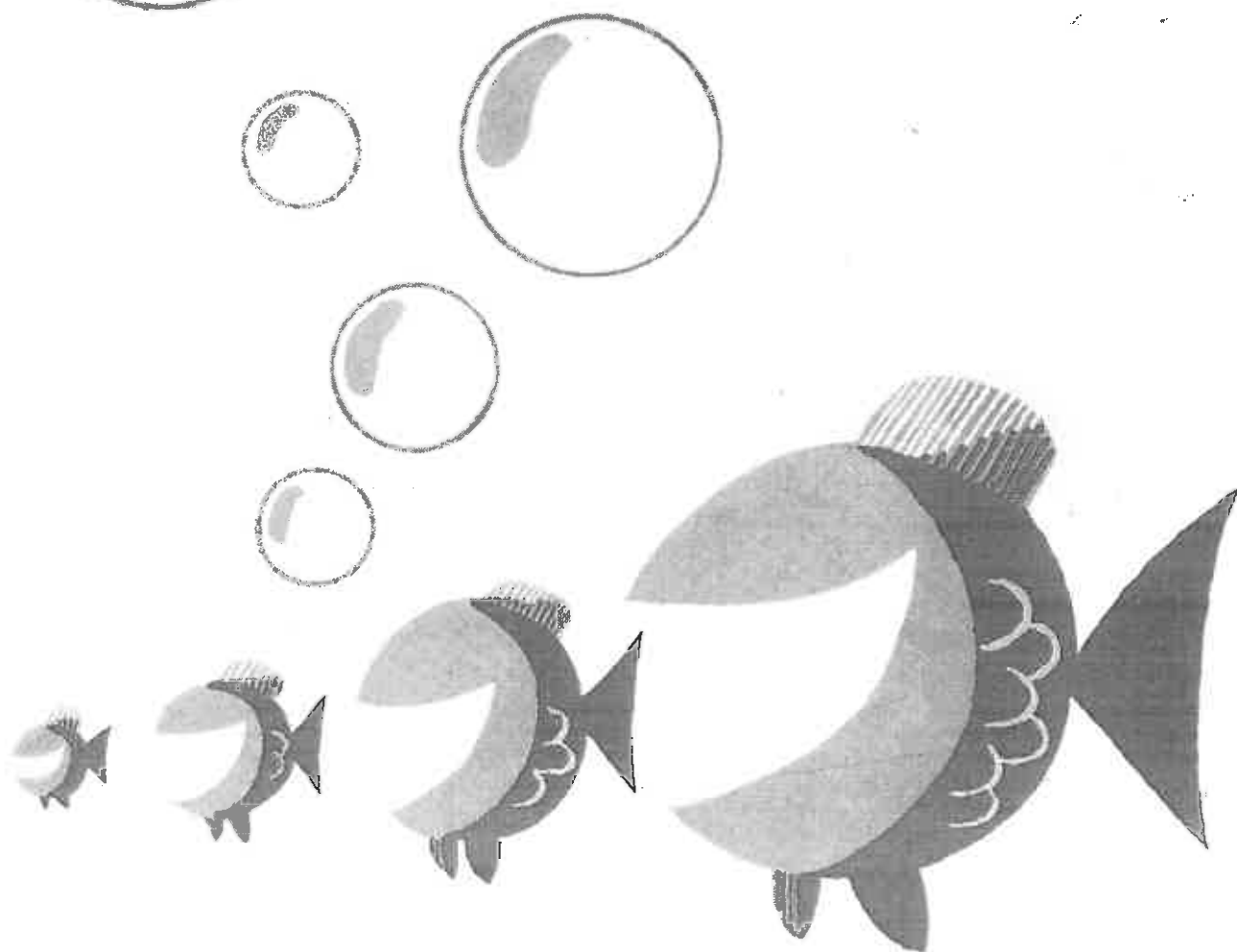


RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS  
KALANTUTKIMUSOSASTO

# MONISTETTUJA JULKAISUJA

18  
1984



RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS  
KALANTUTKIMUSOSASTO

# MONISTETTUA JULKAISUA

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

Julkaisusarjassa sovelletaan Suomen Biologian Seuran Vanamon käsikirjoitusten laadinta-ohjeita.

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.

Vid uppgörande av manuskript bör Suomen Biologian Seura Vanamos direktiv tillämpas.

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 18

1984

IHMISEN TOIMINNAN VAIKUTUS LOHEN PERINNÖLLISEEN  
RAKENTEeseen

MARJA-LIISA KOLJONEN

HELSINKI 1984

ISBN 951-9092-35-8  
ISSN 0358-4623  
Helsingin yliopiston monistuspalvelu  
Painatusjaos Helsinki 1984

## Sisällysluettelo

sivu

1.	Johdanto	1
2.	Suomen lohikannat	2
3.	Lohikantojen perinnöllinen erilaistuminen	3
3.1	Suomen lohikantojen erot	4
3.2	Kvantitatiiviset ominaisuudet	4
3.3	Entsyymigeneettiset ominaisuudet	5
3.4	Perinnöllisen muuntelun merkitys sopeutumisen kannalta	9
4.	Kalastuksen perinnölliset vaikutukset	11
5.	Kalanviljelyn perinnölliset vaikutukset	14
5.1	Perinnöllisen muuntelun väheneminen	14
5.2	Perinnöllinen muuntelu ja fitness (menestyvyys)	23
5.3	Kalanviljelylaitoksen valintapaineet	25
5.4	Istutusten perinnölliset vaikutukset	27
6.	Lohikantojen perinnöllisten ominaisuuksien säilyttäminen	28
6.1	Riittävä efektiivinen populaatiokoko	29
6.2	Adaptiivisten ominaisuuksien (sopeutumien) säilyttäminen	30
7.	Perinnöllisyystieteellisiä käsitteitä	33
8.	Lähdeluettelo	35

## 1. Johdanto

Lohen (Salmo salar) elinolosuhteet Itämeressä ovat muuttuneet huomattavasti viimeisten sadan vuoden aikana. Veden pilaantuminen ja voimalaitosrakentaminen ovat estäneet lohen lisääntyminen monissa joissa. Suurin osa Itämeren alkuperäisistä lohikannoista on menetetty. Luonnonvaraisten kantojen poikastuotanto on enää vain 9 % siitä, mitä se oli vuosisadan vaihteessa (Toivonen 1981).

Lohen kalastuksessa on siirrytty entistä jokipyyntiä tehokkaampaan avomeren ajoverkko- ja ajosiimapyyntiin. Jokipyynti kohdistui kuhunkin kantaan erikseen, jolloin oli mahdollista seurata, että ainakin osa kaloista pääsi takaisin kuduille. Avomerellä taas kalastetaan kaikkia kantoja sekaisin, minkä seurauksena useat pienet kannat on kalastettu loppuun. Lisäksi ajoverkko pyytää järjestelmällisesti valikoiden nopeakasvuisimpia ja myöhään sukukypsiksi tulevia lohia. Tämän valinnan vaikutuksesta lisääntymään pääsee suhteessa enemmän hidaskasvuisia ja varhain sukukypsiksi tulevia lohia. Koska kasvunopeus ja sukukypsyysikä ovat osittain perinnöllisiä ominaisuuksia, koko kannan perinnöllinen rakenne saattaa muuttua siten, että sen keskimääräinen kasvunopeus hidastuu ja sukukypsyysikä varhaistuu.

Menetettyjen lohikantojen vaelluspoikastuotannon korvaamiseksi ja lohisaaliiden turvaamiseksi on aloitettu laaja lohen laitosviljely ja vaelluspoikasistutukset jokisuihin. Alkuperäisten elinympäristöjen tuhouduttua lohi tulee olemaan entistä enemmän keinollisen lisääntymisen varassa, ja jo nyt noin 70 % Itämeren lohen vaelluspoikasista tuotetaan kalanviljelylaitoksissa. Vaikka viljelytoiminta on laajaa, sen vaikutukseen lohen perinnölliseen rakenteeseen on kiinnitetty varsin vähän huomiota.

Kantojen tuhoutuminen, tehokas kalastus ja kalanviljely vaikuttavat kaikki lohen perinnölliseen rakenteeseen, ensisijaisesti vähentämällä sekä koko lajin että yksittäisten kantojen perinnöllistä muuntelua, mutta myös luomalla uusia valintapaineita. Geneettisen muuntelun, lajin kehityksellisen potentiaalin, väheneminen pienentää lajin kykyä sopeutua uusiin oloihin ja samalla sen arvoa jalostusmateriaalina. Sukusiitoksen aiheuttama voimakas muuntelun väheneminen alentaa myös nopeasti elinkykyä. Viljely-ympäristön ja kalastuksen valintapaineet muuttavat lohen perinnöllisiä ominaisuuksia usein sekä taloudellisesti että lajin elinkyvyn kannalta epäedulliseen suuntaan.

## 2. Suomen lohikannat

Suomessa on ollut aikoinaan 18 Itämereen ja kaksi Jäämereen laskevaa lohen kutujokea (Westman 1974, 1980). Lisäksi Vuoksen vesistöissä on elänyt ainakin kaksi järvilohikantaa. Tärkeimmät Itämeren lohijoista olivat aikoinaan Kemijoki, Iijoki, Oulujoki, Tornionjoki, Kokemäenjoki ja Kymijoki. Näistä Kemijoki oli tuottoisin ja sen vuotuinen saalis oli jopa 3 000 tynnyriä eli noin 357 000 kg (Vilkuna 1974).

Nykyisin lohi nousee vain Tornionjokeen ja Simojokeen sekä mahdollisesti muutamia yksilöitä Kiiminkijokeen. Tenossa ja Näätämönjoessa on edelleen alkuperäiset lohikannat, Tenojoessa jopa useita erillisiä kantoja. Järvilohi ei lisäännä enää luonnossa lainkaan, vaan se on täysin keinollisen lisäämisen varassa.

Simojoki on tällä hetkellä ainut Itämereen laskeva, kokonaan maamme rajojen sisäpuolella oleva lohijoki, eikä sekään ole enää täysin alkuperäisessä tilassa. Joella tehtiin 1960-luvulla laajoja uittoruoppauksia ja silloin menetettiin suuri osa sen poikastuotantoalueista. Vuosina 1976-77 joki palautettiin osittain takaisin luonnontilaan siirtämällä osa kivistä takaisin koskiin. Entisöinnin seurauksena poikastuotanto parani jonkin verran. Simojoen on arvioitu tuottaneen luonnontilaisena 55 000 - 65 000 lohen vaeluspoikasta vuodessa, ja vuotuinen lohisaalis joesta oli noin 6 000 kg (Toivonen 1966). Nykyinen poikastuotanto on noin kolmannes alkuperäisestä, ja osa kannasta on otettu kalanviljelylaitokseen.

Kiiminkijoessa ei ole nousuesteitä, mutta liian tehokkaan kalastuksen seurauksena lohia on päässyt palaamaan kudulle vain muutamia yksilöitä. Nykyisin lohi ei enää lisäännä Kiiminkijoessa. Poikastuotantoalueet voitaisiin kuitenkin käyttää hyväksi istuttamalla niihin jonkin toisen lohikannan poikasia.

Avomeripyynti haittaa vakavasti myös Tornionjoen lohen lisääntymistä. Kudulle pääsee vain murto-osa siitä lohimäärästä, joka aikaisemmin vaelsi sen koskiin kutemaan. Lohisaaliit ovat vähentyneet Tornionjoella 1970-luvulla 4-5 tonniin vuodessa, kun ne 1600-, 1700- ja 1800-luvuilla olivat parhaimmillaan jopa 300-400 tonnia ja 1900-luvullakin joinakin vuosina yli 100 tonnia (Tuunainen ym. 1979). Monien poikasalueiden tuotanto on laskenut ja joen latvoilla on jo aivan poikasettomia koskia. Tornionjoen lohi on otettu viljelyyn ja tällä hetkellä valtion kalanviljelylaitoksissa on eriaikäisissä Tornionjoen lohen emokalastoissa noin 1 500 yksilöä.

Tornionjoen kantaa on istutettu lähinnä Tornionjokisuuhun.

Ainakin osittain luonnossa lisääntyvien lohikantojen lisäksi on kalanviljelylaitoksissa muutamia kantoja, jotka ovat peräisin nyt jo tuhoutuneista luonnonkannoista. Näihin laituskantoihin ei uutta perinnöllistä materiaalia ole enää luonnosta saatavissa. Entisestä Iijoen lohesta on perustettu laituskanta ja osa siitä on viljelyssä jo toista sukupolvea. Lisäksi useista Perämeren lohista yhdistämällä on perustettu Montan kalanviljelylaitoksen lohikanta. Siinä tiedetään olevan ainakin muinoin kuuluisaa Oulujoen lohta ja ruotsalaista Skellefteån lohta.

Suomenlahteen laskevien lohijokiemme kannoista (Kymijoki, Paimionjoki ja Karjaanjoki) ei ole enää jäljellä edes laituskantoja. Viljelyä varten on Neuvostoliitosta tuotu Nevan lohen mätiä ja siitä on kasvatettu emokalasto. Nevan lohta istutetaan pääasiassa Suomenlahteen.

Järviilohta on alunperin ollut Vuoksen vesistössä ainakin kaksi erillistä kantaa; toinen ns. Iso-Saimaan alueella ja toinen Pielisessä. Saimaalta lohi nousi kudulle Pielisjokeen ja sen sivujokeen Koitajokeen, Pielisestä Lieksanjoen alaosiin. Nykyisin luonnollista lisääntymistä ei enää ole ja kalanviljelylaitostenkin emokalastot ovat melko pieniä ja vähäisistä yksilömääristä perustettuja.

### 3. Lohikantojen perinnöllinen erilaistuminen

Lohen tavasta palata syntymäjokeensa kudulle on seurauksena lajin jakautuminen perinnöllisesti erilaisiin kutupopulaatioihin eli kantoihin. Kantojen välisestä perintöaineksen vaihdosta ei ole tarkkaa tietoa ja ilmeisesti se onkin tapauskohtaista. Ruotsalaisien merkkipalautustietojen perusteella noin 2 % lohista saatiin takaisin jostain muusta kuin omasta syntymäjoestaan (Rasmusson 1968). Tiedossa ei kuitenkaan ole kuinka suuri osa eksyneistä lohista todella lisääntyi vieraassa joessa.

Jokaisen kannan kutujoessa vaikuttavat luonnonvalinnan paineet sopeuttavat kantoja oman joen erityisominaisuuksiin. Kantojen perinnöllinen erilaistuminen tapahtuu sekä jokien erilaisten valintapaineiden että satunnaisten tekijöiden vaikutuksesta. Lohikantojen perinnöllisissä ominaisuuksissa on havaittu selviä eroja sekä kvantitatiivisissa ominaisuuksissa että entsyymigeenejä tutkittaessa. Kvantitatiivisia ominaisuuksia ovat esim. kasvunopeus ja kutuajan kohta. Nämä ominaisuudet ovat osittain ympäristön ja osittain perintö-



tekijöiden määräämiä ja tavallisesti niihin vaikuttavat useat geenit. Entsyymigeenit säätelevät entsyymien valmistusta solussa. Tavallisesti yksi geeni tuottaa yhden entsyymin eikä ympäristö vaikuta entsyymin rakenteeseen.

### 3.1 Suomen lohikantojen erot

Entisten lohikantojemme tiedetään eronneen useiden ominaisuuksien suhteen. Eri kantojen yksilöt olivat ulkonäöltäänkin niin erilaisia, että lohenkalastajat ja kalakauppiat pystyivät ne erottamaan (Westman 1975, 1980). Kemijoesta tunnettiin kolme morfologisesti erilaista lohityyppiä, jotka nousivat kudulle eri aikaan kesästä ja vaelsivat eri koskiin kutemaan. Saunders (1967) on havainnut lohien palaavan juuri siihen kohtaan jokea kudulle missä ne olivat syntyneet. Vilkunan (1974) mukaan Kemijoessa nousivat ensimmäisenä kudulle kalat, jotka vaelsivat etäisimpien jo-kihaarojen kutualueille.

Nykyisten kantojemme perinnöllisistä eroista tiedetään kovin vähän. Nevan lohi on nopeakasvuisin ja lisäksi se eroaa vaelluskäyttäytymisensä puolesta muista lohikannoista. Perämeren lohett vaeltavat eteläiselle Itämerelle saakka syönnökselle. Nevan lohi puolestaan pysyttelee lähempänä istutuspaikkaansa eikä yleensä vaella pois Suomenlahdelta (Ikonen ja Auvinen 1982). Suomenlahteen istutetut Iijoen lohett vaelsivat entisille syönnösalueilleen eteläiselle Itämerelle saakka.

### 3.2 Kvantitatiiviset ominaisuudet

Lohen kvantitatiivisten ominaisuuksien muuntelua ja kantojen välisiä eroja ovat tutkineet esim. Holm ja Nevdal (1976). He vertasivat kontrolloidussa olosuhteissa 23 norjalaisen lohikannan kasvunopeutta, vaelluspoikasikää ja sukukypsyysikää. Näille ominaisuuksille laskettiin myös periytyvyys eli heritabiliteetti.

Yksilöiden kasvunopeus vaihteli eri jokien lohikantojen välillä suuresti. Muutamissa tapauksissa myös saman joen eri populaatioiden välillä oli selviä eroja, joskin kantojen sisäinen vaihtelu oli yleensä vähäistä. Pituuden periytyvyys vaihteli 0 - 35% eri kannoilla.

Vaelluspoikasikää mitattiin vaelluspoikasten eli smolttien osuudella yksivuotiaista kaloista. Eri kannoissa tämä osuus vaihteli 0 - 72 %:iin. Kalanviljelyn kannalta olisi erittäin edullista, jos lohett smolttiutuisivat yhdessä vuodessa nykyisen kahden

vuoden asemesta. Koirailta smolttiutumisiän periytyvyys vaihteli 30 - 40 % ja naarailta 10 - 30 %.

Smolttiutumisikä korreloi kuitenkin voimakkaasti kasvunopeuden kanssa; nopeakasvuisista yksilöistä suuri osa smolttiutuu jo yksi-vuotiaina. Kasvunopeuden vaihtelu ei kuitenkaan riitä selittämään kokonaan smolttiutumisiän vaihtelua, vaan kysymyksessä on kasvun ja smolttiutumisen vuorovaikutus; nopea kasvu mahdollistaa smolttiutumisen, mikä edelleen nopeuttaa kasvua. Näin smolttiutumiselle lasketut heritabiliteetti-arvot kuvastavat sekä kasvua että smolttiutumista sääteleviä perintötekijöitä. Luonnon lohikantojen välillä on selviä eroja myös sukukypsyyksiän saavuttamisessa. Holmin ja Nevdalin (1976) tutkimuksessa lohien sukukypsyyksiät vaihtelivat, vaikka ne kasvatettiin samanlaisessa ympäristössä. Ensimmäisenä merivuonna sukukypsiksi kehittyvien kalojen määrä vaihteli 0 - 28 %:iin eri kantojen välillä. Nämä olivat kaikki koiraita. Toisena merivuonna sukukypsien yksilöiden määrä vaihteli 0 - 100 %. Saman kannan eri populaatioiden välinen vaihtelu oli vähäistä. Sukukypsyyksille lasketut periytyvyudet vaihtelivat 1 - 10 %. Myöhemmin on lohen sukukypsyyksille kuitenkin määritetty korkeampi periytyvyysarvo, 42 % ja sukukypsyyksiän perinnöllinen määräytyminen on risteytyskokein todettu (Nevdal 1983).

### 3.3 Entsyymigeneettiset ominaisuudet

Lohikalojen entsyymigeneetiikkaa on tutkittu runsaasti ja Suomenkin lohikannoista on tekeillä tutkimus (Koljonen 1983). Aikaisemmissa tutkimuksissa ei järvilohen ja merilohen välillä ole löydetty eroja hemoglobiinien elektroforeettisissa ominaisuuksissa (Westman 1970). Rajoitun seuraavassa tarkastelemaan lähinnä lohella tehtyjä tutkimuksia.

Ensimmäiset tyypiltään entsyymigeenitutkimuksiin verrattavat tutkimukset lohella tehtiin transferriniinien avulla. Transferriniini on veren rautaa siirtävä valkuaisaine. Payne (1980) selvitti Grönlannin vesillä syönnöksellä käyvien lohien alkuperän transferriniinigeenimuotojen avulla. Neljästä erilaisesta geenimuodosta eli alleelistista Tf-3 ja Tf-4 esiintyvät vain Pohjois-Amerikasta peräisin olevilla lohilla ja Tf-2 vain eurooppalaisilla kaloilla. Tf-1 on vanhin transferriniinimuoto ja sitä on molempien mantereiden lohilla.

Transferriniinigeenimuotojen suhteellisten osuuksien eli frekvenssien perusteella voidaan myös Brittein saarten lohikannat jakaa eri rotuun; pohjoiseen ja kelttiläiseen (Child 1976). Jääkaudella Brittein saaret olivat vain osittain jään alla ja nykyisen kelttiläi-

sen rodun kutualueet säilyvät koko jääkauden ajan. Pohjoisen rodun edustajat vaelsivat nykyisille asuinsijoilleen vasta jään väistyttyä.

Eri jokien lohikantojen perinnöllisen erilaisuuden osoitti Möller (1970) tutkiessaan useiden kanadalaisten ja pohjois-amerikkalaisten lohikantojen transferrinigeenimuotojen esiintymistä. Maantieteellisesti etäisten jokien lohikantojen alleelifrekvenssit erosivat yleensä enemmän kuin vierekkäisten jokikantojen alleelifrekvenssit.

Ståhl (1981) selvitti Itämeren lohen geneettistä erilaistumista ja geneettisen muuntelun määrää eri kannoilla tutkimalla 45 erillistä entsyymigeeniä eli entsyymigeenilokusta kustakin kannasta. Kaikkien tutkittujen jokien lohikannat erosivat alleelifrekvensseiltään tilastollisesti merkitsevästi. Jopa Tornionjoen ja sen sivujoen Lainionjoen populaatioiden välillä oli merkitsevä ero. Lainionjoesta tutkittiin kuitenkin vain 14 kalaa.

Kaloilla on perinnöllistä muuntelua yleensä enemmän kuin nisäkkäillä, lohikaloilla sitä on kuitenkin vähemmän kuin kaloilla yleensä. Syynä tähän on pidetty pieniä populaatiokokoja. Alla on esitetty joukko kalojen keskimääräisestä perinnöllisen muuntelun määrästä saatuja arvoja. Muuntelua on mitattu populaatiossa olevien muuntelevien yksilöiden osuudella eli heterotsygotialla ( $\bar{H}$ ) ja muuntelevien geenien osuudella tutkituista geeneistä eli polymorfismudella ( $\bar{P}$ ).

$\bar{P}$	$\bar{H}$	
15,2 (0,0-41,0) %	0.051 (0.000-0.138)	61 kalalajia (Nevo 1978)
-	0.024 (0.020-0.028)	lohi, USA (Allendorf ja Utter 1979)
-	0.060 (0.020-0.098)	kirjolohi, USA "
-	0.036 (0.000-0.098)	9 lohikalalajia, USA "
11,9 %	0.033 -	lohi, Irlanti (Cross ja Ward 1980)
7,4 %	0.023 (0.018-0.029)	lohi, Ruotsi (Ståhl 1981)

Populaatioiden erilaistumiseen vaikuttaa olennaisesti se kuinka eristyneitä ne ovat eli kuinka paljon yksilöitä siirtyy populaatiosta toiseen. Populaatiosta toiseen muuttavien yksilöiden määrää sukupolvessa eri lohikantojen välillä on arvioitu Wrightin (1978) kaavan  $F_{ST} = 1/(4N_e m + 1)$  avulla, missä  $F_{ST}$  on alleelifrekvenssivarianssi,  $N_e$  efektiivinen populaatiokoko ja  $m$  on muuttavien eli migroivien yks-

silöiden osuus. Alleelifrekvenssivarianssi kuvaa populaatioiden erilaistumisen astetta: mitä erilaisemmat eri populaatioiden alleelifrekvenssit ovat sitä suurempi on myös niiden varianssi. Stählin (1981) aineiston neljän muuntelevan geenilokuksen keskimääräinen alleelifrekvenssin varianssi  $F_{ST}$  oli 0.092, mikä Wrightin kaavan mukaisesti vastaisi noin 2.5 yksilöä sukupolvessa ja alle yhtä yksilöä vuodessa. Rasmussonin (1968) merkintäkokeiden avulla saama 2 prosentin arvio migroivien yksilöiden määrästä vastaisi kuitenkin noin 50 - 100 yksilöä vuodessa suurimmissa lohijoissa.

Wrightin kaava kuvastaa tietyllä muuttotehokkuudessa saavutettavan tasapainotilan alleelifrekvenssivarianssia. Luonnossa ei kuitenkaan ole kysymys tasapainotilanteesta eikä sitä vastaava migraatio kykene ylläpitämään tasapainotilanteen alleelifrekvenssejä kaikkina ajan hetkinä. Allendorf ja Phelps (1981) ovat tutkineet simuloimalla kuinka suuri on todennäköisyys, että populaatiot eroavat alleelifrekvensseiltään merkitsevästi tietyssä ajan hetkenä, muuttotehokkuuden vaihdellessa.

Tärkeää on huomata, että populaatioiden erilaistumisen asteeseen ei vaikuta populaatiota vaihtavien yksilöiden osuus ( $m$ ), vaan niiden absoluuttinen määrä ( $mN$ ). Sama määrä muuttavia yksilöitä aiheuttaa siis yhtä paljon populaatioiden samankaltaistumista pienissä ja suurissa populaatioissa. Tämä on mahdollista, koska kaksi populaatioiden erilaistumiseen vaikuttavaa vastakkaista voimaa toimii eri voimakkuudella suurissa ja pienissä populaatioissa. Pienet populaatiot erilaistuvat voimakkaammin satunnaisten tekijöiden eli geneettisen driftin vaikutuksesta. Toisaalta tietty määrä vierasta perinnöllistä ainesta vaikuttaa enemmän pieneen populaatioon kuin suureen. Suuret populaatiot puolestaan eivät erilaistu yhtä helposti pelkän sattuman seurauksena ja toisaalta tarvittaisiin suurempi määrä vieraita geenejä muuttamaan niiden rakennetta olennaisesti.

Tasapainotilan saavuttamisnopeuteen populaatiokoko kuitenkin vaikuttaa. Mitä pienempi populaatio on, sitä nopeammin se saavuttaa tasapainotilan. Jos populaatiokoko kasvaa kaksinkertaiseksi kaksinkertaistuu myös tasapainotilaan tarvittavien sukupolvien määrä (Allendorf ja Phelps 1981) (Taulukko 1).

Taulukko 1. Tasapainotilanteen  $F_{ST} = 1/(4mN+1)$  saavuttamiseksi tarvittavien sukupolvien määrä 20 alapopulaation tilanteessa. Luvut ovat 21 simulaation mediaaneja.

Populaatio- koko	mN = populaatiosta toiseen muuttavien yksilöiden määrä							
	N	0,5	1	2	5	10	25	50
50		63	32	25	8	7	2	-
100		142	79	54	25	11	6	2
200		287	171	95	41	27	12	4

Migraation ja driftin yhteisvaikutuksen simuloinnit osoittivat, että populaatioiden välillä esiintyy tilastollisesti merkitsevää ( $p < 0.05$ ) erilaistumista vielä muuttavien yksilöiden määrän ollessa yllättävän korkea. Vielä kun muuttotehokkuus on 25 yksilöä sukupolvessa, havaitaan merkitsevää erilaistumista 60 - 70 %:ssa tutkimusta ajasta (Taulukko 2). Tämän tyyppiset simulaatiotulokset viittaisivat siihen, että populaatiosta toiseen muuttavien yksilöiden erilaistumista estävä vaikutus olisi vähäisempi kuin on tähän saakka oletettu.

Taulukko 2. Tilastollisesti merkitsevän ( $p < 0,05$ ) geneettisen erilaistumisen havaitsemistodennäköisyys 20 osapopulaation tilanteessa osapopulaatioiden koon (N) ja muuttavien yksilöiden määrän (mN) vaihdellessa. Kustakin osapopulaatiosta poimittiin 100 geenin otos ja jokainen taulukon arvo on 20 toiston tulos (Allendorf ja Phelps 1981).

Populaatio- koko	mN = populaatiosta toiseen muuttavien yksilöiden määrä							
	N	0,5	1,2, 5	10	25	50	75	100
50		1.00		0.95	0.60	-	-	-
100		1.00		0.90	0.65	0.60	0.30	-
200		1.00		1.00	0.70	0.60	0.40	0.35

Kahden populaation simulointi antaa samansuuntaisen tuloksen kuin jos populaatioita on kaksikymmentä, joskaa eron havaitseminen ei ole yhtä todennäköistä (Taulukko 3). Tämä on osittain seurausta siitä, että kahden populaation tapauksessa alleelifrekvenssit ovat suuremmalla todennäköisyydellä sattumalta samat kuin useampaa populaatiota tarkasteltaessa. Lisäksi mitä vähemmän tutkittavia populaatioita on sitä enemmän geenejä vaihtuu populaatiota kohti tietyllä  $mN$  arvolla.

Taulukko 3. Niiden tapausten osuus 50 toistosta, jolloin kahta osapopulaatiota tarkasteltaessa havaittiin tilastollisesti merkitsevää ( $p > 0,05$ ) erilaistumista. Simulaatiossa poimittiin sadan geenin otos kummastakin osapopulaatiosta. Laskuissa otettiin huomioon vain tilanteet, joissa ainakin toinen osapopulaatio pysyi polymorfinisena (yleisemmän alleelin frekvenssi alle 0,95) (Allendorf ja Phelps 1981).

Populaatio- koko N	$mN$ = populaatiosta toiseen muuttavien yksilöiden määrä							
	0.25	0.50	1	2	5	10	25	50
50	0.82	0.82	0.64	0.42	0.36	0.20	0.14	-
100	0.80	0.78	0.72	0.54	0.40	0.22	0.12	0.00
200	0.84	0.80	0.62	0.50	0.36	0.22	0.12	0.12

Kun tarkastellaan esimerkiksi kahden samanlaisen suuren ( $N = 1\ 000$ ) populaation jälkeläistöjä, merkittäviä erilaistumista havaitaan 5 %:ssa tutkitusta ajasta, mutta jos  $N = 50$ , populaatiot eroavat sattumalta jo 15 % ajasta.

#### 3.4 Perinnöllisen muuntelun merkitys sopeutumisen kannalta

Allendorfin ja Phelpsien (1981) simulaatiotutkimuksissa perinnöllinen muuntelu on oletettu luonnonvalinnan kannalta neutraaliksi. Tilanne on kuitenkin toinen, jos populaatioiden geenifrekvensseihin vaikuttavat sattuman lisäksi erilaiset valintapaineet. Tällöin populaatioiden erilaistuminen on vielä todennäköisempää populaatiosta toiseen muuttavista yksilöistä huolimatta.

Entsyyminen muuntelu on luonnonvalinnan kannalta pääosin neut-

raalia. Ympäristön valintapaineiden aiheuttamia eroja yksilöiden menestyvyydessä eli fitnessissä tiedetään toistaiseksi olevan vain eri transferrini- (Tf) ja laktaattidehydrogenaasi (Ldh) - geenimuodoilla (Fujino ja Kang 1968, Johnson 1971, Milton ja Koehn 1975, Reinitz 1977, Koch ja Williams 1978, Place ja Powers 1979). Lisäksi fosfoglukomutaasin (Pgm) on havaittu olevan tasapainottavan valinnan alainen joillakin Tyynen valtameren punalohipopulaatioilla (*Oncorhynchus nerka*). Tällöin eri genotyyppien fitness-arvot olivat  $W_{AA} = 0,942$ ,  $W_{AB} = 1,00$  ja  $W_{BB} = 0,822$  (Altukhov ja Salmenkova 1981).

Kvantitatiiviset ominaisuudet kuten kutuaika, smolttiutumiskäikä, sukukypsyysikä ja kutuvaelluksen ajankohta eivät kuitenkaan ole valinnan kannalta neutraaleja ominaisuuksia, vaan kukin kanta on sopeutunut näiden ominaisuuksien avulla oman jokensa olosuhteisiin.

Selvimmän sopeutumisen merkitys on voitu havaita kokeissa, joissa lohikantoja siirrettiin joesta toiseen. Kanadalaisen Miramichijoen lohen istutukset Yhdysvaltoihin Penobscot-jokeen epäonnistuivat ja vain muutamia aikuisia lohia palasi merivaellukselta takaisin. Penobscotin lohta oli kuitenkin aikaisemmin istutettu läheisiin Naraguagas- ja Machiasjokiin ja näistä joista kerätyistä yksilöistä saatiin luoduksi kanta, jota istuttamalla Penobscotin lohi onnistuttiin palauttamaan. Tässä tapauksessa läheisistä kannoista luotu populaatio onnistui asuttamaan joen vaikka etäisen kannan istutukset epäonnistuivat (Saunders ja Bailey 1980). Ricker (1972, ref. Saunders & Bailey 1980) on havainnut, että laitoksessa kasvatetut lohenpoikaset palaavat todennäköisemmin takaisin, jos ne istutetaan omaan jokeensa kuin vieraaseen. Lisäksi lohet oppivat palaamaan istutusjokeensa takaisin paremmin jos se sijaitsee lähellä niiden omaa jokea Jessop (1976). Istutettaessa koiralohen (*Oncorhynchus keta*) hedelmöitettyä mätiä eri jokiin havaittiin, että kaloja palasi kudulle 5 - 10 kertaa vähemmän vieraisiin jokiin kuin siihen jokeen, josta laitokanta oli perustettu. Istutetut kalat eivät lisäksi yleensä onnistuneet lisääntymään uudessa joessa (Altukhov ja Salmenkova 1981). Saundersin mukaan (1977) havainto, että lohet pystyvät palaamaan parhaiten omaan jokeensa ja sitä lähellä oleviin jokiin, tukee ajatusta, että merivaelluksen reitti olisi perinnöllisesti määräytynyt ominaisuus.

Schaffer ja Elson (1975) ovat tutkineet Atlantin lohen sukukypsyysikänsä merkitystä sopeutumisen kannalta. Sukukypsyysikä on tärkeä

elämänkiertoon liittyvä tekijä ja se vaikuttaa suoraan yksilön lisääntymismenestykseen. Mitä aikaisemmin ensimmäinen lisääntymisen tapahtuu sen edullisempaa se on lisääntymismenestyksen kannalta. Muiden syiden vuoksi optimi lisääntymisikä ei kuitenkaan ole aina ensimmäinen fysiologisesti mahdollinen ikä. Schaffer ja Elson (1975) olettivat, että kutuvaelluksen vaikeus on valintapaine, joka siirtäisi kutuikää myöhäisemmäksi. He havaitsivatkin sukukypsyysiän ja kutuvaelluksen vaikeusasteen välillä positiivisen korrelaation. Kutuvaelluksen vaikeutta he mittasivat joen pituudella, kutukalojen kyvyllä toipua kutuvaelluksesta ja kutea uudelleen, kudun aiheuttamalla suhteellisella painon menetyksellä sekä joen vaelluksen aikaisella virtaamavaihtelulla. He päätyivät tulokseen, että sukukypsyysiän vaihtelu on adaptiivista eli seurausta jokien erilaisista valintapaineista ja että kussakin populaatiossa yksilöt saavuttavat sukukypsyyden lisääntymismenestyksen kannalta optimaalisessa vaiheessa.

#### 4. Kalastuksen perinnölliset vaikutukset

Kalastus on ihmisen luona uusi valintapaine, joka vaikuttaa kalastettavan populaation geneettiseen rakenteeseen muuttamalla lisääntyvien kalojen määrää ja laatua. Kalastuksen aiheuttaman kuolevuuden seurauksena saattaa hävitä kantoja, sillä kalastus kohdistuu eri lailla eri kantoihin riippuen niiden levinneisyydestä, elintavoista ja kasvunopeudesta: nopeakasvuiset kannat joutuvat voimakkaamman kalastuspaineen alaiseksi kuin hidaskasvuiset kannat jne. Kalastus pienentää kutevan kannan kokoa altistaen sen perintöaineksen siten satunnaisten tekijöiden (drifitin) vaikutuksille. Valikoivat pyydykset, kuten verkot ja troolit, vähentävät systemaattisesti tiettyä osaa kaloista, ja tällöin jäljelle jäävien kalojen ominaisuuksien osuus kasvaa jälkeläistössä.

Kalastuksen on havaittu muuttavan erittäin monia kalakantojen ominaisuuksia. Usein on kuitenkin vaikea tietää, milloin muutoksen syynä on kalastus, milloin muuttunut ympäristö, ja milloin taas on kysymyksessä tiettyä ominaisuutta säätelevien geenien frekvenssimuutos. Eniten on toistaiseksi tutkittu kalastusvalinnan vaikutusta kalan kokoon ja sukukypsyysikään.

Kalastus kohdistuu voimakkaaimmin nopeakasvuisiin yksilöihin, sillä ne saavuttavat ensimmäisenä kalastettavan koon ja ovat siten kauimmin kalastuksen piirissä. Myöhään sukukypsiksi tulevilla yksilöillä on taas suuri todennäköisyys joutua saaliiksi



ennen kutuikää. Erityisen selvä valintaetä on yksilöillä, jotka tulevat sukukypsiksi jo ennen pyyntikokoa. Kalastusvalinnan vaikutuksen arviointia vaikeuttaa kasvunopeuden ja sukukypsyyden välinen negatiivinen korrelaatio esim. *Oncorhynchus*-suvun lohilla (Ricker 1981). Myöhään sukukypsiksi tulevat kalat kasvavat hitaasti. Siten kalastus, joka kohdistuu myöhään maturoituviin kaloihin kohdistuu samalla hitaasti kasvaviin. Toisaalta nopeakasvuiset, jotka joutuvat helpommin pyydyksiin, ovat varhain maturoituvia. Kalastus voi siis vaikuttaa muuttamalla samoja ominaisuuksia vastakkaisiin suuntiin. Lisäksi kalastuksen aiheuttama kalaston tiheyden pieneneminen voi lisätä kasvunopeutta ja peittää tällöin osittain kasvunopeutta pienentäneen valinnan vaikutuksen. Sekä kasvunopeuden että sukukypsyyksiän aleneminen ovat taloudellisesti epäedullisia ominaisuuksia.

Turner (1977) seurasi yli 200 *Ciclid*-heimon lajia Malawi jär-  
vessä. Troolauksen vaikutuksesta suuremmat lajit harvinaistuivat ja pienet lajit vastaavasti yleistyivät. Kahdesta tutkitusta alueesta lajiston muutos oli suurempi alueella, missä troolausta oli har-  
rastettu kauemmin ja troolin silmäkoko oli pienempi. Tehokkaammin kalastetulla alueella suurimmat lajit hävisivät kokonaan ja saalis-  
lajien määrä väheni 20 % alkuperäisestä.

Spanglerin ym. (1977) ahvenkala-tutkimuksessa havaittiin perin-  
nöllisinä muutoksina paikallisten kutupöpubaatioiden tuhoutumista ja  
sukukypsyyksiän alenemista. Lisäksi ilmeni muutoksia kasvunopeudessa,  
vaelluskäyttäytymisessä, kutupaikoissa ja -ajoissa, habitaatin valin-  
nassa, ravinnossa ja ravinnonhakukäyttäytymisessä. Näiden muutosten  
perinnöllistä taustaa ei kuitenkaan voitu osoittaa. Regierin ja  
Loftksen (1972) tutkimuksessa kalastuksen vaikutuksista lohikaloi-  
hin havaittiin aikuisten kalojen iän ja koon aleneminen, kasvunopeu-  
den lisääntyminen ja sukukypsyyksiän aleneminen. Kasvunopeuden lisään-  
tyminen johtui ilmeisesti populaation tiheyden alenemisestä.

Schaffer ja Elson (1975) havaitsivat kalastuksen alentaneen Poh-  
jois-Amerikan itärannikon lohikantojen sukukypsyyksiä. Miramichi-  
joen lohella ensimmäisenä merivuonna sukukypsiksi tulevien lohien  
määrä on kasvanut selvästi 60-luvulta lähtien. Vuosina 1954 - 1960  
oli kudulle palaavista lohista yhden merivuoden ikäisiä kutukaloja  
50 %, mutta 1961 - 1969 jo 84 %. Keskimääräisen sukukypsyyksiän ale-  
nemista ei selittänyt kalastuksen aiheuttama vanhojen kalojen vähe-  
neminen, sillä myös ensimmäisenä merivuonna kutevien kalojen todell-  
inen määrä oli noussut. Tämä muutos osoittaa, että kalastusvalin-

nan vaikutuksesta kutuaikaa säätelevien geenien suhteelliset osuudet olivat todella muuttuneet. Tutkijoiden mukaan kutuajankohdan varhaistuminen on adaptiivinen muutos eli populaation tapa sopeutua kalastukseen uutena valintapaineena ja varmistaa edes heikentynyt lisääntyminen kalastuksesta huolimatta.

Schafferin ja Elsonin (1975) lohitutkimuksessa sukukypsyyssikä ei korreloinut kasvunopeuden kanssa negatiivisesti vaan positiivisesti. Hitaammin kasvavat olivat siis ensimmäisenä kutuvalmiita ja nopeakasvuiset vasta myöhemmin. Tällainen tulos viitannee erilaisiin merivaellusreitteihin.

Tyynten valtameren kyttyrälohen (*Oncorhynchus gorbusha*) koon pienenemisen on voitu selittää johtuvan kalastusvalinnasta Brittiläisen Kolumbian rannikolla (Ricker ym. 1978). Kyttyrälohen keskikoko on pienentynyt 0,5 kg vuodesta 1951 vuoteen 1975. Sitä, että koon pienenemisen syynä on nimenomaan kalastusvalinta, tukevat useat havainnot, joita ympäristömuutokset eivät voi selittää. Keskikoko pieneni nopeimmin niissä kannoissa, joissa yksilöt olivat alunperin pienempiä. Tämä selittyy sillä, että valikoivien pyydysten valintateho on sitä suurempi mitä pienempiä kannan yksilöt keskimäärin ovat. Saaliskalojen keskikoko pieneni voimakkaammin nuottasaaliissa kuin verkkosaaliissa, koska valikoimaton nuottasaalis kuvastaa todellista kannassa tapahtunutta muutosta toisin kuin valikoiva verkkosaalis. Lisäksi havaittiin, että lohien keskipainon aleneminen oli voimakkaampaa alueilla, joilla verkoilla ja troolilla pyydettiin saaliista prosentuaalisesti suurempi osa kuin siimalla.

Vertaamalla yksilöiden keskipainoja verkko- ja siimasaaliissa voitiin arvioida painon periytyvyyttä eli heritabiliteettia. Kalastustehokkuuden vaihdellessa 80 - 75 %:iin heritabiliteettiarvot vaihtelivat 26 - 33 %. Nämä luvut vastaavat realistisia, muiden tutkimusten perusteella odotettavissa olevia arvoja, joten kalastusvalinnalla on mahdollista selittää tapahtunut muutos kokonaan. Mikäli ympäristö eli Tyynten valtameren lämpötila olisi aiheuttanut osan muutoksista, saadaan painon heritabiliteettiarvoiksi 22 - 28 % kalastuksen tehokkuudesta riippuen.

Kunkin lohikannan sukukypsyyssikä ja kasvunopeus ovat luonnonvalinnan määräämiä ja vastaavat siten kannan lisääntymisoptimia. Tällöin niiden muuttuminen ei ole vain taloudellisesti epäedullista, vaan alentaa aina myös populaatioiden menestyvyyttä. Sukukypsyyksiän aikaistumisen vuoksi kutukalojen koko saattaa pienentyä

niin paljon, että kalojen kyky nousta suuriin jokiin heikkenee (Schaffer ja Elson 1975).

Intensiivinen ajoverkkokalastus on vaikuttanut haitallisesti myös Itämeren lohen ominaisuuksiin (Toivonen 1981). Useita kantoja on tuhoutunut saaliskalojen koko on pienentynyt ja keskimääräinen sukukypsyysikä on varhaistunut. Perämeren kutulohet olivat ennen yleensä kolme vuotta meressä vaeltaneita, kun ne nykyisin ovat tavallisimmin kaksi merivuotta vanhoja. Vuosina 1917 - 1944 59,2 % lohista oli yli kaksi merivuotta vanhoja, mutta vuosina 1975 - 1979 enää vain 17,1 % (Järvi 1938, 1948, Tuunainen ym. 1979). Nykyisin kolme merivuotta vanhan lohen keskipaino on 6,4 kg, kun se aikaisemmin oli 10,8 kg (Toivonen 1981). Ajoverkkovalinta on tosiasia, mutta on vaikeaa arvioida kuinka suuri osa havaitusta muutoksesta on jo tapahtunutta perinnöllistä muutosta, eli mille tasolle tilanne palautuisi, jos kalastus voitaisiin lakkauttaa.

## 5. Kalanviljelyn perinnölliset vaikutukset

Viljelyssä olevien kalakantojen perinnöllisiä ominaisuuksia voidaan jalostusohjelmalla muuttaa toivottuun suuntaan. Kalanviljelystä aiheutuu myös tahattomia muutoksia kannan perinnöllisessä rakenteessa ja rajoitunkin tässä kirjoituksessa nimenomaan näihin muutoksiin. Viljelyn seurauksena populaatio menettää usein sekä perinnöllistä muunteluaan että niitä ominaisuuksiaan, joiden avulla se on sopeutunut omaan elinympäristöönsä.

### 5.1 Perinnöllisen muuntelun väheneminen

Geneettistä muuntelua vähentävät kalanviljelylaitoksessa sekä satunnaiset tekijät (drifti) että sukusiitos. Sattuma vaikuttaa laitoskannan geneettiseen rakenteeseen jo sitä perustettaessa. Viljelyyn valittavat emokalat ovat aina vain osa luonnonkannasta, jolloin niiden geneettinen muuntelukin on vain osa luonnonkannan muuntelusta. Mitä pienempi perustajakalojen joukko on, sitä voimakkaampi on perustajavaikutus eli founder effect, eli sitä enemmän otos todennäköisesti eroaa alkuperäisestä populaatiosta alleelifrekvensseiltään ja sitä enemmän menetetään sekä muuntelua (heterotsygotiaa) että erilaisia geenimuotoja. Viljelyn jatkuessa sukupolvesta toiseen drifti ja sukusiitos vähentävät muuntelua edelleen.

Todennäköisyys, että alleeli saadaan mukaan emokalaotoksen

geenipooliin riippuu sen suhteellisesta osuudesta ja otoskoosta. Populaatiokoon äkillisen pienenemisen jälkeen populaatioon jäävien alleelien määrä voidaan arvioida kaavasta

$$E(n) = m - \sum_j (1-p_j)^{2N}$$

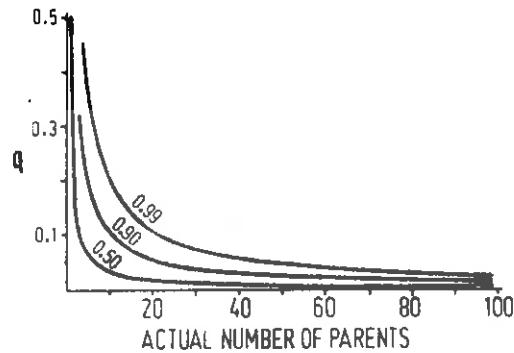
jossa  $m$  on alleellien määrä ennen populaatiokoon pienenemistä,  $p_j$  on  $J$ :nen alleelin frekvenssi ja  $N$  on efektiivinen populaatiokoko pienenemisen jälkeen (Denniston 1978, ref, Frankel ja Soulé 1981). Jos tarkastellaan diploidia lajia, jonka jokaisessa geenilokuksessa on neljä erilaista geenimuotoa, saadaan otokseen jäävien geenimuotojen määrät eri suuruisissa otoksissa taulukon 4 mukaisesti.

Taulukko 4. Eri kokoisiin otoksiin jäävien geenimuotojen määrä kahdessa lähtötilanteessa,  $p_i$  on geenimuotojen suhteellinen osuus (Frankel ja Soulé 1981).

Otoksen yksilömäärä (N)	keskimääräinen jäljellejäävien geenimuotojen lukumäärä	
	$p_1 = 0.70, p_2 = p_3 = p_4 = 0.10$	$p_1 = 0.94, p_2 = p_3 = p_4 = 0.02$
1	1.48	1.12
2	2.02	1.23
6	3.15	1.64
10	3.63	2.00
50	3.99	3.60
$\infty$	4.00	4.00

Taulukosta voidaan huomata, että jos lähtötilanteen alleelit ovat harvinaisempia, ne menetetään helpommin. Jos lokuksen harvinaisten alleelien frekvenssi on vain 0.02, kymmenen yksilön otoksessa neljästä alleelistä on todennäköisesti jäljellä 2, jos taas harvinaisten alleelien frekvenssi on 0.1, kymmenen yksilön otoksessa on jäljellä vielä 3.63 alleelia.

Ryman ja Ståhl (1980) ovat tutkineet millä todennäköisyydellä molemmat geenimuodot tulevat otokseen, kun geenimuotojen osuudet vaihtelevat (Kuva 1).



Vanhempien lukumäärä

Kuva 1. Otoksen todellisen yksilömäärän ja kahdesta alleelistä harvinaisemman frekvenssin ( $q$ ) vaikutus todennäköisyyteen, että molemmat lokuksen alleelit sisältyvät otokseen (Ryman ja Ståhl 1981).

Varsin pienet yksilömäärät riittävät takaamaan geenilokuksen molempien geenimuotojen säilymisen, jos ne ovat yhtä yleisiä, mutta tarvitaan suuret yksilömäärät, jos toinen alleeleista on harvinaisen. Yli 20 yksilön otokseen tulevat geenimuodot, joiden frekvenssi on 0.1 99 % todennäköisyydellä ja vasta 50 - 60 yksilön otokseen tulevat mukaan alleelit, joiden frekvenssi on 0.05.

Populaation perinnöllistä muuntelua voidaan mitata paitsi erilaisten geenimuotojen määrällä eli polymorfisuudella myös muuntelevien yksilöiden keskimääräisellä määrällä tutkituissa lokuksissa eli heterotsygotialla. Populaation keskimääräinen heterotsygotia ei vähene populaatiokoon pienenemisen vaikutuksesta välittömästi yhtä paljon kuin geenimuotojen määrä. Vakavampi heterotsygotian aleneminen tapahtuu populaatiokoon pysyessä pienenä sukupolvesta toiseen (ks. taulukko 7. s. 19). Heterotsygotian määrä otoksessa saadaan kaavalla  $H_s = (1 - 1/2N_o)H_o$ , missä  $H_o$  on alkuperäisen populaation heterotsygotia ja  $N_o$  otoskoko (mm. Nei ym. 1975). Tämän mukaisesti vielä yksi yksilö sisältää puolet koko populaation heterotsygotiasta. Taulukossa 5. on esitetty odotettavissa oleva eri suuruisiin otoksiin jäävä heterotsygotian määrä.

Taulukko 5. Perustajapopulaation sisältämän heterotsygotian odotettu prosentuaalinen osuus alkuperäisestä (Frankel ja Soulé 1981).

otoksen yksilömäärä	jäljelle jäävä heterotsygotia prosentteina
1	50
2	75
6	91.7
10	95
20	97,5
50	99
100	99.5

Sukupolvesta toiseen siirryttäessä tapahtuvan otantavirheen (driftin) vaikutuksesta pienissä populaatioissa alleelifrekvenssit heilahtelevat voimakkaasti, jolloin osa alleleista häviää ja osa jää lokustensa ainoiksi alleleiksi. Huomattavaa on, että pienissä populaatioissa geenimuodon valinta-arvolla ei ole vaikutusta sen säilymiseen, vaan hyödyllisiä geenimuotoja katoaa yhtä suurella todennäköisyydellä kuin haitallisiakin. Mutaationopeudet ovat niin alhaisia, ettei uusien geenimuotojen syntyminen merkittävästi palauta menetettyä muuntelua, varsinkaan pienissä populaatioissa. Denniston (1978, ref. Frankel ja Soulé 1981) on laskenut vakiokokoiselle kuuden yksilön populaatiolle odotetut geenimuotojen määrät edettäessä sukupolvesta toiseen (taulukko 6.).

Taulukko 6. Odotettavissa oleva geenimuotojen määrä  $t:n$  sukupolven kuluttua kuuden yksilön populaatiossa kolmessa erilaisessa lähtötilanteessa (Denniston 1978, ref. Frankel ja Soulé 1981).  $m$  on geenimuotojen lukumäärä lähtötilanteessa ja  $p$  niiden suhteellinen osuus.

sukupolvien määrä (t)	geenimuotojen lukumäärä, kun		
	$m = 2, p_1 = p_2 = 1/2$	$m = 4, p_i = 1/4$	$m = 12, p_i = 1/2$
0	2.00	4.00	12.00
1	1.99	3.87	7.78
2	1.99	3.55	5.88
4	1.91	2.94	4.08
8	1.67	2.18	2.64
16	1.34	1.52	1.68
20	1.24	1.36	1.44
56	1.01	1.02	1.02
$\infty$	1.00	1.00	1.00

Geenimuotojen ollessa neutraaleja muuntelun väheneminen jatkuu, kunnes mutaatiopaineen ja driftin vaikutukset tasapainottavat toisensa uutta populaatiokokoa vastaavalle tasolle.

Jokaisessa sukupolvessa populaation heterotsygotia vähenee ja  $t:n$  sukupolven kuluttua heterotsygotian osuus alkuperäisestä on  $(1-1/2n)^t$ . Taulukossa 7. on esitetty eri suuruisten vakiokokoisten populaatioiden heterotsygotian määrä ajan funktiona (Frankel ja Soulé 1981).

Taulukko 7. Geenilokusten keskimääräisen muuntelun määrän eli heterotsygotian väheneminen vakiokokoisissa pienissä populaatioissa t:n sukupolven kuluessa (Frankel ja Soulé 1981).

Populaatio- koko (N)	heterotsygotian osuus prosentteina alku- peräisestä muuntelusta			
	sukupolvien määrä (t)			
	1	5	10	100
2	75	24	6	<< 1
6	91.7	65	42	<< 1
10	95	77	60	< 1
20	97.5	88	78	8
50	99	95	90	36
100	99.5	97.5	95	60

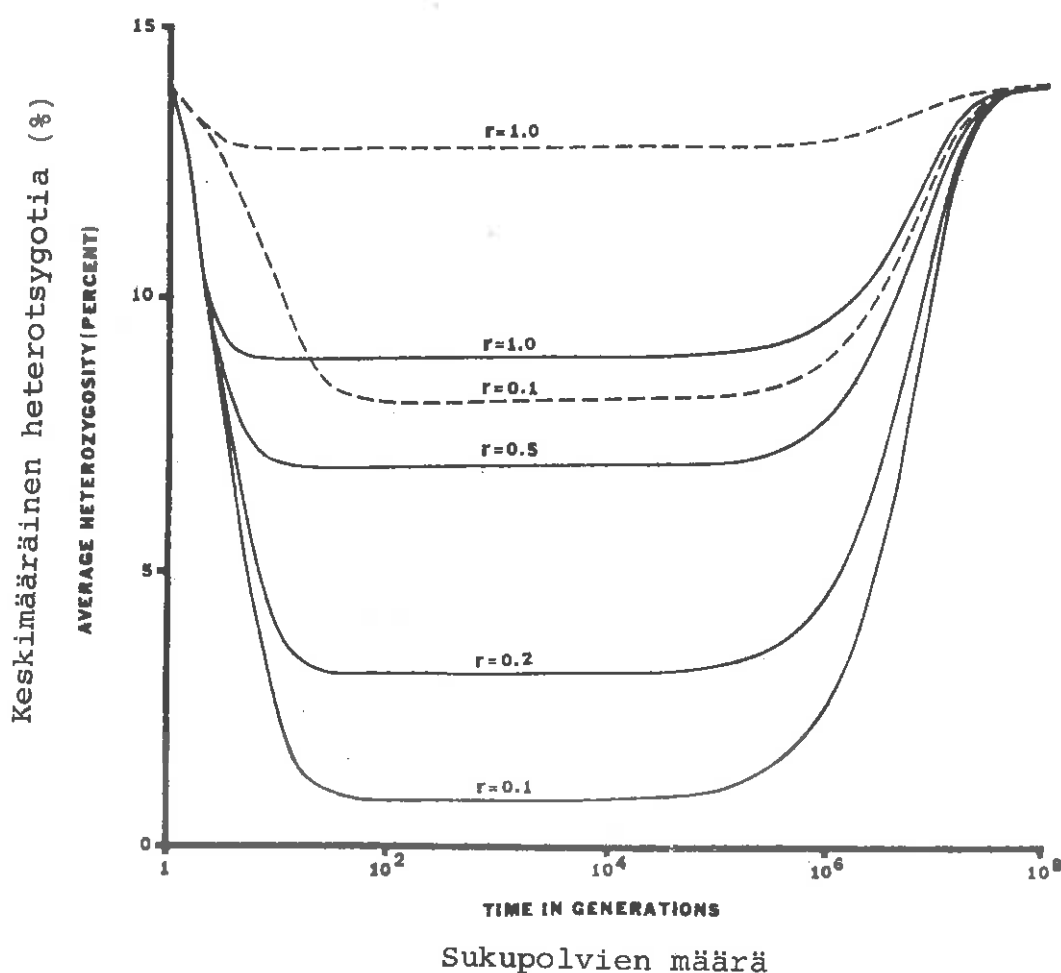
Heterotsygotian säilymiseen vaikuttaa todellisuudessa kuitenkin paitsi se kuinka pieneksi populaatio pienenee myös populaation kasvunopeus. Jos populaatio lähtee kasvamaan voimakkaasti heti pienemissään jälkeen, heterotsygotia ei ehdi pudota pienintä populaatiokokoa vastaavalle tasolle. Heterotsygotian vähenemisessä on viive, joka kestää kunnes alleelifrekvenssit ovat driftin ja mutaation vaikutuksesta asettuneet uutta populaatiokokoa vastaaviksi. Lisäksi populaation kasvaessa jälleen suureksi uudet mutaatiot alkavat korvata aikaisemmin menetettyjä.

Nei, Maryama ja Chakraborty (1975) ovat tutkineet populaation kasvunopeuden vaikutusta heterotsygotian säilymiseen. Populaation oletettiin kasvavan logistisesti kaavan  $N_t = K / (1 - Ce^{-rt})$  mukaisesti, jossa  $C = (K - N_0) / N_0$  ja  $r$  on populaation sisäinen kasvunopeus. Simuloinnin lähtötilanteessa oletettiin alkuperäiseksi populaatiokooksi  $N = 4 \cdot 10^6$  heterotsygotiaksi  $H_0 = 0.138$  ja mutaationopeudeksi  $\mu = 10^{-8}$ . Uuden populaation oletettiin lähtevän kasvamaan logistisesti kahdesta yksilöstä erilaisilla kasvunopeuksilla.

Simulaation tulokset on esitetty kuvassa 2. Muuntelun määrä vähenee voimakkaasti ensimmäisten sukupolvien aikana ja taso, jonka se saavuttaa riippuu populaation kasvunopeudesta. Jos sisäinen kasvunopeus ( $r$ ) on 0.1, populaation heterotsygotia vähenee 120 sukupolvessa noin 6 prosenttiin alkuperäisestä, jolloin populaa-



tiokoko on jo 270 000. Jos kasvunopeus sitä vastoin on suuri, esim.  $r = 1.0$ , heterotsygotia laskee 65 prosenttiin alkuperäisestä ja saavuttaa minimin 20 sukupolvessa. Tällöin populaatiokoko on jo palautunut alkuperäiseen  $4 \cdot 10^6$ . Jos perustajapopulaation yksilöitä on kahden sijasta 10, heterotsygotia vähenee huomattavasti vähemmän. Kuvasta 2 voidaan myös havaita, että muuntelun kerran kadottua sen palautuminen on erittäin hidasta. Palautumiseen kuluva aika voi olla jopa pitempi kuin mahdollinen lajiutumiseen vaadittava aika (Nei ym. 1975).

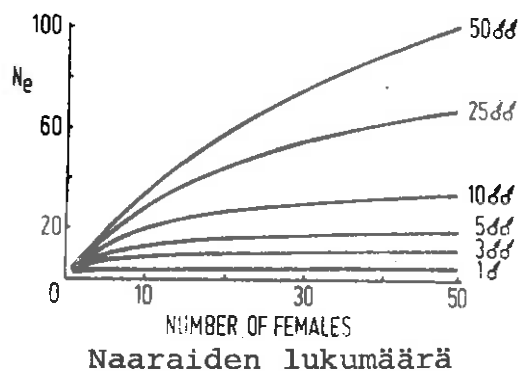


Kuva 2. Keskimääräisen heterotsygotian muutos populaatiokoon pienemisen jälkeen. Yhtenäinen viiva kuvaa tilannetta, jolloin populaatiokoko on pienimmillään 2 eli  $N_0 = 2$  ja katkoviiva kun  $N_0 = 10$ . Populaation kasvu on oletettu logistiseksi ja  $r$  on populaation sisäinen kasvukerroin. Alkuperäinen heterotsygotia on  $H_0 = 0,138$ . Sukupolvien määrää kuvaava akseli on logaritminen ja lähtötilanteen populaatio on ensimmäinen sukupolvi.

Edellisen tarkastelun efektiivinen populaatiokoko ei ole populaation todellinen yksilömäärä, vaan populaatiogeneettinen käsite, joka kuvaa sitä, kuinka suuria ideaalipopulaatioita todelliset populaatiot vastaisivat esim. sukusiitoskertojen arvoltaan. Ideaalipopulaatiossa on sama määrä koiraita ja naaraita ja ne pariutuvat umpimähkäisesti. Lisäksi kaikki naaraat lisääntyvät ja saavat saman määrän jälkeläisiä. Efektiiviseen populaatiokokoon vaikuttavat siis todellisen populaation sukupuolijakauma, jälkeläismäärän varianssi ja populaatiokokoon vaihtelu. Luonnonpopulaatioiden efektiivinen populaatiokoko on aina pienempi kuin niiden todellinen koko. Jos todellisen populaation koiraiden määrä on  $N_m$  ja naaraiden  $N_f$

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f} .$$

Efektiivinen populaatiokoko on lähempänä harvinaisemman sukupuolen määrää (kuva 3.). Esim. jos  $N_f = 50$  ja  $N_m = 5$  niin  $N_e = 18.2$ .



Kuva 3. Naaraiden ja koiraiden todellisten määrien vaikutus efektiiviseen populaatiokokoon (Wright 1931).

Lajeilla, joilla on päällekkäiset sukupolvet, jälkeläismäärät eivät jakaudu satunnaisesti. Tällöin populaatioiden sukusiitoksen määrä on suurempi kuin jos jälkeläismäärät olisivat Poissonin jakauman mukaiset (Felsenstein 1971).

Epätasaisten jälkeläismäärien voidaan osoittaa vaikuttavan efektiiviseen populaatiokokoon seuraavasti. Olkoon  $k_1, k_2 \dots$  niiden sukusolujen määrä, jotka yksi yksilö siirtää seuraavaan sukupolveen ja  $\bar{k}$  ja  $V_k$  niiden keskiarvo ja varianssi. Silloin

$$N_e = \frac{N\bar{k}}{\left(\frac{N}{N-1}\right) \frac{V_k}{\bar{k}} (1+F) + (1-F)}$$

missä  $N$  on todellinen yksilömäärä ja  $F$  sukusiitoskerroin.  $N_e$  on sitä pienempi mitä suurempaa on jälkeläismäärien vaihtelu. Toisaalta tilanteessa, jossa kaikki yksilöt saavat tarkalleen yhtä monta jälkeläistä  $N_e = 2(N-1)$ , eli lähes kaksi kertaa todellista populaatiota suurempi. Jälkeläismäärien tasaaminen voi siis olla eräs keino pyrittäessä lieventämään pienten populaatioiden sukusiitostaakkaa.

Todelliset populaatiot vaihtelevat kooltaan sukupolvesta toiseen. Tällöin  $N_e$  on sukupolvien harmoninen keskiarvo eli

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \left( \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right)$$

Harmoninen keskiarvo on lähempänä minimiä kuin maksimia. Jos on tarkoitus ylläpitää populaatio, jonka efektiivinen populaatiokoko olisi 100, ja populaatiokoko romahtaa 15 yksilöön kerran kymmenessä vuodessa, olisi populaation todellisen koon oltava 150 yksilöä muiden sukupolvien aikana.

Allendorf ja Phelps (1980) havaitsivat perinnöllisen muuntelun vähentyneen punakurkkutaimenen (*Salmo clarki*) laitostokannoilta. He vertasivat työssään alkuperäistä luonnonkantaa ja siitä 14 vuotta aikaisemmin 30 naaraasta ja 30 koiraasta perustettua laitostokantaa. Neljäntoista vuoden viljely vastaa noin 5 - 6 sukupolvea. Tänä aikaina muuntelevien eli polymorfisten geenilokusten määrä oli vähentynyt 57 % ja lokusten keskimääräinen heterotsygotia 21 %. Lisäksi huomattiin voimakasta alleelifrekvenssien heilahtelua laitostokannan sukupolvien välillä. Perustajavaikutus ei selittänyt muuntelun vähenemistä kokonaan, vaan driftti, sukusiitos ja mahdollisesti valinta olivat vähentäneet muuntelua edelleen laitostokantaa ylläpidettäessä. Tutkijoiden mukaan voimakas valinta kutuajan suhteen oli lisännyt kalojen sukulaisuutta ja siten pienentänyt efektiivistä populaatiokokoa entisestään.

## 5.2 Perinnöllinen muuntelu ja fitness (menestyvyys)

Populaation geneettisen muuntelun ja sen menestyvyyden välinen suhde on kiistanalainen kysymys. Jalostajien havaitsemat heterosi ja sukusiitostaakka ovat tosiasioita, mutta vaikeampaa on selvittää, mikä merkitys muuntelulla on luonnonpopulaatioille. Teoriassa muuntelu on lajin evolutiivinen potentiaali, jonka menettymään se on kehityksellisessä umpikujassa. Liian pieni perinnöllisen muuntelun määrä onkin voitu osoittaa valinnalla saavutettavaa muutosta rajoittavaksi tekijäksi (Ayala 1965, 1969). Geneettisen muuntelunsa menettäneet populaatiot selviytyvät todennäköisesti entisessä elinympäristössään, jos se säilyy muuttumattomana. Elinympäristön muuttuessa sukupuuton todennäköisyys on kuitenkin suuri. Joidenkin lajien populaatioilla on voitu myös osoittaa, että heterotsygotia sinänsä olisi edullista yksilön ja populaation elinkyvylle.

Singh ja Zouros (1978) ovat tutkineet yksivuotiaiden ostereiden kasvunopeuden ja entsyymigeenien heterotsygotian suhdetta. Viidestä muuntelevasta geenilokuksesta neljän heterotsygotian määrä korreloi selvästi positiivisesti kasvunopeuden kanssa. Viidennen lokuksen heterotsygotia sen sijaan oli kääntäen verrannollinen kasvunopeuteen. Tutkijat olettavat tällä lokuksella olevan erityistä merkitystä varhaiskehityksen elinkyvyn kannalta.

Schaal ja Levin (1976) ovat osoittaneet eräällä *Compositae*-heimon kasvilla eliniän ja heterotsygotian välillä selvän posi-

tiivisen korrelaation. Nuorimmissa ikäryhmissä oli ylimäärä homotsygootteja yksilöitä, mutta ajan myötä ylimäärä katosi homotsygoottien suuremman kuolevuuden vuoksi. Tämä tulos ei osoita, että entsyymigeneettinen muuntelu sinänsä olisi ollut elinkyvyn kannalta edullista, vaan ne yksilöt, joilla oli runsaasti entsyymimuuntelua muuntelivat todennäköisesti enemmän myös elinkykyyn suoraanaisesti liittyviltä geeneiltään. Ilmeisesti koko perintöaineksen muuntelulla on edullinen vaikutus elinkykyyn.

Populaation pienetessä tapahtuva harvinaisten geenimuotojen häviäminen ei ole menestyvyyden kannalta merkityksetöntä, vaikkei se kokonaisheterotsygotiaa paljon alentaisikaa. Luonnossa ovat esim. monien tautien resistenssigeenit harvinaisia, mutta siitä huolimatta niiden häviäminen saattaa olla populaatiolle kohtalokasta. Myös muut mahdollisesti tulevaisuudessa hyvinkin edulliset geenimuodot ovat tämän päivän populaatiossa vielä harvinaisia.

Voimakas muuntelun väheneminen alentaa jo välittömästäkin elinkykyä. Sukusiitos lisää homotsygotiaa, jolloin haitallisten piilevien eli resessiivisten ominaisuuksien ilmeneminen lisääntyy. Selvimmin sukusiitos vaikuttaa siis ominaisuuksiin, joissa on vallitsevuus-piilevyys (dominanssi-resessiivisyys) - suhteita. Tyypillisiä tällaisia ominaisuuksia ovat juuri erilaiset menestyvyyteen vaikuttavat tekijät kuten lisääntymispotentiaali, hedelmällisyys, poikuekoko tai sukukypsyysikä.

Sukusiitostaakan ilmeneminen riippuu myös populaation geneettisestä historiasta. Sellaiset kannat ja populaatiot, jotka ovat jo aikaisemmin joutuneet sukusiitoksen kohteeksi, kestävät paremmin uutta sukusiitosta, sillä ne ovat todennäköisesti menettäneet jo osan haitallisista geenimuodoistaan. Siksi sukusiitostaakan ilmeneminen on todennäköisempää lohella kuin kirjolohella, joka jo useiden viljelysukupolvien aikana on pudistunut osasta haitallisia geenimuotojaan.

Sukusiituskokeiden perusteella on arvioitu, että lajeilla, jotka eivät ole aikaisemmin olleet sukusiitokselle alttiita, 10 %:n sukusiitos vastaisi yleisesti noin 5 - 10 %:n alenemista jossain yksittäisessä menestyvyyteen vaikuttavassa ominaisuudessa ja jopa 25 % alenemista kokonaisfitnessissä (Frankel ja Soulé 1981).

Jalostajien käsityksen mukaan luonnonvalinta pystyy kompensoimaan 1 % sukusiitoslisäyksen haittavaikutukset. Sukusiitoslisäyksen ja efektiivisen populaatiokoon välille on olemassa yhteys  $\Delta F = 1/2 N_e$ ,

missä  $\Delta F$  on sukusiitoslisäys. Mikäli tätä 1 %:n rajaa pidettäisiin hyväksyttävänä sukusiitoksen määränä, edellyttäisi se kaavan mukaan 50 yksilön efektiivistä populaatiokokoa. Vähintään tämän suuruinen populaatiokoko on syytä ylläpitää luonnonvaraisillakin lajeilla. Lisäksi on muistettava, että 50 yksilön efektiivinen populaatiokoko jo edellyttää käytännössä suurempaa todellista populaatiota.

Lohikaloilla sukusiitosta on tutkittu eniten kirjolohella. Aulstadin ja Kittlesenin (1971) yhden sukupolven sukusiitoskoheen seurauksena syntyi epämuodostuneita poikasia. Kincaid (1976a, b) havaitsi laituskannoilla poikasten kasvunopeuden alenemista, kuolleisuuden lisääntymistä ja ravinnonkäytön tehokkuuden laskua. Kincaid ym. (1981) seurasivat useiden sisar- ja puolisisarperheiden kasvua ja elinkykyisyyttä ristisiitettujen linjojen vastaaviin ominaisuuksiin. Sukulaislinjojen yksilöt kasvoivat hitaammin kuin ristisiitetyt. Sukusiitostaakka ilmeni mm. 16,3 - 62,3 % painon alenemisena. Sukusiitoksen vaikutus vaihteli voimakkaasti perheestä toiseen, mikä osoittaa, että linjan geneettisellä historialla on suuri merkitys sen elinkykyvyn säilymiselle. Ryman (1970, 1972a, b) on tutkinut sukusiitoksen vaikutusta lohen elinkykyyn ja kasvuun Itämeressä. Elinkykyä meressä mitattiin kahden vuoden aikana tulleiden merkkipalautustietojen perusteella. Sukusiitettujen linjojen yksilöistä palautuksia tuli vähemmän kuin ristisiitettujen linjojen yksilöistä. Elinkyky meressä olisi ilmeisesti myös ominaisuus, jota valintajalostuksella voitaisiin parantaa. Kasvunopeus meressä erosi selvästi eri perheiden välillä ja osa siitä oli nerinöllisesti määräytynyt (Ryman 1972a, b). Suurin osa eroista selittyi kuitenkin istukkaisen pituuseroilla.

### 5.3 Kalanviljelylaitoksen valintapaineet

Kalanviljelylaitoksessa valintapaineet eroavat olennaisesti luonnonvalinnasta joessa ja meressä. Laitosoloissa puuttuvat monet niistä tekijöistä, jotka luonnossa vähentävät sekä mädittä vaelluspoikasiksi kehittyvien että merivaellukselta kudulle palaavien lohien määrää. Lohen luonnonkuolevuudesta on arvioitu tapahtuvan jopa 90 % ennen smolttiutumista, kun taas laitoksissa kasvatetuista parvista usein suurin osa (60 - 80 %) selviytyy vaelluspoikasiksi saakka (Saunders 1980). Osa luonnonkuolevuudesta on satunnaista, mutta myös yksilöiden väliset erot vaikuttavat varmasti niiden menestymiseen elinympäristös-

sään.

Sen lisäksi, että laitoksesta puuttuu luonnonvalita, siellä vaikuttaa sellaisia valintapaineita, jotka pyrkivät sopeuttamaan kaloja laitოსoloihin. Laitokseen sopeutumisen myötä kalojen kyky selviytyä luonnossa heikkenee. Erityisen haitallista adaptiivisten ominaisuuksien (sopeutumien) menetys on lajille, joka istutetaan takaisin luontoon ja jonka toivotaan siellä vielä lisääntyvän. Adaptiiviset ominaisuudet eli sopeutumukset ovat ominaisuuksia, joiden avulla yksilöt ja populaatiot ovat sopeutuneet ympäristöönsä.

Suurin osa meillä viljeltävistä lohista on laitoksessa vain poikasvaiheen, joten merivaiheessa luonnonvalinta vaikuttaa. Meressä lohet ovat kuitenkin myös alttiina kalastusvalinnalle. Laitosten emokalat on pyritty kasvattamaan merivalinnan läpikäyneiden lohien mädistä, mutta osittain on jouduttu turvautumaan laitosemojen mätiin. Merivaelluksen tehneiden lohien luonnollinen lisääntymiskäyttäytyminen estyy, jos ne vain kerätään laitokselle lypsyä varten. Ongelmana on, tulisiko kutuvaelluskäyttäytyminen pyrkiä säilyttämään, ellei enää ole olemassa jokea, johon lohi voisi nousta.

Luonnonpoikasten ja laitospoikasten elinolot eroavat monella tavalla. Laitoslohen elävät suurissa tiheyksissä, hitaasti virtaavassa vedessä, jossa on ruokaa ylenmäärin. Ne ovat myös turvassa pedoilta ja tottuvat ihmisiin. Luonnonvaraiset lohet elävät virrassa, kivenkolossa ja kukin omalla reviirillään. Ne pyytävät ruokansa itse ja ovat myös alttiina petokaloille.

Käyttäytymismuutokset ovat usein ensimmäiset erot, jotka voidaan havaita luonnonkalojen ja laituskalojen välillä. Monet näistä käyttäytymismuutoksista ovat luonnossa elävälle lohelle epäedullisia. Vincent (1960) havaitsi puronieriän villikannan poikasten pysyttelevän altaan pohjalla, kun useita sukupolvia laitoksessa viljellyn kannan poikaset uivat lähellä pintaa. Laitospoikaset eivät myöskään olleet yhtä arkoja kuin villit. Flick ja Webster (1962) kasvattivat villikannan ja laituskannan puronieriöitä samoissa oloissa, mutta istutettuaan ne he havaitsivat laitospoikasten jäävän pyydyksiin helpommin kuin villikaloiden jälkeläiset. Wohlfartin ym. (1975) risteytyskokeet osoittivat pyydysten välttämisenkin olevan perinnöllinen ominaisuus. Kiinalainen karppi on sopeutunut välttämään pyydyksiä paljon paremmin kuin eurooppalainen karppi, sillä

kiinalainen karpinviljelijä jättää lammikkoon ne karpit lisääntymään, joita ei saa pyydetyksi. Euroopassa emokalojen valinta tapahtuu toisin perustein. Näiden karppien risteymät välttivät pyydyksiä paremmin kuin eurooppalaiset, mutta huonommin kuin kiinalaiset karpit.

Monissa tutkimuksissa on osoitettu villipoikasten selviytyneen luonnonoloissa paremmin kuin laitospoikasten. Flick ja Webster (1964, 1976) havaitsivat villikalajien olevan elinkykyisempiä ja pitkäikäisempiä sekä lisäksi kasvavan nopeammin kuin laitoskalat, joitka puolestaan olivat hedelmällisempiä. Brownin (1981) tutkimuksessa villikalat sleviityivät luonnossa 2 - 4 kertaa paremmin kuin laitoskalat. Osa näistä eroista on seurausta erilaisten kasvuympäristöjen vaikutuksesta fysiologisten ominaisuuksien kehitykseen, mutta osasyynä on todennäköisesti myös perinnöllisten sopeutumien heikkeneminen laitoskannoilla.

Laitospoikasten luontoon sopeutumista vaikeuttaa mm. se, että ne eivät ole oppineet kunnolla hankkimaan ravintoaan eivätkä pelkäämään petoja. Petojen poikasistutuksille aiheuttama haitta on niin suuri, että monin paikoin on opetettu poikasiasia pelkäämään petoja ennen istutusta (esim. Fraser 1974). Vaikka tällaiset ominaisuudet ovat opittuja, niillä on oma geneettinen taustansa, ja mitä useamman sukupolven kalat elävät turvatussa ympäristössä, sitä vaikeampi niiden on oppia jälleen pelkäämään petoja.

#### 5.4 Istutusten perinnölliset vaikutukset

Kalojen istuttaminen alueelle, jossa vielä on luonnollisesti lisääntyviä kantoja, voi aiheuttaa huomattavia vahinkoja alkuperäisille kannoille. Useissa tapauksissa syntyy kilpailua joka on epäedullista alkuperäiselle kannalle. Varsinaista geneettistä vaikutusta istutuksella on kuitenkin vasta sitten, jos istutetut kalat onnistuvat lisääntymään uudessa ympäristössä ja aiheuttavat siten geenivirtaa eli uusien geenien siirtymistä alkuperäiseen populaatioon.

Tiedetään jopa alkuperäisten lajien kadonneen joiltain alueilta populaatioiden risteytymisen seurauksena. Punakurkkulohen ja kirjulohen lisääntymisisolaatio ei ole täydellinen. Luonnossa ne risteytyvät harvoin, vaikka ovatkin monilla alueilla sympatrisia. Kuitenkin kun kirjulohta on istutettu vesiin, joissa on alkuperäisiä punakurkkulohipopulaatioita,



risteytyminen on ollut täydellistä, jolloin kokonaisia punakurkkulohipopulaatioita on tuhoutunut (Allendorf ja Phelps 1981).

Vaikka istutettavat kalat olisivat samaakin lajia kuin paikalliset populaatiot, saattaa istutus alentaa luonnonpopulaation menestyvyyttä (fitnessiä). Laitoskalat ovat usein perinnöllisesti homogeenisempia kuin luonnonkalat, eivätkä ne ole sopeutuneet istutusympäristöönsä kovinkaan hyvin. Suuren istuskasmäärän aiheuttama geenivirta on niin voimakas, että se voi murtaa alkuperäisen populaation sopeutumisominaisuudet. Tämän tyyppinen menestyvyyden aleneminen saattaa seurata esim. kantojen välisistä eroista kutuajoissa tai smolttivaelluksen ajankohdassa. Istutettavan kannan ei siis tarvitse olla sinänsä perinnöllisesti heikempi kuin luonnonkannan.

Selvä esimerkki istutuksen haitallisuudesta alkuperäiselle populaatiolle on Altukhovin (1981) koiralohitutkimus. Vuosina 1964 - 1971 siirrettiin 350 miljoonaa koiralohen hedelmöitettyä mätimunaa Kalinkajoesta Naibajokeen. Molempien jokien MDH-alleelifrekvenssit tiedettiin ennen istutusta, joten uusien geenimuotojen kulkeutuminen voitiin havaita Naibajoen alleelifrekvenssien siirtymisestä lähemmäs Kalinkajoen frekvenssejä. Istutetuista lohista palasi kudulle vain 10 - 29 % siitä määrästä, joka oli aikaisemmin palannut Naibajokeen. Vuodesta 1964 vuoteen 1971 jokeen palaavien osuus vaellukselle lähteivistä kaloista laski 0,5 prosentista 0,2 prosenttiin. Samanaikaisesti kudulle palaavien lohien todellinen määrä laski 650 000:sta 30 000 - 40 000:een. Tämä oli selvä osoitus sopeutumattomien genotyyppien haitallisesta vaikutuksesta koko kannan menestyvyydelle.

## 6. Lohikantojen perinnöllisten ominaisuuksien säilyttäminen

Paras tapa turvata kalakannan perinnöllisten ominaispiirteiden, sekä geneettisen muuntelun että adaptiivisten ominaisuuksien (sopeutumien), säilyminen, on tietenkin antaa kannan elää ja lisääntyä riittävän suurena alkuperäisessä elinympäristössään. Useimmille lohikannoillemme tämä on jo nyt mahdotonta, mutta koko Itämerta ajatellen tulisi ainakin muutamia lohikantoja ehdottomasti säilyttää luonnonvalinnan alaisina koko elinkierron ajan. Tällaiset kannat toimisivat myös laitoskan-

tojen uuden perintöaineksen lähteinä.

Laitoskantojen hoidossa tulisi kiinnittää erityistä huomiota riittävän efektiivisen populaatiokoon ylläpitämiseen ja luonnonvalinnan säilyttämiseen mahdollisimman suuressa osassa populaatioiden elinkiertoa. Sukusiitoksen ja tahattomien valintapaineiden aiheuttamia haittoja on mahdollista kompensoida erilaisten jalostusmenetelmien avulla.

### 6.1 Riittävä efektiivinen populaatiokoko

Riittävän efektiivisen populaatiokoon määrittelemisen riippuu kalakannan suojelun päämääristä. Ylläpidettävän kannan koko on erilainen pyrittäessä tuottamaan yksi sukupolvi elinkykyisiä kaloja laitosoloihin kuin haluttaessa säilyttää luonnossa sukupuuton uhkaama ainutlaatuinen lohikanta.

Mikäli pyritään vain lyhyen aikavälin viljelyyn ja välittömän elinkykyisyyden säilyttämiseen, voidaan hyväksyä jalostajien arvio yhdestä prosentista siedettävänä sukusiitoksen määränä. Kaavaan  $\Delta F = 1/2 N_e$  perusteella yhden prosentin sukusiitos vastaa 50 yksilön efektiivistä populaatiokokoa. Tällöinkin säilytettävien yksilöiden todellinen määrä on suurempi riippuen populaation rakenteesta. Esimerkkejä tällaisesta lyhyen aikavälin viljelystä ovat teuraskalakasvatus ja ns. "put and take"-kalastus, jossa kalojen ei odotetakaan lisääntyvän luonnossa vaan ne vain istutetaan ja kalastetaan pois. Tällaisissa tapauksissa on kuitenkin tärkeää, että emokalat saadaan uusituksi muista populaatioista.

Ryman ja Ståhl (1980) tutkivat usean sukupolven laitoskasvatuksen vaikutusta meritaimenen geneettiseen muunteluun ja päätyivät suositukseen, ettei mitään kantaa tulisi perustaa eikä ylläpitää vähemmällä kuin 30 naaraalla ja 30 koiraalla. Allendorfin ja Phelpsien (1980) (sivu 24) punakurkkulohella saamat tulokset kuitenkin osoittavat, ettei 60 yksilöä riitä ylläpidettävän populaation kooksi, jos kantaa viljellään useita sukupolvia. He suosittelivatkin, että todellisen yksilömäärän tulisi olla kalanviljelylaitoksessa vähintään 100, eli vähintään 50 naarasta ja 50 koirasta. Tämä on ilmeisesti suhteellisen realistinen suositus useille kannoille. On kuitenkin huomattava, että pienemmistäkin vanhempainmääristä perustetut kannat voivat olla arvokkaita ja elinkykyisiä. Jos fitnessin alenemista alkaa esiintyä esim. voimakkaana mädin tai poikas-

ten kuolleisuutena, voidaan kantojen heterotsygotiaa nostaa ristetyttämällä niitä. Tällöin todennäköisesti ainakin ensimmäisen sukupolven yksilöt ovat elinvoimaisempia kuin vanhampan-  
sa.

Tarkasteluissa, joissa on pyritty määrittelemään riittävän suuri populaatiokoko satunnaisten tekijöiden eli driftin vaikutusta vastaan, on päädytty huomattavasti suurempiin lukuihin kuin sukusiitoksen perusteella lasketut 50 tai 100. Pienissä populaatioissa drifti on voimakkaampi tekijä kuin valinta, jolloin geenimuotoja poistuu riippumatta siitä ovatko ne edullisia vai haitallisia. Lisäksi drifti ja valinta yhdessä saattavat johtaa pienissä populaatioissa jopa nopeampaan geenimuotojen katoamiseen kuin drifti yksin. Antamalla valintakertoimille realistisia arvoja ja vertaamalla driftin ja valinnan vaikutusta eri suuruisissa populaatioissa on saatu arvio, että vasta populaation ollessa 500:n luokkaa driftin vaikutus on vähäinen verrattuna valinnan vaikutukseen. Vasta usean sadan yksilön populaatiot pystyvät siis todella säilyttämään perinnöllistä muuntelua. Tämän perusteella populaatioille, joiden evolutiivista potentiaalia ja pidemmän ajan lisääntymismenestystä pyritään säilyttämään, onkin suositeltu efektiiviseksi populaatiokooksi vähintään 500 yksilöä (Franklin 1980, Frankel ja Soule 1981). Laitosoloissa satojen yksilöiden emokalastojen ylläpitäminen on harvoin mahdollista, mutta luonnossa lisääntyvien kantojen kalastusta voitaisiin pyrkiä rajoittamaan niin, että turvattaisiin esim. 400 - 500 yksilön lisääntyminen vuosittain.

## 6.2 Adaptiivisten ominaisuuksien (sopeutumien) säilyttäminen

Lohikannan adaptiiviset ominaisuudet säilyvät sitä paremmin mitä suurempi osa populaatiosta on koko elinkierron ajan luonnonvalinnan alaisena. Ensimmäinen keino lohikannan säilyttämiseksi on turvata luonnollinen lisääntyminen kalastusrajoituksin ja istuttamalla luontoon siellä edelleen lisääntyviä kantoja. Ellei luonnollinen lisääntyminen yksin riitä turvaamaan populaation tulevaisuutta, tulisi se silti säilyttää mahdollisimman tehokkaana ja ottaa laitosviljely käyttöön mieluummin luonnonlisääntymisen rinnalla tapahtuvaksi. Tällöin koko kannan perintöaineksen määrä saataisiin säilymään suurempana kuin laitoskasvatuksella yksistään voidaan ylläpitää. Lisäksi ainakin osa kannasta olisi luonnonvalinnan alaista, mikä hidastaisi

kannan laitostumista. Viljellyn ja luonnollisesti lisääntyvän osakannan välinen geenivirta tulisi olla mahdollisimman voimakasta. Käytännössä tämä merkitsee säännöllistä luonnonmädin hankintaa, kuitenkin niin, ettei se uhkaisu luonnonkannan lisääntymistä.

Laitoskannan geneettisen muuntelun vähenemistä voidaan kompensoida tuomalla luonnosta uutta perinnöllistä ainesta laitostantaan. Jatkuva geenivirta voi olla tehokaskin muuntelua ylläpitävä voima. Edellytyksenä on kuitenkin, että luonnossa oleva kanta on elinvoimainen. Näin ei meidän lohikalojemme laita valitettavasti ole. Populaatiokoon pienenemisen jälkeinen nopea populaation kasvu voi jonkin verran estää pienenemisen aiheuttamia haittoja. Ainakin se voi säästää osan heterotsygotiasta, vaikka kadotettuja geenimuotoja ei saadakaan takaisin. Lohen jälkeläismäärät ovat niin suuret, että tämän luulisi olevan viljelyssä varsin tehokas keino.

Kalastuksen ja kalanviljelyn aiheuttamia valintavaikutuksia voitaisiin mahdollisesti kompensoida vastakkaisen valinnan avulla. Lohella tämä voitaisiin järjestää siten, että kudulle palaavista emoista valittaisiin nopeakasvuisimmat ja myöhään sukukypsiksi tulevat yksilöt emokaloiksi. Tällainen valinta vähentäisi kuitenkin edelleen jo ennestään vähäistä muuntelun määrää, sillä lohia palaa kudulle niin vähän, ettei niistä ole käytännössä varaa valita. Pikemminkin kaikki merivaelluksen läpikäyneet kalat on syytä käyttää jatkoviljelyyn. Enintään voitaisiin jättää pois joitakin esim. selvästi poikkeuksellisen pieniä yksilöitä. Tilanne riippuu kuitenkin olennaisesti siitä, mikä määrä lohia kulloinkin onnistutaan saamaan.

Mahdollisesti edullisempi keino kompensoida tahattoman valinnan vaikutuksia lohikantoihin olisi käyttää kahden valintalinjan menetelmää, jolla Moav (1978) paransi menestyksellisesti karppikannan ominaisuuksia luonnossa. Yhdestä karppikannasta perustettiin kaksi linjaa, joista toinen eli luonnossa ja toinen laitoksessa. Laitoslinjaa valittiin jatkuvasti nopeakasvuisemmaksi. Istutettuna laitoskalat selviytyivät luonnonkaloja huonommin ja jopa kasvoivat huonommin kuin nämä. Molempien linjojen hybridit osoittautuivat kuitenkin istutettuna ylivoimaisiksi sekä elinkyvyn että kasvun suhteen. Tämänäyttypiset menetelmät mahdollistaisivat paitsi epäedullisten geneettisten ominaisuuksien kompensoinnin myös luonnossa elävien lohikanto-

jen taloudellisesti edullisten ominaisuuksien kehittämisen. Lohikantojemme tulevaisuuden kehittymismahdollisuudet riippuvat kuitenkin ennen kaikkea siitä perinnöllisen muuntelun määrästä, jonka onnistumme tulevaisuudelle säilyttämään.

## Käytetyt käsitteet

- adaptiivinen ominaisuus - sopeuma, (sopeuma), yksilön tai populaation ominaisuus, joka mahdollistaa tai parantaa yksilön tai populaation edellytyksiä pysyä hengissä tai lisääntyä.
- alleeli - geenimuoto, jokaisella diploidilla yksilöllä on kaikista geneeistään kaksi geenimuotoa, yksi kummaltakin vanhemmalta.
- alleelifrekvenssi - alleelitaajuus, geenimuotojen suhteellinen osuus populaatiossa.
- alleelifrekvenssivarianssi -  $F_{ST}$  - on populaatioiden alleelifrekvenssien vaihtelua mittaava suure. Se kuvaa populaatioiden erilaistumista, mitä erilaisemmat eri populaatioiden alleelifrekvenssit ovat sitä suurempi on niiden varianssi.
- diploidi yksilö - yksilö, jolla on kaksinkertainen kromosomisto. Suurin osa kaikista eläimistä ja kasveista on diploideja. Diploidien yksilöiden sukuoluissa on vain yksinkertainen kromosomisto, ne ovat haploideja.
- dominoiva alleeli - vallitseva, peittävä geenimuoto, joka kätkee alleen toisten (resessiivisten) geenimuotojen vaikutuksen.
- drifti - geneettinen drifti - sattuma - (perinnöllinen ajautuminen) on alleelifrekvenssien sattumanvaraista muuttumista siirryttäessä sukupolvesta toiseen. Drifti aiheuttaa muuntelun häviämistä ja on sitä voimakkaampaa mitä pienempi populaatio on.
- efektiivinen populaatiokoko -  $N_e$  - on teoreettinen käsite, jolla pyritään kuvaamaan, kuinka suuria ideaalipopulaatioita todelliset populaatiot vastaisivat, jos niissä olisi yhtä paljon kumpaakin sukupuolta, ja jos kaikki naaraat lisääntyisivät ja saisivat yhtä paljon jälkeläisiä. Luonnonpopulaatioiden efektiivinen populaatiokoko on aina pienempi kuin todellinen populaatiokoko.
- evolutiivinen - kehitysopillinen, kehityksellinen
- evoluutio - populaation perinnöllistä sopeutumista ympäristöönsä, alleelifrekvenssien muuttumista ja alleelien korvautumista toisilla. Evoluutio tapahtuu luonnonvalinnan erilaisien valintapaineiden vaikutuksesta.
- fitness - menestyvyys - kelpoisuus, yksilön menestyvyys on niiden geenien keskimääräinen osuus, jotka yksilö - suhteessa muihin yksilöihin - siirtää seuraavan sukupolven geenipooliin. Fitness-ominaisuuksia ovat sekä elinkykyyn että lisääntymiskykyyn liittyvät ominaisuudet.
- fitness-arvo - esim. erilaisia genotyyppisiä verrattaessa laskettava suure. Eniten elinkykyisiä jälkeläisiä tuottava genotyyppi saa arvon 1.0, puolet vähemmän tuottava 0.5 jne.
- geeni - perintötekijä, osa DNA:ta, toiminnallinen kokonaisuus, tuottaa esim. yhden valkuaisaineen tai toimii tietyn prosessin säätelijänä.
- geenilokus - lokus, geeni määriteltynä sen sijainnin perusteella. Yksilöllä on useita samantoimisia geenejä (samannimisiä), jotka kuitenkin sijaitsevat eri alueilla kromosomia.

- geenipooli - kaikkien populaatioon kuuluvien yksilöiden geenit yhdessä, geenivarasto.
- genotyyppi - yksilön geenimuotoyhdistelmä tietyssä geenilokuksessa, esim. AA, AB tai BB.
- geenivirta - populaatiosta toiseen muuttavien yksilöiden aiheuttama perintöaineksen siirtyminen populaatiosta toiseen (geenivirta yksisuuntainen ja geenivaihto kaksisuuntainen).
- heritabiliteetti - ominaisuuden periytyvyys, ilmaisee kuinka suuri osa ominaisuudesta havaitusta muuntelusta on perinnöllistä.
- heterotsygootti - yksilö, jolla on erilaiset geenimuodot (alleelit) samassa geenilokuksessa, esim. AB, BC, CD jne.
- heterotsygotia - heterotsygoottien yksilöiden osuus tutkituissa geenilokuksissa.
- homotsygootti - yksilö, jolla on samanlaiset geenimuodot samassa geenilokuksessa, esim. AA, BB, CC jne.
- homotsygotia - muuntelemattomien, homotsygoottien yksilöiden osuus tutkituissa geenilokuksissa. Käänteinen heterotsygotialle.
- laktatidehydrogenaasi - maitohaposta vettä poistava entsyymi.
- migraatio - yksilöiden muuttaminen, siirtyminen populaatiosta toiseen.
- muuntelu - geneettinen muuntelu, monimuotoisuus, populaation kehityksellinen resurssi, evoluution raaka-aine, mutaation tuote. Mitataan heterotsygotialla ja polymorfisuudella.
- perustajavaikutus (founder effect) - populaation perustajien mukaisesti määräytyy sen tuleva perinnöllinen rakenne. Mitä pienempi perustajien joukko on sitä enemmän se todennäköisesti eroaa alkuperäispopulaatiosta.
- polymorfisuus - monimuotoisuus, polymorfisia ovat geenilokukset, joissa on useammanlaisia geenimuotoja. Populaation keskimääräinen polymorfisuus on polymorfisten lokusten osuus tutkituista lokuksista.
- resessiivinen alleeli - piilevä, väistytävä geenimuoto, jonka vaikutus peittyi dominoivan geenimuodon vaikutuksesta.
- resistenssigeeni - taudin vasta-ainetta valmistava geeni.
- suksiitos - sukulaisten lisääntyminen keskenään.
- suksiitoskerroin - todennäköisyys, että kaksi saman lokuksen alleelia on peräisin samalta esivanhemmalta.
- suksiitostaakka (inbreeding depression) - sukusiitoksesta aiheutuva elinkyvyn aleneminen.
- tasapainottava valinta - luonnonvalinnan muoto, joka suosii heterotsygootteja yksilöitä, ylläpitää muuntelua.
- transferriini - veren rautaa siirtävä valkuaisaine.
- valintaetu - ominaisuudella tai genotyypillä on valintaetu, jos se parantaa yksilön menestyvyyttä jossain ympäristössä.
- valintapaine - luonnonvalinnan paine, valintapaineiden vaikutuksesta haitalliset geenimuodot harvinaistuvat ja hyödylliset yleistyvät. ks. evoluutio.

## Lähdeluettelo

- 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.: Use of allelic frequencies to describe population structure. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1507-1514.
- Allendorf, F.W. & Utter, F.M. 1979: Population genetics. - *Teoksessa Hoar, W.S., Randall, J.D. & Brett, J.R. (toim.): Fish physiology, ss. 407-454. Academic Press, New York.*
- Altukhov, Yu.P. 1981: The stochastic concept from the viewpoint of population genetics. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1523-1538.
- Altukhov, Yu.P. & Salmenkova E.A.: Applications of the stock concept to fish populations in the USSR. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1591-1600.
- Aulstad, D. & Kittelsen, A. 1971: Abnormal body curvatures of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) inbred fry. - *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 1918-1920.
- Ayala, F.J. 1965: Relative fitness of populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*. - *Genetics* 51: 527-544.
- 1969: Evolution of fitness. V. Rate of evolution in irradiated populations of *Drosophila*. - *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 63: 790-793.
- Brown, E.H. Jr., Eck, G.W., Foster, N.R., Horrall, R.M. & Coberly, C.E. 1981: Historical evidence for discrete stocks of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in Lake Michigan. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1747-1758.
- 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.
- Cross, T.F. & Ward, R.D. 1980: Protein variation and duplicate loci on the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Genet. Res.* 36: 147-165.
- Denniston, C.D. 1978: Small population size and genetic diversity: implications for endangered species. - *Teoksessa Temple, S.A. (toim.): Endangered Birds: Management Techniques for preserving Threatened Species, ss. 281-289. University of Wisconsin Press, Madison.*
- Felsenstein, J. 1971: Inbreeding and variance effective numbers in populations with overlapping generations. - *Genetics* 68: 581-597.
- Flick, W.A. & Webster, D.A. 1962: Problems in sampling wild and domestic stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). - *Trans. Am. Fish. Soc.* 91: 140-144.
- Flick, W.A. & Webster, D.A. 1964: Comparative first year survival and production in wild and domestic strains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 93: 58-59.



- Flick, W.A. & Webster, D.A. 1976: Production of wild, domestic and interstrain hybrids of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in natural ponds. - J. Fish. Res. Board. Can. 33: 1525-1539.
- Frankel, O.H. & Soulé, M.E. 1981: Conservation and evolution. Cambridge University Press, New York.
- Franklin, I.A. 1980: Evolutionary change in small populations. - Teoksessa Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (toim.): Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective, ss. 135-150. Sinauer associates, Sunderland, Mass.
- Fraser, J.M. 1974: An attempt to train hatchery-reared brook trout to avoid predation by the common loon. - Trans. Am. Fish. Soc. 103: 815-818.
- Fujino, K. & Kang, T. 1968: Transferrin groups of tuna. - Genetics 59: 79-91.
- Holm, M. & Nevdal, G. 1978: Quantitative genetic variation in fish - its significance for salmonid culture. - Teoksessa Battaglia, B. & Beardmore, J.A. (toim.): Marine Organisms: genetic, ecology and evolution, ss. 679-698. Plenu Press, New York.
- Ikonen, E. & Auvinen, H. 1982: Results of stocking with Baltic salmon in Finland 1969-1980. - ICES C.M. 1981/M:38. Anadromous and Catadromous Fish Committee.
- Jessop, B.M. 1976: Distribution and timing of tag recoveries from native and nonnative Atlantic salmon (*Salmo salar*) released into Big Salmon River, New Brunswick. - J. Fish. Res. Board Can. 33: 829-833.
- Johnson, M.S. 1971: Adaptive lactate dehydrogenase variation in the crested blenny, *Anoplarchus*. - Heredity 27: 205-226.
- Järvi, T.H. 1938: Fluctuations on the Baltic stock of salmon. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 106: 1-114.
- 1948: On the periodicity of salmon reproduction in the northern Baltic area and its causes. - Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 119: 1-131.
- Kimura, M. 1968: Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral nearly neutral isoalles. - Genet. Res. 11: 247-269.
- Kincaid, H.L. 1976a: Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - J. Fish. Res. Board Can. 33: 2420-2426.
- 1976b: Effects of inbreeding in rainbow trout populations. - Trans. Am. Fish. Soc. 105: 273-280.
- Kincaid, H.L. 1981: Effect of inbreeding on field performance of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - ICES C.M. 1981/F:34. Mariculture Committee.
- Koehn, R.K. & Williams, C.G. 1978: Genetic differentiation without isolatiin in the American eel, *Anguilla rostrata*. II. Temporal stability of geographic patterns. - Evolution 32: 624-637.
- Koljonen, M-L. 1983: Lohikantojen geneettinen muuntelu. - Luonnon Tutkija 87: 96 - 99.

- Mitton, J.B. & Koehn, R.K. 1975: Genetic organization and adaptive response in allozymes to ecological variables in *Fundulus heteroclitus*. - *Genetics* 79: 97-111.
- Moav, R., Brody, T. & Hulata, G. 1978: Genetic improvement of wild fish populations. - *Science* 201: 1090-1094.
- Møller, D. 1970: Transferrin polymorphism in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). - *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 1617-1625.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. 1975: The bottleneck effect and genetic variability in populations. - *Evolution* 29: 1-10.
- Neydal, 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. Pop. Biol.* 13: 121-177.
- 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.
- 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* 76: 2354-2358.
- Rasmusson, M. 1968: Populationsgenetiska synpunkter på laxodlingsverksamheten i Sverige. - *Swedish Salmon Research Institute. - Report LFI Mess. 3/168.*
- Regier, H.A. & Loftus, K.H. 1972: Effects of fisheries exploitation on salmonid communities in oligotrophic lakes. - *J. Fish. Res. Board Can.* 29: 959-968.
- 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.
- Ricker, W.E. 1972: Heredity and environmental factors affecting certain salmonid populations. - *Teoksessa Simon, R.C. & Larkin, P.A. (toim.): The stock concepts in Pacific salmon. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries, Univ. British Columbia, Vancouver, B.C.*
- 1981: Changes in the average size and average age of Pacific salmon. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1636-1656.
- Ricker, W.E., Bilton, H.T. & Aro, K.V. 1978: Causes of the decrease in size of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*). - *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.* 820, 93 s.
- Ryman, N. 1970: A genetic analysis of recapture frequencies of released young of salmon (*Salmo salar* L.). - *Hereditas* 65: 159-169.
- Ryman, N. 1972a: An analysis of growth capability in full sib families of salmon (*Salmo salar* L.) - *Hereditas* 70: 119-127.
- 1972b: Mortality frequencies in hatchery-reared salmon (*Salmo salar* L.). - *Hereditas* 72: 237-242.
- Ryman, N. & Ståhl, G. 1980: Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 82-87.

- Saunders, R.L. 1967: Seasonal pattern of return of Atlantic salmon in the Northwest Miramichi River, New Brunswick. - J. Fish. Res. Board. Can. 24: 21-32.
- 1977: Sea ranching - a promising way to enhance populations of Atlantic salmon for angling and commercial fisheries. - IASF. Special Publ. Ser. No. 7., 22. 17-24.
- Saunders, R.L. & Bailey, J.K. 1980: The importance of genetics in Atlantic salmon management. - Teoksessa Went, A.E.J. (toim.): Atlantic salmon: Its future, Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England.
- Schaal, B.A. & Levin, D.A. 1976: The demographic genetics of *Liatris cylindracea* Michx. (Compositae). - Amer. Natur. 110: 191-206.
- Schaffer, W.M. & Elson, P.F. 1975: The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. - Ecology 56: 577-590.
- Singh, S.M. & Zouros, E. 1978: Genetic variation associated with growth rate in the American oyster (*Crassostrea virginica*). - Evolution 32: 343-353.
- Soulé, M.E. 1980: Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. - Teoksessa Soulé, M.E. & B.A. Wilcox (toim.): Conservation and Evolution: An Evolutionary-Ecological Perspective, ss. 151-170. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Spangler, G.R., Payne, N.R., Thorpe, J.E., Byrne, J.M., Regier, H.A. & Christie, W.J. 1977: Responses of percids to exploitation. - J. Fish. Res. Board Can. 34: 1983-1988.
- Toivonen, J. 1966: Simojoen lohenpoikastuotanto. - Suomen Kalastuslehti 73: 128-131.
- 1981: Lohen avomeripyynti aiheuttaa ongelmia. - Suomen Luonto 40: 295-297.
- Turner, J.L. 1977: Changes in the size structure of cichlid populations of Lake Malawi resulting from bottom trawling. - J. Fish. Res. Board Can. 34: 232-238.
- Tuunainen, P., Nylander, E., Alapassi, T. & Aikio, V. 1979: Kalastus ja kalakannat Tornionjoen vesistössä. - Moniste, 81 s. RKTL, kalantutkimusosasto.
- Westman, K. 1970: Hemoglobiin polymorfismi ja sen ontogeeni meri- ja maalukossa. - Suomen Kalatalous 45: 1-28.
- 1974: Uhanalaiset kalalajimme ja kalakantamme sekä niiden suojelu ja säilyttäminen. - RKTL, kalantutkimusosasto. Tiedonantoja 3: 1-28.
- 1975: Oulujoen oma lohi on menetetty. - Suomen Luonto 34: 261-264.
- 1980: Sopeutuuko vesieliöstö jokien rakentamiseen? - Luonnon Tutkija 84: 131-133.
- Vilkuna, K. 1974: Lohi. 423 s. Otava, Helsinki.

- Vincent, R.E. 1950: Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). - Trans. Am. Fish. Soc. 89: 35-52.
- Wohlfarth, G., Moav, R., Hulata, G. & Beiles, A. 1975: Genetic variation in seine escapability of the common carp. - Aquaculture 5: 375-387.
- Wright, S. 1931: Evolution in Mendelian populations. - Genetics 16: 97-159.
- 1978: Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability Within and Among Populations. University of Chicago Press, Chicago.

**RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS,  
KALANTUTKIMUSOSASTO**

**MONISTETTUJA JULKAISUJA**

- No 1. SALOJÄRVI, K., AUVINEN, H. ja IKONEN, E.: Oulujoen vesistön kalatalouden hoitosuunnitelma. Helsinki 1981. 277 s.
- No 2. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1981. Helsinki 1981. 151 s.
- No 3. VIHERVUORI, A. (toim.): Valtion kalanviljelyn III neuvottelupäivät 8.—9.5.1979 Laukaan Pitkäniemessä. Helsinki 1981. 90 s.
- No 4. HEIKINHEIMO-SCHMID, O.: Siian ravinnosta luonnontilaisessa ja säännöstellyssä järvessä. Helsinki 1982. 64 s.
- No 5. SEPPOVAARA, O.: Harjuksen (*Thymallus thymallus* L.) levinneisyys, biologia, kalastus ja hoitotoimet Suomessa. Helsinki 1982. 88 s.
- No 6. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1982. Helsinki 1982. 146 s.
- No 7. AUVINEN, H., TOIVONEN, J., HEIKKINEN, T. ja MANNINEN, K.: Kalastus Vuoksen vesistön eteläosissa vuonna 1979. Helsinki 1983. 16 s.
- No 8. NIEMELÄ, E. ja HYNNINEN, P. R.: Utsjoen tunturivesien kalakantojen hoitosuunnitelma. Helsinki 1983. 114 s.
- No 9. BÖHLING, P., LEHTONEN, H. ja VIITANEN, M.: Saaristomeren pohjoisosan kalatalouden nykytila. 1—85.  
LEHTONEN, H., BÖHLING, P. ja HILDÉN, M.: Saaristomeren pohjoisosan kalavarat. 86—140. Helsinki 1983.
- No 10. SALOJÄRVI, K., HEIKINHEIMO-SCHMID, O. ja JUTILA, E.: Hyrynsalmen reitin kala- ja rapukannoille aiheutuneet vahingot ja niiden kompensointi. Helsinki 1983. 96 s.
- No 11. SALOJÄRVI, K., HEIKINHEIMO-SCHMID, O. ja VIHERVUORI, A.: Sotkamon reitin kala- ja rapukannoille aiheutuneet vahingot ja niiden kompensointi. Helsinki 1983. 99 s.
- No 12. WESTMAN, K., TUUNAINEN, P., JURVELIUS, J. and PURSIAINEN, M.: Country Report of Finland for the Intersessional Period 1978—1980. 1—25.  
JURVELIUS, J., PURSIAINEN, M., WESTMAN, K. and TUUNAINEN, P.: Country Report of Finland for the Intersessional Period 1980—1982. 26—52. Helsinki 1983.
- No 13. Saaristomeren pohjoisosan kalatalouden kehittämissuunnitelma. Helsinki 1983. 48 s.
- No 14. VIHERVUORI, A. (toim.): Valtion kalanviljelyn IV neuvottelupäivät 9.—10.4.1980 Lammin biologisella asemalla. Helsinki 1983. 70 s.
- No 15. TOIVONEN, J., IKONEN, E., LINDSTRÖM, A., ALAPASSI, T. ja KOKKO, U.: Järvi- ja lampien merkittävien poikasten istutukset Suomessa vuosina 1959—1969. Helsinki 1983. 226 s.
- No 16. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1983. Helsinki 1983. 143 s.
- No 17. VIHERVUORI, A. (toim.): Valtion kalanviljelyn V neuvottelupäivät 2.—3.4.1981 Laukaan Pitkäniemessä. Helsinki 1984. 67 s.

## **SISÄLTÖ**

**KOLJONEN, M-L.: Ihmisen toiminnan vaikutus lohen perinnölliseen rakenteeseen. 39 s.**

**ISBN 951-9092-35-8**  
**ISSN 0358-4623**