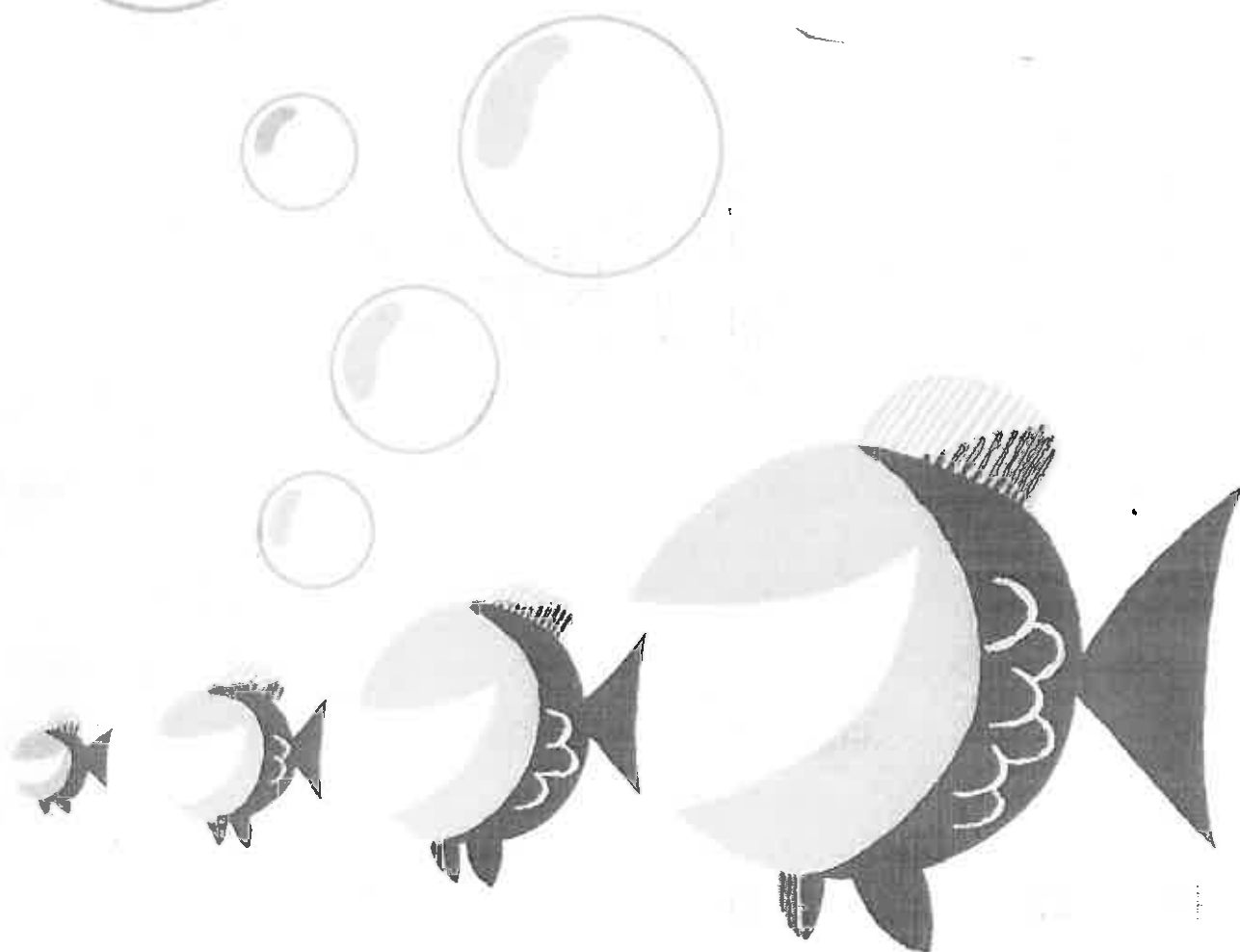


RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO



MONISTETTUJA JULKAISUJA

37
1985





RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUJA JULKAISUJA

Toimittaja: Viljo Nylund. Toimitussihteerit: Marja-Liisa Koljonen, Petri Suuronen.

Julkaisun jakelusta päätetään kunkin numeron osalta erikseen.

Julkaisua koskevat tiedustelut osoitetaan Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston kirjastolle, PL 193, 00131 Helsinki 13.

Monistettuja julkaisuja on jatkoa sarjalle: "Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja". Kalantutkimusosaston muut julkaisusarjat ovat "Finnish Fisheries Research", "Suomen kalatalous", "Tiedonantoja" ja "Meddelanden".

Redaktör: Viljo Nylund. Redaktionssekreterare: Marja-Liisa Koljonen, Petri Suuronen.

Publikationens distribuering fastställs skilt för varje nummer.

Förfrågningar angående tidskriften riktas till bibliotekarien, Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet, fiskeriforskningsavdelningen, PB 193, 00131 Helsingfors 13.

Tidskriften är fortsättning på "Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja". Övriga publikationsserier från fiskeriforskningsavdelningen är "Finnish Fisheries Research", "Suomen kalatalous", "Tiedonantoja" och "Meddelanden".

RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS, KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUJA JULKAISUJA

No 37

1985

SUOMEN LOHIKANTOJEN ENSYYMIGENEETTINEN MUUNTELU

Marja-Liisa Koljonen

HELSINKI 1985

ISBN 951-9092-58-7
ISSN 0358-4623
Helsinki 1985
Yliopistopaino

SISÄLLYSLUETTELO

	Sivu
1. JOHDANTO	1
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	3
2.1. Lohinäytteet	3
2.2. Elektroforeesi	10
2.3. Tilastolliset menetelmät	13
2.3.1. Genotyyppirakenne	13
2.3.2. Geenidiversiteetti	14
2.3.3. Geneettinen etäisyys	16
3. TULOKSET	17
3.1. Entsyymitulosten tulkinta	17
3.2. Alleelifrekvenssit	26
3.3. Genotyypifrekvenssit ja H-W-testaus	29
3.4. Geneettisen muuntelun määrä	37
3.5. Geneettiset etäisyydet	45
4. TULOSTEN TARKASTELU	58
4.1. Lajitason muuntelu	58
4.1.1. Entsyymigeneettisen muuntelun suhde koko genomien muunteluun	58
4.1.2. Keskimääräinen geenidiversiteetti	59
4.2. Populaatioiden sisäinen muuntelu	63
4.2.1. Muuntelun määrä	63
4.2.2. Geneettisen muuntelun väheneminen kalanviljelyn vaikutuksesta	66
4.3. Kantojen välinen muuntelu	71
4.3.1. Geneettisen muuntelun jakautuminen	71
4.3.2. Erilaistuminen	73
4.3.3. Alleelifrekvenssien ajalliset muutokset	77
4.4. Järvilohien asema	80
4.5. Geneettisen muuntelun säilyttäminen	82
Kiitokset	85
Kirjallisuus	86

1. JOHDANTO

Luonnonvaraisten lohikantojen (Salmo salar L.) poikastuotanto koko Itämeren alueella on enää vain 9 % siitä, mitä se oli vuosisadan vaihteessa (Toivonen 1981, 1983). Myös Suomen alkuperäisistä lohikannoista suurin osa on tuhoutunut, sillä aikaisemmista 18 Itämeren puoleisesta kannastamme on luonnonvaraisena enää kaksi. Lohikantojen menetyksen kompensoimiseksi on aloitettu lohen viljely- ja istutustoiminta, ja jo nykyisin Itämeren alueen lohen vaelluspoikasista noin 70 % tuotetaan kalanviljelylaitoksissa. Huolimatta näinkin voimakkaista muutoksista lohen luonnollisessa lisääntymisessä, on muutosten geneettisiin vaikutuksiin kiinnitetty varsin vähän huomiota. Asianmukainen lohikantojen hoito edellyttää kuitenkin, että kantojen geneettinen rakenne tunnetaan ja että se otetaan huomioon.

Sekä suojele- ja hoitotoimien että kalastuksen kehittämisen kannalta olennainen kysymys on, kuinka säilyttää mahdollisimman paljon nykyisten lohikantojemme välisestä ja sisäisestä geneettisestä muuntelusta. Tämän selvittämiseksi on tiedettävä, missä määrin lohikannat ovat erilaistuneet geneettisesti, kuinka paljon geneettistä muuntelua ne sisältävät ja kuinka paljon ne mahdollisesti ovat jo menettäneet luonnollisen lisääntymisen häiriintymisen ja tähänastisen viljelyn vaikutuksesta.

Lohi on kotijokiuskollisuutensa vuoksi jakautunut erillisiin kutupopulaatioihin eli kantoihin. Kantojen välinen lisääntymis-isolaatio mahdollistaa geneettisen erilaistumisen ja sopeutumisen paikallisiin ympäristöihin. Kannan luonnollisen lisääntymisen estyminen ja sen joutuminen pelkän viljelykierron varaan merkitsee tavallisesti väistämättä kannan efektiivisen koon romahdusta. Tämän myötä vähenee mitä todennäköisemmin myös kannan geneettisen muuntelun määrä.

Tämä tutkimus on perusselvitys lohikantojemme tämänhetkisestä geneettisestä muuntelusta. Tuloksia Suomen lohikannoista verrataan myös muutamiin neuvostoliittolaisiin kantoihin sekä aikaisempiin lohitutkimuksiin. Näitä tietoja tarvitaan sekä viljely-, istutus- ja suojelutoimenpiteiden suunnittelussa että niiden vaikutuksia arvioitaessa.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

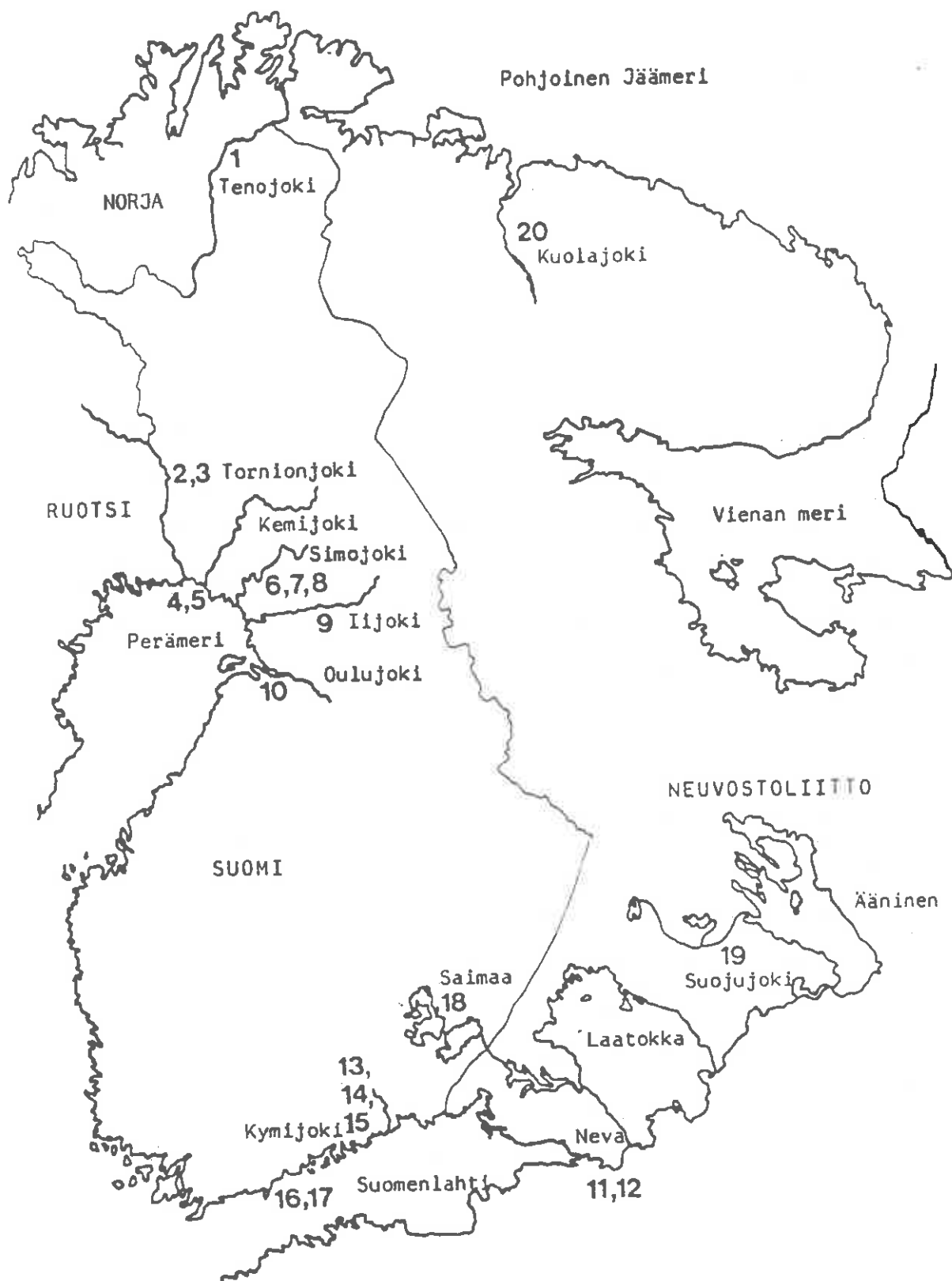
2.1. Lohinäytteet

Aineisto käsittää yhteensä kaksikymmentä lohinäytettä, joiden yhteinen yksilömäärä on 1314 yksilöä (taulukko 1). Näytteet ovat vuosilta 1981-1983, pääosin Suomesta mutta myös Neuvostoliitosta (kuva 1). Ne edustavat sekä alkuperäisiä luonnonkantoja että laitostokantoja. Pääosa näytteistä (13 kpl) on poikasnäytteitä, viisi näytettä on emokalaparvista ja kaksi on saatu kalastajilta. Seuraavassa on esitetty tarkemmat tiedot näytteistä ja niiden edustamista kannoista.

Tenojoki on nykyisin Suomen tuottoisin lohijoki. Lohi nousee Tenojokea pitkin sen useisiin sivujokiin saakka, joista rajajokia ovat Tenojoen lisäksi Inarijoki ja Skietshamjoki. Norjan puoleisia sivujokia ovat Karasjoki, Jiesjoki, Maskejoki ja Valjoki ja Suomen puoleisia Utsjoki, Vetsijoki ja Pulmankijoki sekä eräät pikkujoen. Tenojoen vesistön lisäksi lohi nousee Suomen puolella myös Näätämönjokeen. Tenojoen vesistöstä saatu lohen kokonaisuus oli 1972-1977 vuosittain 117-250 tonnia (Toivonen ja Heikinheimo-Schmid 1979). Tenojoen vesistön näyte on peräisin keväällä ja kesällä 1981 Utsjoen pääuomaa alas vaeltaneista vaeltuspoikasista ja se edustaa todennäköisesti kolmen eri jokihäärän (Tsarsjoen, Kevojoen ja Utsjoen) poikasia, mutta ei kuitenkaan Tenojoen pääuoman kantaa. Tenojoen lohi on vielä luonnontilainen.

Taulukko 1. Lohinäytteiden alkuperä ja yksilömäärä

1.	Tenojoki 1981	64
2.	Tornionjoki (Muonio) 1981	40
3.	Tornionjoki (Kukkola)1981	20
4.	Kemijokisuu 1981	96
5.	Kemijokisuu 1983	146
6.	Simojoki 1981	43
7.	Simojoki 1982	33
8.	Simojoki 1983	100
9.	Iijoki 1981	70
10.	Oulujokisuu (Monta) 1981	48
11.	Neva (Laukaa) 1981	70
12.	Neva (NL) 1983	261
13.	Kymijokisuu (Neva) 1981	21
14.	Kymijokisuu (Neva) 1982	13
15.	Kymijokisuu (Neva) 1983	26
16.	Suomenlahti 1981	9
17.	Suomenlahti 1982	25
18.	Saimaa (Kuurna) 1981	95
19.	Suojujoki, Ääninen (NL) 1983	32
20.	Kuolajoki (NL) 1983	<u>102</u>
	yhteensä	1 314



Kuva 1. Näytteiden alkuperä. Numerot viittaavat taulukkoon 1.

Tornionjoen lohi lisääntyy edelleen luonnonvaraisesti, vaikka kanta onkin voimakkaasti heikentynyt. Tehokkaan meripyyntin seurauksena kudulle nousevien lohien määrä on vähentynyt murtoosaan entisestään.

Lohisaaliit ovat vähentyneet Tornionjoella 1970-luvulla neljään-viiteen tonniin vuodessa, kun ne 1600-1800-luvuilla olivat parhaimmillaan 300-400 tonnia ja vielä tällä vuosisadallakin joinakin vuosina yli 100 tonnia (Toivonen 1981, Tuunainen ym. 1984). Monien lisääntymisalueiden poikastuotanto on heikentynyt, ja joen latvoilla on jo aivan poikasettomia koskia. Tornionjoen lohi on otettu viljelyyn ja tällä hetkellä valtion kalanviljelylaitoksissa on eri-ikäisissä Tornionjoen lohen emokalastoissa noin 1 500 yksilöä. Tornionjoen lohesta on kaksi näytettä, joista toinen on Muoniossa Särkijärvenkalanviljelylaitoksella luonnonmädistä kasvatetusta parvesta ja toinen Kukkolankoskesta pyydettyjä poikasia (15 kpl) ja emokaloja (5 kpl).

Kemijoki oli muinoin Suomen tuottoisin lohijoki; vuotuinen lohisaalis oli jopa 3 000 tynnyriä eli noin 357 000 kg (Vilkuna 1974). Kemijoesta tunnettiin kolme morfologisesti erilaista lohityyppiä, jotka nousivat kudulle eri aikaan kesästä ja vaelsivat eri koskiin kutemaan. Ensimmäisenä nousivat kudulle kalat, jotka vaelsivat etäisimpien jokihaarojen kutualueille (Vilkuna 1974). Kemijoen rakentamisen (1947) myötä lohikanta tuhoutui. Nykyisin Kemijokisuulta pyydetään Kemijoen velvoiteistutuksia varten emokaloja. Suomututkimusten perusteella näistä kaloista oli vuonna 1981 luonnonkudusta peräisin 66% ja vuonna 1983 62%, loput olivat laitoksessa kasvatettuja (Report of...1984), todennäköisesti Iijoen kannan istutuksista peräisin. Luonnonkudusta peräisin olevat kalat ovat lähtöisin muista Perämeren joista,

todennäköisimmin Tornionjoesta ja osittain Simojoesta. Kemijokisuulta on kaksi näytettä, vuosilta 1981 ja 1983.

Simojoki on nykyään ainoa Itämereen laskeva kokonaan maamme rajojen sisäpuolella oleva luonnonvarainen lohijoki, eikä sekään ole enää täysin alkuperäisessä tilassa. Joella tehtiin 1960-luvulla laajoja uittoruoppauksia, jolloin suuri osa poikastuotanto-alueista tuhoutui. Vuosina 1976-1977 joki palautettiin osittain luonnontilaan siirtämällä kiviä takaisin koskiin. Entisöinnin seurauksena poikastuotanto parani jonkin verran. Luonnontilaisena Simojoen on arvioitu tuottaneen 55 000-65 000 lohen vaelluspoikasta vuodessa, ja vuotuinen lohisaalis oli tuolloin noin 6 000 kg (Toivonen 1966). Vuosina 1979-80 arvioitiin mereen vaeltaneen 12 000-14 000 vaelluspoikasta vuodessa (Toivonen ja Jutila 1982). Simojoen lohisaalis on saalistiedustelun mukaan laskenut vuoden 1970 1 300 kilosta vuoden 1981 200 kiloon.

Simojoen lohinäytteet ovat peräisin keväisistä vaelluspoikasten rysäpyynneistä. Vuoden 1981 näyte edustaa ilmeisesti suhteellisen puhdasta Simojoen kantaa. Evävaurioiden perusteella tehtyjen arvioiden mukaan vuonna 1982 rysistä saaduista poikaisista 24.7% oli peräisin laitoksista (K. Hietanen, julkaisematon). Nämä lohenpoikaset olivat hakeutuneet Simojokeen todennäköisesti Kemijokisuulla tehdyistä istutuksista, joissa on ollut mukana smolttiutumattomia poikasia. Vuonna 1983 laitospoikasia ei ainakaan havaittu vaelluspoikasten joukossa.

Iijoen lohi ei enää lisäännä luonnossa, mutta Pohjois-Suomen keskuskalanviljelylaitoksessa on Iijoen lohen emokalasto. Iijoen

lohikannan näyte on peräisin Laukaan keskuskalanviljelylaitokselta. Parvi oli kasvatettu Pohjois-Suomen keskuskalanviljelylaitokselta keväällä 1979 tuodusta mädistä. Parven emot olivat ensimmäisen polven laitoskaloja.

Oulujoen muinoin kuuluisa lohikanta on menetetty joen rakentamisen seurauksena (mm. Westman 1975). Nykyisin Oulujoen lohikannan istutusvelvoitetta hoitaa Oulujoki Oy:n Montan kalanviljelylaitos, jolla on oma emokalastonsa. Emokalasto on perustettu useista Perämeren lohikannoista, ja siinä tiedetään olevan ainakin Iijoen, Tornionjoen, entistä Oulujoen ja ruotsalaisen Skellefteån lohta. Montan kannan näyte on kevään 1981 vaelluspoikasista.

Sumenlahteen ja Saaristomereen laskevien entisten lohijokien (Kymijoki, Karjaanjoki ja Paimionjoki) kantoja ei ole enää edes laitoksissa jäljellä. Suomenlahden lohi-istutuksia varten on tuotu Neuvostoliitosta Nevan lohen mätiä, josta on kasvatettu emokalasto Laukaan keskuskalanviljelylaitokselle. Nevan kannan näyte "Laukaa" on peräisin näistä emoista.

Laukaan kalojen lisäksi Nevan lohesta on toinenkin näyte, joka on peräisin Neuvostoliitossa kasvatetuista Nevan kannan yksi- ja kaksivuotisista lohista. Parvet oli kasvatettu Leningradin lähellä olevalla Tsikinon kalanviljelylaitoksella ja ne kumpikin oli perustettu noin 400 yksilöstä. Nevan lohi on myös Neuvostoliitossa laitosviljelyn varassa, mutta viljelyssä tarvittava mäti hankitaan siellä merivaelluksen läpikäyneistä emoista.

Nevan kannan istutuksilla hoidetaan Suomenlahden istutusten lisäksi myös Kymijoen lohivelvoitetta. Kymijokisuulta Ahvenkoskelta 1981-1983 saadut emokalanäytteet ovat peräisin näistä istutuksista.

Näytteet "Suomenlahti 1981 ja 1982" on saatu kalastajilta. Näistä lohista on osa peräisin Nevan kannan istutuksista, ja osa Neuvostoliiton joista ja istutuksista. Vuoden 1981 yhdeksästä kalasta neljältä oli rasvaevä leikattu, joten ne olivat peräisin Neuvostoliiton istutuksista. Neuvostoliiton oman rannikkopyynnin lohisaaliista 65-70 % on peräisin kalanviljelylaitoksista (R.Kazakov, käsikirj.). Suomen rannikkopyynnissä on ollut 15-30 % luonnonkudusta peräisin.

Saimaan lohta eli järvilohia (Salmo salar m. sebago Girard) on alunperin ollut Vuoksen vesistöissä kaksi erillistä kantaa: toinen ns. Iso-Saimaan alueella ja toinen Pielisessä. Saimaalta lohi nousi kudulle Pielisjokeen ja sen sivujokeen Koitajokeen, Pielisestä lohi nousi Lieksanjoen alaosiin. Nykyisin luonnollista lisääntymistä ei enää esiinny, ja kalanviljelylaitosten emokalastot ovat melko pieniä ja vähäisistä yksilömääristä perustettuja. Järvilohinäyte on Kontiolahden kalanviljelylaitokseen Pielisjoen Kuurnasta pyydettyjen emokalojen jälkeläisistä. Kuurnasta on saatu vuosittain noin 10-20 emokalaa.

Suojujoen ja Kuolajoen näytteet ovat peräisin Petroskoin kalanviljelylaitokselta. Kummankin parven perustamiseen oli käytetty noin 400 emokalaa, jotka oli pyydetty luonnosta. Suojujoki on Ääniseen laskeva lohijoki, ja Äänisen järvilohikantaa hoidetaan mm. Suojujoen lohen istutuksilla. Kuolajoki on suuri Jäämereen laskeva joki, jossa on edelleen luonnontilainen lohikanta.

2.2 Elektroforeesi

Tutkin horisontaalisella tärkkelysgeelielektroforeesilla kalojen maksa- ja lihasnäytteet. Murskasin kudospalat 0,009 M Tris - 0,003 M sitraatti puskurissa (pH 7,0). Imeytin puskuriin liuenneen kudosten suodatinpaperiliuskoille, jotka aplikoin geelille. Valmistin geelin liuoksesta, jossa oli 12 % Sigman hydrolysoitua tärkkelystä ja kyseistä geelipuskuria. Käytin seuraavia neljää puskurijärjestelmää:

I Ridgway ym. 1970:

LiOH elektrodipuskuri:

0,06 M LiOH - 0,3 M H_3BO_3 , pH 8,1

geelipuskuri:

0,03 M Tris - 0,005 sitraatti, pH 8,5

geelipuskuriin käytin lisäksi 1 % elektrodipuskuria

jännite oli 12,5 V/cm ja ajoaika 6 h

II Clayton ja Tretiak 1972:

Morf. elektrodipuskuri:

0.04 M sitraatti, pH 6,0

geelipuskuri:

0,002 M sitraatti, pH 6,0

molempien puskureiden pH:n säädin N-(3-Aminopropyl)-

morfoliinilla

jännite oli 12,5 V/cm ja ajoaika 6 h

III Cross ja Payne 1977:

Tris-sitr. pH 7,1

elektrodipuskuri:

0,135 M Tris - 0,045 M sitraatti, pH 7,1

geelipuskuri:

1 : 15 laimennettu elektrodipuskuri

jännite oli 10 V/cm ja ajoaika 5 h

IV Varvio-Aho ja Pamilo 1980:

Tris-sitr. pH 7,1

elektrodipuskuri:

0,135 M Tris - 0,045 M sitraatti, pH 7,1

geelipuskuri:

0.043 M tris - 0,004 M sitraatti, pH 8,4

jännite oli 10 V/cm ja ajoaika 5 h

Ennen varsinaisen tutkimuksen aloittamista tein esikokeita, joissa pyrin selvittämään muuntelevat lokukset ja eri entsyymien soveltuvuuden tutkimukseen. Esitutkimuksessa värjäsin seuraavat 20 entsyymiä:

Aspartaattiaminotransferaasi (AAT), aldolaasi (ALD), adenylaattikinaasi (AK), kreatiinifosfokinaasi (CPK), esteraasi (EST), fumarraasi (FUM), glutamaattidehydrogenaasi (GDH), glukoosi-6-fosfaattidehydrogenaasi (G-6-PDH), heksokinaasi (HK), isositraattidehydrogenaasi (IDH), leusiiniaminopeptidaasi (LAP), laktaattidehydrogenaasi (LDH), malaattidehydrogenaasi (MDH), malaattientsyymi (ME), 6-fosfoglukonaattidehydrogenaasi (6-PGDH), fosfoglukoisomeraasi (PGI), fosfoglukomutaasi (PGM), sorbitolidehydrogenaasi (SDH), superoksididismutaasi (SOD), sukkinaattidehydrogenaasi (SUCDH) ja ksantiinidehydrogenaasi (XDH).

Koko aineistosta värjäsin seuraavat entsyymit: AAT, IDH, LDH, MDH, ME, PGI, PGM, SDH, SOD. Entsyymien värjäysreseptit olivat pääosin Allendorfin ym. (1977) ja Shawn ja Prasadin (1970) mukaiset. Eri entsyymien tutkimuksessa osoittautuivat parhaiksi seuraavat puskurit:

LDH, PGM, PGI, SOD	I
MDH, ME	II
IDH	III
AAT, SDH	IV

Koko aineistosta tulkitsin yhteensä 25 lokusta seuraavasti:

AAT 4	MDH 4	PGM 2
IDH 3	ME 3	SDH 2
LDH 3	PGI 2	SOD 2

2.3. Tilastolliset menetelmät

2.3.1. Genotyyppirakenne

Vertasin havaitsemaani heterotsygoottien osuutta (H_O ; observed) Hardy-Weinbergin kaavan mukaiseen, alleelifrekvenssien perusteella laskemaani heterotsygoottien odotettuun osuuteen (H_E), jonka otosvarianssin laskin Nein (1978) kaavalla:

$$V(H_E) = \frac{1}{n(2n-1)} \left\{ \sum x_i^2 - (\sum x_i^2)^2 + 4(n-1) \left\{ \sum x_i^3 - (\sum x_i^2)^2 \right\} \right\}$$

Kaavassa n on yksilömäärä ja x_i on lokuksen i :nnen alleelin frekvenssi (otoksesta). Odotetun heterotsygotian keskivirhe (SE) saadaan $SE = \sqrt{V(H_E)}$.

Havaitun ja odotetun heterotsygotian poikkeamisen osoittamiseen käytin fiksoitumisindeksiä $F = 1 - H_O/H_E$ (Wright 1943, 1965). Havaitun ja odotetun genotyypijakauman poikkeamisen toisistaan testasin Fisherin eksaktia nelikenttätestiä vastaavalla testillä (ks. Haldane 1954, Vithayasai 1973, Elston ja Forthofer 1977), jonka avulla voidaan testata myös sellaiset lokukset, joissa on tietyissä genotyypiluokissa χ^2 -testillä testattavaksi liian vähän yksilöitä. Kahden alleelin tapauksessa genotyypijakaumien testi on sama kuin havaittujen ja odotettujen heterotsygotioiden välinen testi (ks. esim. Pamilo ja Varvio-Aho 1984).

Tutkin populaatioiden genotyypirakennetta myös F-analyysillä (esim. Wright 1978). Laskin kaikista muuntelevista lokuksista fiksoitumisindeksit F_{IT} :n ja F_{IS} :n sekä alleelifrekvenssien standardoidun varianssin F_{ST} , jotka toteuttavat

yhtälön $(1-F_{IT}) = (1-F_{ST})(1-F_{IS})$. Näistä ns. F-parametreista F_{IT} ilmaisee koko aineiston poikkeamisen H-W -tasapainon mukaisesta odotetusta heterotsygotiasta, F_{IS} ilmaisee yksittäisten populaatioiden poikkeamisen tasapainosta, ja F_{ST} ilmaisee populaatioiden erilaistuneisuudesta aiheutuvan heterotsygoottien alijäämän lisäyksen.

Testasin F_{IS} :n merkitsevyyden χ^2 -testillä kaavan $\chi^2 = n(F_{IS})^2$ (Li ja Horvitz 1953) mukaan, jossa n on yksilömäärä ja F_{IS} on yksittäiselle alleelille laskettu F_{IS} :n arvo. Kahden alleelin tapauksessa kummallekin alleelille laskettu F_{IS} :n arvo on sama.

2.3.2. Geenidiversiteetti

Vertasin populaatioiden muuntelun määrää mm. niiden keskimääräisten geenidiversiteettien avulla. Laskennallisesti geenidiversiteetti on sama kuin Hardy-Weinbergin kaavan mukainen odotettu heterotsygotia (H_E). Koska tutkittavat populaatiot eivät aina ole H-W -tasapainossa, on Nei (1973) mukaan suositeltavampaa puhua geenidiversiteetistä kuin heterotsygotiasta.

Laskin populaatioiden keskimääräisen geenidiversiteetin (\bar{H}_E) lokusten geenidiversiteettien aritmeettisena keskiarvona käyttäen lokuskohtaisina diversiteetteinä sekä korjaamattomia ($H_E = 1 - \sum x_i^2$) että otoskoon huomioon ottavia diversiteettejä ($H_E = 2n(1 - \sum x_i^2)/(2n-1)$; ks. Nei 1978). Populaatioiden suuruuden vuoksi otoskokoon perustuvalla korjauksella ei ollut keskimääräisiin geenidiversiteetteihin juuri vaikutusta, minkä vuoksi esitän vain korjaamattomiin lokuskohtaisiin diversiteetteihin perustuvat tulokset.

Keskimääräisen geenidiversiteetin kokonaisvarianssi (V_H) ja kokonaiskeskivirhe ($SE_T = \sqrt{V(H)/r}$) ovat seurausta kahdesta tekijästä: lokusten välisestä (V_K) ja niiden sisäisestä (V_S) varianssista ($V_H = V_K + V_S$) (Nei ja Rouchoudhury 1974, Nei 1978). Lokusten sisäinen varianssi riippuu otoskoosta (yksilömäärästä), ja se pienenee otoskoon kasvaessa varsin nopeasti. Lokusten välinen varianssi on puolestaan seurausta lokusten välisistä diversiteettieroista, eikä se pienene otoskoon kasvaessa.

Tutkin kaikista näytteistä samat lokukset, joten näytteiden keskinäisessä vertailussa lokusten välisellä varianssilla (V_K) ei ole merkitystä. Laskin tämän vuoksi diversiteettivertailuja varten kokonaiskeskivirheiden (SE_T) lisäksi myös lokusten pelkästä sisäisestä varianssista (V_S) aiheutuvat sisäiset keskivirheet (SE_S). Laskin V_S :n kaavalla $V_S = \Sigma V_S(H_E)/r^2$, jossa $V_S(H_E)$ on sama kuin sivulla 13 ja r on lokusten määrä. Sisäinen keskivirhe (SE_S) saadaan tästä $SE_S = \sqrt{V_S}$ (ks. Nei ja Rouchoudhury 1974, Nei 1978).

Muuntelun jakautumista tutkin geenidiversiteettianalyysillä (ks. Nei 1973), jossa kokonaisdiversiteetti (H_T) jaetaan populaatioiden sisäiseen (H_S) ja väliseen (D_{ST}) diversiteettiin, eli kaavan muodossa $H_T = H_S + D_{ST}$. Kokonaisdiversiteetti $H_T = 1 - \Sigma \bar{x}_i^2$, jossa \bar{x}_i on populaatioiden alleelifrekvenssien keskiarvo. H_S on populaatioiden diversiteettien keskiarvo, ja D_{ST} saadaan sen ja kokonaisdiversiteetin erotuksena: $D_{ST} = H_T - H_S$. Populaatioiden välisen diversiteetin osuuden kokonaisdiversiteetistä ilmaisee $G_{ST} (= D_{ST}/H_T)$.

Käytin (hierarkista) diversiteettianalyysiä myös sen tutkimiseen miten muuntelu jakautui eri alueiden (Jäämeri, Perämeri ja Suomenlahti) välille. Jaoin populaatioiden välisen diversiteetin (D_{ST}) alueiden väliseen diversiteettiin (D_{AT}) ja alueiden sisäiseen populaatioiden väliseen (D_{SA}) diversiteettiin, jolloin kokonaisdiversiteetti voidaan esittää seuraavasti: $H_T = H_S + D_{SA} + D_{AT}$ (Nei 1977). Alueiden yhteinen sisäinen diversiteetti (H_A) on tällöin: $H_A = H_S + D_{SA}$.

2.3.3. Geneettinen etäisyys

Laskin geneettiset etäisyydet kahdella tavalla: käyttämällä sekä Nein (1972) määrittelemää standardietäisyyttä (standard genetic distance) että Nein (1978) uudempaa, edelliseen perustuvaa otoskoon huomioon ottavaa korjattua (standardi)etäisyyttä. Merkitään $J_X = \sum x_i^2 / r$, $J_Y = \sum y_i^2 / r$ ja $J_{XY} = \sum x_i y_i / r$ (populaatioiden välinen identtisyys), joissa x_i ja y_i ovat populaatioiden X ja Y alleelifrekvenssit otoksesta ja r on lokusten määrä. Standardietäisyys saadaan näiden avulla seuraavasti: $D = -\ln(J_{XY} / \sqrt{J_X J_Y})$. Korjattu etäisyys saadaan samalla kaavalla käyttämällä J_X :n ja J_Y :n paikalla niiden korjattuja arvoja $J_X(k) = (2n_X J_X - 1) / (2n_X - 1)$ ja $J_Y(k) = (2n_Y J_Y - 1) / (2n_Y - 1)$ (Nei 1978).

Tarkastelin populaatioiden keskinäisiä suhteita myös ryhmittelyanalyysillä (UPGMA = unweighted pair-group arithmetic average) käyttäen sekä standardietäisyyksiä että korjattuja (standardi)etäisyyksiä. Ryhmittelytulosten esittämisessä käytin dendrogrammeja.

3. TULOKSET

3.1. Entsyymitulosten tulkinta

Numeroin kaikki lokukset niiden tuottamien entsyymien mukaan juoksevasti katodilta anodille päin eli puskuririntaman liikkumissuunnassa, riippumatta siitä liikkuvatko lokusten tuottamat entsyymit sähkökentässä katodia vai anodia kohti. Nimesin kunkin lokuksen yleisimmän alleelin yleisen käytännön mukaisesti 100:ksi ja muut alleelit sen mukaan kuinka pitkälle niiden tuottamat entsyymit liikkuvat suhteessa tähän yleisimpään alleeliin.

AAT (2.6.1.1.): Aspartaattiaminotransferaasi on dimeerinen entsyymi. Sen värjäyksessä erottui viisi erillistä juovaa, jotka tulkitsin neljäksi lokukseksi (kuva 2a, s.24). Näistä kaksi on aktiivisia pääasiassa maksassa ja kaksi lihaksessa. Nopeimmin anodia kohti liikkuvaa entsyymiä koodaavassa lokuksessa AAT-4 esiintyi alleeli 50. Tämän maksalokuksen on havaittu muuntelevan muissakin lohipopulaatioissa (Payne ja Cross 1977, Ståhl 1981). Aiemmissa tutkimuksissa lokukset on kuitenkin nimetty eri tavalla. Ståhlin (1981) mukaan muunteleva lokus on AAT-3, jossa ovat alleelit 100 ja 50. Ståhl ei kuitenkaan havainnut lihaksessa lainkaan AAT-aktiivisuutta. Cross ja Ward (1980) nimesivät muuntelevan lokuksen AAT_S-2:ksi ja alleelit 100:ksi ja 74:ksi. He numeroivat sytosomaaliset ja mitokondriaaliset lokukset erikseen AAT_m-1, AAT_m-2, AAT_S-1 ja AAT_S-2. Mikäli kuitenkin lasketaan kaikki entsyymijuovat katodilta lähtien muunteleva lokus on nimeltään AAT-4.

Värjäsin AAT:n morfoliini- (Clayton ja Tretiak 1972) ja Tris-sitraatti, pH 7,1 puskurijärjestelmää (Varvio-Aho ja Pamilo 1980) käyttäen. Entsyymit liikkuvat geelillä eri tavoin puskurista riipuen. Morfoliinipuskuria käytettäessä kahden lokuksen entsyymit liikkuvat katodia kohti ja kahden anodia kohti. Tris-sitraattipuskurijärjestelmässä sitä vastoin kaikkien neljän lokuksen entsyymit liikkuvat kohti anodia, mikä tulkinnan kannalta on edullisempaa. Parhaan värjäystuloksen sain Paynen ja Crossin (1977) käyttämällä reseptillä.

En voinut tässä tutkimuksessa erottaa sytosomaalisia ja mitokondriaalisia lokuksia toisistaan, koska en erotellut mitokondrioita muusta kudoksesta. Sytosomaalinen ja mitokondriaalinen fraktio voidaan kuitenkin erotella ja värjätä erikseen, jolloin on mahdollista saada selville sijaitsevatko lokukset mitokondrioissa vai solulimassa (Cross ym. 1979). Crossin ja Wardin (1980) mukaan juuri mitokondriaalisten lokusten entsyymit liikkuvat morfoliini-puskurissa katodille. Oma tulkintani vastaa heidän käsitystään lokuksista.

IDH (1.1.1.42): Isositraattidehydrogenaasi on rakenteeltaan dimeeri (Henderson 1965). Lohella on ainakin kolme NADP:stä riippuvaista IDH-lokusta, joista yksi on aktiivinen sydänlihaksessa ja kaksi maksassa. Kunkin lokuksen tuottama entsyyymi ilmenee geelillä omana juovanaan, ja lisäksi maksalokusten entsyymien välillä on havaittavissa interbändi, joka syntyy eri lokusten tuottamien isotsyymien yhdistyessä entsyymiksi. Muunteleva lokus on IDH-3, jossa ovat alleelit 100 ja 166. Quiroz-Gutierrez ja Ohno (1970) ovat osoittaneet NADP-IDH:n olevan useilla kalalajeilla sydämessä mitokondriaalista ja maksassa sytosomaalista alkuperää.

Ståhl (1981) löysi vastaavat IDH-lokukset, mutta hän ei havainnut niissä muuntelua ruotsalaisissa lohikannoissa. Cross ja Payne (1977) löysivät IDH-muuntelua Irlannin rannikon lohilla. Heidän kuvaamansa muuntelu on ilmeisesti sama kuin havaitsemani muuntelu, vaikka he nimesivät lokukset ja niiden alleelit eri tavoin. IDH-muuntelun periaate ja eri genotyyppien juovakuviot on esitetty kuvassa 2b. Huomattavaa on, että toisin kuin kirjolohella (Salmo gairdneri), lohella IDH-3 lokus ei ilmeisesti ole duplikoitunut (Allendorf ja Utter 1973).

LDH (1.1.1.27): Laktaattidehydrogenaasi on rakenteeltaan tetrameeri, ja lokusten tuottamien entsyymijuovien välille muodostuu usein interbändejä eri lokusten isotsyymien erilaisista kombinaatioista (kuva 2h). Lohikalojen LDH-geelikuvio on niin monimutkainen, että toimivien lokusten määrän selvittäminen on ollut vaikeaa. Immunologisten ja elektroforeettisten menetelmien avulla lohikaloilla on voitu osoittaa toimivan ainakin viisi erillistä LDH-lokusta. Näistä LDH-1 ja LDH-2 ovat aktiivisia juovallisessa lihaksessa ja niiden tuottama LDH on rakenteeltaan homologinen korkeampien selkärankaisten M_4 LDH:n kanssa. Lokusten LDH-1 ja LDH-2 entsyymijuovien välille muodostuvat kaikki mahdolliset interbändit. Lokusten LDH-3 ja LDH-4 entsyymi on homologinen korkeampien selkärankaisten H_4 LDH:n kanssa (Bailey ja Wilson 1968). LDH-3 on aktiivinen varsinkin sydämessä ja LDH-4 maksassa. Täysikasvuisella lohella näiden lokusten entsyymien välille ei muodostu interbändejä. Edellisten lisäksi on vielä olemassa ainakin yksi C_4 LDH:ta tuottava lokus (LDH-5), joka on aktiivinen pääasiassa lohikalojen verkkokalvolla (Shaklee, Kepes ja Whitt 1973).

Lohikalojen LDH-lokusten oletetaan syntyneen genomien duplikoitu-

misen seurauksena (Bailey ym. 1976). Toisin kuin taimenella (Salmo trutta) (Allendorf ym. 1976) ja kirjolohella (Utter ja Hodgins 1972) lohella näissä lokuksissa ei ole havaittu muunte-
lua. Näin ollen ei voida varmasti sanoa ovatko näiden lajien lokukset samat, vaikka se on luultavaa. Silmäspesifin LDH-5-
lokukseen on havaittu muuntelevan ruotsalaisissa lohikannoissa (Khanna ym. 1975a,b). LDH on yksi niistä entsyymeistä, joiden muun-
telulla on havaittu olevan adaptiivista merkitystä (mm. Place ja Powers 1979).

MDH (1.1.1.37): Malaattidehydrogenaasi on rakenteeltaan dimeeri, ja kaikkien lokusten entsyymien välille muodostuvat heterodimeeriset interbändit. Bailey ym (1970) osoittivat lohikaloilla toimivan sekä lihas- että maksakudoksessa kaksi erillistä sytosomaalista lokusta. Pääasiassa maksassa toimivien MDH-1 ja MDH-2-
lokusten entsyymit eroavat toisistaan liikkumisnopeudeltaan, ja ne muodostavat interbändin kanssa kolmejuovaisen kuvion (kuva 2d). Varsinaisesti lihaksessa toimivien lokusten MDH-3 ja MDH-4 tuottamat entsyymit eivät eroa toisistaan liikkumisnopeudeltaan, joten niiden muuntelua ei voida täydellä varmuudella tulkita.

Havaitsin lihaslokuksissa MDH-3 ja MDH-4 kolme harvinaista alleelia: 75, 80 ja 115. Näiden alleelien suhteen heterotsygoottien yksilöiden juovakuviot geelillä ovat aktiivisuudeltaan epäsymmetrisiä kuvastaen alleelien määrän vaikutusta entsyymimääriin. Duplikoituneessa lokuksessa kolme alleelia tuottaa normaalityyppistä isotsyymiä ja vain yksi alleeli harvinaista muotoa. Koska on mahdotonta tietää, missä lokuksessa muuntelu on, oletin pelkästään MDH-3:n muuntelevaksi. MDH-muuntelu oli niin harvinaista, ettei liene suurtakaan merkitystä mihin lokukseen se kirjataan.

Myös Ståhl (1981) löysi yksittäisiä harvinaisia alleleja 80 ja 115.

Cross ja Ward (1980) tutkivat myös mitokondriaalista MDH:ta ja he havaitsivat kaksi lokusta, joiden liikkumisnopeudet ovat täysin identtiset MDH-1:n ja MDH-2:n kanssa. Mikäli tulos pitää paikkansa, MDH-entsyymiä koodaa lohella kaikkiaan kuusi lokusta.

ME (1.1.1.40): Lohella on ainakin kolme tetrameerista malaattientsyymiä koodaavaa lokusta (kuva 2c). Näistä ME-3 on aktiivinen sekä maksassa että lihaksessa, duplikoitumisen seurauksena syntyneet ME-1 ja ME-2 sitä vastoin ovat aktiivisia vain lihaskudoksessa. Crossin ym. (1979) mukaan ME-3 on sytosomaalinen ja ME-1 ja ME-2 ovat mitokondriaalisia. Lokuksessa ME-2 esiintyi suhteellisen yleisenä alleeli 125. Lohella vastaavanlaista ME-muuntelua ovat kuvanneet myös Ståhl (1981) sekä Ryman ja Ståhl (1981). Cross ym. (1979) nimesivät muuntelevan alleelin 115:ksi ja muuntelevan lokuksen ME_m-1:ksi. Koska ME-3 on aktiivinen sekä maksassa että lihaksessa, myös se on mahdollisesti duplikoitunut, ja lokukset ovat vain erilaistuneet toimimaan eri kudoksissa. Havaitsin myös kaksi yksilöä, joilla oli ME-3-lokuksessa alleeli 120. Heterotsygoottien yksilöiden juovakuviokuva geelillä oli tyypillinen tetrameerin entsyymin viisijuovainen kuvio.

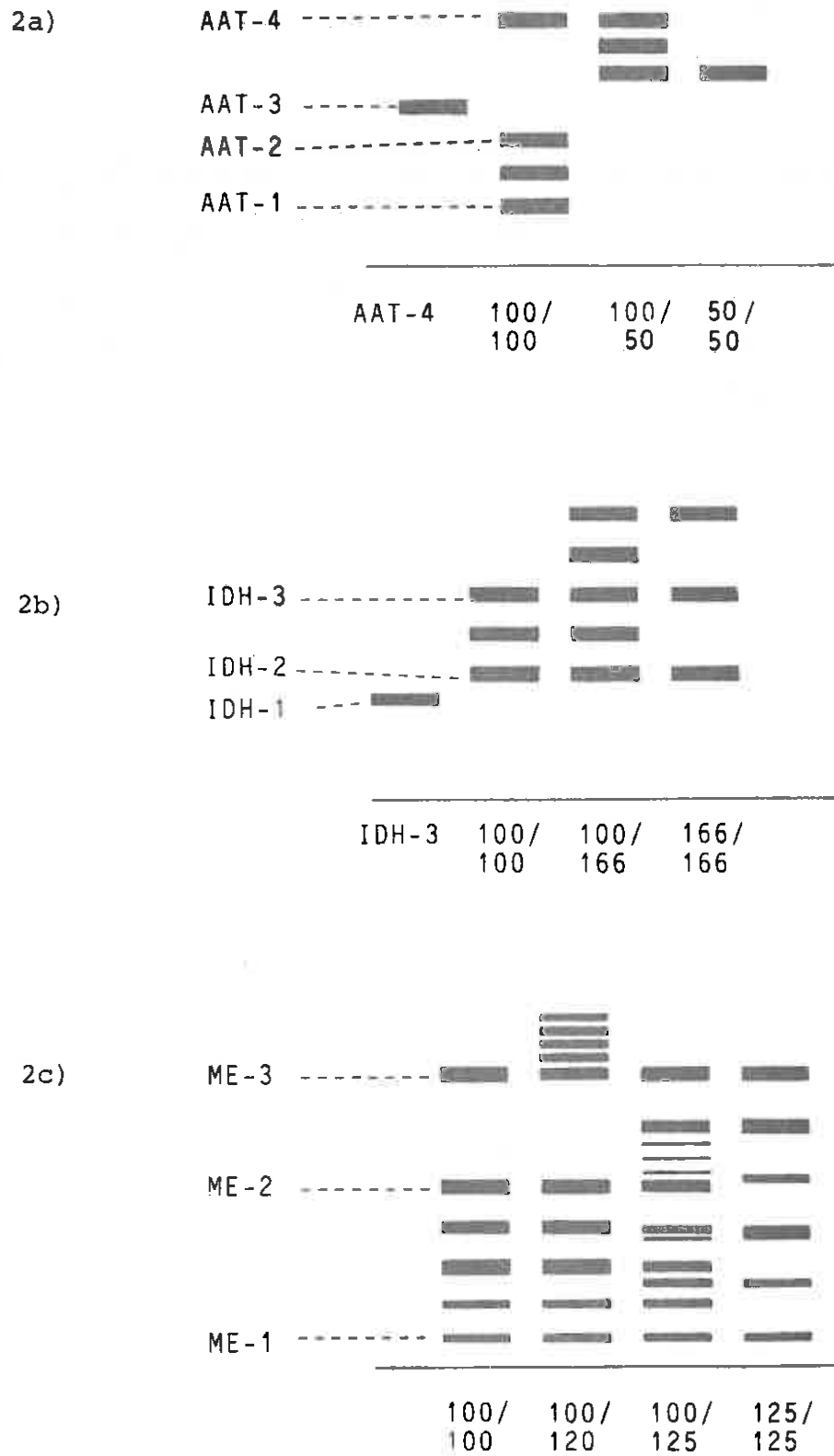
PGI (5.3.1.8.): Fosfoglukoisomeraasi-lokuksia on lohella ilmeisesti vain kaksi (Cross ja Ward 1980, Ståhl 1981), vaikka niitä taimenella on kolme (mm. Allendorf ym. 1977). PGI-1 toimii pääasiassa lihaksessa ja PGI-2 maksassa (kuva 2g). Lokusten tuottamien entsyymien välille muodostuu heterodimeeri, joka kuitenkin värjäytyy usein heikosti. Lohen PGI-värjäyksessä voidaan lisäksi havaita nopeasti anodille liikkuvia sekundaari-isotsyymejä. PGI-

PGM (2.7.5.1.): Fosfoglukomutaasi-värjäyksessä erottuu tavallisesti kaksi juovaa (kuva 2f), jotka Cross ja Ward (1980) tulkit-sivat yhden ja Ståhl (1981) kahden lokuksen tuotteiksi. Koska lo-kusten määrästä ei ole käytettävissä muita tietoja, kukin erilli-nen juova on yleensä tulkittu omaksi lokukseksi. Tulkitsin tä-män mukaisesti lohen PGM:n kahdeksi lokukseksi. Lisäksi PGM-vär-jäyksessä saattaa esiintyä nopeasti anodille liikkuvia sekundaari-isotsyymejä. Joissakin näytteissä esiintyi harvinaisena alleeli 75. Koska yhtään homotsygoottia yksilöä 75/75 ei löytynyt, ei voida sanoa onko lokus duplikoitunut vai ei.

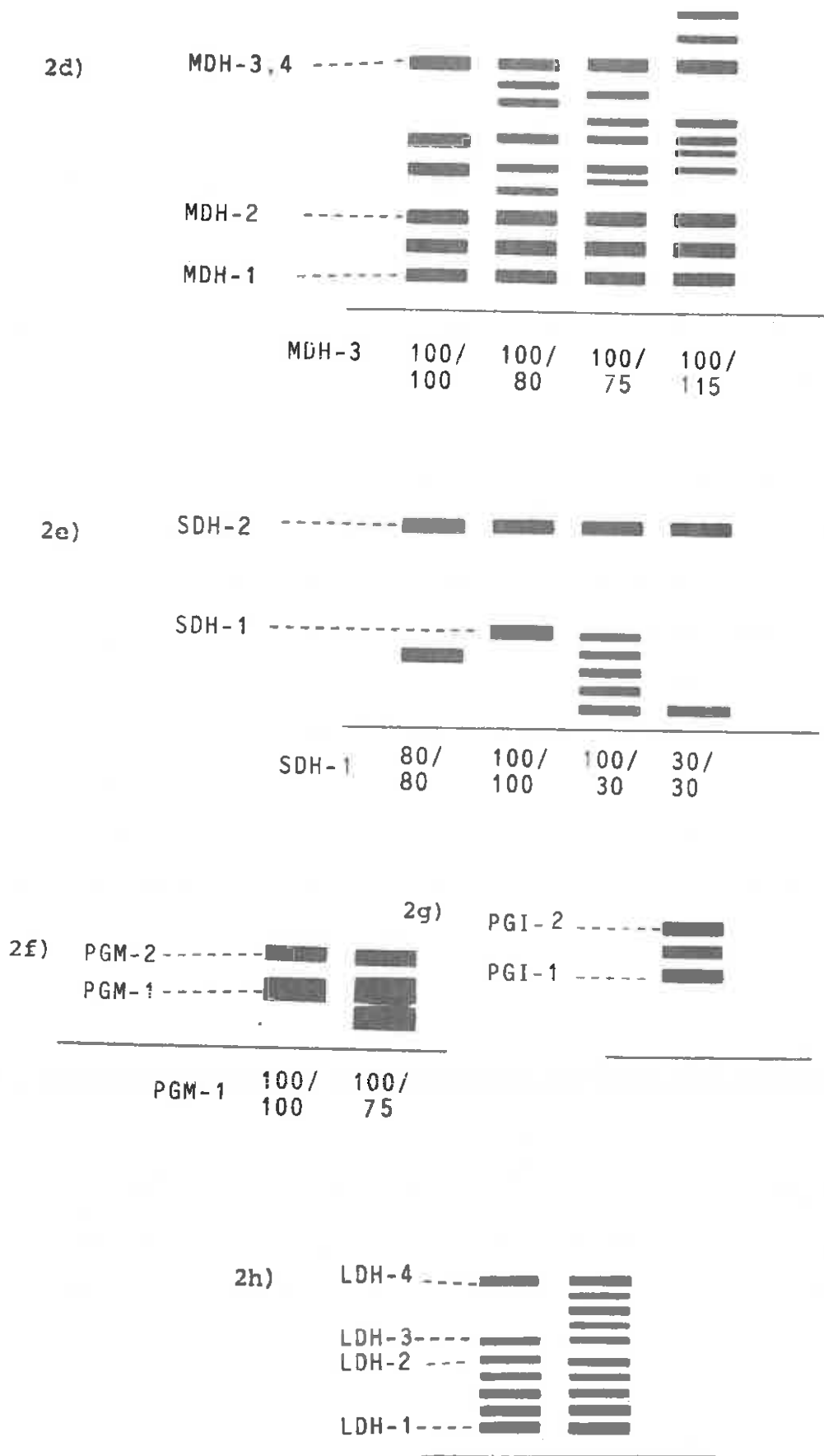
SDH (1.1.1.14.): Sorbitolidehydrogenaasi muuntelee lohella voimakkaasti, mutta valitettavasti se värjäytyy heikosti ja sen tulkinta on vaikeaa. SDH-värjäyksessä osalla kaloista oli ha-vaittavissa selvästi kaksi eri SDH-muotoa (kuva 2e), joista no-peammin liikkuva muuntelematon muoto on tyypillinen lihaskudok-selle ja hitaampi muoto maksakudokselle. Ståhl (1981) tulkitsi juovat kahden lokuksen tuotteiksi. Näistä SDH-1:ssä olisi kaksi alleelia, 100 ja -50. Crossin ja Wardin (1980) mukaan sitä vas-toin maksalokus olisi duplikoitunut, jolloin kysymyksessä olisi-kin yhteensä kolme lokusta. Heidän mukaansa molemmat maksalokuk-set muuntelevat eri alleelien suhteen. Koska näiden lokusten ent-syymit ovat tavallisesti liikkumisnopeudeltaan identtiset, on mah-dotonta sanoa, ovatko harvinaisemmat alleelit samassa vai eri lo-kuksissa ennen kuin löytyy molempien harvinaisten alleelien suh-teen homotsygootti yksilö. Geelikuvion monimutkaisuuden vuoksi genotyyppien luotettava tunnistaminen olisi tämänkin jälkeen kui-tenkin vaikeaa. Havaitsin niin paljon yksilöitä, joilla ei ollut SDH-lokuksessa yleisintä alleelia 100 lainkaan, että oletin kysy-myksessä olevan vain yhden lokuksen. Kahden lokuksen mahdollisuut-

ta ei kuitenkaan varmuudella voi sulkea pois.

SOD (1.15.1.1.): Värjäsin superoksididismutaasin tavallisesti PGM-värjäyksen yhteydessä, jolloin tuli esille kaksi muuntelematonta juovaa. Kyseessä on ilmeisesti kaksi lokusta, joista aktiivisempi anodaalisemman entsyymin tuottava lokus on sytosomaalinen ja hitaammin liikkuvan entsyymin tuottava lokus on mitokondriaalinen (Cross ja Ward 1980).



Kuva 2. Entsyymien muodostamat juovakuviot ja niiden tulkinta.



Kuva 2. (jatkoa)

3.2. Alleelifrekvenssit

Tutkimistani 25 lokuksesta kuusi muunteli ainakin yhdessä kannassa. Missään näytteessä ei ollut tietyissä lokuksessa enempää kuin kaksi alleelia. Pääosa muuntelusta oli kolmessa lokuksessa, AAT-4, ME-2 ja SDH-1, jotka muuntelivat lähes kaikissa kannoissa. Muunteleviksi katsoin lokukset, joissa yleisimmän alleelin frekvenssi oli alle 0,99. Sukupuolten välillä alleelifrekvensseissä ei ollut eroja.

AAT-4 -lokus muunteli kaikissa kannoissa, ja kaikissa muissa näytteissä paitsi Simojoki -82:ssa yleisimpänä oli sama alleeli (taulukko 3). Perämeren ja Suomenlahden kantojen välillä ei ollut tässä lokuksessa merkittäviä alleelifrekvenssieroja. Selvimmin muista näytteistä erosi Saimaan järvilohinäyte, jossa harvinaisempaa alleelia (50) oli hyvin vähän.

IDH-3 -lokuksessa muuntelua oli vain kolmessa näytteessä, Oulujokisuus (Montta), Tenojoki ja Kuolajoki, joista kaksi jälkimmäistä edustavat Jäämeren lohikantoja. Kuolajoen näytteessä alleeli 166 oli lähes yhtä yleinen kuin normaalialleeli.

MDH-3 -lokus muunteli varsin vähän, ja Suomenlahden näytteissä MDH-muuntelua ei ollut lainkaan. Taulukossa 3. mainittujen alleelien (100 ja 80) lisäksi Tenojoen kannassa esiintyi MDH-3 tai MDH-4 -lokuksessa hyvin harvinaisena (frekvenssi $<0,01$) alleeli 75. Mielenkiintoista MDH-muuntelussa on, että Tornionjoen ja Simojoen kannoissa esiintyi eri alleeli harvinaisena.

T A U L U K K O 3. Muuntelevien lokusten alleelifrekvenssit kaikissa näytteissä. n on tutkittujen yksilöiden lukumäärä.

Lokus	AAT - 4		IDH - 3		MDH - 3			ME - 2			PGM - 1			SDH - 1			n	
	100	50	100	166	100	100	80	115	100	125	100	75	100	80	100	30		80
Tenojoki -81	.821	.179	.977	.023	.977	-.023	-.023	.594	.406	1.00	-.582	-.418	49	-	.418	49	-	64
Tornionjoki (M) -81	.737	.263	1.00	-	.950	-.050	-.050	.950	.050	.938	.062	.579	-.421	38	-.421	38	-	40
Tornionjoki (K) -81	.684	.316	1.00	-	1.00	-	-	.900	.100	.925	.075	.625	-.375	19	-.375	19	-	20
Kemijokisuu -81	.716	.284	1.00	-	.984	.016	.016	.958	.042	1.00	-.634	-.366	86	-.366	86	-	96	
Kemijokisuu -83	.740	.260	1.00	-	.100	-	-	.914	.086	.986	.014	.695	-.305	146	-.305	146	-	
Simojoki -81	.716	.284	1.00	-	.965	.035	.035	.884	.116	.988	.012	.487	-.513	37	-.513	37	-	43
Simojoki -82	.424	.576	1.00	-	.955	.045	.045	-	-	1.00	-.393	-.607	28	-.607	28	-	33	
Simojoki -83	.662	.338	1.00	-	.980	.020	.020	.925	.075	.985	.015	.545	-.455	99	-.455	99	-	100
Iijoki -81	.871	.129	1.00	-	1.00	-	-	.979	.021	1.00	-.586	-.414	70	-.414	70	-		
Montta -81	.656	.344	.875	.125	1.00	-	-	.813	.187	1.00	-.602	-.398	44	-.398	44	-	48	
Neva (Laukaa) -81	.664	.336	1.00	-	1.00	-	-	.914	.086	1.00	-.207	-.793	64	-.793	64	-	70	
Neva (NL) -83	.777	.223	1.00	-	1.00	-	-	.716	.284	1.00	-.215	-.785	224	-.785	224	-	261	
Kymijokisuu -81	.857	.143	1.00	-	1.00	-	-	.905	.095	1.00	-.450	-.550	20	-.550	20	-	21	
Kymijokisuu -82	.654	.346	1.00	-	1.00	-	-	1.00	-	1.00	-.308	-.692	12	-.692	12	-	13	
Kymijokisuu -83	.635	.365	1.00	-	1.00	-	-	.865	.135	1.00	-.212	-.788	26	-.788	26	-		
Suomenlahti -81	.778	.222	1.00	-	1.00	-	-	1.00	-	1.00	-.278	-.722	9	-.722	9	-		
Suomenlahti -82	.700	.300	1.00	-	1.00	-	-	.900	.100	1.00	-.396	-.604	24	-.604	24	-	25	
Saimaa -81	.953	.047	1.00	-	1.00	-	-	1.00	-	1.00	-.905	.095	95	-.905	95	-		
Suojujoki -83	.687	.313	1.00	-	1.00	-	-	.891	.109	1.00	-.100	1.00	32	-.100	32	-		
Kuolajoki -83	.813	.187	.530	.470	1.00	-	-	.338	.662	.971	.029	.549	-.451	83	-.451	83	-	102

ME-2 -lokus muunteli lähes kaikissa kannoissa, mutta alleelin 125 frekvenssi oli yleensä suhteellisen alhainen. Molemmissa Jäämeren kannoissa alleelin 125 frekvenssi oli kuitenkin korkea: Tenojoen näytteessä molemmat alleelit olivat lähes yhtä yleisiä ja Kuolajoen näytteessä muualla yleisimmän alleelin frekvenssi oli vain 0,338. Näytteestä Simojoki 1982 ME-värjäys ei onnistunut kudoksenäytteiden hyvin pienen koon vuoksi.

PGM-1 -lokuksen muuntelu oli vähäistä, joten myös populaatioiden väliset erot tämän lokuksen suhteen olivat pieniä. Harvinaista alleelia 75 esiintyi lähinnä Perämeren kannoissa, mutta myös Kuolajoen kannassa.

SDH-1 -lokuksen alleelifrekvenssien perusteella kannat erosivat toisistaan kaikkein eniten. Molemmat järvilohikannat erosivat frekvensseiltään erittäin selvästi paitsi merilohikannoista myös toisistaan; Saimaan järvilohinäytteessä oli lähes fiksoituneena alleeli, jota ei ollut muissa näytteissä lainkaan. Lisäksi Perämeren ja Suomenlahden kannat jakautuvat SDH-1:n alleelifrekvenssien perusteella selvästi kahteen ryhmään: Perämeren kannoilla alleelin 100 frekvenssi oli kahta näytettä lukuun ottamatta yli 0,5 ja Suomenlahden kannoilla aina alle 0,5, jopa vain 0,207.

Tarkastelun selkiyttämiseksi oli tarpeen karsia ja yhdistellä muutamia näytteitä. Näytteessä Simojoki -82 tiedetään olleen muidenkin kantojen yksilöitä ja näytteiden Simojoki -83 ja Kymijokisuu -81 osalta tämä on todennäköistä, minkä vuoksi jätin nämä kolme näytettä pois jatkotarkastelusta. Yhdistin tämän jälkeen näytekokojen suurentamiseksi ne samaa kantaa edustavat tai samasta paikasta pyydytyt näytteet, jotka eivät eronneet toisistaan alleelifrekvensseiltään tilastollisesti merkitsevästi.

Yhdistin näin ollen seuraavat näytteet:

	χ^2	df
Tornionjoki, Muonio ja Kukkola 1981	2.32	4
Kemijokisuus 1981 ja 1983	4.13	3
Kymijokisuus 1982 ja 1983	0.90	2
Suomenlahti 1981 ja 1982	1.19	2

Laskin χ^2 -arvot summaamalla yhteen alleelifrekvensseistä lokukittain laskemani χ^2 -arvot (vapausasteet summattu vastaavasti). Mainittakoon tässä yhteydessä lisäksi, etteivät myöskään näytteet Simojoki -81 ja -83 eronneet toisistaan tilastollisesti merkitsevästi ($\chi^2=3.39$, df = 5).

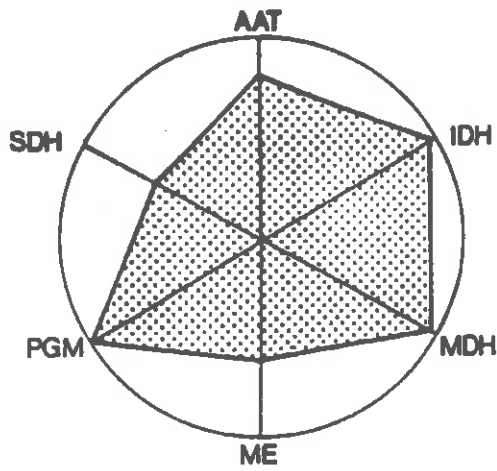
Näiden karsintojen ja yhdistämisten jälkeen jäljelle jäi 13 näytettä, joiden alleelifrekvenssit on esitetty taulukossa 4 (ks. myös kuva 3).

3.3. Genotyypifrekvenssit ja H-W-testaus

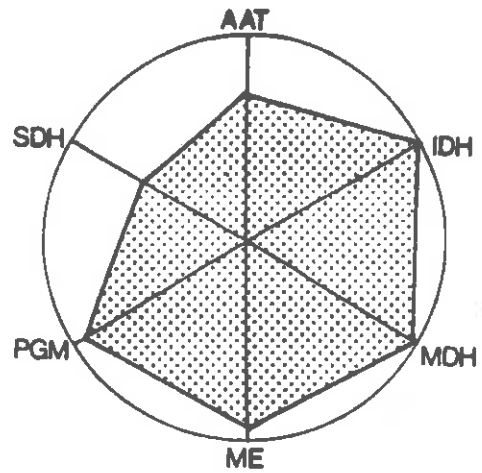
Havaittujen ja odotettujen heterotsygotioiden poikkeamia (taulukko 15) tarkasteltaessa on muistettava, että monien näytteiden ei voida olettaakaan olevan peräisin panmiktisista populaatioista. Tällaisia ovat esim. Kemijokisuun ja Suomenlahden näytteet, joissa kummassakin on useiden kantojen yksilöitä. Lisäksi tutkimieni laitokantojen geneettistä historiaa ei tunneta. Niissä voi olla sekaisin eri alkuperää olevia kaloja, jolloin todennäköisesti

T A U L U K K O 4. Alleelifrekvenssit näytteiden yhdistämisen ja karsimisen jälkeen.

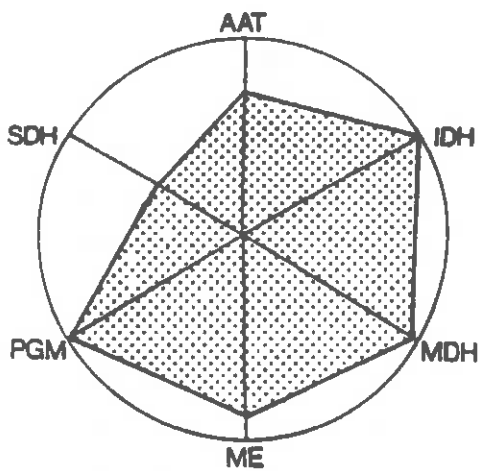
Lokus	A A T - 4		I D H - 3		M D H - 3		M E - 2		P G M - 1		S D H - 1			n̄	
	100	50	100	166	100	80	115	100	125	100	50	100	80		30
Tenojoki -81	.821	.179	.977	.023	.977	-	.023	.594	.406	1.00	-	.582	-	.418	59.7
Tornionjoki, M, K	.719	.281	1.00	-	.967	-	.033	.933	.067	.933	.067	.595	-	.405	59.2
Kemijokisuu -81, -83	.730	.270	1.00	-	.994	.006	-	.932	.068	.992	.008	.672	-	.328	240.0
Simojoki -81	.716	.284	1.00	-	.965	.035	-	.884	.116	.988	.012	.487	-	.513	41.5
Iijoki -81	.871	.129	1.00	-	1.00	-	-	.979	.021	1.00	-	.586	-	.414	70.0
Montta -81	.656	.344	.875	.125	1.00	-	-	.813	.187	1.00	-	.602	-	.398	47.3
Neva (L)	.664	.336	1.00	-	1.00	-	-	.914	.086	1.00	-	.207	-	.793	69.0
Neva (NL)	.777	.223	1.00	-	1.00	-	-	.716	.284	1.00	-	.215	-	.785	254.0
Kymijokisuu -82, -83	.641	.359	1.00	-	1.00	-	-	.910	.090	1.00	-	.244	-	.756	39.0
Suomenlahti -81, -82	.721	.279	1.00	-	1.00	-	-	.926	.074	1.00	-	.364	-	.636	33.8
Saimaa	.953	.047	1.00	-	1.00	-	-	1.00	-	1.00	-	-	.905	.095	95.0
Suojujoki	.687	.313	1.00	-	1.00	-	-	.891	.109	1.00	-	-	-	1.00	32.0
Kuolajoki	.813	.187	.530	.470	1.00	-	-	.338	.662	.971	.029	.549	-	.451	97.0



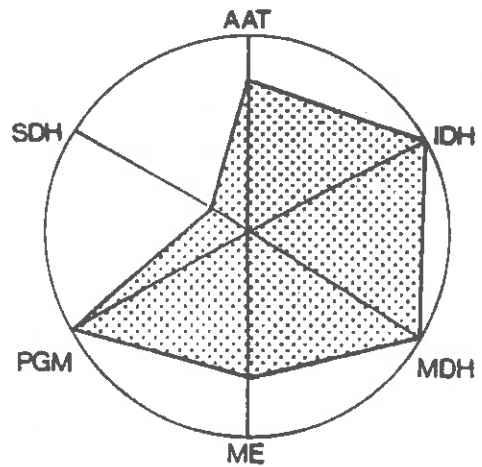
Tenojoki



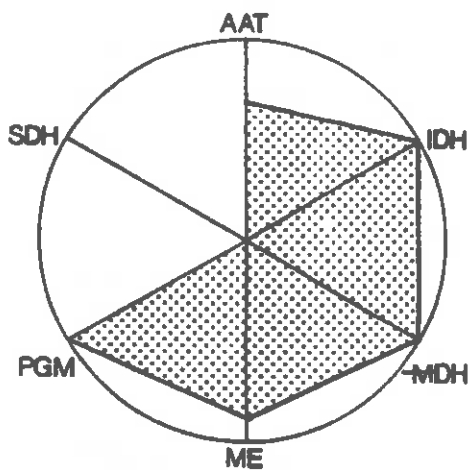
Tornionjoki



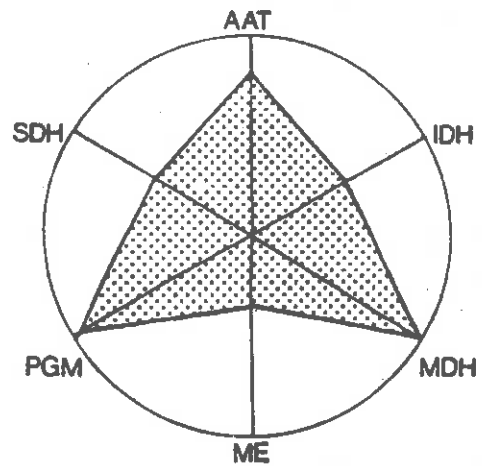
Simojoki



Neva (NL)



Suojujoki



Kuolajoki

Kuva 3. Alleelifrekvenssien perusteella piirretyt kuvaajat kuudesta kannasta. Kuvaajissa etäisyys keskipisteeseen ilmaisee yleisimmän alleelin (100) frekvenssin kussakin lokuksessa.

T A U L U K K O 5. Kunkin lokuksen havaittu (H_O) ja odotettu (H_E) heterotsygotia, jälkimmäisen keskivirhe sekä fiksoitumisindeksi (F) ja sen merkitsevyys P kaikissa näytteissä (+ yhdistämällä saaduissa näytteissä)

		H_O	H_E	F	P
Tenojoki	AAT	.283	.294 \pm .047	.038	0.659
	IDH	.047	.046 \pm .025	-.024	1.000
	MDH	.047	.046 \pm .025	-.024	1.000
	ME	.375	.482 \pm .017	.223	0.075
	SDH	.306	.487 \pm .018	.371	0.010**
Tornionjoki	AAT	.421	.389 \pm .048	-.086	1.000
Muonio	MDH	.100	.095 \pm .043	-.053	1.000
	ME	.100	.095 \pm .043	-.053	1.000
	PGM	.125	.117 \pm .047	-.067	1.000
	SDH	.578	.487 \pm .020	-.188	0.331
Tornionjoki	AAT	.316	.432 \pm .056	.269	0.292
Kukkola	ME	.200	.180 \pm .074	-.111	1.000
	PGM	.150	.139 \pm .069	-.081	1.000
	SDH	.650	.469 \pm .041	-.387	0.163
Tornionjoki yhdistetty	AAT	.386	.404 \pm .037	.044	0.746
	MDH	.067	.064 \pm .030	-.034	1.000
	ME	.133	.124 \pm .039	-.071	1.000
	PGM	.133	.124 \pm .039	-.071	1.000
	SDH	.603	.482 \pm .018	-.252	0.100
Kemijokisuu -81	AAT	.442	.407 \pm .028	-.087	0.613
	MDH	.031	.031 \pm .017	-.016	1.000
	ME	.084	.081 \pm .027	-.044	1.000
	SDH	.570	.464 \pm .020	-.227	0.061
Kemijokisuu -83	AAT	.384	.385 \pm .025	.004	1.000
	ME	.158	.157 \pm .027	-.006	1.000
	PGM	.027	.027 \pm .013	-.014	1.000
	SDH	.500	.423 \pm .021	-.180	0.049*

TAULUKKO 5. (jatkoa)

		H _O	H _E	F	P
Kemijokisuu yhdistetty -81 ja -83	AAT	.406	.393 ± .019	-.032	0.744
	MDH	.012	.012 ± .007	-.006	1.000
	ME	.128	.128 ± .020	-.008	1.000
	PGM	.017	.016 ± .008	-.008	1.000
	SDH	.525	.441 ± .015	-.194	0.004**
Simojoki -81	AAT	.297	.406 ± .045	.269	0.112
	MDH	.070	.067 ± .036	-.036	1.000
	ME	.233	.205 ± .053	-.132	1.000
	PGM	.023	.023 ± .022	-.011	1.000
	SDH	.475	.500 ± .009	.049	0.758
Simojoki -82	AAT	.545	.489 ± .021	-.117	0.723
	MDH	.091	.087 ± .046	-.048	1.000
	SDH	.428	.477 ± .030	.102	0.693
Simojoki -83	AAT	.394	.448 ± .022	.120	0.261
	MDH	.040	.039 ± .018	-.020	1.000
	ME	.130	.139 ± .032	.063	0.433
	PGM	.030	.029 ± .017	-.015	1.000
	SDH	.505	.496 ± .007	-.019	1.000
Iijoki	AAT	.229	.224 ± .042	-.020	1.000
	ME	.043	.042 ± .023	-.022	1.000
	SDH	.571	.485 ± .015	-.177	0.217
Montta	AAT	.604	.451 ± .031	-.340	0.027*
	IDH	.208	.218 ± .050	.048	0.543
	ME	.250	.305 ± .050	.179	0.330
	SDH	.341	.480 ± .022	.288	0.062
Neva, Laukaa	AAT	.547	.446 ± .028	-.226	0.097
	ME	.171	.157 ± .039	-.094	1.000
	SDH	.357	.328 ± .040	-.087	0.718
Neva, NL	AAT	.304	.347 ± .022	.125	0.080
	ME	.383	.406 ± .017	.057	0.362
	SDH	.336	.337 ± .021	.004	1.000

TAULUKKO 5. (jatkoa)

		H _O	H _E	F	P
Kymijokisuu -81	AAT	.190	.245 ± .076	.222	0.338
	ME	.190	.172 ± .071	-.105	1.000
	SDH	.600	.495 ± .023	-.212	0.650
Kymijokisuu -82	AAT	.385	.453 ± .062	.150	0.578
	SDH	.462	.426 ± .071	-.083	1.000
Kymijokisuu -83	AAT	.346	.464 ± .037	.254	0.216
	ME	.269	.233 ± .068	-.156	1.000
	SDH	.269	.334 ± .065	.193	0.288
Kymijokisuu -82 ja -83	AAT	.359	.462 ± .031	.220	0.175
	ME	.179	.163 ± .053	.099	1.000
	SDH	.333	.369 ± .050	.095	0.661
Suomenlahti -81	AAT	.222	.346 ± .106	.357	0.329
	SDH	.555	.401 ± .094	-.385	1.000
Suomenlahti -82	AAT	.280	.420 ± .052	.333	0.144
	ME	.200	.180 ± .067	-.111	1.000
	SDH	.375	.478 ± .032	.216	0.391
Suomenlahti -81 ja -82	AAT	.264	.402 ± .048	.343	0.078
	ME	.147	.136 ± .053	-.079	1.000
	SDH	.424	.462 ± .033	.083	0.709
Saimaa	AAT	.095	.090 ± .028	-.050	1.000
	SDH	.189	.172 ± .034	-.105	1.000
Suojujoki	AAT	.313	.430 ± .044	.273	0.209
	ME	.219	.195 ± .060	-.123	1.000
Kuolajoki	AAT	.220	.304 ± .036	.277	0.013*
	IDH	.482	.498 ± .006	.032	0.826
	ME	.461	.448 ± .022	-.029	0.829
	PGM	.059	.057 ± .022	-.030	1.000
	SDH	.411	.495 ± .008	.168	0.109

havaitaan ns. Wahlund-efektin seurauksena odotettua vähemmän heterotsygootteja. Toisaalta jos eri alkuperää olevia kaloja on jo hedelmöitetty keskenään, jälkeläistössä havaitaan todennäköisesti ylimäärin heterotsygootteja. Siten laitoskannoissa saattaa esiintyä sekä heterotsygoottien yli- että alijäämää. Myös luonnonkantojen alapopulaatiojakautuminen aiheuttaa heterotsygoottien alijäämää. Tässä aineistossa häiriintymättömiä luonnonpopulaatioita edustavat ainoastaan näytteet Tenojoki ja Simojoki -81.

SDH-1 -lokuksessa havaittujen ja odotettujen heterotsygotioiden välisiä poikkeamia voi aiheuttaa myös tämän lokuksen tulkintatapa. Jos SDH-1 -lokus ei ole Itämeren lohilla yksinkertainen (Ståhl 1981, 1983), kuten olen tulkinnassani olettanut, vaan duplikoitunut kuten Irlannin lohilla (Cross ja Ward 1980), tulisi heterotsygootteja olla ylimäärin, koska tällöin kahden lokuksen heterotsygootit on tulkittu yhteen lokukseen. Tulokset (ks. taulukko 5) eivät kuitenkaan näytä tukevan tätä. Tilastollisesti merkitsevä heterotsygoottien ylimäärä oli vain Kemijokisuulta 1983 saadussa näytteessä, jonka kalojen tiedetään olevan peräisin useista kannoista.

Alapopulaatiojakautumiseen viittaavaa heterotsygoottien alijäämää oli Tenojoen ja Kuolajoen kannoissa. Tenojoen näytteessä SDH-1 -lokuksessa oli heterotsygoottien määrässä tilastollisesti merkitsevä alijäämä. Myös tulkinnallisesti varmassa ME-2 -lokuksessa heterotsygootteja oli odotettua vähemmän, joskaan ero ei ole merkitsevä. Heterotsygoottien alijäämä Tenojoen kannassa on helpposti ymmärrettävä ottaen huomioon mitä edellä (ks. s.3) on kerrottu näytteen laadusta. Kuolajoen näytteessä oli AAT-4 -lokuksessa tilastollisesti merkitsevä ($p < 0.05$) heterotsygoottien alijää-

mä, ja myös SDH-1 -lokuksessa fiksoitumisindeksin arvo on verrattain suuri.

Laitoskantojen näytteissä on havaittujen ja odotettujen heterotsygotioiden välillä pieniä poikkeamia molempiin suuntiin. Ainoa tilastollisesti merkitsevä ($p < 0.05$) ero on Montan-kannan AAT-4 -lokuksen selvä heterotsygoottinen ylimäärä, joka oli todennäköisesti seurausta eri alkuperää olevien kalojen hedelmöittämisestä keskenään.

Lokusten kokonaiheterotsygotian määrä (H_T) vaihtelee erittäin paljon (taulukko 6). Kokonaispoikkeama (F_{IT}) H-W -lukusuhteista on suuri lokuksissa AAT-4, IDH-3, ME-2 ja SDH-1. Kantojen sisäisestä rakenteesta aiheutuva poikkeama (F_{IS}) on AAT-4 lokuksessa tilastollisesti merkitsevä, mikä on seurausta useiden näytteiden varsin suurista fiksoitumisindeksin (F) arvoista (ks. taulukko 5). Koska MDH-3 ja SDH-1 -lokuksissa oli koko aineistossa kolme alleelia, käytin niiden F_{IS} :n merkitsevyyden testaamiseen yleisimmälle alleelille laskemaani F_{IS} :n arvoa, joka MDH:lla oli 0,031 ja SDH:lla 0,037. Kantojen välisistä eroista aiheutuva poikkeama (F_{ST}) on kaikissa lokuksissa tilastollisesti merkitsevä,

Taulukko 6. Kokonaisheterotsygotian määrä (H_T) sekä F-parametrit F_{IT} , F_{ST} ja F_{IS} lokuksittain. Pelkkä X^2 ilmaisee kantojen alleeli-
frekvenssierojen merkitsevyyden; df on vapausasteiden määrä ja n on tutkittujen kalojen lukumäärä.

	AAT-4	IDH-3	MDH-3	ME-2	PGM-1	SDH-1
H_T	.373	.091	.015	.278	.018	.552
F_{IT}	.113	.374	-.006	.247	-.009	.320
F_{IS}	.074	.034	-.031	.025	-.050	.032
F_{ST}	.042	.352	.024	.228	.039	.298
X^2	79.6***	880.7***	102.4***	521.0***	73.7***	2394.6***
(df)	(12)	(12)	(24)	(12)	(12)	(24)
$X^2_{F_{IS}}$	5.94*	1.32	1.11	0.72	2.90	1.49
(df=1)						
n	1085	1141	1160	1159	1160	1120

3.4. Geneettisen muuntelun määrä

Kantojen geneettisen muuntelun määrä vaihteli varsin paljon (taulukko 7). Muuntelevien lokusten määrä vaihteli kahdesta viiteen, mikä vastaa 8-20 % tutkituista 25 lokuksesta. Polymorfisten lokusten määrän perusteella kannat voidaan jakaa kolmeen ryhmään. Viisi muuntelevaa lokusta oli vain luonnonkannoilla: Tenojoki, Tornionjoki, Simojoki ja Kuolajoki. Merilohen laitos-alkuperää olevilla kannoilla oli kolme muuntelevaa lokusta lukuun ottamatta Montan kantaa, jolla niitä oli neljä. Molemmissa järvi-lohikannoissa muunteli vain kaksi lokusta.

Taulukko 7. Kantojen keskimääräinen havaittu heterotsygotia (\bar{H}_O) ja keskimääräinen geenidiversiteetti (\bar{H}_E), sen sisäinen keskivirhe (SE_S) ja kokonaiskeskivirhe (SE_T), keskimääräinen geenidiversiteetti prosentteina ($\bar{H}\%$), sekä muuntelevien lokusten osuus (P) ja lukumäärä (np).

	\bar{H}_O	\bar{H}_E	SE_S	SE_T	$\bar{H}\%$	P %	np
Tenojoki	.042	.054	.003	(.028)	5.4	20	5
Tornionjoki	.053	.048	.003	(.025)	4.8	20	5
Kemijokisuu	.044	.040	.001	(.023)	4.0	12	3
Simojoki	.044	.048	.003	(.026)	4.8	20	5
Iijoki	.034	.030	.002	(.021)	3.0	12	3
Monta	.056	.058	.003	(.026)	5.8	16	4
Neva (L)	.043	.037	.002	(.022)	3.7	12	3
Neva (NL)	.041	.044	.001	(.024)	4.4	12	3
Kymijokisuu	.035	.040	.003	(.024)	4.0	12	3
Suomenlahti	.033	.040	.004	(.024)	4.0	12	3
Saimaa	.011	.010	.002	(.008)	1.0	8	2
Suojujoki	.021	.025	.003	(.019)	2.5	8	2
Kuolajoki	.065	.072	.002	(.033)	7.2	20	5

Keskimääräinen geenidiversiteetti oli korkein ($\bar{H}=7.2\%$) Kuolajoen suurella luonnonkannalla, ja seuraavaksi korkein ($\bar{H}=4.8-5.8\%$) se oli Tenojoen, Torniojoen ja Simojoen luonnonkannoilla sekä Montan kalanviljelylaitoksen kannalla. Muilla merilohen laitoskannoilla keskimääräinen diversiteetti ($\bar{H}\%$) oli neljän prosentin luokkaa lukuunottamatta Iijoen lohta, jolla se oli vain kolme prosenttia. Molemmilla järvilohikannoilla muuntelua oli vähän, ja Saimaan järvilohella vielä selvästi Äänisen järvilohetta vähemmän.

Neljän merilohen luonnonkannan keskimääräisten diversiteettien keskiarvo oli 5.6 % ja laitoskantojen 4.1 % ilman järvilohia, joilla se oli 1.8 %. Nykyisten laitoskantojen muuntelun määriä arvioitaessa ei voida olettaa, että niiden diversiteetit ovat luonnossakaan olleet Kuolajoen kannan luokkaa. Hyvin todennäköisesti muuntelua on kuitenkin ollut ainakin saman verran kuin Tornionjoen ja Simojoen kannoilla nykyisin. Näihin kahteen verrattuna Iijoen laitoskannan keskimääräinen diversiteetti on 63 %, Laukaan Nevan kannan 77 % ja Neuvostoliiton Nevan kannan peräti 92 %.

Havaitut keskimääräiset heterotsygotiat ja keskimääräiset geenidiversiteetit vastaavat useimmissa kannoissa melko hyvin toisiaan (taulukko 7). Tenojoen ja Kuolajoen kantojen odotettua pienempi heterotsygotian määrä näkyy kuitenkin tässäkin vertailussa (vrt. lokuskohtaiseen tarkasteluun s. 32,34).

Keskimääräisten geenidiversiteettien keskivirheet (SE_T) ovat varsin suuria (taulukko 7). Keskimääräiset diversiteetit (\bar{H}_E) eivät siten ole kovin luotettavia arvioita kantojen geenipoolien kokonaisuuntelun määrästä. Jotta diversiteetit kuvaisivat kokonaisuuntelua luotettavasti, lokuksia olisi tutkittava enemmän, Nein (1978) mukaan vähintään 50. Lisävirhettä aiheuttaa se seikka, että lokuksia ei ole valittu satunnaisesti, vaan kaikki muunteleviksi tiedetyt lokukset on tutkittu.

Kantojen välisiä vertailuja varten laskemani sisäiset keskivirheet (SE_S) (ks. s. 15) ovat keskimäärin kymmenesosa kokonaisvirheestä (taulukko 7). Näiden sisäisten keskivirheiden perusteella useimpien kantojen väliset diversiteettierot näyttävät todellisilta.

Keskimääräisten geenidiversiteettien ja niiden sisäisten kesvirheiden perusteella Tornionjoen, Kemijokisuun ja Simojoen eri näytteiden välillä ei ollut muuntelun määrässä merkittäviä eroja (taulukko 8). Kymijokisuun näytteistä vuoden 1983 näyte oli mahdollisesti muita hieman muuntelevampi. Suomenlahdelta eri vuosina saadut näytteet ilmeisesti poikkesivat toisistaan, mutta vuoden 1981 näyte oli erittäin pieni, vain yhdeksän kalaa. Laukaan ja Neuvostoliiton Nevan kantojen välillä oli varsin selvä ero. Laukaan kanta olisi tämän mukaan menettänyt muuntelustaan 16 % sen jälkeen kun se on tuotu Neuvostoliitosta. Mielenkiintoista on myös, että Kymijokisuulle 1983 palanneiden emojen muuntelun määrä oli korkeampi kuin sinne vuonna 1981 istutettujen poikasten (Neva L -81).

Suurin osa kokonaismuuntelusta oli kolmessa lokuksessa, AAT-4, ME-2 ja SDH-1 (taulukko 9). Samoissa lokuksissa oli myös suurin osa kantojen sisäisestä diversiteetistä (H_G). Kantojen välisestä diversiteetistä (D_{ST}) sen sijaan suurin osa oli lokuksissa ME-2 ja SDH-1, sillä AAT-4 lokuksessa kantojen välillä ei ole suuria eroja. Kantojen välisen muuntelun osuus kokonaismuuntelusta oli lokusten ME-2 ja SDH-1 ohella korkea IDH-3 lokuksessa, sillä huomattava osa tämän lokuksen vähäisestä muuntelusta oli kantojen välistä. IDH-3:n korkea G_{ST} -arvo oli lähinnä seurausta sen suhteen selvästi eroavasta Kuolajoen kannasta. Kaikkien lokusten muuntelusta keskimäärin 20,8 % oli kantojen välistä muuntelua.

Taulukko 8. Näytteiden havaittu keskimääräinen heterotsygotia (\bar{H}_O), keskimääräinen diversiteetti (\bar{H}_E) ja lokusten sisäisestä vaihtelusta aiheutuva keskivirhe (SE_S). Mukana ovat vain kannat, joista oli useita eri näytteitä.

		\bar{H}_O	$\bar{H}_E \pm$	SE_S
Tornionjoki M	-81	.053	.047	.004
"	K -81	.053	.049	.005
Kemijokisuu	-81	.045	.039	.002
"	-83	.043	.040	.002
Simojoki	-81	.044	.048	.003
"	-82	.050	.049	.002
"	-83	.044	.046	.002
Kymijokisuu	-81	.039	.036	.004
"	-82	.034	.035	.004
"	-83	.035	.041	.004
Suomenlahti	-81	.031	.030	.006
"	-82	.034	.043	.004
Neva L	-81	.043	.037	.002
Neva NL	-83	.041	.044	.001

Taulukko 9. Diversiteettianalyysi lokuksittain, H_T on kokonaismuuntelu, H_S kantojen sisäinen diversiteetti, D_{ST} kantojen välinen diversiteetti ja G_{ST} kantojen välisen diversiteetin osuus lokuksen kokonaismuuntelusta.

	H_T	H_S	D_{ST}	G_{ST}
AAT-4	.373	.358	.015	.040
IDH-3	.091	.057	.034	.374
MDH-3	.015	.014	.001	.067
ME-2	.278	.217	.061	.219
PGM-1	.018	.016	.002	.111
SDH-1	.552	.388	.164	.297
Keskiarvo	.221	.175	.046	

$$G_{ST} = D_{ST}/H_T = 0.046/0.221 = 0.208$$

Koska kantojen väliset erot eivät ole samaa luokkaa eri maantieteellisten alueiden välillä ja sisällä, tutkin muuntelun jakautumista myös hierarkisella diversiteettianalyysillä. Kolme aluetta edustivat eri kannat seuraavasti:

	H_A
Jäämeri: Tenojoki, Kuolajoki	.285
Perämeri: Tornionjoki, Kemijokisuu, Simojoki, Iijoki	.192
Suomenlahti: Neva (L), Kymijokisuu, Neva (NL)	.172

Perämeren ja Suomenlahden kokonaismuuntelu (H_A) oli kantojen suuremmasta määrästä huolimatta noin kaksikolmannesta Jäämeren

alueen kokonaismuuntelusta. Näiden kolmen alueen yhteinen kokonaismuuntelun määrä on samaa luokkaa kuin koko aineiston kokonaismuuntelu (taulukko 10, vrt. taulukko 9). Kantojen välisen muuntelun osuus kokonaismuuntelusta (G_{ST}) on kuitenkin alentunut 20.8 %:sta 14.7 %:in, kun voimakkaasti muista poikkeavat järvilohikannat on jätetty pois.

Taulukko 10. Hierarkkinen diversiteettianalyysi Jäämeren, Perämeren ja Suomenlahden välillä. H_T on kokonaismuuntelu, H_S kantojen sisäinen muuntelu ja H_A alueiden sisäinen muuntelu; D_{ST} on kantojen välinen diversiteetti, D_{SA} alueiden sisäinen kantojen välinen diversiteetti ja D_{AT} alueiden välinen diversiteetti; G_{ST} , G_{SA} ja G_{AT} ovat edellisten osuudet kokonaismuuntelusta H_T .

$H_T =$.224	$D_{ST} =$.033	$G_{ST} =$	14,7 %
$H_S =$.191	$D_{SA} =$.025	$G_{SA} =$	11,2 %
$H_A =$.216	$D_{AT} =$.008	$G_{AT} =$	3,5 %
$H_S/H_T =$.853	$D_{AT}/D_{ST} =$.242		

Kantojen välinen muuntelu jakaantuu alueiden sisäiseen kantojen väliseen muunteluun ja alueiden väliseen muunteluun, joiden osuudet kokonaismuuntelusta vastaavasti ovat 14,7 %, 11,2 % ja 3,5 % (taulukko 10). Kaikesta kantojen välisestä muuntelusta alueiden välisen muuntelun osuus oli 24,4 %. Kokonaismuuntelusta (H_T) kantojen sisäistä muuntelua (H_S) oli suurin osa eli 85,3 %.

Suoritettaessa diversiteettianalyysi ilman Jäämeren aluetta, Itämeren alueiden (Perämeri, Suomenlahti) yhteinen kokonaismuuntelun osuus (H_T) laskee .186:een (taulukko 11). Kantojen välisen muuntelun osuus (G_{ST}) laskee 14,7 %:sta 8,6 %:in, ja alueiden

välisen muuntelun osuus (G_{AT}) 3,5 %:sta 2,2 %:iin; alueiden välisen muuntelun osuus kantojen välisestä muuntelusta on kuitenkin edelleen neljännes. Pelkän Perämeren alueen kokonaisdiversiteetistä oli 9,9 prosenttia kantojen välistä muuntelua.

Taulukko 11. Hierarkinen diversiteettianalyysi Itämeren ja Perämeren alueilla. Lyhennykset kuten taulukossa 10.

Itämeri (Perämeri + Suomenlahti)

$H_T = .186$	$D_{ST} = .016$	$G_{ST} = .086$
$H_S = .170$	$D_{SA} = .012$	$G_{SA} = .064$
$H_A = .182$	$D_{AT} = .004$	$G_{AT} = .022$
	$D_{AT}/D_{ST} = .250$	

Perämeri

$H_T = .192$	$D_{ST} = .019$	$G_{ST} = .099$
$H_S = .173$		

Voidaan olettaa, että Perämerellä lohien eksyminen vieräaseen jokeen on yhtä todennäköistä kaikkien jokien välillä. Jos lisäksi oletamme alleelien olevan valinnan suhteen neutraaleja, voimme laskea keskimääräisen eksyvien (migroivien) yksilöiden määrän sukupolvea kohti (Nm) Wrightin (1978) esittämällä kaavalla $F_{ST} = 1/(4Nm+1)$. Sijoittamalla F_{ST} :n paikalle Perämeren alueen kantojen välisen diversiteetin osuuden G_{ST} (vastaa usealle lokukselle laskettua F_{ST} :tä) saamme vieraisiin jokiin eksyvien kalojen määräksi (Nm) 2.3 yksilöä sukupolvessa.

3.5. Geneettiset etäisyydet

Näytteet edustavat kahdeksaa alkuperäistä luonnonkantaa, ja laskin ensin näiden kahdeksan kannan väliset geneettiset etäisyydet (taulukko 12, ks. myös kuva 4). Nevan kannan lohia edusti tällöin Neva-Neuvostoliitto, Simojoen kantaa todennäköisesti alkuperäisin eli vuoden 1981 näyte ja Tornionjoen kantaa Muonion ja Kukkolankosken yhdistetty näyte.

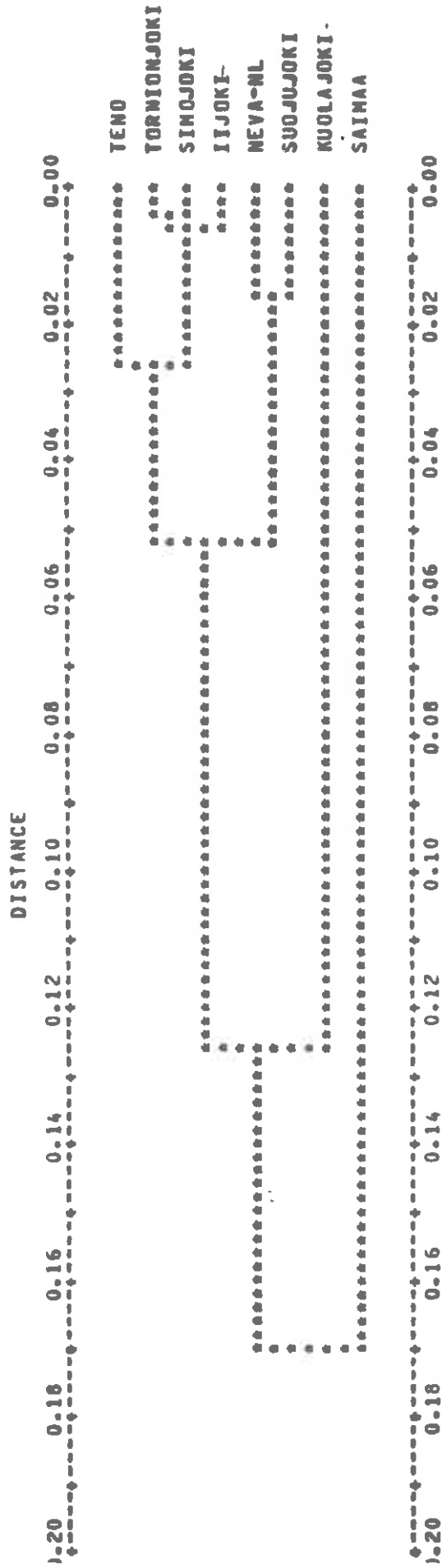
Geneettinen etäisyys oli suurin (0,291) Saimaan järvilohen ja Kuolajoen lohen välillä (taulukko 12). Saimaan ja Kuolajoen kannat erosivat myös selvimmin muista kannoista. Saimaan järvilohen etäisyydet muihin kantoihin vaihtelivat välillä 0,122-0,175 ja Kuolajoen lohella välillä 0,106-0,184 lukuunottamatta Tenojoen lohta, johon sen etäisyys oli vain 0,059. Saimaan järvilohi erosi erittäin selvästi myös Äänisen järvilohesta. Pienin geneettinen etäisyys oli Tornionjoen ja Simojoen välillä.

Perämeren kannat ja Neuvostoliiton Nevan kanta sijaitsivat dendrogrammissa eri haaroissa (kuva 4). Tenojoki sijoittuu varsin lähelle Perämeren kantoja ja Äänisen järvilohi (Suojujoki) lähelle Neuvostoliiton Nevan kantaa.

Laskin seuraavaksi geneettiset etäisyydet (taulukko 13) ottaen mainittujen kahdeksan lisäksi mukaan neljä kantaa: Kemijokisuu (näytteet yhdistetty), Montta, Neva-Laukaa ja Kymijokisuu (näytteet yhdistetty). Kantojen keskinäisiä suhteita kuvaava dendrogrammi (kuva 5) on pääpiirteittäin samanlainen kuin kahdeksan kannan dendrogrammi, ja uudet kannat sijoittuvat maantieteellistä sijaintiaan vastaaville paikoille.

Taulukko 12. Kahdeksan kannan väliset korjatut (Nei 1978) geneettiset etäisyydet (yläkolmio) ja identtisyudet (alokolmio).

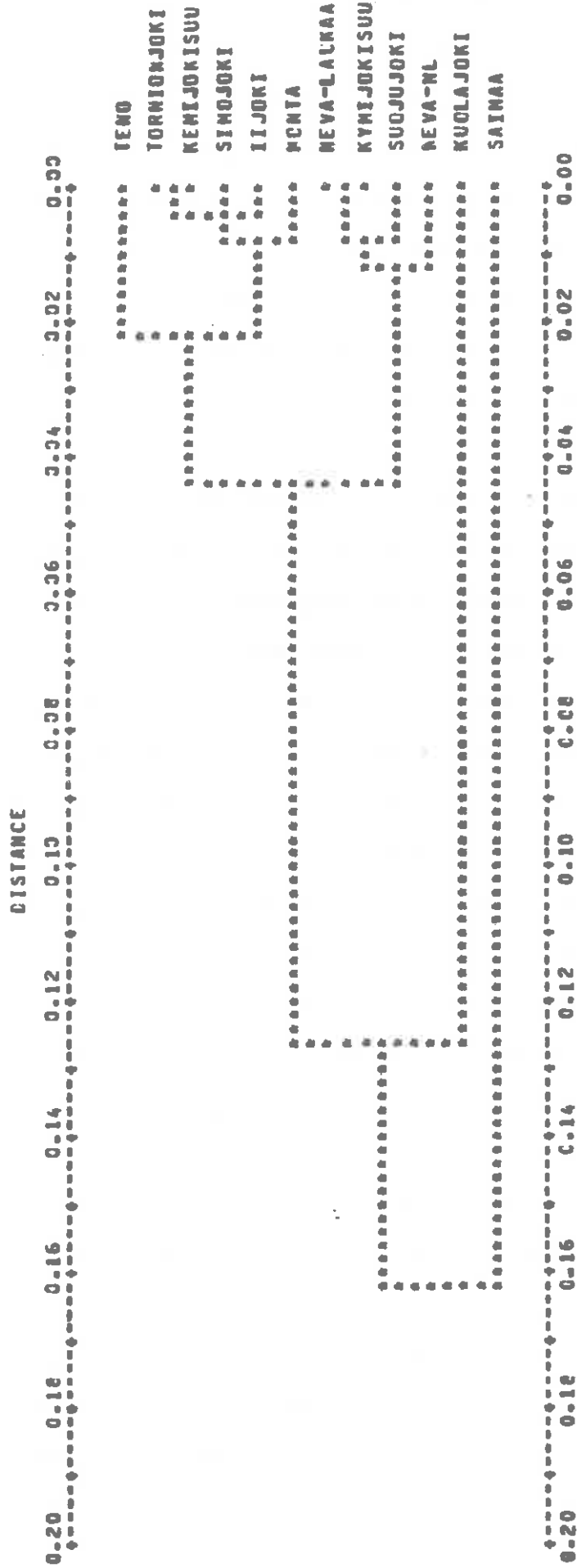
POPULATION	1	2	3	4	5	6	7	8
1 TENO	****	0.026	0.020	0.027	0.031	0.164	0.088	0.059
2 TORNIONJOKI	0.975	****	0.001	0.004	0.041	0.137	0.070	0.136
3 SIMOJOKI	0.981	0.999	****	0.006	0.020	0.134	0.044	0.121
4 IIJOKI	0.973	0.996	0.994	****	0.042	0.122	0.074	0.137
5 NEVA-NL	0.970	0.960	0.980	0.959	****	0.156	0.014	0.106
6 SAIMAA	0.849	0.872	0.875	0.885	0.856	****	0.175	0.291
7 SUOJUJOKI	0.916	0.932	0.957	0.929	0.986	0.839	****	0.184
8 KUOLAJOKI	0.943	0.873	0.886	0.872	0.899	0.748	0.832	****



Kuva 4. Kahdeksan kannan korjattuihin geneettisiin etäisyysiin (Nei 1978) perustuva dendrogrammi.

Taulukko 13. Kahdentoista kannan väliset korjatut (Nei 1978) geneettiset etäisyydet
(yläkolmio) ja identtisytydet (alokolmio).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
POPULATIOTA												
1 TENO	****	0.026	0.025	0.020	0.027	0.016	0.054	0.031	0.049	0.164	0.088	0.059
2 YCFRIONJCKI	0.975	****	0.001	0.001	0.004	0.005	0.031	0.041	0.025	0.137	0.070	0.136
3 KEMIJOKISUU	0.975	0.999	****	0.006	0.005	0.005	0.044	0.053	0.038	0.141	0.090	0.133
4 SIRCJOKI	0.981	0.999	0.994	****	0.006	0.005	0.014	0.020	0.011	0.134	0.044	0.121
5 IIRJOKI	0.973	0.996	0.995	0.994	****	0.014	0.036	0.042	0.033	0.122	0.074	0.137
6 MCHIA	0.984	0.995	0.995	0.995	0.986	****	0.035	0.038	0.029	0.155	0.075	0.085
7 NEVA-LALVAA	0.948	0.970	0.957	0.986	0.964	0.966	****	0.009	0.000	0.150	0.006	0.156
8 NEVA-NL	0.970	0.960	0.948	0.980	0.959	0.963	0.991	****	0.010	0.156	0.014	0.166
9 KYMIJOKISUU	0.952	0.975	0.963	0.989	0.968	0.972	1.000	0.990	****	0.150	0.009	0.151
10 SAIPAA	0.849	0.872	0.869	0.875	0.825	0.857	0.861	0.856	0.861	****	0.175	0.291
11 SUGJUJOKI	0.916	0.932	0.914	0.957	0.929	0.928	0.994	0.986	0.991	0.839	****	0.184
12 KUOLAJOKI	0.943	0.873	0.875	0.886	0.872	0.918	0.856	0.899	0.859	0.748	0.832	****



Kuva 5. Kahdentoista kannan korjattuihin geneettisiin etäisyksiin (Nei 1978) perustuva dendrogrammi.

Kuvien 4 ja 5 dendrogrammit perustuvat Nein (1978) korjattuihin geneettisiin etäisyyksiin. Kahdeksan kannan tapauksessa Nein (1972) standardietäisyyksiin perustuva dendrogrammi oli jokseenkin identtinen Nein (1978) korjattuihin etäisyyksiin perustuvan dendrogrammin kanssa. Kahdentoista kannan tapauksessa dendrogrammeissa oli vain yksi pieni ero: korjattua etäisyyttä käytettäessä Simojoen kanta sijoittui lähemmäksi Tornionjoen kantaa kuin Iijoen kanta, standardietäisyyttä käytettäessä Simojoen ja Iijoen kannat sijoittuivat päinvastoin.

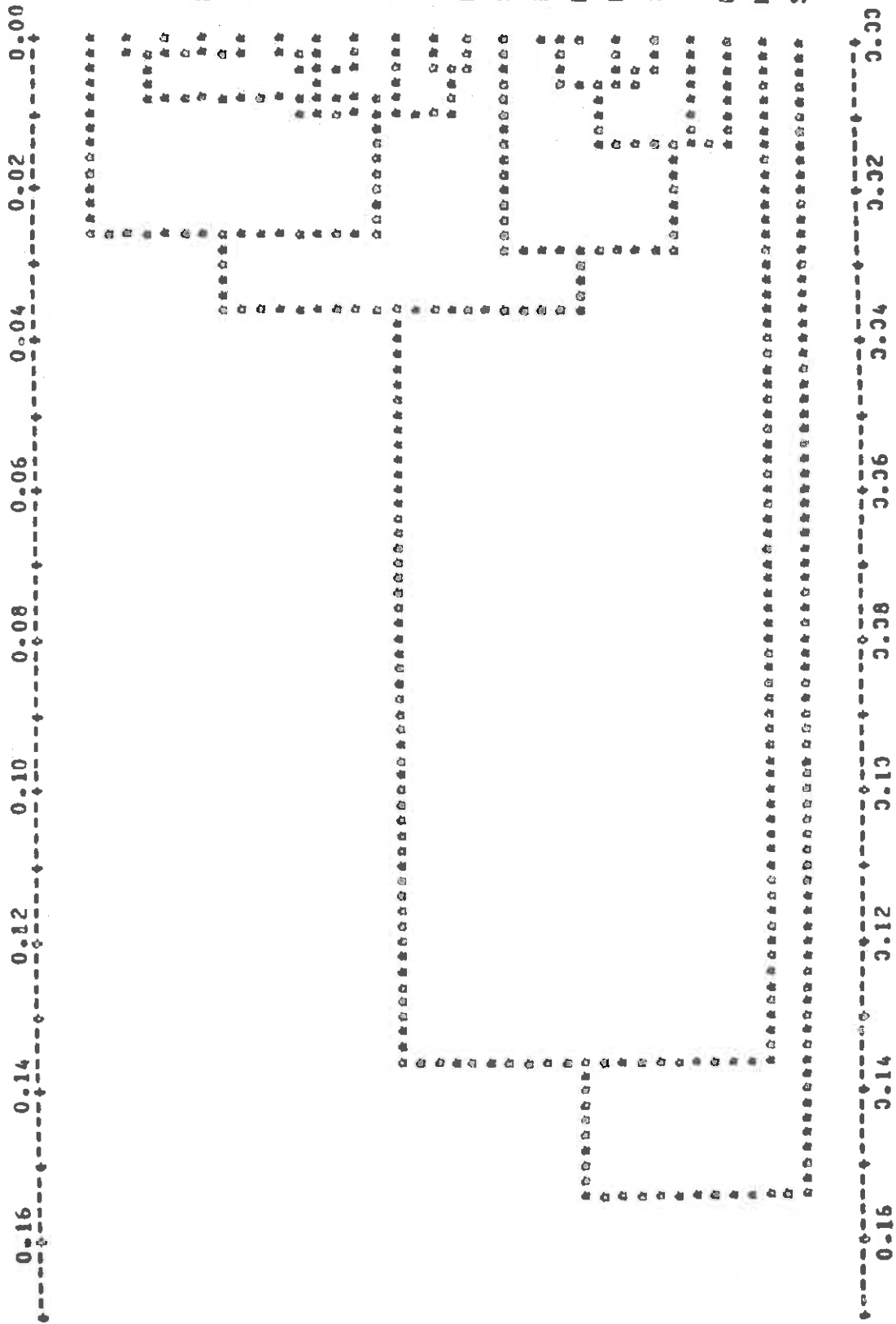
Kaikkia 20 näytettä tarkasteltaessa kolme näytettä, Suomenlahti 1982, Kymijokisuus 1981 ja Simojoki 1982, sijoittuvat standardietäisyyksiin perustuvassa ryhmittelyssä (kuva 6) hieman yllättävästi. Korjattuihin etäisyyksiin (taulukko 15) perustuvassa ryhmittelyssä (kuva 7) näistä Suomenlahti 1982 ja Kymijokisuus 1981 sijoittuvat maantieteellistä sijaintiaan vastaavasti Suomenlahden haaraan, ja ainoaksi yllättävästi sijoittuvaksi näytteeksi jää Simojoki 1982, jonka alunperin tiedettiin sisältävän vieraan kannan kaloja. Kannat sijoittuvat Suomenlahden tai Perämeren haaraan lähinnä SDH-1 -lokuksen frekvenssin perusteella, ja Suomenlahden alueelta saaduissa näytteissä tämän lokuksen frekvenssi vaihteli sen verran, että yksittäiset näytteet saattavat sijoittua myös Perämeren haaraan.

Kaikkien 20 näytteen tarkastelussa Äänisen järvilohen (Suojujoki) korjatut etäisyydet (taulukko 15) Suomenlahden näytteisiin olivat keskimäärin vain noin neljännes Perämeren näytteisiin verrattuna. Saimaan järvilohella vastaavat etäisyydet olivat lähes samat: Suomenlahden näytteisiin keskimäärin 0,140 ja Perämeren näytteisiin keskimäärin 0,143. Kokonaisuudessaan 20 näytteen tulokset ovat

Taulukko 14. Kaikkien 20 näytteen väliset standardietäisyydet (Nei 1972) (yläkolmio)
ja identtisyudet (alakolmio).

POPULATION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 IENO	0.330	0.326	0.333	0.325	0.322	0.064	0.029	0.029	0.019	0.056	0.032	0.023	0.055	0.052	0.252	0.330	0.165	0.290	0.361
2 TORIONJOKI-M	0.971	0.002	0.002	0.004	0.004	0.030	0.002	0.004	0.010	0.031	0.041	0.008	0.018	0.031	0.019	0.009	0.135	0.069	0.142
3 ICRAIONJOKI-K	0.974	0.998	0.332	0.335	0.327	0.322	0.322	0.339	0.326	0.337	0.346	0.013	0.023	0.037	0.022	0.012	0.146	0.080	0.131
4 KEMIJOKISUU 81	0.970	0.998	0.998	0.001	0.005	0.030	0.002	0.005	0.008	0.038	0.049	0.011	0.022	0.040	0.026	0.012	0.138	0.081	0.141
5 KEMIJOKISUU 83	0.975	0.996	0.998	0.999	0.339	0.343	0.336	0.336	0.338	0.350	0.356	0.315	0.333	0.351	0.036	0.019	0.143	0.098	0.131
6 SIMC 81	0.974	0.996	0.995	0.995	0.991	0.020	0.002	0.008	0.008	0.017	0.022	0.004	0.010	0.017	0.312	0.002	0.136	0.067	0.174
7 SIMCJOKI 82	0.974	0.971	0.971	0.970	0.961	0.980	0.017	0.049	0.027	0.319	0.341	0.339	0.314	0.317	0.029	0.016	0.185	0.044	0.174
8 SIMCJOKI 83	0.971	0.998	0.998	0.998	0.994	0.998	0.983	0.009	0.006	0.023	0.035	0.009	0.012	0.024	0.317	0.335	0.141	0.259	0.137
9 IJJKKI	0.971	0.996	0.991	0.995	0.994	0.992	0.952	0.991	0.016	0.037	0.043	0.005	0.024	0.041	0.020	0.014	0.123	0.075	0.139
10 MONTA	0.981	0.990	0.994	0.993	0.992	0.992	0.974	0.994	0.984	0.037	0.040	0.017	0.027	0.036	0.033	0.314	0.157	0.377	0.388
11 NEVA-LAURAA	0.946	0.970	0.964	0.963	0.952	0.983	0.981	0.977	0.963	0.964	0.010	0.019	0.003	0.001	0.005	0.007	0.151	0.008	0.157
12 NEVA-ML	0.968	0.960	0.955	0.952	0.945	0.978	0.963	0.966	0.958	0.961	0.990	0.019	0.021	0.009	0.016	0.015	0.156	0.016	0.100
13 KYPIJOKISUU 81	0.977	0.992	0.987	0.989	0.985	0.991	0.961	0.991	0.995	0.983	0.981	0.981	0.014	0.022	0.009	0.005	0.123	0.045	0.123
14 KYPIJOKISUU 82	0.946	0.982	0.977	0.978	0.967	0.993	0.986	0.988	0.976	0.973	0.997	0.979	0.986	0.335	0.003	0.004	0.142	0.020	0.169
15 KYPIJOKISUU 83	0.949	0.968	0.963	0.961	0.950	0.983	0.984	0.976	0.959	0.965	0.999	0.991	0.979	0.995	0.338	0.338	0.158	0.009	0.148
16 SUOMENLAHTI 81	0.949	0.981	0.972	0.974	0.965	0.989	0.971	0.983	0.980	0.968	0.995	0.984	0.991	0.997	0.992	0.005	0.130	0.018	0.163
17 SUOMENLAHTI 82	0.648	0.873	0.864	0.871	0.867	0.871	0.831	0.868	0.884	0.886	0.993	0.985	0.995	0.996	0.992	0.995	0.136	0.330	0.131
18 SAIPAA	0.970	0.991	0.988	0.988	0.982	0.998	0.984	0.995	0.986	0.986	0.993	0.985	0.995	0.996	0.992	0.995	0.005	0.177	0.292
19 SUOJUKKI	0.914	0.933	0.924	0.922	0.927	0.954	0.957	0.943	0.928	0.926	0.992	0.985	0.985	0.980	0.991	0.982	0.970	0.818	0.888	0.186
20 KUOLAJOKI	0.941	0.868	0.877	0.868	0.877	0.883	0.840	0.872	0.871	0.916	0.854	0.898	0.885	0.845	0.862	0.850	0.877	0.747	0.830

DISTANCE

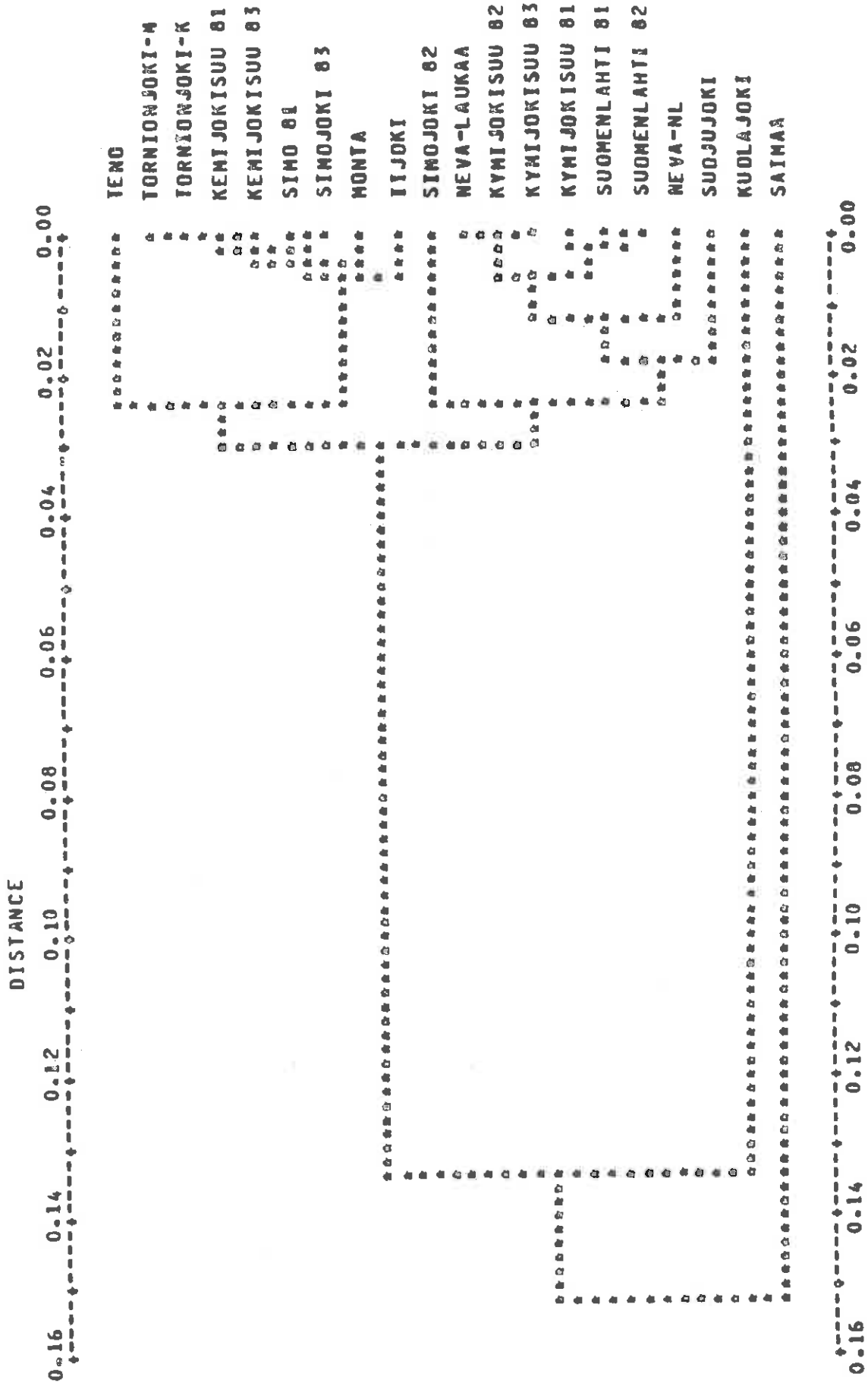


Kuva 6. Kaikkien 20 näytteen standardietäisyyksiin (Nei 1972) perustuva dendrogrammi.

taulukko 15. Kaikkien 20 näytteen väliset korjatut geneettiset etäisyydet (Nei 1978)
(yläkolmio) ja identtisyudet (alakolmio).

POPULAATIO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 TEAC	0.027	0.021	0.028	0.024	0.020	0.061	0.027	0.027	0.016	0.054	0.031	0.020	0.051	0.049	0.047	0.027	0.164	0.068	0.059
2 ICRAICAJOKI-P	0.974	0.000	0.000	0.002	0.000	0.026	0.000	0.002	0.007	0.028	0.039	0.024	0.013	0.029	0.014	0.005	0.134	0.067	0.139
3 TORNIJOKI-K	0.979	1.000	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.005	0.001	0.033	0.047	0.007	0.017	0.032	0.021	0.006	0.142	0.075	0.127
4 KEMIJOKISUU B1	0.972	1.000	1.000	0.000	0.003	0.027	0.001	0.004	0.005	0.036	0.048	0.038	0.018	0.037	0.021	0.009	0.138	0.080	0.139
5 KEMIJOKISUU B3	0.977	0.998	1.000	1.000	0.007	0.038	0.005	0.005	0.006	0.049	0.051	0.012	0.029	0.049	0.032	0.016	0.142	0.097	0.129
6 SINDO B1	0.981	1.000	1.000	0.957	0.993	0.016	0.000	0.006	0.005	0.014	0.020	0.000	0.005	0.014	0.006	0.000	0.134	0.044	0.121
7 SINDOJOKI B2	0.941	0.974	0.978	0.973	0.963	0.984	0.014	0.046	0.023	0.016	0.039	0.035	0.008	0.012	0.023	0.012	0.183	0.041	0.171
8 SINDOJOKI B3	0.973	1.000	1.000	0.959	0.995	1.000	0.980	0.008	0.004	0.022	0.034	0.007	0.008	0.021	0.013	0.002	0.141	0.058	0.135
9 IIJOKI	0.973	0.998	0.995	0.996	0.995	0.994	0.955	0.992	0.014	0.036	0.042	0.032	0.020	0.039	0.015	0.011	0.122	0.074	0.137
10 MONTA	0.984	0.993	0.999	0.995	0.994	0.995	0.977	0.996	0.986	0.035	0.038	0.013	0.022	0.032	0.027	0.010	0.155	0.075	0.085
11 NEVA-LAKKA	0.948	0.972	0.968	0.964	0.953	0.981	0.984	0.978	0.964	0.966	0.039	0.016	0.030	0.030	0.000	0.004	0.150	0.066	0.156
12 NEVA-NL	0.970	0.962	0.959	0.953	0.946	0.980	0.967	0.967	0.959	0.963	0.991	0.017	0.017	0.006	0.012	0.012	0.156	0.014	0.106
13 KYRIJOKISUU B1	0.981	0.996	0.993	0.992	0.998	1.000	0.966	0.993	0.998	0.987	0.984	0.983	0.028	0.017	0.002	0.001	0.120	0.042	0.119
14 KYRIJOKISUU B2	0.951	0.987	0.984	0.982	0.971	0.995	0.992	0.992	0.980	0.978	1.000	0.983	0.992	0.000	0.030	0.030	0.138	0.016	0.164
15 KYRIJOKISUU B3	0.952	0.971	0.968	0.964	0.953	0.986	0.988	0.979	0.962	0.969	1.000	0.984	0.983	1.000	0.002	0.004	0.155	0.066	0.145
16 SUOMENLAHTI B1	0.954	0.987	0.983	0.979	0.969	0.994	0.970	0.987	0.985	0.973	1.000	0.988	0.988	1.000	0.998	0.000	0.126	0.013	0.157
17 SUOMENLAHTI B2	0.974	0.995	0.994	0.951	0.984	1.000	0.988	0.998	0.989	0.990	0.996	0.998	0.999	1.000	0.996	1.000	0.134	0.027	0.128
18 SAIPAA	0.849	0.875	0.867	0.871	0.867	0.875	0.833	0.869	0.885	0.857	0.861	0.856	0.887	0.871	0.856	0.822	0.875	0.175	0.291
19 SUOJLJOKI	0.916	0.936	0.927	0.924	0.908	0.937	0.960	0.944	0.929	0.928	0.994	0.986	0.959	0.984	0.994	0.987	0.974	0.839	0.184
20 KUOLAJOKI	0.943	0.870	0.881	0.870	0.874	0.886	0.843	0.874	0.872	0.891	0.856	0.889	0.888	0.849	0.865	0.854	0.880	0.748	0.832

UI
UJ



Kuva 7. Kaikkien 20 näytteen korjattuihin geneettisiin etäisyksiin (Nei 1978) perustuva dendrogrammi.

edellisten tulosten tavoin varsin hyvin tulkittavissa sen perusteella mitä tiedämme näytteiden ja niiden edustamien kantojen historiasta ja maantieteellisestä alkuperästä.

Testasin seuraavaksi X^2 -testillä oliko toisaalta Perämeren ja toisaalta Suomenlahden "puhtaiden" kantojen välillä alleelifrekvensseissä merkitseviä eroja. Perämeren kantoina testeissä olivat Tornionjoki (näytteet yhdistetty), Simojoki (1981) ja Iijoki, Suomenlahden kantoina Neva-Laukaa, Neva-Neuvostoliitto ja Kymijokisuus (1982+1983). Kummassakin tapauksessa tulos oli muuntelevat lokukset yhdistäen erittäin merkitsevä, ja yksittäisten muuntelevien lokusten kohdalla SDH-1:tä lukuun ottamatta vähintään jokseenkin merkitsevä (taulukko 16). Suomenlahden kantojen välillä oli merkitseviä eroja lokuksissa AAT-4 ja ME-2, Perämeren kantojen välillä lisäksi lokuksissa MDH-3 ja PGM-1. Suomenlahdenkin kantojen välillä oli siten selviä eroja, vaikka kaikki kolme kantaa ovatkin alkuperältään samoja Nevan lohia.

Testasin lopuksi vielä pareittain sekä Perämeren että Suomenlahden ja Äänisen kantojen poikkeamisen toisistaan. Kaikki Perämeren kannat erosivat erittäin merkitsevästi toisistaan, ja kaikkein selvimmin muista poikkesi Montan kanta (taulukko 17). Suomenlahden ja Äänisen kannoista Suojujoki ja Neva-Neuvostoliitto erosivat merkitsevästi sekä toisistaan että Neva-Laukaasta, Kymijokisuusta ja Suomenlahdesta, joiden keskinäiset erot eivät sitä vastoin olleet merkitseviä. Tässä testissä on käytetty otoskoon suurentamiseksi Simojoen näytteenä vuosien 1981 ja 1983 yhdistettyä näytettä.

Taulukko 16. Perämeren ja Suomenlahden "puhtaiden" kantojen poikkeaminen toisistaan alleelifrekvensseiltään.

a)

Perämeri

Lokus	alleelien lukumäärä	χ^2	d.f.	P
SDH-1	2	2.620	2	0.269
AAT-4	2	11.127	2	0.003**
MDH-3	3	16.701	4	0.002**
ME-2	2	8.522	2	0.014*
PGM-1	2	12.270	2	0.002**
yhhteensä		51.241	12	0.000***

b)

Suomenlahti

Lokus	alleelien lukumäärä	χ^2	d.f.	P
SDH-1	2	0.418	2	0.811
AAT-4	2	10.911	2	0.004**
ME-2	2	33.939	2	0.000***
yhhteensä		45.268	6	0.000***

Taulukko 17. Perämeren sekä Suomenlahden ja Äänisen (Suojujoki) kantojen poikkeaminen toisistaan. Taulukon χ^2 -arvot laskin summaamalla yhteen lokuksittaiset χ^2 -arvot.

PERÄMERI

Kemijoki	Simojoki	Iijoki	Montta	
xxx 39.80 df=6	xxx 23.27 df=6	xxx 26.85 df=5	xxx 34.12 df=6	Tornionjoki
	xxx 23.83 df=5	xxx 21.92 df=5	xxx 81.07 df=6	Kemijokisuu
		xxx 31.72 df=5	xxx 49.46 df=5	Simojoki
			xxx 53.44 df=4	Iijoki

SUOMENLAHTI JA ÄÄNINEN

Kymijokis.	Suomenl.	Neva NL	Suojujoki	
0.51 df=3	6.50 df=3	xxx 30.39 df=3	xx 15.85 df=3	Neva Laukaa
	3.64 df=3	xxx 20.28 df=3	xxx 18.49 df=3	Kymijokisuu
		xxx 22.13 df=3	xxx 29.23 df=3	Suomenlahti
			xxx 28.37 df=3	Neva-NL

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Lajitason muuntelu

4.1.1. Entsyymigeneettisen muuntelun suhde koko genomin muunteluun

Elektroforeesilla voidaan havaita vain pieni osa lajin genomin kokonaismuuntelusta. Entsyymimuuntelu voi edustaa korkeintaan kolmannesta DNA:n muuntelusta, sillä vain kolmasosa erilaisista DNA:n emäsmuutoksista aiheuttaa varausmuutoksen proteiinimolekyyllissä ja on siten havaittavissa erilaisena entsyyminä (Shaw 1969). On kuitenkin mahdollista, että entsyymimuuntelun osuus kokonaismuuntelusta on huomattavasti alle kolmanneksen (Boyer 1972). Vaikka emme tiedä tarkalleen kuinka suurta osaa kokonaismuuntelusta entsyymimuuntelu edustaa, voimme olettaa näiden olevan ainakin jossain määrin toisiinsa verrannollisia. Tämä on luultavaa, koska useat voimat, esim. populaatiokoon vaihtelu, sukusiitos ja migraatio vaikuttavat koko genomin muunteluun samansuuntaisesti.

Muiden lokusten kuin entsyymigeenilokusten muuntelu poikkeaa näiden muuntelusta sitä enemmän mitä voimakkaammin ne ovat luonnonvalinnan alaisia. Useimmat erilaiset entsyymialleelit ovat todennäköisesti valinnan kannalta lähes neutraaleja, ja ne oletetaan tavallisesti neutraaleiksi ellei muuta voida osoittaa. Kaloilla tiedetään kuitenkin olevan valintaeroja ainakin erilaisten transferrini (Tf)- ja laktaattidehydrogenaasi (LDH) -alleelien välillä. Tietyt kirjolohen transferrinialleelit ovat yhteydessä kasvunopeuteen (Reinitz 1977), ja siniraitahammaskarpilla (Fundulus heteroclitus) eri laktaattidehydrogenaasi-entsyymit ovat eri tavoin aktiivisia lämpötila- ja pH-olosuhteista riippuen

(Place ja Powers 1979). Fosfoglukomutaasin (PGM) on havaittu olevan Tyynen valtameren punalohipopulaatioissa (Oncorhynchus nerka) tasapainottavan valinnan alainen: genotyyppien fitness-arvoiksi saatiin $W_{AA} = 0,942$, $W_{AB} = 1,00$ ja $W_{BB} = 0,822$ (Altukhov ja Salmenkova 1981). Yksittäisistä alleeleista poike-
ten korkea keskimääräinen geenidiversiteetti on todennäköisesti elinkyvyn kannalta edullista, sillä se kuvastaa koko genomien muuntelua, ja korkean kokonaismuuntelun määrän on usein havaittu olevan yksilöille edullista.

4.1.2. Keskimääräinen geenidiversiteetti

Keskimääräiset geenidiversiteetit vaihtelevat varsin paljon kalalajista toiseen. Kalalajien keskimääräisestä diversiteetistä on saatu mm. seuraavia arvoja (suluissa tutkittujen kalalajien lukumäärä):

Powell (1975)	5,8 %	(31)
Selander (1976)	7,8 %	(14)
Nevo (1978)	5,1 %	(61)
Avise ja Aquadro (1982)	5,4 %	(77)

Lohella geneettistä muuntelua on yleensä vähemmän kuin muilla kaloilla. Useiden kymmenien lokusten tutkimuksissa lohen keskimääräisestä diversiteetistä on saatu seuraavia arvoja (suluissa tutkittujen lokusten lukumäärä):

Allendorf ja Utter (1979)	2,4 %	(30)
Cross ja Ward (1980)	3,3 %	(59)
Ståhl (1981)	2,5 %	(45)
Ståhl (1983)	2,5 %	(37)

Vaikka diversiteetin määrä vaihtelee varsin paljon lajista toiseen, lajin sisäinen vaihtelu on tässä suhteessa yleensä vähäistä. Kaikissa lohitutkimuksissa keskimääräinen diversiteetti on ollut alhaisempi kuin luukaloilla keskimäärin. Yhdeksi syyksi lohikalojen alhaiseen muunteluun on ehdotettu (Altukhov ym. 1972) niiden varhaisemmassa kehityksessä tapahtunutta tetraploidisoitumista (ks. Ohno ym. 1968). Duplikoituneet lokukset olisivat siten osittain korvanneet muuntelun tarpeen. Toisaalta kirjolohen genomien duplikoitumisaste on yhtä korkea kuin lohen, ja kuitenkin kirjolohella on selvästi enemmän muuntelua kuin lohella. Allendorfin ja Utterin (1979) tutkimien 41 kirjolohipopulaation keskimääräinen diversiteetti oli 6 % (2,0 - 9,8 %). Kirjolohi on tunnettu hyvästä sopeutumiskyvystään, mikä on mitä todennäköisimmin yhteydessä lajin suureen muuntelun määrään.

Toinen mahdollinen syy lohien vähäiseen muunteluun ovat niiden suhteellisen pienet populaatiokoot (Cross ja Ward 1980). Esim. kampeloilla (Pleuronectidae) muuntelun määrä on keskimäärin peräti 9 % (Ward ja Beardmore 1977, Ward ja Galleguillos 1978), mutta niiden populaatiokoot ovatkin suuria, ja lisäksi kampelat ovat panmiktisia laajoilla alueilla. Toisaalta kirjolohella on varsin paljon muuntelua, vaikka se elää yhtä pieninä populaatioina kuin lohi.

Kolmas tilanteeseen mahdollisesti vaikuttanut tekijä on jääkausi. Viimeisten jäätiköitymisvaiheiden aikana lohen nykyiset esiintymisalueet olivat lähes täysin jään peitossa. Kampelan lisääntymiselle jäästä ei todennäköisesti ollut yhtä suurta haittaa kuin lohelle, joka on lisääntymisessään riippuvainen

makeavetisistä joista. Jokialueiden jäätyminen on voinut pienentää lohipopulaatioita voimakkaastikin. Jääkausi selittäisi myös miksi lohen muuntelun määrä on alhainen lajin kaikilla esiintymisalueilla. Jääkausi ei myöskään koetellut Pohjois-Amerikan länsirannikkoa yhtä voimakkaasti kuin sen itärannikkoa ja Eurooppaa, joten ainakin osa kirjolohen nykyisistäkin luonnollisista lisääntymisalueista oli tuolloin jäättömiä.

Lajien keskimääräisestä diversiteetistä saadut arvot eivät yleensä ole kovinkaan tarkkoja, koska tutkittujen lokusten määrä on tavallisesti varsin pieni ja ne eivät muodosta satunnaisotosta lokuksista. Suuresta lokusten välisestä varianssista johtuen keskimääräisen diversiteetin keskivirhe oli esim. tässä tutkimuksessa yleensä noin puolet diversiteetin määrästä. Nein (1978) mukaan luotettavan kokonaisdiversiteetin määrittämiseksi tulisi tutkia vähintään 50 lokusta.

Periaatteessa tutkittavien lokusten otoksen tulisi olla paitsi mahdollisimman suuri myös satunnaisesti valittu. Käytännössä on kuitenkin jo menetelmällisten rajoitusten vuoksi tyydyttävä tiettyihin entsyymigeeneihin. Lisäksi tutkimuksiin on yleensä sisällytetty kaikki muunteleviksi tiedetyt lokukset, mikä tietenkin on järkevää mahdollisimman tarkan tiedon saamiseksi populaatioiden välisistä eroista.

Saadakseni aikaisempien lohitutkimusten tulokset vertailukelpoisiksi omien tulosteni kanssa, laskin niistä keskimääräiset diversiteetit uudelleen ottamalla huomioon vain ne lokukset, jotka olen itsekin analysoinut. Lähes kaikissa tutkimuksissa (taulukko 15) muuntelivat samat lokukset, ja pääosa muuntelusta

oli AAT-, IDH-, ME- ja SDH-lokuksissa. Allendorf ja Utter (1979) eivät kuitenkaan tutkineet lainkaan ME-muuntelua, ja Crossin ja Wardin (1980) tutkimuksessa muuntelua oli lisäksi jonkin verran myös adenosiinideaminaasi -2-, glyoksalaasi- ja transferrini-lokuksissa. Crossin ja Kingin (1983) tutkimatta jättämät lokukset oletin monomorfisiksi, koska niiden ei ole havaittu muuntelevan missään tutkimuksessa.

Taulukko 15. Lohitutkimusten keskimääräiset geenidiversiteetit (\bar{H} %) muunnettuna 25 lokukselle.

	\bar{H} %	lokuk- sia	populaa- tioita
Allendorf ja Utter (1979)	2.88 (2.40 - 3.36)	30	2
Cross ja Ward (1980)	7.30	59	1
Ståhl (1981)	4.14 (3.24 - 5.22)	45	5
Ståhl (1983)	3.67 (2.22 - 5.18)	37	18
Cross ja King (1983)	4.69 (4.15 - 5.23)	6	3
Tämä aineisto	4.20 (1.00 - 7.20)	25	20

Lohen keskimääräisestä heterotsygotiasta saamani tulos on samaa suuruusluokkaa kuin aikaisemmat arviot (taulukko 15). Ainoa selvästi poikkeava arvio on Crossin ja Wardin 7.3 %, joka kuitenkin edustaa vain yhtä populaatiota (esim. Kuolajoen kannan keskimääräinen heterotsygotia oli 7.2 %). Pelkille Perämeren kannoille lasketut diversiteetit ovat Ståhlin (1981) aineistossa ja omassa aineistossani lähellä toisiaan: Ståhlilla 3,97 % (3,4 - 4,5%) ja itselläni 4,14 % (3,0 - 4,8 %).

Jos otamme huomioon tutkimuksiin ja omaan aineistooni sisältyvät vain Atlantin alueella elävät luonnonkannat (yhteensä neljä), saamme keskimääräiseksi diversiteetiksi 6,2 % (5,2 - 7,3 %). Tämä viittaisi siihen, että nykyisillä Itämeren lohikannoilla on vähemmän muuntelua kuin Atlantin lohilla. Sama on nähtävissä näiden alueiden kokonaismuuntelun määristä (s.42). Tulos on ymmärrettävä sekä lajin evolutiivisen historian että nykyisten populaatiokokojen perusteella.

Muoinin Itämeren alueelle jäänyt lohikanta edusti vain osaa silloisen lohen geneettisistä resursseista, eikä Atlantin ja Itämeren välillä ole nykyisen Itämeren aikana tapahtunut merkittävää geenivirtaa. Lisäksi Atlantin puolella on huomattavasti enemmän lohikantoja kuin Itämeren puolella. Vaikka kukin Atlantin-kin lohikanta kutee omassa joessaan, migraatiota ja sen seurauksena geenivirtaa on todennäköisesti tapahtunut sen verran, että suuri osa alleleista on säilynyt kaikissa populaatioissa. Viimeaikainen kehitys on tuhonnut suurimman osan Itämeren lohikannoista, minkä seurauksena Itämeren lohen geenidiversiteetti on todennäköisesti vähentynyt.

4.2. Populaatioiden sisäinen muuntelu

4.2.1. Muuntelun määrä

Jos oletamme elektroforeesimuuntelun valinnan kannalta neutraaliksi ja migraation vain erääksi populaatiokokoon vaikuttavaksi tekijäksi, populaation muuntelun määrään vaikuttaviksi tekijöiksi jäävät efektiivinen populaatiokoko ja mutaatiofrekvenssi. Koska mutaatiofrekvenssi on vakio, ainoa populaatioiden muuntelun mää-

rän eroja selittävä tekijä olisi tuolloin populaatiokoko. Mitä suurempi populaatio on kautta historiansa ollut sitä enemmän se sisältää neutraalia muuntelua (Wright 1931, Kimura ja Ohta 1971). Populaatiokoon voimakkaan pienenemisen, ns. pullonkaulan (bottleneck effect), aiheuttama muuntelun menetys palautuu uusien mutaatioiden tuloksena erittäin hitaasti, jos käytännössä lainkaan (Nei ym. 1975). Lisääntyvien yksilöiden määrän ja populaatiokoon ajallisten vaihteluiden lisäksi efektiiviseen populaatiokokoon vaikuttavat myös sukupuolijakautuma ja jälkeläismäärän varianssi.

Kantojen keskimääräisestä diversiteetistä saamani arvot ovat varsin hyvin tulkittavissa kantojen koon perusteella. Kantojen suuruudesta ei ole tarkkoja tietoja, mutta ne voidaan ryhmitellä karkeasti suuruusluokkiin (ks. taulukko 16).

Taulukko 16. Kantojen keskimääräisten geenidiversiteettien keskiarvot ($\bar{H} \%$) ja muuntelevien lokusten lukumäärä (P) kantojen koon perusteella luokitellusta aineistosta.

	$\bar{H} \%$	P
Jäämeren luonnonkannat: Tenojoki, Kuolajoki	6.3	5
Itämeren luonnonkannat: Simojoki, Tornionjoki	4.8	5
Osittaiset laitoskannat: Kemijokisuu, Suomenlahti, Neva-NL	4.1	3
Varsinaiset laitoskannat: Iijoki, Neva-Laukaa Kymijokisuu	3.6	3
Risteymäkannat: Montta	5.8	4
Järvilohikannat: Saimaa, Suojujoki	1.8	2

Luonnonkannat ovat kooltaan suurimpia, ja odotetusti niiden sekä polymorfia-aste että keskimääräiset diversiteetit olivat korkeampia kuin laituskannoilla. Poikkeuksena oli Montan kalanviljelylaitoksen risteymäkanta. Montan kannan korkea diversiteetti oli kuitenkin todennäköisesti seurausta useiden kantojen yhdistämisestä, mikä on usein tehokas keino muuntelun määrän nostamiseksi. Osittaisiin laituskantoihin kuuluvat näytteet, joiden kaloista osa oli merivaiheen luonnonvalinnan läpikäyneistä emoista peräisin; varsinaisiin laituskantoihin kuuluvat ainoastaan ne näytteet, joiden kaikki kalat olivat laitoksessa kasvaneiden emojen jälkeläisiä. Varsinaisten laituskantojen keskimääräisten diversiteettien keskiarvo oli hieman pienempi kuin osittain laituskantojen (taulukko 16).

Järvilohikantojen alhainen muuntelu on todennäköisesti seurausta niiden pitkään jatkuneesta tehokkaasta isolaatiosta. Jäätyään eristyksiin makeaan veteen järvilohet joutuivat luultavasti lisäksi käymään voimakkaiden valintapaineiden seurauksena läpi pullonkaulatilanteen, ja ainoastaan pieni määrä lohia onnistui sopeutumaan sisävesiin. Järvilohien muuntelun määrä lienee siten vähentynyt jo varhain alle merilohien tason.

Saimaan järvilohen erittäin vähäiseen muunteluun on kuitenkin varmasti syynä paitsi sen varhaisempi historia myös viime vuosien kehitys. Järvilohi ei lisäännä enää luonnossa lainkaan, ja viljelyparvetkin on perustettu pienistä emokalamääristä. Näytteen edustavuutta on vaikea arvioida, mutta mahdollisesti se ei sisällä koko kannan muuntelua. Tutkimani parvi oli vain tiettyjen, enintään parinkymmenen emokalan jälkeläistö. Käytettyjen pienten vanhempaismäärien vuoksi laituskantatutkimus-

ten perusteella ei voida useinkaan tehdä luotettavia johtopäätöksiä alkuperäisten kantojen geneettisistä ominaisuuksista (Allendorf ja Phelps 1981 b). Näytteeni edustaa kuitenkin varsin hyvin keskimääräisiä istukkaita, ja koska järvilohi on nykyään täysin istutusten varassa, siten myös koko kannan muuntelua.

Ståhl (1983) tutki vuonna 1980 63 yksilön näytteen järvilohesta. Hänen saamansa keskimääräinen geenidiversiteetti on 25 lokuksen mukaan laskettuna 2.2 %, eli hieman enemmän kuin omassa vuoden 1981 näytteessäni (Ståhlin taulukossa 1 Saimaan ja Emån näytteiden keskimääräiset diversiteetit ovat vaihtuneet !). Myös Vuorinen (1982) on tutkinut Saimaan järvilohia (näytteessä 22 yksilöä) ja havainnut niiden muuntelun vähäiseksi (keskimääräinen geenidiversiteetti 25 lokukselle muunnettuna 1.5 %).

4.2.2. Geneettisen muuntelun väheneminen kalanviljelyn vaikutuksesta

Laitosviljelyyn liittyy useita seikkoja, jotka pienentävät viljelykantojen efektiivistä kokoa ja siten todennäköisesti myös niiden muuntelua. Perustajavaikutuksen (founder effect) seurauksena laitoskanta poikkeaa alkuperäisestä luonnonkannasta alleelifrekvensseiltään ja keskimääräiseltä geenidiversiteetiltään todennäköisesti sitä enemmän mitä pienempi se on. Viljelyn jatkuessa sukupolvesta toiseen muuntelua häviää driftin ja sukusiitoksen seurauksena edelleen. Käytännössä laitoskantojen efektiivistä kokoa on edelleen pienentänyt hedelmöitykseen käytettyjen yksilöiden epätasainen sukupuolijakauma. Koiraita on tavallisesti käytetty hyvin pieniä määriä, jopa vain kahdesta neljään yksilöä sukupolvea kohti. Naaraidenkaan määrää ei ole pyritty maksimoi-

maan, vaan se on määrätynyt tarvittavien mätilitrojen perusteella. Lohinaaraalla on keskimäärin 1 500 - 2 000 mätimunaa painokiloa kohti. Kutevat naaraat ovat nykyisin keskimäärin kolmenelikiloisia, joten yksi naaras tuottaa keskimäärin 5 000 - 7 000 jälkeläistä, mikä on selkärankaislajille erittäin suuri määrä. Nimenomaan hyvä lisääntymiskyky tekee mahdolliseksi lohen viljelyn hyvinkin pienillä vanhempaismäärillä.

Populaatiokoon pienetessä keskimääräinen heterotsygotia ja polymorfia-aste vähenevät eri tavoin. Alleelien menetys on lopullista, mutta heterotsygotiaa voidaan ainakin jossakin määrin palauttaa. Alleelien häviäminen alkaa välittömästi populaatioon pienennyttyä. Heterotsygotian vähenemisessä sitä vastoin on viive, ja voimakasta vähenemistä tapahtuu vasta populaation oltua pieni useita sukupolvia.

Populaation pienetessä alleeleja häviää helposti, sitä helpommin mitä harvinaisempia ne ovat (Frankel ja Soulé 1981). Harvinaisten alleelien menetys saattaa heikentää fitnessiä huomattavastikin, vaikka tietyillä entsyymialleeleilla ei tällaisia vaikutuksia olisikaan. Luonnonpopulaatioissa esim. monien tautien resistenssigeenit ovat harvinaisia. Lisäksi niistä alleeleista, joilla on populaatioille merkitystä tulevaisuudessa, monet ovat tällä hetkellä harvinaisia.

MDH- ja PGM-lokusten harvinaisia alleeleja esiintyi tässä aineistossa vain luonnonkannoissa (taulukko 3, sivu 27). Mikäli näitä alleeleja on esiintynyt muissa kannoissa, ne ovat niistä ilmeisesti jo hävinneet. Kummassakin järvilohinäytteessä oli lisäksi yksi muissa näytteissä muunteleva lokus monomorfinen:

Aänisen järvilohella SDH-1 ja Saimaan järvilohella ME-2. Ståhlilla (1983) ME-2-lokukseen yleisemmän alleelin frekvenssi oli Saimaan järvilohella .992, joten tutkituista 63 kalasta vain yksi on ollut ME-2-lokukseen suhteen heterotsygootti, ja harvinaisemman alleelin frekvenssi alittaa polymorfiselle lokukselle tavallisesti esitetyn rajan. Ståhlin (1983) löytämä yksittäinen heterotsygootti kala osoittaa kuitenkin, että aiemmin järvilohessakin on todennäköisesti ollut enemmän ME-muuntelua. Tämä on todennäköistä myös siksi, että ME-muuntelu on lohella ilmeisesti hyvin vanha polymorfismi, koska se on tavattu lähes kaikilla tutkituilla lohipopulaatioilla.

Mikäli populaatiokoko säilyy pienenä, keskimääräinen diversiteetti vähenee asteittain sukupolvi sukupolvelta: t :n sukupolven kuluttua sen osuus alkuperäisestä diversiteetistä on $(1-1/2N_e)^t$. Jos populaatiokoko kuitenkin heti pullonkaulatilanteen jälkeen alkaa nopeasti kasvaa, diversiteetti ei ehdi laskea pienintä populaatiokokoa vastaavalle tasolle lainkaan, ja näin osa muuntelusta säästyy (Nei ym. 1975). Kaksi yksilöä voi sisältää 75 % koko populaation diversiteetistä, mutta jos populaatio säilyy kahden yksilön suuruisena kymmenen sukupolvea, diversiteetistä on jäljellä enää 6 % (Frankel ja Soulé 1981).

Kannoista ainoastaan Iijoki ja Neva-Laukaa ovat pelkkien laitosemojen jälkeläisiä. Jos oletamme Perämeren lohikantojen keskimääräisen diversiteetin olleen luonnontilassa noin 5 %, Iijoen kannan diversiteetti olisi laskenut viljelyä edeltäneen kannan heikkenemisen, perustajavaikutuksen ja yhden sukupolven viljelyn seurauksena noin 40 % alkuperäisestä.

Tornionjoen kannan näytteet olivat täysin identtisiä, minkä perusteella Muonion laitoskanta ei olisi perustettaessa menettänyt paljoakaan esim. Kukkolankosken lohien samana vuonna sisältämästä muuntelusta. Tornionjoen lohikannan alkuperäisestä muuntelun määrästä ei kuitenkaan ole tietoja. Ståhlin (1983) arviot Tornionjoen lohen keskimääräisestä diversiteetistä ovat jopa omia arvioitani alhaisempia (1979 3.7 % ja 1980 4.2 %). Kannan koon romahdus luonnontilasta on joka tapauksessa ollut huomattava, sillä esim. vuonna 1981 joen vaelluspoikastuotanto oli enää vain viidennes vuoden 1974 tuotannosta (Lohikantojen säätelytoimikunnan mietintö 1984).

Neva-Laukaan vähäisempi muuntelu Neva-Neuvostoliittoon verrattuna on todennäköisesti seurausta siitä, että Neuvostoliitossa on onnistuttu ylläpitämään suurempia kantoja. Lisäksi syynä saattaa olla neuvostoliittolaisten viljelymenetelmä, jossa käytetään vain merivaelluksen läpikäyneitä emoja. Merivaelluksen aikana valinta saattaa suosia keskimääräistä muuntelevempia lohia, jolloin kannan muuntelun määrä pysyisi jatkuvasti hieman korkeampana kuin ilman valintaa. Tähän liittyen on merkillepantavaa, että Kymijokisuulle vuonna 1983 palanneiden emojen keskimääräinen diversiteetti oli hivenen korkeampi kuin sinne vuonna 1981 istutettujen Nevan kannan poikasten, jotka olivat kaikki laitosemojen jälkeläisiä.

Viljelyn aiheuttamia muutoksia lohikalapopulaatioiden geneettisessä rakenteessa ovat aikaisemmin havainneet mm. Allendorf ja Phelps (1980), Ryman ja Ståhl (1980), Ståhl (1983) ja Cross ja King (1983). Ryman ja Ståhl tutkivat vain kahta lokusta. Heidän tuloksensa mukaan keskimääräinen diversiteetti ei vähentynyt,

vaan harvinaisen alleelin yleistymisen seurauksena toisen tutkitun kannan muuntelun määrä jopa kohosi. Tämä on helposti ymmärrettävissä, sillä pieniä vanhempaismääriä käytettäessä suuretkin alleelifrekvessiheilaukukset ovat mahdollisia, jolloin muuntelun määrä voi satunnaisesti myös nousta. Tästä hyvä esimerkki on Ståhlin (1983) Emån lohen laitoskantaan edustanut näyte, jossa kaikki kalat olivat AAT-3-lookuksen suhteen heterotsygotteja. Tällaiset yksittäiset tapaukset eivät kuitenkaan kumoa sitä, että pienissä populaatioissa muuntelun määrä vähenee yleensä väistämättä. Ståhlin (1983) yhdeksän laitoskanta- ja yhdeksän luonnonkanta- näytteen välinen ero diversiteetissä oli keskimäärin 21 %.

Allendorfin ja Phelps (1980) työssä 14 vuotta ylläpidetyn populaation koko oli 30 naarasta ja 30 koirasta. Mikäli oletamme efektiivisen populaatiokoon olleen 60 yksilöä, tulisi tämän kokoisella populaatiolla vielä esim. kahdeksan sukupolven kulluttua kaavan $\bar{H} = (1 - \frac{1}{N_e})^t$ mukaan olla jäljellä 93 % alkuperäisestä muuntelusta. Todellisuudessa keskimääräisestä geenidiversiteetistä oli jäljellä vain 75 %. Jotta 25 %:n muuntelun väheneminen voitaisiin selittää yksinomaan driftin seuraukseksi, efektiivinen populaatiokoko olisi voinut olla enintään puolet todellisesta populaatiokoosta eli noin 30 yksilöä. Crossin ja Kingin (1983) työssä muuntelun määrä väheni viidessä sukupolvensa 16 % vanhempaismäärän vaihdellessa 20-60:een. Tämän perusteella kannan efektiivinen populaatiokoko olisi todennäköisesti ollut vain noin 15 yksilön luokkaa, eli alle puolet todellisten populaatiokokojen keskiarvosta. Myös havaitsemani Nevan kannan diversiteetin aleneminen (16 %) on huomattavan suuri ottaen huomioon, että väheneminen on tapahtunut muutamassa sukupolvessa. Toisaalta osa tästä vähenemisestä on todennäköisesti tapahtunut

jo kantaa Suomeen tuotaessa. Lisäksi Laukaan näyte ei ehkä edusta Laukaan koko kantaa, joten saamani keskimääräinen diversiteetti saattaa olla tähän nähden aliarvio.

Kaloilla efektiiviset populaatiokoot ovat ilmeisesti niin paljon teoreettisia populaatiokokoja pienempiä, että heterotsygotian säilymistä koskeviin teoreettisiin laskelmiin tulee suhtautua varauksella. Todellisissa populaatioissa muuntelu vähenee ilmeisesti ainakin kaksi kertaa nopeammin kuin vastaavan suuruksissa teoreettisissa populaatioissa.

4.3. Kantojen välinen muuntelu

4.3.1. Geneettisen muuntelun jakautuminen

Lajien geneettinen muuntelu on jakautunut eri tavoin populaatioiden väliseen ja sisäiseen muunteluun. Myös lohikaloilla on tässä suhteessa eroja: taimen ja kirjolohi poikkeavat selvästi toisistaan lohen sijoittuessa näiden välille.

Kirjolohen korkeasta geenidiversiteetistä poikkeuksellisen suuri osa on populaatioiden sisäistä muuntelua, ja populaatioiden väliset erot muuntelun määrässä ovat pieniä. Allendorfin ja Phelpsien (1981 a) mukaan vain 8 % kokonaismuuntelusta oli populaatioiden välistä, ja saman vesistön eri osien kirjolohipopulaatioiden välillä ei yleensä ollut lainkaan alleelifrekvenssieroja. Taimenella tilanne on aivan toinen. Rymanin (1983) mukaan kokonaisdiversiteetistä jopa 13 % oli saman vesistön eri populaatioiden välistä ja vain 7 % vesistöjen välistä. Paikallisten populaatioiden erilaistuminen oli taimenella siis niin tehokasta, että

saman joen eri populaatiot erosivat toisistaan enemmän kuin eri jokien populaatioista lasketut keskiarvot.

Lohella erilaistuminen vesistöjen sisäisiksi populaatioiksi ei ilmeisesti ole yhtä tehokasta kuin taimenella. Ståhlin (1983) mukaan 2.8 % kokonaismuuntelusta oli vesistöjen sisäistä populaatioiden välistä muuntelua. Havaitsemieni heterotsygotian alijäämien perusteella Tenojoen ja Kuolajoen kaltaisten suurten jokien lohikannat ovat todennäköisesti jakautuneet ainakin osittain erillisiksi populaatioiksi. Tornionjoellakin on mahdollisesti ollut useita erillisiä populaatioita, vaikka sitä ei ehkä enää nykyään voida havaita. Ståhlin (1981) tuloksista Tornionjoen ja sen sivujoen Lainionjoen näytteiden välillä oli AAT-3-lokuk-
sessa tilastollisesti merkitsevä ero, mutta Lainionjoen näyte käsitti vain 14 kalaa.

Lohen geneettisen muuntelun jakautumisesta saamani tulokset vastaavat hyvin Ståhlin (1983) saamia arvoja, vaikka tutkimukset eivät olekaan kaikissa suhteissa vertailukelpoisia. Koko aineistoon, johon molemmilla kuuluu sekä Itämeren että Atlantin kantoja, sisältyvästä muuntelusta kantojen välistä muuntelua oli Ståhlilla 21,4 % ja omassa aineistossani 20,8 %, joista Itämeren alueella oli vastaavasti 9,1 ja 8,6 %. Yksinomaan Perämerta koskevassa tarkastelussa kantojen välisen muuntelun osuus kokonaismuuntelusta oli Ståhlilla (1983) 9,0 % ja omassa aineistossani 9,9 %. Tulosten perusteella kantojen väliset erot ovat lohella suurempia kuin kirjolohella, mutta pienempiä kuin taimenella. Muuntelun kantojen välinen komponentti on joka tapauksessa selvä.

4.3.2. Erilaistuminen

Lohikantojen erilaistuminen on seurausta lohien tavasta palata syntymäjokeensa kudulle. Ensimmäiset alleelifrekvenssierot lohikantojen välillä havaittiin pohjoisamerikkalaisten jokien lohien transferrinitutkimuksissa (Möller 1970). Transferrini oli lohien ensimmäinen perusteellisesti tutkittu polymorfismi (Möller ja Nevdal 1967, Payne ym. 1971 ja Payne 1974). Aikaisemmin julkaistujen (Nyman 1966, 1967) proteiinipolymorfismien tulkinnassa on myöhemmin osoittautunut olleen epäselvyyksiä (Payne 1980). Transferrinien avulla on osoitettu Britteinsaarten lohien jakautuvan boreaaliseen ja kelttiläiseen rotuun (Child ym. 1976), ja samoin niiden perusteella on selvitetty eurooppalaista ja pohjoisamerikkalaista alkuperää olevien lohien osuus Grönlannin vesillä (Child 1980, Payne 1980). Stählin (1981) työ oli ensimmäinen useisiin geenilokuksiin perustuva tutkimus lohikantojen eroista.

Lyhyehköllä aikavälillä populaatioiden geneettiseen erilaistumiseen vaikuttavat migraatio, drifti ja luonnonvalinta. Valinnan kannalta neutraalien alleelien frekvensseihin vaikuttavia tekijöitä ovat tällöin vain migraatio ja drifti, joiden yhteisvaikutuksesta on tehty useita teoreettisia tarkasteluja (mm. Crow ja Kimura 1970, Roughgarden 1979). Näiden tarkastelujen perusteella on arvioitu, että hyvinkin pieni migraatio, jopa vain yksi yksilö sukupolvessa, riittäisi ehkäisemään driftin aiheuttaman erilaistumisen (Spieth 1974, Frankel ja Soulé 1981). Yhden yksilön vaihtuminen sukupolvessa populaatioiden välillä säännöllisesti takaa kyllä samojen alleelien säilymisen kaikissa populaatioissa pitkällä aikavälillä, mutta se ei riitä pitämään populaatioiden

alleelifrekvenssejä identtisinä (Allendorf ja Phelps 1981 b).

Allendorf ja Phelps (1981 b) tutkivat simuloimalla kuinka voimakkaan migraation vallitessa populaatioiden välillä voi neutraalien alleelien tapauksessa vielä olla tilastollisesti merkitsevä ($p < 0.05$) alleelifrekvenssierot. Tulosten perusteella merkitsevää erilaistumista voidaan havaita vielä migroivien yksilöiden määrän ollessa yllättävän korkea. Jos populaatioita on 20, ja muuttotehokkuus on 25 yksilöä sukupolvessa, merkitsevän alleelifrekvenssieron esiintymistodennäköisyys on vielä 60 - 70 %. Jos populaatioita on vain kaksi, vähäisempikin migraatio riittää tasaamaan alleelifrekvenssierot, mutta vielä migraatiotehokkuuden ollessa viisi yksilöä sukupolvessa populaatioiden välisen merkitsevän alleelifrekvenssieron esiintymistodennäköisyys on noin 40 % (Allendorf ja Phelps 1981 b).

Mikäli populaatioihin driftin lisäksi vaikuttavat erisuuntaiset valintapaineet, populaatioiden erilaistuminen on todennäköistä voimakkaankin migraation vallitessa (Allendorf 1983). Toisaalta jos valinta suosii kaikissa populaatioissa heterotsygotiaa, se samalla pienentää tehokkaasti populaatioiden välisiä eroja. Valinta vaikuttaa kummassakin tapauksessa sitä tehokkaammin mitä suurempia populaatiot ovat, ja jo sadan yksilön populaatioissa sen vaikutus on erittäin selvä (Allendorf 1983).

Merkkipalautustietojen perusteella on arvioitu, että Perämerellä noin 2 % kudulle palaavista lohista eksyy vieraaseen jokeen (Rasmuson 1968). Suurissa lohikannoissa tämä merkitsisi jopa 50 - 200 yksilöä vuodessa, minkä perusteella migraation on katsottu voivan estää erilaistumisen Perämerellä (Rasmuson 1968).

Kuitenkaan ei tiedetä kuinka suuri osa vieraaseen jokeen ektsyneistä lohista onnistuu lisääntymään. Ståhl (1981) arvelee ektsykkien aiheuttaman geenivirran olevan huomattavasti vähäisempää kuin yksilömäärän perusteella voisi luulla, minkä vuoksi geenivirran voimakkuutta ei hänen mukaansa voida päätellä ektsykkien määrän avulla. On vaikea arvioida kuinka paljon alhaisempi lohen lisääntymiskyky vieraassa joessa on. Esim. Tyynenmeren lohikannoilla tehtyjen istutuskokeiden perusteella kuitenkin tiedetään, että ainakin näiden kantojen lisääntyminen vieraassa joessa on harvinaista (Altukhov ja Salmenkova 1981).

Alleelifrekvenssivarianssin ja migraatiotehokkuuden välistä kaavaa, $F_{ST} = 1/(4Nm+1)$ (Wright 1978), voidaan käyttää migroivien yksilöiden määrän arvioimiseksi. Edellytyksenä on kuitenkin, että seuraavat ehdot toteutuvat: (1) kaikkien kantojen välillä vaihtuu yksilöitä yhtä paljon, (2) valinta ei vaikuta alleelifrekvensseihin, ja (3) kantojen alleelifrekvenssit ovat migraation ja driftin suhteen tasapainossa. Tämän kaavan avulla Ståhl (1981) arvioi geneettisesti tehokkaaksi migroivien yksilöiden määräksi kantaa kohti Perämerellä 2,5 lohta sukupolvessa, mikä merkitsee alle yhtä yksilöä vuodessa. Ståhlin neljälle polymorfiselle lokukselle ja kuudelle kannalle laskema F_{ST} oli 0.092. Omasta aineistostani kuudelle lokukselle ja neljälle kannalle laskettu F_{ST} :n arvo oli 0.099, mikä vastaa noin 2,3 yksilöä sukupolvessa.

Maantieteellisesti lähekkäisten jokien kannat olivat tulosteni mukaan keskimääräistä samankaltaisempia, joten todennäköisyys ektsyä kotijokea lähellä sijaitseviin jokiin lienee suurempi kuin

kaukana sijaitseviin jokiin. Lisäksi eksyneen lohen lisääntymismahdollisuudet vieraassa joessa ovat todennäköisesti sitä paremmat mitä enemmän kyseisen joen lohikanta muistuttaa sen omaa kantaa. Kummassakaan tilanteessa migraatio ei estä erilaistumista yhtä tehokkaasti kuin jos eksyminen tapahtuisi satunnaisesti, minkä vuoksi migroivien yksilöiden määristä saadut arviot ovat liian pieniä (Allendorf 1983, Chesser 1983).

Vaikka valinta ei vaikuttaisikaan suoranaisesti entsyymeihin, sen vaikutukset muihin ominaisuuksiin saattavat aiheuttaa myös alleelifrekvenssieroja. Tällöin alleelifrekvenssierot ovat mahdollisia voimakkaastakin migraatiosta huolimatta. Lohen kvantitatiivisten ominaisuuksien on arveltu olevan voimakkaan luonnonvalinnan alaisia (Holm ja Nevdal 1978). Esim. kutuaika, kutuikä ja smolttiutumiskä ovat tärkeitä fitnesskomponentteja, ja niiden tiedetään olevan ainakin osittain perinnöllisiä (Holm ja Nevdal 1978, Nevdal 1983). Kantojen väliset erot näissä ominaisuuksissa osoittavat todennäköisesti myös eri jokien välisiä valintapaine-eroja. Lohikantojen väliset geneettiset erot eivät näin ollen ole fitnessin kannalta välttämättä neutraaleja, vaikka tiettyjen entsyymialleelien frekvensseillä ei olisikaan suoraa yhteyttä fitnessiin.

Wrightin (1978) kaavan edellyttämistä ehdoista kolmaskaan, kantojen alleelifrekvenssien tasapaino migraation ja driftin suhteen, ei toteudu Perämerellä. Nykyinen tilanne vuosittain vaihtelevine lohi-istutuksineen on niin sekava, ettei mistään tasapainosta voida puhua.

Wrightin (1931, 1978) mukaan adaptiivinen evoluutio olisi nimenaan osittain isoiloituneissa populaatioissa erityisen nopeaa (shifting balance process). Suurissa panmiktisissä populaatioissa drifti voi vaikuttaa alleelifrekvensseihin vain vähän, ja uusien alleeliyhdistelmien syntyminen on tällöin lähes yksinomaan mutaatioiden ja rekombinaation varassa. Tällaisessa tilanteessa populaation mahdollisuudet siirtyä adaptiiviselta huipulta toiselle ovat vähäiset; jos lisäksi esiintyy valintaa, tämä on entistä epätodennäköisempää, sillä valinnan vaikutuksesta populaatio ei voi siirtyä suuntaan, joka edes tilapäisesti alentaisi fitnessiä.

Pienissä populaatioissa drifti pääsee suhteellisen vapaasti muuttamaan alleelifrekvenssejä, ja aika ajoin myös fitnessiä alentamaan suuntaan. Uusia mahdollisesti edullisia alleelikombinaatioita syntyy tällöin huomattavasti useammin kuin suurissa panmiktisissä populaatioissa. Populaatioiden välisellä migraatiolla on olennainen merkitys uusien alleeliyhdistelmien leviämisessä, ja migraation seurauksena kukin populaatio hyötyy muissa populaatioissa tapahtuneesta kehityksestä. Näin drifti ja migraatio yhdessä mahdollistaisivat populaatioiden adaptiivisen evoluution nopeutumisen, mikä puolestaan parantaisi lajin mahdollisuuksia sopeutua paikallisesti.

4.3.3. Alleelifrekvenssien ajalliset muutokset

Aikaisemmissa muilla lohikaloilla tehdyissä tutkimuksissa alleelifrekvenssien on todettu pysyneen ajallisesti suhteellisen vakaina. Vaikka taimenpopulaatiot ovat keskimäärin lohipopulaatioita pienempiä, alleelifrekvenssien ajallinen vaihtelu on taimenella Rymanin (1983) mukaan hyvin vähäistä; kokonaismuuntelusta ainoas-

taan 0.03 % oli seurausta tutkimusvuosien välisestä vaihtelusta. Useita Tyynen valtameren koiralohi (Oncorhynchus keta)-populaatioita on tutkittu yhtäjaksoisesti jopa seitsemästä-yhdeksään vuotta, mutta alleelifrekvenssien ajallinen vaihtelu on ollut erittäin vähäistä, ja populaatioiden väliset geneettiset erot ovat säilyneet samanlaisina vuodesta toiseen (Altukhov 1981).

Omasta aineistostani luonnontilaisten lohikantojen alleelifrekvenssien ajallisen vaihtelun selvittäminen ei ollut mahdollista, sillä vaikka muutamista kannoista onkin näyte useammalta vuodelta, ei istutusten vaikutuksia tuloksiin voida poistaa. Kymijokisuun näytteiden alleelifrekvenssien voimakas vaihtelu oli seurausta joko näytteiden pienuudesta, istutuksista tai Laukaan Nevan kannan suuresta sisäisestä heterogeenisuudesta. Toisaalta Kemijokisuulle vuosina 1981 ja 1983 palanneiden emokalaparvien geneettinen rakenne oli hyvin samanlainen. Tämä viittaisi siihen, että häiriötekijöiden puuttuessa alleelifrekvenssit säilyvät hyvin samanlaisina vuodesta toiseen. Simojoen vuoden 1982 näytteen alleelifrekvenssien poikkeavuus oli todennäköisesti seurausta vieraan kannan kaloista näytteessä. Myös vuoden 1983 näytteessä saattoi olla tällaisia kaloja, vaikka se ei eronnut tilastollisesti merkitsevästi vuoden 1981 näytteestä. Simojolla vuonna 1982 esiintyneiden vieraiden kalojen alkuperää on vaikea arvioida. SDH-1-lokuksesta tapahtunut voimakas muutos harvinaisemman alleelin suuntaan viittaa kuitenkin siihen, että tämän alleelin frekvenssi olisi ollut vieraassa kannassa alhaisempi kuin Simojoen omassa kannassa. Tällöin ainoaksi vaihtoehdoksi jäisi Nevan kanta. Alleelifrekvenssimuutoksen suuruuden perusteella esim. Nevan Laukaan kannan edustajia olisi täytynyt olla näytteessä noin kolmannes (34 %), mikä vastaa melko

hyvin evävaurioiden perusteella tehtyä arviota, jonka mukaan näytteessä olisi ollut laitoskaloja 24,7 %.

Pitkään viljeltyjen kantojen alleelifrekvenssit voivat poiketa suurestikin alkuperäisen luonnonkannan frekvensseistä. Muutokset ovat driftin vaikutuksesta sitä suurempia mitä pienempiä vanhempaismääriä on käytetty ja mitä kauemmin viljely on kestänyt. Tutkimieni viljelykantojen lohet ovat kuitenkin olleet enintään toisen polven laitoskaloja, ja Saimaan järvilohetta lukuun ottamatta viljelyssä on käytetty useita kymmeniä yksilöitä sukupolvea kohti.

Muuntelun väheneminen laitoskannoissa merkitsee yleensä myös kantojen muuttumista yhä enemmän toistensa kaltaisiksi. Ståhlin (1983) mukaan laitoskannat muistuttivat toisiaan keskimäärin selvästi enemmän kuin luonnonkannat. Koska Iijoen lohen laitosmuoto eroaa merkitsevästi Simojoen ja Tornionjoen lohista, tuntuisi edellisten perusteella todennäköiseltä, että myös alkuperäisen Iijoen lohen on täytynyt tehdä niin. Periaatteessa laitosviljely on kuitenkin voinut aiheuttaa Iijoen kannassa muutoksia myös päinvastaiseen suuntaan.

4.4. Järvilohien asema

Saimaan järvilohi poikkesi merilohista selvästi, ja Äänisen järvilohi (Suojujoki) erosi Neuvostoliiton Nevan kannasta enemmän kuin esim. Tornionjoen, Simojoen ja Iijoen lohet erosivat toisistaan. Tämä viittaisi siihen, että lohen järvimuotojen syntyminen on tapahtunut suhteellisen varhain. Lohen järvimuotojen historia poikkeaaakin ilmeisesti taimenen järvimuotojen historiasta. Rymanin (1983) mukaan taimenen eri ekologisten rotujen (meritaimen, järvitaimen ja purotaimen) väliset geneettiset erot eivät olleet suurempia kuin populaatioiden väliset erot kunkin rodun sisällä. Saman rodun kannoilla ei siten olisi yhteistä alkuperää vaan sisävesimuotoja olisi syntynyt useista eri meritaimenkannoista. Myös Kolin (1984) mukaan taimen on selvästi taipuvaisempi muodostamaan sisävesimuotoja kuin lohi.

Seppovaaran (1962, 1969) mukaan Saimaan järvilohi eroaa ulko- näöltään merilohista. Järvilohi on tummempi ja täplikkömpi sekä tavallisesti myös tanakampi kuin merilohi, jonka pyrstön lovi on lisäksi syvempi kuin järvilohella. Saimaan järvilohen ja merilohen kromosomimäärässä (Seppovaara 1962) ja hemoglobiineissa (Westman 1970) ei sen sijaan ole havaittu eroja.

Saimaan ja Äänisen (Suojujoen) järvilohikannat erosivat selvästi toisistaan. Toisaalta ne olivat ainoita kantoja, joissa ei ollut SDH-1 -lokuksesta alleelia 100 lainkaan, ja niillä kummallakin oli alleeli 30. Sitä onko alleeli 100 hävinnyt molemmista järvilohikannoista sattumalta ei tietenkään voida varmuu-

della sanoa. Saimaan järvilohen geneettiset etäisyydet Perämeren kantoihin olivat hiukan pienempiä kuin Suojujoen ja Nevan kantaan. Näin pienten etäisyserojen perusteella on mahdotonta sanoa, onko järvilohi levinnyt Vuoksen vesistöön itäistä vai läntistä reittiä. Segerstrålen (1957, 1976) mukaan Saimaan alueen kalat olisivat levinneet sinne idästä mannerjään sulaessa syntyneiden jääjärviyhteyksien kautta. Tiedot järvilohien nykyisestä levinneisyydetä tukevat tätä teoriaa (Seppovaara 1962, 1969, Koli 1984). Kolin (1984) mukaan Äänisjoen jääjärvi olisi saattanut olla järvilohien yhteisen kantamuodon syntymispaikka.

Toisaalta tiedetään, että Saimaan alueen vedet ovat laskeneet myöhemmin noin kahden tuhannen vuoden ajan Pohjanlahteen. Vasta noin 6000 vuotta sitten ne kääntyivät laskemaan Kymijoen kautta ja lopulta noin 5000 vuotta sitten Vuoksen kautta. Vuoksen syntyessä Suursaimaan pinta laski noin 20 m, ja vasta silloin Saimaa sai nykyisen muotonsa (Hyvärinen ja Eronen 1979, Ignatius ym. 1980).

Saimaan järvilohen poikkeavuus muista kannoista oli suurimmaksi osaksi seurausta SDH-1 -lokuksessa esiintyneestä lähes fiksoituneesta alleelistä 80, jota ei löytynyt muista kannoista. Mikäli jatkotutkimukset osoittavat tämän alleelin esiintyvän myös jossain itäisessä järvilohikannassa, saattaa kysymys Saimaan järvilohen alkuperästä lopulta ratketa.

4.5. Geneettisen muuntelun säilyttäminen

Lohen niin kuin muidenkin eliölaajien suojeluun tulisi kuulua ainakin joidenkin sen kantojen nykyisen sopeutuneisuuden turvaaminen ja niiden geneettisen muuntelun määrän säilyttäminen niin suurena, että tämän voidaan olettaa takaavan lajin sopeutumiskyvyn tulevaisuudessakin. Kalojen geneettisten varojen säilyttämisestä ovat antaneet suosituksia mm. Kansainvälinen merentutkimusneuvosto ICES (International Council for the Exploration of the Sea: Report of the Working Group on Genetics 1981) ja FAO (FAO/UNEP 1981). Lisäksi Kansainvälinen luonnonsuojeluliitto IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) pitää luetteloja uhanalaisista kalalajeista (Fish Red Data Book).

Vielä jäljellä olevien lohikantojen sopeutuneisuuden eli niiden adaptiivisten ominaisuuksien säilyminen kalanviljelyn aiheuttamista valintapaineista huolimatta voidaan turvata parhaiten antamalla luonnonvalinnan vaikuttaa mahdollisimman suureen osaan kustakin kannasta (ks. Koljonen 1983, 1984). Tämä voidaan järjestää ylläpitämällä kaikista kannoista osa luonnonvalinnan alaisina koko elinkiertonsa ajan, ja käyttämällä viljelyssä mahdollisimman paljon merivaelluksen läpikäyneitä emokaloja. Esim. nykyisin täysin viljelyn varassa olevista Nevan ja Iijoen lohista voitaisiin perustaa kannat joihinkin nykyisin tyhjiin koskiin, jolloin myös poikasvaiheen luonnonvalinnalle annettaisiin mahdollisuus vaikuttaa kantaan. Lisäksi vielä luonnossa lisääntyvät kannat tulisi säilyttää elinvoimaisina alkuperäisissä ympäristöissään.

Kantojen välisen muuntelun eli niiden erilaistuneisuuden säilyttäminen on edellytys paikallisten adaptiivisten ominaisuuksien säilymiselle. Suurin osa lohikannoistamme ja todennäköisesti siten myös niiden välisestä geneettisestä muuntelusta on menetetty (esim. Westman 1974, 1980). Tornionjoen, Simojoen ja Iijoen kannat ovat kuitenkin edelleen niin erilaiset, että ne tulisi säilyttää erillisinä ja niiden sekoittuminen olisi pyrittävä estämään. Näiden kantojen lisäksi Perämeren alueella Montan kalaviljelylaitoksen kannan diversiteetti on huomattavan korkea ja siinä on onnistuttu säilyttämään ainakin yksi IDH-alleeli, jota muilta Itämeren lohikannoilta ei ole löytynyt, minkä vuoksi se kannattaa säilyttää.

Tornionjoen lohen viljelyssä tarvittavat emokalat olisi mieluummin pyydettävä joesta kuin merialueelta, jotta niiden alkuperästä voitaisiin olla varmempia. Kemijokisuun suuriin istutuksiin olisi mieluummin käytettävä Tornionjoen lohta (kuten myös lohivelvoite-työryhmä on esittänyt, Kemi- ja Iijoen lohivelvoitteen hoito 1984), jotta mahdolliset istutuksista peräisin olevat eksykit eivät muuttaisi olennaisesti Tornionjoen kannan geneettistä rakennetta. Simojoen lohta olisi tuettava sen oman kannan istutuksilla, vieraiden kantojen lohia ei tulisi istuttaa lähelle Simojoen suuta, eikä lohien nousua Simojokeen kudulle tulisi vaikeuttaa pyytämällä lähistöltä emokaloja viljelytarkoituksiin. Lohi-istutuksissa ei saisi käyttää smolttiutumattomia poikasia, jotka nousevat vapaisiin jokiin ja saattavat siten vaikuttaa näiden jokien luonnonkantojen perinnölliseen rakenteeseen.

Monien muiden tekijöiden lisäksi Saimaan järvilohen uhkana on nykyisin Saimaan alueella aloitettu merilohen kaupallinen viljely. Merilohen ja järvilohen risteytyminen keskenään olisi todennäköisesti

järvilohelle erittäin epäedullista. Nyt löytyneen SDH-1 -lokuk-
sen alleelin 80 avulla on ensimmäisen kerran mahdollista luotetta-
vasti erottaa yksittäisetkin merilohet ja Saimaan järvilohet toi-
sistaan. Tutkimalla kaikki järvilohen kutupyynnissä saadut ka-
lat voidaan siten estää merilohien ja järvilohien sekoittuminen.
Äänisen ja Saimaan järvilohet eroavat toisistaan geneettisesti
niin paljon, ettei Äänisen järvilohen tuontia Saimaaseen kannan
muuntelun lisäämiseksi voida suositella ainakaan ennen kuin omassa
järvilohessamme alkaa esiintyä selvästi havaittavia sukusiitos-
oireita.

Kantojen välisen muuntelun lisäksi huomiota on kiinnitettävä nii-
den sisäisen muuntelun määrään. Koska tähänastinen kalanviljely
on ilmeisesti vähentänyt muuntelun määrää, olisi jatkossa pyrittä-
vä entistä suurempiin viljelykantoihin (ks. esim. Koljonen 1984).
Viljeltävien kantojen efektiivistä kokoa voidaan yksilömäärän li-
säämisen ohella suurentaa käyttämällä hedelmöityksessä ainakin
yhtä paljon koiraita kuin naaraita, hedelmöittämällä kunkin naaraan
mäti useiden koiraiden maidilla ja hedelmöittämällä eri ikäluokat
keskenään. Laukaan Nevan kannan muuntelun määrää voitaisiin lisätä
myös tuomalla Neuvostoliitosta lisää Nevan kannan geneettistä ma-
teriaalia.

KIITOKSET

Kiitän Sirkka-Liisa Varvio-Ahoa opastuksesta elektroforeesitekniikan käyttöön ja innostavasta opetuksesta populaatiogenetiikan laudaturkurssilla Tvärminnessä kesällä 1980. Aivan erityisesti tahdon kiittää Jorma Toivosta, jonka tuki ja apu ovat tehneet tämän tutkimuksen yleensä mahdolliseksi. Kiitän myös kaikkia niitä Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston henkilöitä, jotka ovat avustaneet näytteiden hankinnassa. Lisäksi kiitän Helena Kaikkoa kuvien piirtämisestä sekä Markku Vickholmia ATK-avusta ja henkistä tuesta kirjoitusprosessin aikana.

KIRJALLISUUS

- Allendorf, F. W. 1983: Isolation, gene flow, and genetic differentiation among populations. - Schonewald-Cox, C., Chambers, S., MacBryde, B. & Thomas, L. (toim.): Genetics and Conservation. A reference for managing wild animal and plant populations, s. 51-65. Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park, California.
- Allendorf, F. W., Mitchell, N., Ryman, N. & Ståhl, G. 1977: Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): detection and interpretation from population data. *Hereditas* 86: 179-190.
- Allendorf, F. W. & Phelps, S. R. 1980: Loss of genetic variation in a hatchery stock of cutthroat trout. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 109: 537-543.
- Allendorf, F. W. & Phelps, S. R. 1981a: Isozymes and the preservation of genetic variation in Salmonid fishes. - Ryman, N. (toim.): Fish Gene Pools. *Ecol. Bull. (Stockholm)* 34: 37-52.
- Allendorf, F. W. & Phelps, S. R. 1981b: Use of allelic frequencies to describe population structure. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1507-1514.
- Allendorf, F. W., Ryman, N., Stennek, A. & Ståhl, G. 1976: Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.): evidence of distinct sympatric populations. - *Hereditas* 83: 73-82.
- Allendorf, F. W. & Utter, F. M. 1973: Gene duplication within the family Salmonidae: disomic inheritance of two loci reported to be tetrasomic in rainbow trout. - *Genetics* 74: 647-654.
- Allendorf, F. W. & Utter, F. M. 1979: Population genetics. - Hoar, W. S., Randall, J. R. & Brett, J. R. (toim.): *Fish Physiology*, Vol. 3. s. 407-454. Academic Press, New York.
- Altukhov, Yu. P. 1981: The stock concept from the viewpoint of population genetics. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1523-1538.

- Altukhov, Yu. P. & Salmenkova, E. A. 1981: Application of the stock concept to fish populations in the USSR. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1591-1600.
- Altukhov, Yu. P., Salmenkova, E. A., Omelchenko, V. T., Sachko, G. D. & Slynko, V. I. 1972: The number of mono- and polymorphous loci in the population of the tetraploid salmon species *Oncorhynchus keta* Walb. - *Genetica* 8: 67-75.
- Avise, J. C. & Aquadro, C. F. 1982: A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. Patterns and correlations. - *Evol. Biol.* 15: 151-185.
- Bailey, G. S., Tsuyuki, H. & Wilson, A. C. 1976: The number of genes for lactate dehydrogenase in salmonid fishes. - *J. Fish. Res. Board. Can.* 33: 760-767.
- Bailey, G. S. & Wilson, A. C. 1968: Homologies between isoenzymes of fishes and those of higher vertebrates: evidence for multiple H₄ lactate dehydrogenases in trout. - *J. Biol. Chem.* 243: 5843-5853.
- Bailey, G. S., Wilson, A. C., Halver, J. E. & Johnson, C.L. 1970: Multiple forms of supernatant malate dehydrogenase in salmonid fishes. - *J. Biol. Chem.* 245: 5927-5940.
- Boyer, S. H. 1972: Extraordinary incidence of electrophoretically silent genetic polymorphisms. - *Nature* 239: 453-454.
- Chesser, R. K. 1983: Isolation by distance: Relationship to the management of the genetic resources. - Schonewald-Cox, C., Chambers, S., MacBryde, B. & Thomas, L. (toim): *Genetics and Conservation. A reference for managing wild animal and plant populations*, s. 66-67. Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park, California.
- Child, A. R. 1980: Identification of stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by electrophoretic analysis of serum proteins. - *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 176: 65-67.
- Child, A. R., Burnell, A. M. & Wilkins, N. P. 1976: The existence of two races of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the British Isles. - *J. Fish Biol.* 8: 35-43.

- Clayton, J. W. & Tretiak, D. N. 1972: Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. - J. Fish. Res. Bd. Canada 29: 1169-1172.
- Cross, T. F. & King, J. 1983: Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. - Aquaculture 33: 33-40.
- Cross, T. F. & Payne, R. H. 1977: NADP-isocitrate dehydrogenase polymorphism in the Atlantic salmon *Salmo salar*. - J. Fish Biol. 11: 493-496.
- Cross, T. F. & Ward, R. D. 1980: Protein variation and duplicate loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - Genet. Res. Camb. 36: 147-165.
- Cross, T. F. & Ward, R. D. & Abreu-Grubois, A. 1979: Duplicate loci and allelic variation for mitochondrial malic enzyme in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - Comp. Biochem. Physiol. 62B: 403-406.
- Crow, J. F. & Kimura, M. 1970: An Introduction to Population Genetics Theory. Harper & Row, Publishers, New York.
- Elston, R. C. & Forthofer 1977: Testing for Hardy-Weinberg equilibrium in small samples. - Biometrics 33: 536-542.
- FAO/UNEP, 1981: Conservation of the genetic resources of fish: problems and recommendations. Report of the Expert Consultation on the genetic resources of fish. Rome, 9-13 June 1980.
- Frankel, O. H. & Soulé, M. E. 1981: Conservation and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Haldane, J. B. S. 1954: An exact test for randomness of mating. - J. Genet. 52: 631-635.
- Henderson, N. S. 1965: Isozymes of isocitrate dehydrogenase: subunit structure and intracellular location. - J. Exp. Zool. 158: 263-274.
- Holm, M. & Nevdal, G. 1978: Quantitative genetic variation in fish - its significance for salmonid culture. - Battaglia, B. & Beardmore, J. A. (toim): Marine Organisms: genetic, ecology and evolution, s. 679-698. Plenu Press, New York.

- Hyvärinen, H. & Eronen, M. 1979: The Quaternary history of the Baltic. The northern part. - Gudelis, V. & Königsson, L.-K. (toim.): The Quaternary History of the Baltic. s. 7-27. Acta Univ. Ups. Symp. Univ. Ups. Annum Quingentessimum Celebrantis: 1. Uppsala.
- Ignatius, H., Korpela, K. & Kujansuu, R. 1980: The deglaciation of Finland after 10 000 B. P. - Boreas 9: 217-228.
- Kazakov, R. V. 1985: Condition of fish stock, yield to fishery and migrations of Atlantic salmon from rivers of the USSR to the Baltic Sea. - Finnish Fish. Res. 6. (painossa).
- Kemi- ja Iijoen lohivelvoitteen hoito. Kemi- ja Iijoen lohivelvoitettyryhmän mietintö. Helsinki 1984. 75 s.
- Khanna, N. D., Juneja, R. K., Larsson, B. & Gahne, B. 1975a: Electrophoretic studies on proteins and enzymes in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - Swed. J. Agr. Res. 5: 185-192.
- Khanna, N. D., Juneja, R. K., Larsson, B. & Gahne, B. 1975b: Electrophoretic studies on esterases in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - Swed. J. Agr. Res. 5: 193-197.
- Kimura, M. & Ohta, T. 1971: Theoretical Aspects of Population Genetics. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Koli, L. 1984: Suomen kalasto ja sen kehitys. - Koli, L. (toim.): Suomen eläimet, osa III. s. 8-21. Weiling & GÖös, Espoo.
- Koljonen, M-L. 1983: Lohikantojen geneettinen muuntelu. - Luonnon Tutkija 87: 96-99.
- Koljonen, M-L. 1984: Ihmisen toiminnan vaikutus lohien perinnölliseen rakenteeseen. - RKTL Monistettuja julkaisuja 18/1984, 39 s.
- Li, C. C. & Horvitz, D. G. 1953: Some methods of estimating the inbreeding coefficient. - Am. J. Hum. Genet. 5: 107-117.
- Lohikantojen säätelytoimikunnan mietintö 1984. - Komiteamietintö 1984:4
- Möller, D. 1970: Transferrin polymorphism in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). - J. Fish. Res. Board. Can. 27: 1617-1625.
- Möller, D. & Nevdal, G. 1967: Transferrin polymorphism in fishes, s. 367-372. Polymorphismes biochimiques des animaux. Xth European conference on animal blood groups and biochemical polymorphisms, Paris, July 1966.
- Nei, M. 1972: Genetic distance between populations. - Am. Nat. 106: 238-292.

- Nei, M. 1973: Analysis of gene diversity in subdivided populations. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70: 3321-3323.
- Nei, M. 1977: F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. - Ann. Hum. Genet. 41: 225-233.
- Nei, M. 1978: Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. - Genetics 89: 583-590.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. 1975: The bottleneck effect and genetic variability in populations. - Evolution 29: 1-10.
- Nei, M. & Roychoudhury, A. 1974: Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. - Genetics 76: 379-390.
- Nevdal, G. 1983: Genetic factors in connection with age at maturation. - Aquaculture 33: 97-106.
- Nevo, E. 1978: Genetic variation in natural populations: patterns and theory. - Theor. Popul. Biol. 13: 121-177.
- Nyman, L. 1966: Geographic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) - Swed. Salm. Res. Inst. Rep. LFI Medd. 3: 1-6.
- Nyman, L. 1967: Protein variations in Salmonidae. - Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 47: 5-38.
- Ohno, S., Wolf, U. & Atkin, N. B. 1968: Evolution from fish to mammals by gene duplication. - Hereditas 59: 169-187.
- Pamilo, P. & Varvio-Aho, S-L. 1984: Testing genotype frequencies and heterozygosities. - Mar. Biol. 75:....
- Payne, R. H. 1974: Transferrin variation in North American populations of the Atlantic salmon, *Salmo salar*. - J. Fish. Res. Bd Can. 31: 1037-1041.
- Payne, R. H. 1980: The use of serum transferrin polymorphism to determine the stock composition of Atlantic salmon in the West Greenland fishery. - Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 176: 60-64.
- Payne, R. H., Child, A. R. & Forrest, A. 1971: Geographical variation in the Atlantic salmon. - Nature 231: 250-252.

- Payne, R. H. & Cross, T. F. 1977: Liver aspartate aminotransferase polymorphism: a new tool for estimating proportions of European and North American salmon at West Greenland. - ICES C. M. 1977/M:10 Anadromous and Catadromous Fish Committee.
- Place, A. R. & Powers, D. A. 1979: Genetic variation and relative catalytic efficiencies: Lactate dehydrogenase B allozymes of *Fundulus heteroclitus*. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA 5: 2354-2358.
- Powell, J. R. 1975: Protein variation in natural populations of animals. - Evol. Biol. 8: 79-119.
- Quiroz-Gutierrez, A. & Ohno, S. 1970: The evidence of gene duplication for S-form NADP-linked isocitrate dehydrogenase in carp and goldfish. - Biochem. Genet. 4: 93-99.
- Rasmuson, M. 1968: Populationsgenetiska synpunkter på laxodlingsverksamheten i Sverige. - Rep. LFI Medd. 3/1968. Swed. Salmon Res. Inst., Stockholm.
- Reinitz, G. L. 1977: Tests for association of transferrin and lactate dehydrogenase phenotypes with weight gain in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - J. Fish. Res. Board. Can. 34: 2333-2337.
- Report of the Working Group on Genetics - ICES C. M. 1981/F:5.
- Report of the Baltic Salmon Assessment Working Group - ICES C. M. 1983/Assess.:10.
- Ridgway, G. J., Sherburne, S. W. & Lewis, R. D. 1970: Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. - Trans. Am. Fish. Soc. 99: 147-151.
- Roughgarden, J. 1979: Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction. Macmillan, New York.
- Ryman, N. 1983: Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. - Aquaculture 33: 1-21.
- Ryman, N. & Ståhl, G. 1980: Genetic change in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 82-87.

- Ryman, N. & Ståhl, G. 1981: Genetic perspectives of the identification and conservation of Scandinavian stocks of fish. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1562-1575.
- Segerstråle, S. G. 1957: On the immigration of the glacial relicts of northern Europe, with remarks on their prehistory. - *Soc. Sci. Fennica, Comment, Biol.* 16, 16, 117 s.
- Segerstråle, S. 1976: Immigration of glacial relicts into northern Europe. - *Boreas* 5: 1-7.
- Selander, R. K. 1976: Genic variation in natural populations. - Ayala, F. J. (toim.): *Molecular Evolution*, s. 21-45. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Seppovaara, O. 1962: Zur Systematik und Ökologie des Lachses und der Forellen in den Binnengewässern Finnlands. - *Ann. Zool. Soc. "Vanamo"* 24: 1, 1-86.
- Seppovaara, O. 1969: Ison-Saimaan kalat ja kalastus. - *Suomen Kalatalous* 38: 1-84.
- Shaklee, J. B., Kepes, K. L. & Whitt, G. S. 1973: Specialized lactate dehydrogenase isozymes: the molecular and genetic basis for the unique eye and liver LDHs of teleost fishes. - *J. Exp. Zool.* 185:217-240.
- Shaw, C. R. 1969: Electrophoretic variation in enzymes. - *Science* 149: 936-943.
- Shaw, C. R. & Prasad, R. 1970: Starch gel electrophoresis of enzymes - a compilation of recipes. - *Biochem. Gen.* 4: 297-320.
- Spieth, P. T. 1974: Gene flow and genetic differentiation. - *Genetics* 78:961-965.
- Ståhl, G. 1981: Genetic differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Sweden. - Ryman, N. (toim.): *Fish gene pools. Ecol. Bull. (Stockholm)* 34: 95-105.
- Ståhl, G. 1983: Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. - *Aquaculture* 33: 23-32.
- Toivonen, J. 1966: Simojoen lohenpoikastuotanto. - *Suomen Kalastuslehti* 73: 128-131.

- Toivonen, J. 1981: Lohen avomeripyynti aiheuttaa ongelmia. - Suomen Luonto 40: 295-297.
- Toivonen, J. 1983: Jokien kuninkaasta laitoshoidokki. - Suomen Luonto 42(2): 18-24.
- Toivonen, J. & Heikinheimo-Schmid, O. 1979: Kalastus Tenojoen vesistössä Suomen puolella. - Suomen Kalatalous 49: 26-48.
- Toivonen, J. & Jutila, E. 1982: Report on parr population densities, tagging experiments and river catches of the salmon stock of the river Simojoki in 1972-1980. - ICES. C. M. 1982/M:40.
- Tuunainen, P., Nylander, E., Alapassi, T. & Aikio, V. 1984: Kalastus ja kalakannat Tornionjoen vesistössä. - RKTL Monistettuja julkaisuja 25/1984, 86 s.
- Utter, F. M. & Hodgins, H. O. 1972: Biochemical genetic variation at six loci in four stocks of rainbow trout. - Trans. Am. Fish. Soc. 101: 494-502.
- Varvio-Aho, S. & Pamilo, P. 1980: A new buffer with wide applicability. - Isozyme Bull. 13: 114.
- Vilkuna, K. 1974: Lohi. 423 s. Otava, Helsinki.
- Vithayasai, C. 1973: Exact critical values of the Hardy-Weinberg test statistic for two alleles. - Commun. Stat. 1: 229-242.
- Vuorinen, J. 1982: Little genetic variation in the Finnish Lake salmon, *Salmo salar* sebago (Girard). - Hereditas 97: 189-192.
- Ward, R. D. & Beardmore, J. A. 1977: Protein variation in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. - Gen. Res. 30: 45-62.
- Ward, R. D. & Galleguillos, R. A. 1978: Protein variation in the plaice, dab and flounder, and their genetic relationships. - Battaglia, B. & Beardmore, J. A. (toim.): Marine Organisms: Genetics, Ecology and Evolution s. 71-73. New York and London: Plenum.
- Westman, K. 1970: Hemoglobin polymorphism and its ontogeny in sea-running and land-locked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) - Ann. Acad. Sci. fenn. A, IV Biologica: 170

- Westman, K. 1974: Uhanalaiset kalalajimme ja kalakantamme sekä niiden suojelu ja säilyttäminen. - RKTL, kalantutkimusosasto. Tiedonantoja 3: 1-24.
- Westman, K. 1975: Oulujoen oma lohi on menetetty. - Suomen Luonto 34: 261-264.
- Westman, K. 1980: Sopeutuuko vesieliöstö jokien rakentamiseen? - Luonnon Tutkija 84: 131-133.
- Wright, S. 1931: Evolution in Mendelian populations. - Genetics 16: 97-159.
- Wright, S. 1943: Isolation by distance. - Genetics 28: 114-138.
- Wright, S. 1965: The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. - Evolution 19: 395-420.
- Wright, S. 1978: Evolution and Genetics in populations. Vol. 4. Variability Within and Among Populations. Chicago University Press, Chicago.

RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS,
KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUA JULKAISUJA

- No 23. VUORINEN, P.J., VUORINEN, M., NYHOLM, K., SOIVIO, A. ja OIKARI, A.: Fysiologisten menetelmien soveltaminen kalataloudellisten vahinkojen ja haittojen määrittämiseen. 1—34.
VUORINEN, P.J., VUORINEN, M. ja NYHOLM, K.: Vesistöihin joutuvien aineiden haitallisista vaikutuksista kaloihin ja vaikutusten tutkimusmenetelmistä. 35—118.
OIKARI, A., SOIVIO, A., VUORINEN, M., VUORINEN, P.J. ja NYHOLM, K.: Metsäteollisuuden jätevesistä ja jätevesikomponenteista sekä niiden vaikutuksista kaloihin. 119—192.
VUORINEN, P.J.: Rautaruukki Oy:n Rautavaaran kaivoksen jätevesien vaikutuksesta taimenen alkionkehitykseen ja poikasiin. 193—206. Helsinki 1984.
- No 24. MUTENIA, A.: Kaamasjoen kalatalousselvitys kalastuksen ja kalakantojen hoidon suunnittelua varten. Helsinki 1984. 62 s.
- No 25. TUUNAINEN, P., NYLANDER, E., ALAPASSI, T. ja AIKIO, V.: Kalastus ja kalakannat Tornionjoen vesistössä. Helsinki 1984. 86 s.
- No 26. PARTANEN, H.: Kotitalouksien kalankäyttö Kainuussa. 1—94.
PARTANEN, H.: Suurtaloudet kalanmarkkinointijärjestelmässä. 95—151. Helsinki 1984.
- No 27. TUUNAINEN, P., NYLANDER, E., KITTI, J. ja VALKEAPÄÄ, L.: Kalastus Inarissa, Utsjoella ja Enontekiöllä. 1—101.
SIPPONEN, M.: Sevettijärven kolttien kalastusolot vuonna 1974. 103—184.
MUTENIA, A. ja TUUNAINEN, P.: Virkistyskalastusselvitys metsähallinnon Perä-Pohjolan piirikunnassa vuonna 1979. 185—220.
SARJAMO, H.: Enontekiön vesien kalastus ja kalakannat. 221—256. Helsinki 1984.
- No 28. HEIKINHEIMO-SCHMID, O., PURSIAINEN, M., WESTMAN, K. and TUUNAINEN, P.: Country Report of Finland for the Intersessional Period of the European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC) 1982—1984. Helsinki 1984. 51 pp.
- No 29. VIITANEN, M., NIEMINEN, M. ja ROSBERG, T.: Ammattimaisesti kalastetun kalan käyttö teollisuudessa. Helsinki 1984. 90 s.
- No 30. SUMARI, O., SIITONEN, L. ja LINDER, D.: Valtakunnallinen kirjolohen rodunjalostusohjelma. Helsinki 1984. 82 s.
- No 31. Valtion kalanviljelyn VI neuvottelupäivät 30.—31.3.1982 Kuopiossa. Toim. A. Vihervuori. Helsinki 1985. 120 s.
- No 32. PRUUKI, V., ANTTINEN, P. ja AHVONEN, A.: Tornion-Muonionjoen vesistön kalataloustutkimus. Helsinki 1985. 238 s.
- No 33. HILDÉN, M., LEHTONEN, H., IKONEN, E. ja SALOJÄRVI, K.: Tutkimusmenetelmät kalataloudellisessa velvoitetarkkailussa. 1—187.
PERSSON, P.-E.: Kalojen aistinvarainen arviointi. Suositukset kalojen haju- ja makuvirheiden tutkimiseksi. 189—206.
WESTMAN, K., PURSIAINEN, M., NYLUND, V. ja JÄRVENPÄÄ, T.: Raputaloudelliset tarkkailu- ja velvoitetutkimukset. Tavoitteet, menetelmä ja toteutus. 207—265. Helsinki 1985.
- No 34. MUTENIA, A.: Kalastus ja kalansaaliin alueellinen jakautuminen Inarijärvellä vuonna 1979. 1—19.
MUTENIA, A.: Kalastus Inarijärvellä vuonna 1980 ja kalastuksen ja kalansaaliin kehittyminen. 20—36.
MUTENIA, A.: Kalastus Inarijärvellä vuonna 1981 ja virkistyskalastuksen taloudellisesta merkityksestä. 37—50.
MUTENIA, A.: Kalastus Inarijärvellä vuonna 1982. 51—58.
MUTENIA, A. ja OKSMAN, H.: Lokan ja Porttipahdan tekojärvien kalavarojen hyödyntäminen. 59—72. Helsinki 1985.
- No 35. VIHERVUORI, A.: Jänisjoen vesistön kala- ja rapukannoille aiheutuneet vahingot ja niiden kompensointi. Helsinki 1985. 114 s.
- No 36. SEPPONEN, M. ja HILDÉN, M.: Virkistys- ja kotitarvekalastus merenkurkun pohjoisosassa vuonna 1981. 1—32.
KOIVISTO, V. ja PARMANNE, R.: Vedenalaisten räjähdysten aiheuttamista kalakuolemista Lounais-Suomessa Reilan ammunta-alueella. 33—64. Helsinki 1985.

SISÄLTÖ

KOLJONEN, M-L.: Suomen lohikantojen entsyymigeneettinen muuntelu . 94 s.