerkiksi lihasheikkouden hoidossa, ja myös haavojen parantumisen tehostamisessa, sillä sen on huomattu olevan yhteydessä ihon parantumisprosessissa ihmisillä ja hiirillä (Meyermans ym., 2022).

Huomattavia geneettisiä eroja ei siis ole havaittavissa suomenhevosen eri käyttölinjojen välillä. Syynä on todennäköisesti suomenhevosten monipuolinen käyttö, jolloin suuntaavaa valintaa ominaisuuksien suhteen ei juuri synny. Myös useiden suomenhevositysilöiden mahdollinen kuuluminen useampaan kantakirjaan, sekä kantakirjaamattomien hevosten käyttö jalostuksessa vähentää käyttölinjojen välisiä eroja. Rodun ja sen eri käyttölinjojen perustamisesta ei myöskään ole kulunut kovin pitkää aikaa, jolloin suuria muutoksia ei ole voinut tapahtua. Kuitenkin ajan kuluessa geneettiset erot voivat kasvaa.

6. Jalostuksen vaikutus rodun ominaisuuksiin ja ominaisuuksien periytyminen

6.1 Värigeenit

Suomenhevosen ominaisiin piirteisiin vaikuttaa suuresti rodun perustamisessa käytettyjen yksilöiden ominaisuudet, jalostuksen kautta tapahtuva valinta, sekä historian tapahtumat. Suomenhevosrodun kantakirjaa perustettaessa 1907, ainoa kantakirjaan hyväksytty väri oli rautias (Perttunen, 2007). Tämä vaikutti suuresti jalostuksessa käytettyjen yksilöiden valitsemiseen ja siten myös värien periytymiseen. Jo vuonna 1920 noin 86 % kantakirjatuista suomenhevosista oli väriltään rautiaita ja nykyäänkin rautiaita on yli 90 % suomenhevosista (Perttunen, 2007). Monet suomenhevosen värit siis harvinaistuiivat tai jopa katosivat kantakirjan perustamisen, ja rodun yksilöiden määrän vähenemisen vuoksi. Tutkimuksessa Kvist ym. (2021) tutkittiin jalostuksen vaikutusta suomenhevosen väreihin ja selvitettiin harvinaisempien värigeenien esiintymistä suomenhevosilla. Valinnan vaikutusta ei kuitenkaan havaittu rautiaan väriä koodaavan geenin

lähetyillä, jota olisi luullut olevan värin yleisyyden perusteella. Valintaan viittaavia merkkejä huomattiin kuitenkin vaalentavien geenien, esimerkiksi valkoisia merkkejä (sabino) tuottavan *KIT*-geenin lähetyillä. Toinen valkoisia merkkejä aikaansaava geeni on *MITF*, jonka tuottamaa väritystä kutsutaan nimellä splashed white (SW1). Tutkimuksiin osallistuvissa hevosissa ei ilmentynyt sabinoväritystä, mutta SW1 mutaatiota löydettiin kolmesta linjasta. Myös hopeaan väritykseen yhteydessä olevan geenin *PMEL* lähellä havaittiin valintaan viittaavia merkkejä. Hopean värityksen tuottavaa mutaatiota löydettiin seitsemässä eri suomenhevoslinjassa (Kvist ym., 2021). Harvinaisempia värejä siis esiintyy suomenhevosissa, mutta usein ne voivat olla piileviä tai vaikeasti tunnistettavia.

6.2 Hevosen rakenne ja koko

Toinen jalostuksessa huomioitu tärkeä ominaisuus on hevosen rakenne ja säkäkorkeus. Suomenhevosen kantakirjaan hyväksyttiin alussa vain säkäkorkeudeltaan yli 148 cm olevat oriit ja myöhemmin suomenpienhevosen kantakirjaan alle 148 cm olevat suomenhevokset (Ojala ym., 2007). Kvist ym. (2021) tutkimuksessa löydettiin valintaan viittavia merkkejä *LCORL*-transkriptiotekijän lähetyillä, joka on yhteydessä säkäkorkeuteen. Tämän geenin pienentynyt ekspressio saa aikaan isomman säkäkorkeuden ja lisääntynyt ekspressio saa aikaan pienemmän säkäkorkeuden (Kvist ym., 2021). Jalostuksen ja käyttötarkoituksen aikaansaama valinta on vaikuttanut myös suomenhevosen rakenteeseen. Kuten aikaisemmin mainitsin, myostatiinigeenissä *MSTN* tapahtunut mutaatio saa aikaan lihasmassan lisääntymistä hevosilla. Mutaatio ei kuitenkaan ole yleistynyt suomenhevosissa, vaikka sen tiedetäänkin olevan yhteydessä parempaan suoritukseen raviurheilussa (Hill ym., 2010). Monipuolisia ja kestäviä suomenhevosia on siis suosittu lihaksikkaita ja nopeita enemmän, mikä on johtanut valintaan mutaatiota vastaan (Kvist ym., 2021). Sama ilmiö on myös huomattavissa askellajigeenin *DMRT3* suhteen, jossa heterotsygootti genotyyppi CA on yleisempi kuin hyvät askellajit tuottava villityyppi CC tai mutaation suhteen homotsygootti AA, joka saa aikaan paremman suoriutumisen ravikilpailuissa (Kvist ym., 2021). Suomenhevosissa siis selvästi suositaan monipuolisuutta ja kykyä onnistua suhteellisen hyvin kaikessa, sen sijaan että yksilöt erikoistuisivat menestymään paremmin vain yhden ominaisuuden suhteen.

6.3 Ominaisuuksien periytyminen

Hevosten tai minkä tahansa eläimen jalostuksessa pyritään valitsemaan tiettyjen ominaisuuksien suhteen parhaat yksilöt tuottamaan jälkeläisiä. Ojala ym. (2007) mukaan nämä ominaisuudet voidaan hevosilla luokitella kolmeen ryhmään: terveys ja hedelmällisyys, rakenne sekä suoritus- ja käyttöominaisuudet. Ravikilpailuissa hyvin menestyneitä oreja käytetään huomattavasti huonosti menestyviä tai muiden käyttölinjojen oreja enemmän (Hippos.fi, 2022). Hyvän raviuran tehnyt ori voikin periyttää ominaisuutensa jälkipolville. Suomenhevosten ravimenestyksen periytymistä arvioitaessa, kisa-ajan eli ns. nopeuden heritabiliteetti saa suurimman arvon, keskimäärin noin 0,33 (Suontama ym., 2012). Periytyvyysaste eli heritabiliteetti voi saada arvoja 0–1, jossa 1 tarkoittaa sitä, että vaihtelu yksilöiden välillä johtuu pelkästään yksilöiden perimästä ja 0 että erot eivät johdu geneettisistä syistä, vaan voivat olla esimerkiksi ympäristön aikaansaamia (Ojala ym., 2007). Suomenhevosten yksittäisten voittotulojen heritabiliteetin arvo oli lähellä nollaa mutta vuosittaisten voittotulojen heritabiliteetin arvoksi saatiin 0,27. (Suontama ym., 2012). Ravimenestyksen voidaan siis sanoa periytyvän jossain määrin jälkeläisille.

Muita periytyviä ominaisuuksia ovat hevosen rakenne, koko ja väri. Hevosen säkäkorkeuden heritabiliteetti onkin suhteellisen korkea noin 0,89 (Schroderus & Ojala, 2010). Muiden rakenteeseen liittyvien ominaisuuksien sekä askelluksen heritabiliteetti oli kuitenkin pientä (Schroderus & Ojala, 2010). Hevosen värityksen periytymistä säätelevät useat geenit, ja yksilön väritys riippuu vanhemmilta saatavista värigeenien alleeleista (Perttunen, 2007). Muodostuvaan väriin vaikuttavat melaniini -väriaineen kaksi tyyppiä eumelaniini (musta väri) ja feomelaniini (värit ruskeasta keltaiseen) (Perttunen, 2007). Mustan värin antava alleeli on dominoiva ja rautiaan värin tuottama alleeli resessiivinen (Perttunen, 2007). Toinen geeni säätelee mustaan värin leviämistä ja sen dominoiva alleeli saa aikaan mustan värin esiintymisen vain hevosen ”ääriosissa” kuten jaloissa ja harjassa, kun taas resessiivinen alleeli saa aikaan mustan värin leviämisen kaikkialle, jolloin hevonen on väriltään kokonaan musta (Perttunen, 2007). Hevosilla esiintyy myös ns. diluutiogenejä eli värityksen intensiivisyyteen vaikuttavia geenejä sekä vaalentavia geenejä esim. voikkogenei, joka saa aikaan vaaleankeltaisen värityksen (Thiruvankadan ym., 2008). Lisäksi on muita väritykseen yhteydessä olevia geenejä kuten hopeageenejä ja muita suomenhevosilla harvinaisempia värigeenejä ja valkoisia merkkejä tuottavia geenejä (Thiruvankadan ym., 2008).

Myös suomenhevosen yleisimpien sairauksien ja terveydellisten haittojen periytyvyyttä on tutkittu. Usein perinnöllisten sairauksien heritabiliteetti on pieni, alle 0,10, mutta esimerkiksi

kaviorustonluutuman eli kavion ruston kovettumisen heritabiliteetti vaihtelee suomenhevosilla välillä 0,30–0,50 (Ojala ym., 2007). Suomenhevosilla esiintyvät yleisimmät sairaudet ovat metabolinen oireyhtymä (EMS), jossa hevosen sokeriaineenvaihdunta ei toimi normaalisti altistaen hevosen kaviokuumeelle ja ylipainolle sekä iho-ongelmat kuten kesäihottuma eli yliherkkyys pureville hyönteisille, mikä saa aikaan kutinaa ja ihon tulehtumista (Kvist ym., 2021). Tietty käyttäytyminen, kuten puunpureminen (crib biting) voi myös periytyä jälkeläisille. Puunpuremisen heritabiliteetin on arvioitu olevan noin 0,68, joka on suhteellisen korkea (Hemmann ym., 2014). Luonteen heritabiliteetti on kuitenkin hyvin pientä n. 0,15, samoin hedelmällisyysominaisuuksien, joiden heritabiliteetti on korkeintaan 0,33 (Ojala ym., 2007). Useimpiin ominaisuuksiin vaikuttaa siis suuresti hevosen ympäristö, sen hoito, kasvatus ja koulutus pelkän perimän lisäksi (Ojala ym., 2007).

7. Yhteenveto

Suomenhevosen geneettisen monimuotoisuuden tila on suhteellisen hyvä ottaen huomioon rodun pienen koon ja sen historiassa tapahtuneen geneettisen pullonkaulailmiön sekä jalostuksen vaikutuksen geneettiseen materiaaliin. Suomenhevosen sukusiitosaste on monia muita rotuja pienempi, mutta tulee nousemaan, sillä uusia geenejä ei tule rodun ulkopuolelta, kun saman rodun edustajat lisääntyvät keskenään (Ojala ym., 2007). Rodun tehollinen populaatiokoko on hyvin pieni nukleaarisen DNA:n perusteella, mutta emälinjojen tehollinen populaatiokoko on sen sijaan suuri (Kvist ym., 2019). Suuria eroja suomenhevosen neljän eri käyttölinjan (ratsu, juoksija, työ- ja pienhevonen) ei ole suomenhevosen monipuolisen käytön ja eri käyttölinjojen välisen geenivirran johdosta, eikä rodun ja sen käyttölinjojen muodostamisesta ole kulunut tarpeeksi aikaa huomattavien erojen syntymiseksi (Kvist ym., 2021). Jalostuksen vaikutus voidaan hyvin huomata suomenhevosen rakenteen ja värin lisäksi sen perimässä, jossa monipuolista käyttöä ja sopusuhtaista rakennetta koodaavat geenialleelit ovat yleisempiä kuin äärimmäisiä rakenteellisia ominaisuuksia tai vain tietyn ominaisuuden parantamiseen keskittyvät geenialleelit (Kvist ym., 2021).

Suomenhevosen geneettisen monimuotoisuuden tilan tiedostamalla voidaan miettiä keinoja rodun tilan parantamiseksi. Tammojen suurempi tehollinen populaatiokoko viittaa siihen, että suurin osa geneettisestä muuntelusta tulee tammoilta, joten olisi tärkeää, että mahdollisimman moni tamma saisi jälkeläisiä (Kvist & Sundström, 2021). Useat harvinaiset värit ovat myös tammojen varassa, ja

niitä saattaa esiintyä vain muutamassa sukulinjassa (Perttunen, 2007). Emälinjojen ja siten monimuotoisen perimän ylläpitäminen onkin mahdollista vain, jos tammatt saavat tammajälkeläisiä, mikä nostaa edelleen tammojen lisääntymisen tärkeyttä (Kvist & Sundström, 2021). Muutaman orin suosimisen sijaan tulisi käyttää monia erisukuisia oreja, myös kantakirjan ulkopuolisia, jotta muuntelua olisi mahdollisimman paljon (Kvist ym., 2019). Yksittäisten menestyvien orien astutusmäärää voitaisiin rajoittaa ja pyrkiä suosimaan harvinaisempaa sukua olevia oreja (Kvist ym., 2019). Myös orin ja tammatt valinnassa tulee ottaa huomioon, ettei molemmissa vanhemmissa ole samoja rakenteellisia vikoja tai alttiutta sairastua johonkin perinnölliseen sairauteen (Kvist & Sundström, 2021).

Hevosten jalostuksessa on siis tärkeää kiinnittää huomiota hevosen kilpailumenestyksen ja ulkonäön sijaan myös geneettisiin ominaisuuksiin. Jatkuvasti tehdään uutta tutkimusta ja saadaan lisää tietoa hevosten genetiikasta ja eri rotujen geneettisestä tilanteesta. Tätä tietoa voidaan hyödyntää jalostuksessa tuottaen yhä parempia ja terveempiä yksilöitä, sekä rotujen tilanteen parantamiseksi ja niiden säilyttämiseksi.

Lähteet

Belgian Blue Group. (2022). About Belgian Blue. <https://www.belgianbluegroup.com/bbg/historique-angl/?lang=en>

Benirschke, K., Malouf, N., Low, R. J., & Heck, H. (1965). Chromosome complement: Differences between *equus caballus* and *equus przewalskii*, Poliakov. *Science*, 148(3668), 382–383. <https://doi.org/10.1126/science.148.3668.382>

der Sarkissian, C., Ermini, L., Schubert, M., Yang, M. A., Librado, P., Fumagalli, M., Jónsson, H., Bar-Gal, G. K., Albrechtsen, A., Vieira, F. G., Slatkin, M., & Orlando, L. (2015). Evolutionary genomics and conservation of the endangered Przewalski's horse. *Current Biology*, 25(19), 2577–2583. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.032>

FAO. (2022). Domestic Animal Diversity Information System (DAD-IS). The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).

Frankham, R., Bradshaw, C. J. A., & Brook, B. W. (2014). Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation*, 170, 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>

Gaunitz, C., Fages, A., Hanghøj, K., Albrechtsen, A., Khan, N., Schubert, M., Seguin-Orlando, A., Owens, I. J., Felkel, S., Bignon-Lau, O., Outram, A. K., & Orlando, L. (2018). Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. *Science*, 360(6384), 111–114. <https://doi.org/10.1126/science.aao3297>

Hemmam, K., Raekallio, M., Vainio, O., & Juga, J. (2014). Crib-biting and its heritability in Finnhorses. *Applied Animal Behaviour Science*, 156, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.04.008>

Hill, E. W., Gu, J., Eivers, S. S., Fonseca, R. G., McGivney, B. A., Govindarajan, P., Orr, N., Katz, L. M., & MacHugh, D. (2010). A sequence polymorphism in MSTN predicts sprinting ability and racing stamina in thoroughbred horses. *PLoS ONE*, 5(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008645>

Hill, E. W., Stoffel, M. A., McGivney, B. A., MacHugh, D. E., & Pemberton, J. M. (2022). Inbreeding depression and the probability of racing in the Thoroughbred horse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1977). <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0487>

Hippos.fi. (2022). <https://www.hippos.fi>

Jäderkvist Fegraeus, K., Johansson, L., Maenpää, M., Mykkanen, A., Andersson, L. S., Velie, B. D., Andersson, L., Arnason, T., & Lindgren, G. (2015). Different DMRT3 genotypes are best adapted for harness racing and riding in finnhorses. *Journal of Heredity*, 106(6), 734–740. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv062>

Karppinen, S., & Ketelämäki, M. (2014). Kansallisaarteemme suomenhevonen (S. Karppinen, Toim.). Kirjakaari.

Kolkman, I., Opsomer, G., Aerts, S., Hoflack, G., Laevens, H., & Lips, D. (2010). Analysis of body measurements of newborn purebred Belgian Blue calves. *Animal*, 4(5), 661–671. <https://doi.org/10.1017/S1751731109991558>

Kumpulainen, M. (2007). Suomenhevonen sotien jälkeen: jälleenrakennuksen aika. Teoksessa M. Saastamoinen (Toim.), *Suomenhevonen* (2. painos, ss. 36–50). Suomen Hippos ry.

- Kvist, L., Honka, J., Niskanen, M., Liedes, O., & Aspi, J. (2021). Selection in the Finnhorse, a native all-around horse breed. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 138(2). <https://doi.org/10.1111/jbg.12524>
- Kvist, L., & Niskanen, M. (2021). Modern Northern Domestic Horses Carry Mitochondrial DNA Similar to Przewalski's Horse. *Journal of Mammalian Evolution*, 28(2). <https://doi.org/10.1007/s10914-020-09517-6>
- Kvist, L., Niskanen, M., Mannermaa, K., Wutke, S., & Aspi, J. (2019). Genetic variability and history of a native Finnish horse breed. *Genetics Selection Evolution*, 51(1). <https://doi.org/10.1186/s12711-019-0480-8>
- Kvist, L., & Sundström, L. (2021). Mitä voimme tehdä suomenhevosen geneettisen monimuotoisuuden edistämiseksi? *Suomenhevonen*, 38–41.
- Meyermans, R., Janssens, S., Coussé, A., Gorssen, W., Hubin, X., Mayeres, P., Veulemans, W., Claerebout, E., Charlier, C., & Buys, N. (2022). Myostatin mutation causing double muscling could affect increased psoroptic mange sensitivity in dual purpose Belgian Blue cattle. *Animal*, 16(3). <https://doi.org/10.1016/j.animal.2022.100460>
- Mosher, D. S., Quignon, P., Bustamante, C. D., Sutter, N. B., Mellersh, C. S., Parker, H. G., & Ostrander, E. A. (2007). A mutation in the myostatin gene increases muscle mass and enhances racing performance in heterozygote dogs. *PLoS Genetics*, 3(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030079>
- Ojala, M., Peltonen, T., & Saastamoinen, M. (2007). Suomenhevosen jalostus. Teoksessa M. Saastamoinen (Toim.), *Suomenhevonen* (2. painos, ss. 127–166). Gummerus Kirjapaino Oy.
- Outram, A. K., Stear, N. A., Bendrey, R., Olsen, S., Kasparov, A., Zaibert, V., Thorpe, N., & Evershed, R. P. (2009). The earliest horse harnessing and milking. *Science*, 323(5919), 1332–1335. <https://doi.org/10.1126/science.1168594>
- Peltonen, T., & Saastamoinen, M. (2007). Suomenhevosen alkuperä ja historia - kehittyminen omaksi roduksi. Teoksessa M. Saastamoinen (Toim.), *Suomenhevonen* (2. painos, ss. 9–16). Gummerus Kirjapaino Oy.
- Perttunen, E. (2007). Suomenhevosen värit. Teoksessa M. Saastamoinen (Toim.), *Suomenhevonen* (2. painos, ss. 108–125). Gummerus Kirjapaino Oy.
- Schroderus, E., & Ojala, M. (2010). Estimates of genetic parameters for conformation measures and scores in Finnhorse and Standardbred foals. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 127(5), 395–403. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2010.00856.x>
- Suontama, M., van der Werf, J. H. J., Juga, J., & Ojala, M. (2012). Genetic parameters for racing records in trotters using linear and generalized linear models. *Journal of Animal Science*, 90(9), 2921–2930. <https://doi.org/10.2527/jas.2011-4526>
- Thiruvankadan, A. K., Kandasamy, N., & Panneerselvam, S. (2008). Coat colour inheritance in horses. *Livestock Science*, 117(2–3), 109–129. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2008.05.008>
- UC Davis Veterinary Medicine. (2022, marraskuuta 2). SynchroGait (DMRT3). University of California, Davis Campus. <https://vgl.ucdavis.edu/test/synchrogait>

Kuvat ja taulukot:

Kvist, L., Niskanen, M., Mannermaa, K., Wutke, S., & Aspi, J. (2019). "Effective population sizes estimated from SNP data" [Viivadiagrammi] Artikkelissa "*Genetic variability and history of a native Finnish horse breed*". *Genetics Selection Evolution*, 51(1). Fig. 3. Saatavilla osoitteessa <https://doi.org/10.1186/s12711-019-0480-8>

Kvist, L., Niskanen, M., Mannermaa, K., Wutke, S., & Aspi, J. (2019). "Skyline plots of the female effective population sizes of the Finnhorses" [Viivadiagrammi] Artikkelissa "*Genetic variability and history of a native Finnish horse breed*". *Genetics Selection Evolution*, 51(1). Fig. 2. Saatavilla osoitteessa <https://doi.org/10.1186/s12711-019-0480-8>

Kvist, L. (2019). *MSTN ja DMRT3-genotyyppien frekvenssit suomenhevosilla*. Artikkelissa "*Suomenhevosen geneettinen muuntelu kertoo rodun historiasta ja ohjeistaa tulevaisuudelle*". *Hevosenomistaja*, 1. s.35 Kuva 3. Saatavilla osoitteessa https://www.shkl.net/wp-content/uploads/2019/03/suomenhevosen_geneettinen_muuntelu.pdf