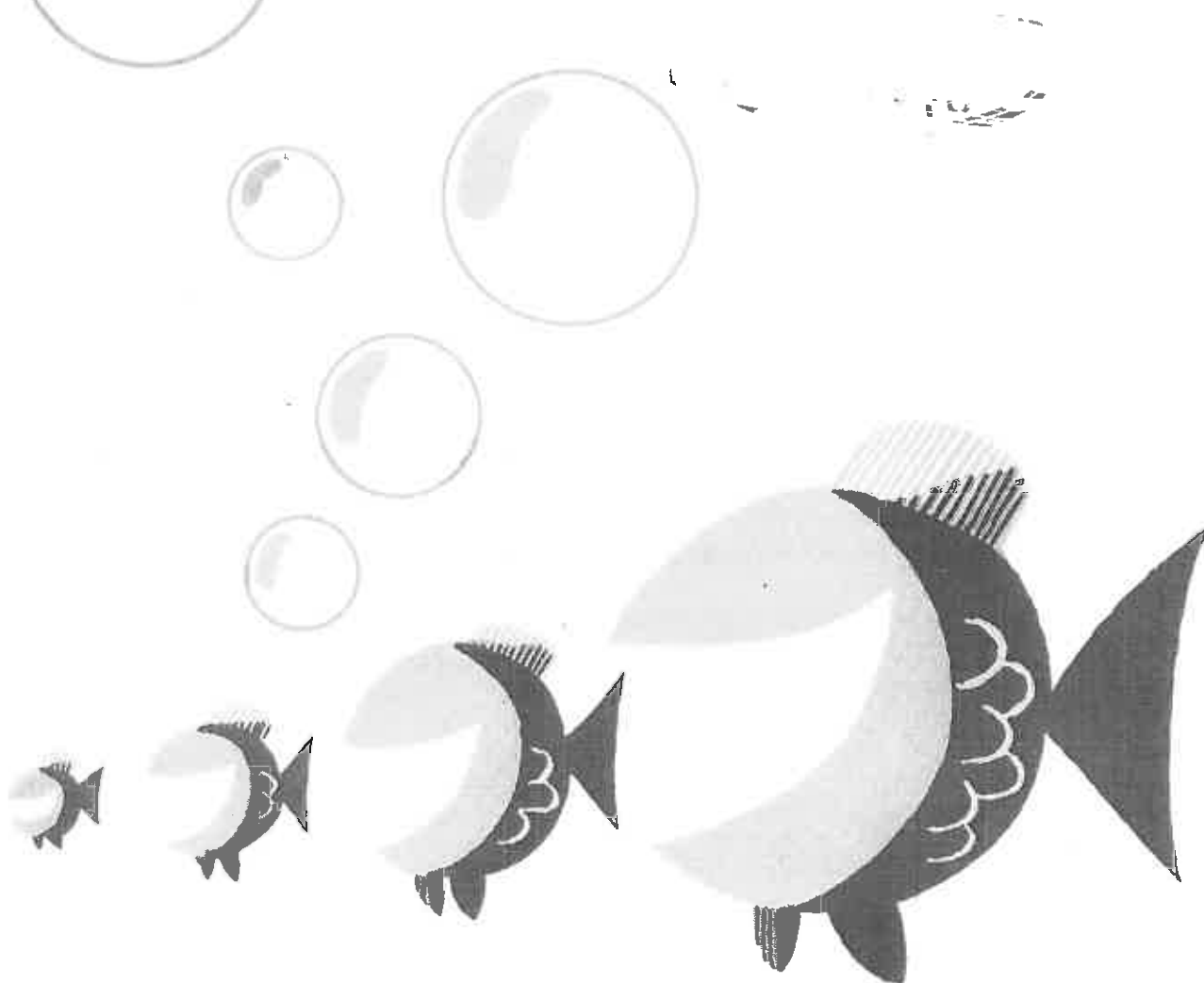


RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO



MONISTETTUJA JULKAISUJA

59
1987





RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUA JULKAISUA

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 fastställles 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".

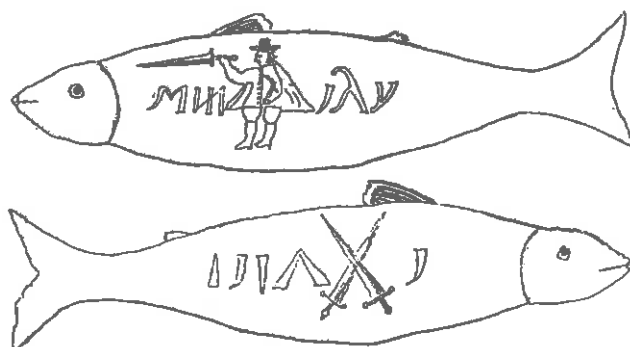
RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS, KALANTUTKIMUSOSASTO
MONISTETTUJA JULKAISUJA

No 59

1987

SUUR-SAIMAAN SIIKOJEN TAKSONOMIA JA
GENEETTINEN MUUNTELU

Mervi Heinonen



HELSINKI 1987



ISBN 951-9092-88-9
ISSN 0358-4623
Helsinki 1986
Yliopistopaino

" Probably no other genus of vertebrate animals has received so much attention in the published literature with such a persistent state of outright confusion."

Behnke, 1970

SISÄLLYSLUETTELO

1. JOHDANTO.....	1
2. SIIKOJEN SYSTEMATIikka JA TAKSONOMIA.....	2
2.1. Historiallinen katsaus.....	2
2.2. Evoluutio.....	8
2.2.1. Lajikäsite.....	8
2.2.2. Hybridisaatio.....	9
2.2.3. Introgressio ja lajiparvet.....	9
2.3. Kantojen määrittely ja systemaattinen tutkimus.....	10
2.3.1. Biologiset muuttajat.....	10
2.3.2. Biokemiallisgeneettiset menetelmät.....	13
2.3.3. Monimuuttujamenetelmät.....	16
3. SAIMAA.....	17
3.1. Syntyhistoria.....	17
3.2. Vesistöt ja virtaukset.....	18
3.3. Kalasto.....	18
4. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	21
4.1. Näytteet ja käsittely.....	21
4.2. Elektroforeesi.....	21
4.3. Tilastolliset menetelmät.....	25
5. TULOKSET.....	28
5.1. Näytteiden luonnehdinta.....	28
5.1.1. Siivilähampaat.....	28
5.1.2. Ikä, kasvu ja sukupuolijakauma.....	30
5.2. Entsyymien tulkinta.....	31
5.3. Alleeli- ja genotyyppifrekvenssit.....	38
5.4. Geneettinen muuntelu.....	46
5.5. Geneettinen etäisyys.....	48
6. TULOSTEN TARKASTELU.....	57
6.1. Aineiston koko.....	57
6.2. Polyploidisaatio ja entsyymien tulkinta.....	57
6.3. Entsyymien erottelukyky.....	60
6.4. Geneettinen muuntelu.....	62
6.4.1. Muunteluun vaikuttavia tekijöitä.....	62
6.4.2. Geneettisen ja morfologisen muuntelun suhde.....	64
6.4.3. Perinnöllisen muuntelun mittaus kaloilla.....	65
6.4.4. Muuntelun määrä ja laatu.....	66
6.4.5. Geneettinen erilaistuminen ja lajikysymys.....	68
6.5. Kantojen hoito.....	71
6.5.1. Muuntelun merkitys.....	71
6.5.2. Istutukset.....	72
KIIITOKSET.....	74
KIRJALLISUUS.....	75
LIITE.....	88

Kansikuva:	Lochnen keskiaikaisen kirkon oven siikoja Ruotsista (Svårdson, 1979)	
Kuva 1.	Siivilähampaiden sijoittuminen kiduskaassa...2 (Storer et al., 1979)	
Taulukko 1.	Siikojen taksonominen vertailu (Pruuki, 1986)...	6
Kuva 2.	Coregonidien sukupuu (Behnke, 1970).....	7
Kuva 3.	Coregonidien resurssitilan käyttö.....12 (Lindsey, 1981)	
Kuva 4.	Lago Maggiores siikojen siivilähampaslukumäärien siirtymä (Lindsey, 1981).....	14
Kuva 5.	Iso-Saimaan kartta, näytteenottopaikat...19 (Seppovaara, 1969)	
Taulukko 2.	Näytteet.....	22
Kuva 6.	Horisontaalinen tärkkelyselektroforeesi-laitteisto (Ferguson, 1980).....	23
Taulukko 3.	Siivilähampaiden lukumäärien keskiarvot ja vaihteluvälit, lajimääritys.....	29
Taulukko 4.	Siikojen pituus, paino ja ikä.....	30
Taulukko 5.	Yhdistetyt lajitiedot (sh-lkm., pituus, paino).	30
Taulukko 6.	Entsyymit (rakenne, lokukset, kudokset, puskurit).....	32
Kuva 7.	Muuntelevien entsyymien genotyypit ja alleelit.	37
Taulukko 7.	Muuntelevien lokusten alleelifrekvenssit.....	39
Taulukko 8.	Alleelifrekvenssierojen merkitsevyydet.....40 a. näytteiden välillä b. lajien välillä	
Taulukko 9.	HW-tasapainon testaus (heterotsygoottien lkm., X^2 , df, F-indeksi).....	42-44
Taulukko 10.	Alleelikohtaiset F-parametrit, F_{IS} :n merkitsevyys.....	45
Taulukko 11.	Keskimääräinen näytekohtainen muuntelu.....46 ($\bar{H}$: direct count, Nei biased & unbiased; P%)	
Taulukko 12.	Diversiteettianalyysi (H_T , H_S , D_{ST} , G_{ST}).....	47
Taulukko 13.	Etäisyysmatriisi: Nein standardietäisyydet.....	49
Kuva 8.	Dendrogrammi.....	50
Taulukko 14.	Etäisyysmatriisi: Nein korjatut etäisyydet.....	51
Kuva 9.	Dendrogrammi.....	52
Taulukko 15.	Kantakohtaiset matriisit.....53-54 a. Nein standardietäisyydet b. Nein korjatut etäisyydet	

Taulukko 16.	Lajikohtaiset matriisit.....	55
	a. Nein standardietäisyydet	
	b. Nein korjatut etäisyydet	
Taulukko 17.	Keskimääräiset lokuskohtaiset etäisyydet lajeittain (Nein standardi- ja korjatut)....	56
Kuva 10.	Normaalin ja duplikoituneen lokuksen entsyymikuvat (Vuorinen, 1984).....	59
Taulukko 18.	Duplikoituneet lokukset siialla.....	60
	(osin Allendorf et al., 1977; Vuorinen, 1984)	
Kuva 11.	Geneettiseen muunteluun vaikuttavia teki- jöitä eri tasoilla (Rasmuson, 1981).....	62
Taulukko 19.	H% ja P% eri kalalajeilla.....	67
Taulukko 20.	Populaation sisäisen ja välisen muuntelun jakautuminen kaloilla.....	68

LIITE

Valokuvia: Plankton- ja tuppisiian siivilähampaat
Eстераasi- ja malaattidehydrogenaasi-
entsyymigeelit

1. JOHDANTO

Lähes kaikkien Suomessa esiintyvien kalalajien systematiikka on nykyisin jo vakiintunut, mutta siikojen lajikysymykset ovat yhä edelleen epäselviä. Ryhmä on erittäin muunteleva ja eri muodot risteytyvät luonnossakin helposti keskenään. Systemaattisten kriteerien asettelu on ollut ristiriitaista ja muotojen taksonomia erittäin sekavaa. Tilannetta ovat lisäksi vaikeuttaneet monissa vesissämme tapahtuneet ihmisen aiheuttamat muutokset sekä huonosti suunnitellut ja kirjatut istutukset. Ongelma ei ole vain taksonominen.

Alkuperäisten kantojen sekoittuminen, vähentyminen tai häviäminen on tehnyt tarpeelliseksi geneettisen ja ekologisen muuntelun arvioimisen sekä tarkan resurssien selvityksen, jotta osataisiin oikein säilyttää ja hoitaa jäljellä olevaa perinnöllistä ainesta. Elektroforeesi on tehtävään sopiva työkalu. Menetelmä on ollut laajassa käytössä 70-luvun alusta lähtien; alleelifrekvenssiaineistoa erityisesti taloudellisesti arvokkaista lohikaloista on kertynyt valtavasti. Tietoja on sovellettu käytännön jalostustyöhön eri tavoin: mm. sopivien emokalakantojen valikointiin, laitосkantojen muuntelussa tapahtuvien muutosten seurantaan, risteymien erottamiseen jne.

Sialla ei entsyymigeneettisiä analyysejä juurikaan ole tehty. Verrattuna esimerkiksi lohien, kirjolohien ja taimenten geneettisen rakenteen ja muuntelun kuvan tuntemukseen, tiedetään siikojen perinnöllisestä muuntelusta suhteellisen vähän. Lajien välisiä selvityksiä on elektroforeesitekniikalla tehty muutamia (Ferguson, 1974; Ferguson et al., 1978; Lokshina, 1980). Lajin sisäisiä perinnöllisiä erittelyjä on lähinnä vain pohjoisamerikkalaisesta sillisiasta, Coregonus clupeaformis (Clayton & Franzin, 1970; Clayton et al., 1973; Franzin & Clayton, 1977; Imhof et al., 1980; Ihssen et al., 1981a).

Tässä työssä olen pyrkinyt alustavasti selvittämään siikojen perinnöllistä rakennetta keskittyen Suur-Saimaan vesialueisiin. Tavoitteena on ollut muuntelun määrän ja laadun mittaus eri populaatioista sekä erilaistumisen arviointi niiden välillä. Tulok-

sia olen tarkastellut suhteessa siikojen yleiseen ongelmakenttään, niin systemaattisessa tutkimuksessa kuin käytännön hoitotyössä, Saimaan erityispiirteitä painottaen.

Taustan valaisemiseksi esitän ensin lyhyen katsauksen siikojen systemaattisen tutkimuksen historiaan ja menetelmiin, siikojen evoluutioon sekä Saimaan syntyhistoriaan, vesistörakenteeseen ja kalastoon.

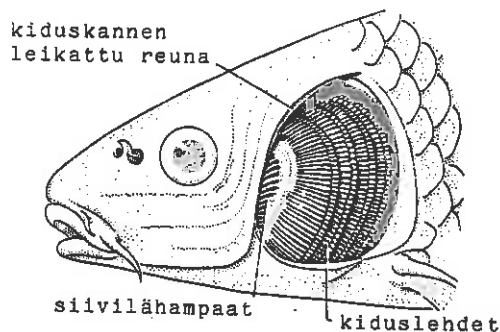
2. SIIKOJEN SYSTEMATIIKKA JA TAKSONOMIA

2.1. HISTORIAALLINEN KATSAUS

Systematiikka on tiede, joka tutkii eliöiden monimuotoisuutta ja evolutiivisia sukulaisuussuhteita. Taksonomia puolestaan keskittyy näiden eliöiden luokitteluun ja nimeämiseen, hierarkisen järjestelmän luomiseen. Siikojen suhteen molemmilla aloilla on ollut ongelmia. Ryhmä on laajasti muunteleva, eivätkä tutkijat ole yksimielisiä painotuksista jaotteluja tehtäessä. Samanlaiset siikatyyppit ovat saaneet useita eri nimiä sekä laji-että alalajitasolla.

Vuosisadan alussa siikamuotojamme selvittänyt T.H. Järvi erot-teli kahdeksan liukuvarajaista muotoryhmää, joiden nimistön hän julkaisi vuonna 1928 (Järvi, 1928). Jaon pohjana oli saksalaisen mallin mukaisesti siivilähampaiden lukumäärä. (Vrt. esim. Thienemann, 1922)

Siivilähampaat ovat kalan nielussa sijaitsevia kiduskaarten vä-käsellisiä ulokkeita, jotka estävät ravintoa menemästä hengi-tysveden mukana ulos (Kuva 1.). Lukumäärä lasketaan ensimmäises-tä vasemman- tai oikeanpuoleisesta kiduskaaresta. Planktonia syövillä kaloilla siivilähampaat ovat pitkiä ja tiheässä, muuta ravintoa käyttävillä lyhyempiä ja harvemmassa. (Liite, s. 88.)



Kuva 1. Siivilähampaiden sijainti kiduskaareissa

Järvi tutki myös siikojen kiduskaaren kokonaisrakennetta, pään luita sekä kalojen kasvua ja maantieteellistä levinneisyyttä. Näiden perusteella hän päätyi kahteen lajiin : tiheäsiivilähampainen C. muksun ja harvasiivilähampainen C. lavaretus (Järvi, 1943). Sittemmin on mm. Himberg (1970) kannattanut samansuuntaista jakoa. Hän kuitenkin erottaa hyvin harvasiivilähampaisen C.pidschianin lavaretuksesta omaksi lajikseen.

1940- ja 50-luvulla ruotsalainen Svärdson (1945, 1949, 1950, 1952, 1953, 1957, 1958) esitti, että kyseessä on joukko sisaruslajeja ja näiden risteymiä. Sisaruslajeina pidetään morfologisesti läheisiä tai identtisiä populaatioita, jotka ovat lisääntymisisolaatiossa eli niiden lisääntyminen keskenään on jollain tavalla estynyt (e.g. Mayr, 1970). 1957 Svärdson julkaisi siikojen luokituksen, joka perustui siivilähampaiden lukumäärän maantieteelliseen jakautumiseen, muotojen ekologiseen ja morfologiseen vertailuun sekä vesistöissä rinnakkain elävien (sympatristen) populaatioiden määrään. Euroopassa on Svärdsonin (1957) luokituksen mukaan viittä siikalajia, joita kaikkia tavataan myös Suomesta.

Lajit ovat suhteellisen nuorta alkuperää. Jääkauden aikainen maantieteellinen lisääntymiseste on aiheuttanut alkuperäismuodon jakautumisen eri lajeiksi. Lajit ovat myöhemmin eri aikoina eri suunnista levittäytyneet nykyiseen Fennoskandiaan. Ruotsiin siiat levisivät kahdessa erässä. C.pidschian, C. oxyrhynchus ja C. peled esiintyivät jo Baltian jääjärvestä noin 10 000 vuotta sitten. C. nasus ja C. lavaretus tulivat vasta Litorina-meren aikaan noin 7000 vuotta sitten. Jälkimmäiset alkoivat syrjäyttää varhaisempia lajeja, jotka tämän vuoksi ovat säilyneet lähinnä latvajärvissä tai muuten erillisemmässä vesissä. Eräissä tapauksissa samaan vesistöön joutuneet lajit ovat joko pysyneet ekologisilta piirteiltään muuttumattomina tai ovat risteytyessään alkaneet muistuttaa toisiaan. Muuttumattomia sympatrisia populaatioita voidaan pitää oikeina lajeina (Svärdson, 1957).

Svårdsonista poiketen Steinmann (1951) pitää kaikkia Pohjois-Euroopan siikoja yhtenä lajina, joka eri järvissä on muuntunut erilaisiksi ekotyypeiksi. Näiden lähtökohtana ovat nk. sukulaisparvet, joihin kuhunkin kuuluu ulkonäöltään ja kutukäyttäytymiseltään samanlaisia yksilöitä. Käsitys ei ole saanut laajempaa kannatusta. Tosin myös Koswig (1963) piti Svårdsonin lajeja vain ekotyyppeinä, mutta oletti nykymuotojen lähtökohdaksi kaksi lajia - harvasiivilähampaisen pohjaeläinsyöjän ja tiheäsiivilähampaisen planktonsyöjän. Hän arvioi kahden lajin risteytyneen Baltian jääjärvessä. Syntyneestä laajasta geenipoolista tai -varastosta nykyiset siikavedet saivat perintöaineksensa. Tyhjissä ekolokeroissa muodostui uusia tyyppejä.

Himberg (1970) yhtyy osin edelliseen. Hän pitää kyseenalaisena Svårdsonin oletettaman kahden tiheäsiivilähampaisen lajin esiintymistä Euroopassa ja yhdistää C. oxyrhynchuksen ja C. peledin C. muksun-tyypiksi sekä Svårdsonin C. pidschianin ja C. nasuksen C. pidschian-tyypiksi. Mm. Behnke (1972) arvostelee niin Svårdsonia kuin Himbergiäkin liiallisesta nojautumisesta siivilähampasluukumääriin.

Vuonna 1979 Svårdson julkaisi siikasystematiikastaan uuden version, joka osin huomioi aiempaan kohdistuneen arvostelun sekä uudemmat tutkimustulokset. Nyt hän jakaa siiat kahteen perustyyppiin, C. peled ja C. pidschian. Näiden esivaiheiden hän olettaa olleen lähtöisin Siperian jääkauden ulkopuolelle jääneiltä alueilta. Peled-ryhman Svårdson jakaa kolmeen lajiin: C. pallasi, C. nilssoni ja C. wartmanni. Neuvostoliitossa esiintyvän C. peledin hän tunnustaa omaksi lajikseen, toisin kuin vuoden 1957 luokituksessaan.

C. pallasi on Svårdsonin (1979) mukaan huono kilpailija. Laji vastaa lähinnä C. pelediä hänen aikaisemmassa luokituksessaan ja esiintyy mm. Varjon (1981) kalanimiluettelossa planktonsiikana, C. muksun. C. nilssoni on parempi kilpailija ja erkani peled-ryhmästä edellistä aikaisemmin. Ensimmäisenä Länsi-Eurooppaan tuli C. wartmanni, joka on kolmesta lajista menestykse-

käin. Kaikki kolme ovat planktonsyöjiä, viimeksimainittu lisäksi pohjaeläinsyöjä. Suomessa C. wartmannia on mm. Inarin riika.

Pidschian-ryhmän muodostavat C. fera, C. lavaretus ja C. acronius. Näistä ensin mainittu, nopeakasvuinen harvasiivilähampainen laji korvaa aiemman C. pidschianin. C. lavaretus vastaa entistä. Karisiian Svärdson (1970, 1979) toteaa aiemmin (Svärdson, 1957) nimenneensä virheellisesti C. nasukseksi ja ehdottaa ko. lajin nimeksi C. acronius, C. widegreni tai C. acronius widegreni.

Svärdsonin uusi luokitus jättää siikasystematiikan ja -taksonomian edelleen vähintäänkin sekavaksi. Meilläkin se kuitenkin omaksuttaneen vähitellen. Tämänhetkinen nimeämiskäytäntö on maassamme jonkin verran vaihteleva. Mm. Tuunainen (1968) käyttää 1960-luvulla ilmestyneessä kaloja, kalavesien hoitoa ja kalaviljelyä käsittelevässä kirjassa jaottelua, joka vastaa pääosin Svärdsonin (1957) vanhaa luokitusta ja toisaalta Varjon (1981) kalanimiluettelon luokitusta:

C. pidschian (Gmelin) eli pohjasiika (≈ 20 sh) esiintyy kaikissa pohjoiseen Jäämereen laskevissa vesistöissä ja on isokokoinen kylmän veden laji.

C. nasus (Pallas) eli karisiika (≈ 25 sh) tavataan samoissa vesissä kuin edellinen sekä Itämeren lahdissa.

C. lavaretus (L.) s.str. eli vaellussiika (≈ 30 sh) on karisiian lisäksi ainoa merialueella tavattava laji, jota esiintyy myös monissa sisävesissä.

C. oxyrhynchus (L.) eli järvisiika (≈ 40 sh) esiintyy mm. Kemijoen, Oulujoen, Kymijoen sekä Vuoksen vesistöissä. Se sietää muita lajeja paremmin lämmintä vettä.

C. muksun (Pallas) eli planktonsiika (≈ 50 tai useampi sh) tavataan Kokemäenjoen, Kymijoen, Vuoksen ja Oulujoen vesistöistä.

Selvytyden vuoksi olen työssani ottanut lähtökohdaksi tämän jaottelun. Karjalan Pyhäjärven harvasiivilähampaista siikaa olen kuitenkin nimittänyt Hietasen (1984) tutkimuksen mukaisesti hietasiikaksi, C. acronius, mikä vastaa Svärdsonin (1979) karisiikaa. Varsinaista merialueella esiintyvää karisiikaa on mm. Lehtonen (1981) nimittänyt C. widegreniksi.

Kalanimiluettelossa (Varjo, 1981) esiintyy C. peled sensu Svärdson C. muksunille synonyymisenä planktonsiikana ja C. peled sensu Berg varsinaisena peled-siikana. Peledsiika (46-48 sh) on peräisin Siperiasta ja esiintyy meillä ainoastaan istutettuna eräissä sisävesissä. Sen erottaa yhtä tiheäsiivilähampaisesta planktonsiikasta korkeampi ruumiin muoto ja leukojen muikkumaiset pituussuhteet - alaleuka on yläleukaa pitempi, päinvastoin kuin muilla siioilla. Peledsiika sietää myös muita paremmin rehevöityneitä vesiä.

Yhteenvedona siikamuotojen taksonomisista vastaavuuksista esittän Veijo Pruukin (1986) luokituksista kokoaman taulukon (1). Keski-Euroopan, sen enempää kuin Neuvostoliiton monimutkaiseen siikasytematiikkaan en tässä halua lähemmin puuttua. Aiheesta ovat kirjoittaneet mm. Dottrens (1959) Länsi-Euroopan, Kulmatycki (1927) Puolan, Sörmus (1976) Eestin sekä Pravdin (1954), Nikolsky & Reshetnikov (1970), Reshetnikov (1980) ja Shaposhnikova (1970) Neuvostoliiton siikojen osalta. Pohjois-amerikkalaista Coregonus-problematiikkaa ovat selvittäneet mm. Smith (1957), Booke (1968) ja Behnke (1970, 1972).

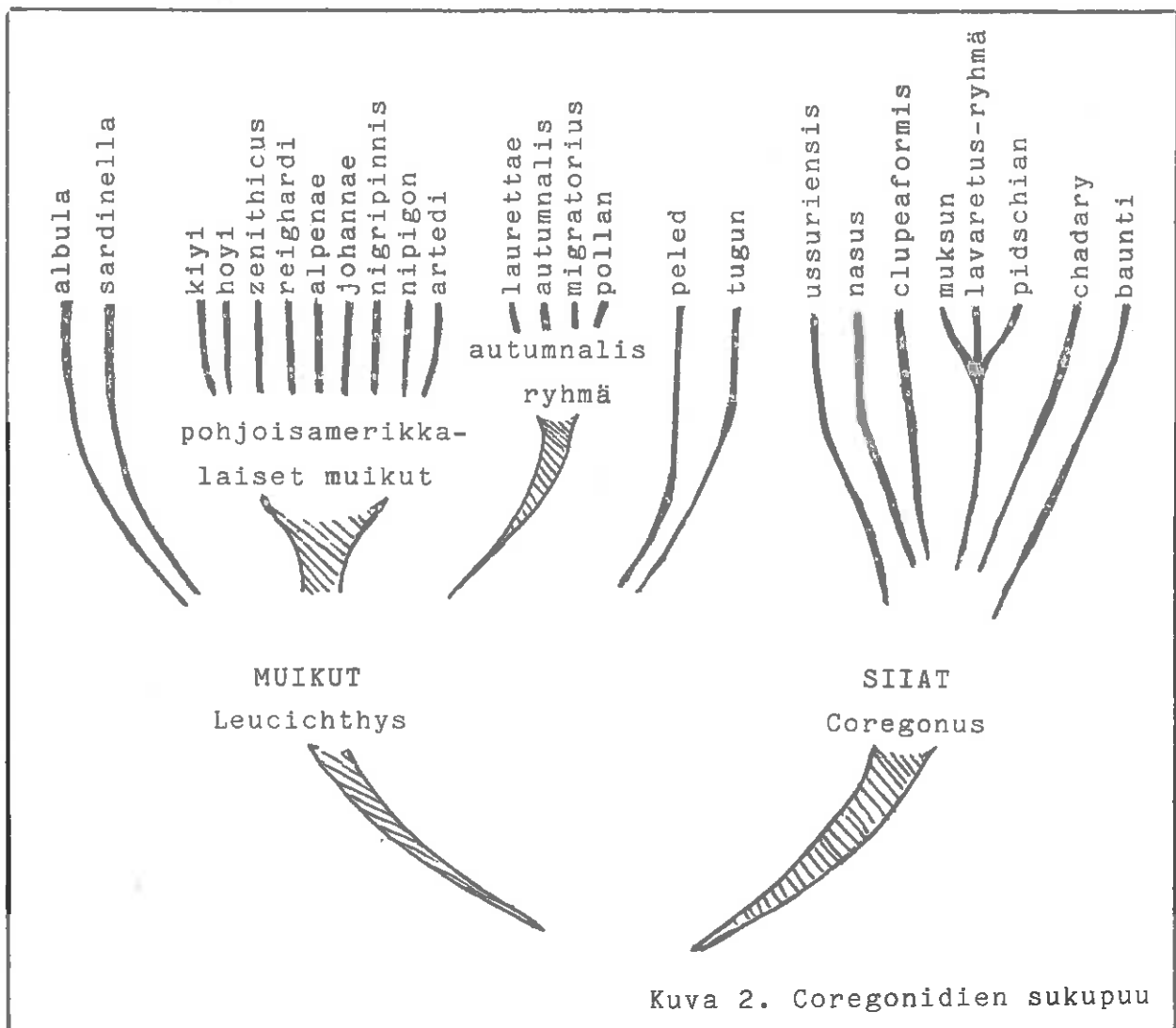
Taulukko 1. Siikojen taksonominen vertailu

Vaakasuoraan samassa tasossa esiintyvät nimet eivät ole tarkalleen rinnastettavissa.

Järvi 1928	Järvi 1943	Svärdson 1957	Kalanimiluettelo 1981	Svärdson 1979
1. <i>C. fera</i> jur.f. <i>inarenis</i> Inarin jokisiika	<i>C. lavaretus</i> f. <i>pidachian</i> Gm.	<i>C. pidachian</i> (Gmelin)	<i>C. pidachian</i> (Gmelin) Pohjasiika	<i>C. fera</i> Storak Large sparsely-rakered whitefish
2. <i>C. holsetus</i> Thien f. <i>anarenis</i> Inarin lehtisiika	<i>C. lavaretus</i> f. <i>anarenis</i> Järvi	<i>C. nasus</i> (Pallas)	<i>C. nasus</i> (Pallas) sensu Svärdson Karisiika	<i>C. widegreni</i> tai <i>C. acronius widegreni</i> Sandsak Lesser sparsely-rakered whitefish
3. <i>C. lavaretus</i> L. (Coll.) <i>lapponica</i> Lapin pikkusiika	<i>C. lavaretus</i> f. <i>prawdini</i> Berg			
4. <i>C. alavaretus</i> L. (coll.) f. <i>typica</i> Thien. Meri- ja jokisiika	<i>C. lavaretus</i> f. <i>mediospinatus</i> (Praw.) Berg	<i>C. lavaretus</i> (Linnaeus)	<i>C. lavaretus</i> (L.) s.str. Vaellusiika	<i>C. lavaretus</i> Älvisik River whitefish
5. <i>C. wartmanni</i> Bl. f. <i>bor.</i> Riika	<i>C. lavaretus</i> f. <i>borealis</i> Järvi			<i>C. wartmanni</i> Bläsiik Blue whitefish
6. <i>C. wartmanni</i> Bl. Murokas	<i>C. lavaretus</i> f. <i>järvi</i> Berg	<i>C. oxyrhynchus</i> (Linnaeus)	<i>C. oxyrhynchus</i> (L.) Järvisiika	<i>C. nilssonii</i> Planktonsiik Southern densely-rakered whitefish
7. <i>C. macrophthalmus</i> Pieni järvisiika				
8. <i>C. generasus</i> Peters f. <i>aspia</i> Smitt Iso järvisiika	<i>C. muksun</i> f. <i>aspia</i> Smitt	<i>C. peled</i> (Gmelin)	<i>C. muksun</i> (Pallas) = <i>C. peled</i> Gmelin sensu Svärdson Planktonsiika <i>C. peled</i> (Gmelin) sensu Berg Peledsiika	<i>C. pallasi</i> Aspaik Northern densely-rakered whitefish

Behnke (1970) jakaa Coregonus-suvun alasukuihin Coregonus, siiat ja Leucichthys, muikut (Kuva 2.). Viimemainittuihin kuuluu myös meikäläinen muikku, C. albula. Coregonidien tarkemmat kehityslinjalliset yhteydet sisältävät paljolti avoimia kysymyksiä. Muotojen risteytymisellä (hybridisaatio) ja perinnöllisen aineksen yhteensulautumisella (introgressio) lienee osuutta lajikehityksessä tai lajiutumisessa.

Siikakalojen kuten myös lohikalojen ryhmässä on ilmeisesti tapahtunut kehityslinjojen uudelleen lähentymistä. Lähisukuisten linjojen kehitys on samanlaisessa ympäristössä kulkenut rinnan tai kaukaisempien sukulaislinjojen kehitys lähentynyt siten, että nykyiset muodot muistuttavat toisiaan. Tällainen parallellismi tai konvergenssi voi helposti johtaa harhaan evolutiivisten suhteiden tulkintaa (Behnke 1970).



2.2. EVOLUUTIO

2.2.1. LAJIKÄSITE

1800-luvun lajikäsité oli olennaisesti typologinen. Jo Aristoteleelta juontui käsitys lajista, joka on muuttumaton biologinen yksikkö - tyyppi. Systemaattikot luokittelivat kaiken morfologisen muuntelun. He antoivat löydetyille muodoille aina uusia nimiä, huomioimatta lainkaan muuntelun luonnetta populaatiotasolla. Yli sata Coregonus-muotoa kuvattiin Euroopassa, yksin Itä-Karjalassa noin 40 (Berg, 1932; Pravdin, 1954).

Myöhemmin monityyppinen lajikäsitys ja lajien välisen muuntelun ymmärrys johtivat toiseen äärimmäisyyteen: useimmat siikamuodot tungettiin C. lavaretus-nimikkeen alle ja jaettiin alalajeihin (Järvi, 1928 & 1943). Svärdson yritti selvittää sotkua sarjassa artikkeleita, joissa hän painotti biologista lajikäsitystä ja ekologista erilaistumista (Svärdson, 1949, 1950, 1952, 1957, 1958, 1965).

Biologinen lajikäsitys Mayrin (1970) hengessä sisältää lisääntymisestä (isolaation), joka voi olla maantieteellinen, elimellinen, perinnöllinen tai käyttäytymisestä aiheutuva este umpimähkäiselle lisääntymiselle lajien välillä. Kaikkien siikamuotojen välille ei näitä lisääntymisesteitä ole siinä määrin muodostunut, että niiden risteytyminen keskenään olisi estynyt.

Ennen hedelmöitystä toimiva (engl. premating) etologinen isolaatio siikojen kutukäyttäytymisessä on erittäin heikko; mitään erityisiä paritteluseremonioita tms. ei esiinny (Fabricius & Lindroth, 1954). Useimmilla sympatrisilla populaatioilla on kuitenkin kutuaika- ja -paikkaeroja, jotka pitävät "lajit" erillään (mm. Svärdson, 1949). Paikalliset ja vuotuiset heilahtelut veden lämpötilassa tai ihmisen aiheuttamat muutokset ympäristössä voivat kuitenkin pienentää erojen merkitystä lisääntymisesteinä (Dottrens, 1959; Smith, 1964).

Myöskään hedelmöityksen jälkeiset (engl. postmating) isolaatiomekanismit eivät siiloilla ole kovin kehittyneitä. Gameettista tai tsygoottista kuolevuutta (sukusolujen ennen tai jälkeen hedelmöityksen tapahtuvaa kuolemista) ei juuri esiinny; hybridit ovat jopa vanhempiaan elinkykyisempiä (Garside &

Christie, 1962). Vain hedelmällisyys saattaa laskea myöhemmin (Svårdson, 1965).

2.2.2. HYBRIDISAATIO

Lajien välinen risteytyminen on lähisukuisilla kaloilla luonnossa suhteellisen tavallista (Hubbs, 1955). Poikkeuksena ovat merikalat, joilla risteytyminen on melko harvinaista, paitsi kampeloilla.

Lohikaloilla, joita paljon istutetaan, risteymät ovat melko yleisiä sellaisten lajien tai kantojen välillä, jotka eivät tavallisesti esiinny sympatrisina. Myös muuttuvat olosuhteet voivat ajaa lähilajit risteytymään (Pethon, 1974). Kalojen runsaussuhteet voivat kalastuksen vuoksi muuttua tai kutualueet saastumisen ja rakentamisen vuoksi kaventua, jolloin erillään pysyneet kutupopulaatiot voivat joutua toistensa yhteyteen. Svårdsonin (1965) mukaan eri siikamuotoja tavataan usein yksilöittäin toistensa parvissa.

2.2.3. INTROGRESSIO JA LAJIPARVET

Introgressio eli perinnöllisen aineksen yhteen sulautuminen on Svårdsonin (1970) mielestä tärkein syy siikamuotojen moninaisuuteen. Risteytymistä on tapahtunut usein ja sen yhteydessä geeniryhmien siirtymistä muodolta toiselle. Kysymyksessä on sisaruslajiparvi, jonka lajiutumisprosessi on vielä kesken. Tällainen lajiparvi (engl. species flock) on Echellen ja Kornfieldin (1984) mukaan määriteltä monofyleettiseksi eli evoluutiivisesti yksilinjaiseksi ryhmäksi läheisiä lajeja, jotka esiintyvät ainakin jossain määrin endeemisinä eli kotoperäisinä maantieteellisesti suljetulla alueella. Smith ja Todd (1984) pitävät pohjoisamerikkalaisia Coregonus-suvun muikkuja esimerkkinä alkavasta lajiparvesta. Populaatioilla on osittain päällekkäiset ekologiset ja morfologiset ominaisuudet. Maantieteellisesti vierekkäiset (parapatriset) ja päällekkäiset (sympatriset) sekä ajallisesti erilaiset (allokroniset) kutupopulaatiot ovat osin erilaistuneet ja niiden välillä on rajoitetusti geenivaihtoa. Tilanne euraasialaisilla tai eurooppalaisilla siioilla lienee vastaava.

Koska lajin määrittely on siikojen kaltaisella muuntelevalla ryhmällä edellä kuvatuista syistä kovin hankalaa, tulisi lajien sijasta mieluummin puhua populaatioista tai kannoista vertailun tai hoidon kohteina.

2.3. KANTOJEN MÄÄRITTELY JA SYSTEMAATTINEN TUTKIMUS

Kanta (engl. stock) määritellään esimerkiksi intraspesifisenä eli lajinsisäisenä ryhmänä umpimähkään lisääntyviä yksilöitä, joilla on ajallinen tai paikallinen koskemattomuus (Ihssen et al., 1981b). Kokeellisesti kanta voidaan määritellä myös erilaisilla populaatiomuuttujilla tai fysiologisilla, etologisilla, morfologisilla, meristisillä (lukumääräisesti laskettavilla), sytogeneettisillä tai biokemiallisilla ryhmäkohtaisilla ominaisuuksilla. Jokaiseen muuttujaan liittyy omat menetelmänsä ja eri muuttujat ovat eri tarkoituksiin soveltuvia. Populaatioparametrit ovat usein käyttökelpoisia ja tarpeellisiakin käytännön hoitotyössä, fysiologiset muuttujat vastaavasti mm. sopeutumistutkimuksissa. Muut ominaisuudet ovat tärkeitä kantojen täsmällisessä määrittelyssä ja esimerkiksi jalostustyössä. Periaatteessa kantojen erottelu on systemaattista kartoitusta ja työhön soveltuvat menetelmät samoja, joita muuntelun mittauksissaakin käytetään. Seuraavassa menetelmistä hieman tarkemmin.

2.3.1. BIOLOGISET MUUTTUJAT

Tärkeitä populaatioparametrejä kalakantojen määrittelyssä ovat runsaus, tuotto, ikäjakauma, kasvu, rekryytti ja kuolleisuus. Näiden merkitys on lähinnä paikallisessa erottelussa ja ne koskevat näin ollen nimenomaan sympatrisia ryhmiä. Dynaamiset populaatio-ominaisuudet ovat läheisessä suhteessa ympäristöön ja kalastukseen. Näiden ominaisuuksien perinnöllistä osatekijää on vaikea arvioida.

Fysiologisista parametreistä lähinnä kasvu ja hedelmällisyys, käyttäytymismuuttujista lisääntymiseen ja liikkumiseen liittyvät tekijät tulevat kysymykseen kalakantojen erottelussa. Nämä ovat kuitenkin vaikeasti mitattavissa ja ympäristövaikutuksille

alttiita epätasäsmällisiä erotteluominaisuuksia. Oletettujen kantojen koskemattomuuden tutkimuksessa ja istutuksien vaikutusten seurannassa ne ovat tärkeitä. Merkkaamalla kaloja voidaan seurata niiden liikkeitä ja tehdä päätelmiä geenivirrasta.

Anatomisia ominaisuuksia on perinteisesti paljon käytetty kalojen erotteluun. Niiden arvo varsinaisessa kantojen määrittelyssä voidaan jossain määrin kyseenalaistaa, sillä fenotyypistä eli ilmiäsuullista muuntelua ei välttämättä voida rinnastaa genotyypin eli perinnölliseen muunteluun (Clayton, 1981). Morfologisten ominaisuuksien perinnöllinen tausta on melko huonosti ymmärretty, vaikkakin periytyvyys eli heritabiliteetti voidaan kokeellisesti ja laskennallisesti arvioida. Kirpichnikovin (1981) laatiman yhteenvedon perusteella heritabiliteetit esimerkiksi pituudelle ja painolle ovat 0.3 luokkaa. Useammat rakenteelliset muuttujat yhdessä voivat antaa saman suuntaisia tuloksia kuin biokemialliset menetelmät (Casselman et al., 1981; Ihssen et al., 1981a,b).

Luutuneita osia kuten suomuja, otoliittejä ja eräitä pään luita (Gasowska, 1960, 1970) on käytetty siikakantojen tunnistamiseen. Casselman et al. (1981) totesivat 59-86 % viiden kannan yksilöistä osuvan oikeaan ryhmään pelkästään suomujen perusteella.

Merististen ominaisuuksien (kylkiviivan suomujen, selkänikamien, siivilähampaiden ym. lukumäärien) on usein todettu antavan entsyymitietojen kanssa yhteneväisiä luokituksia coregonideilla (Lindsey, 1961; Lindsey et al., 1970; Svärdson, 1970; Ihssen et al., 1981a,b). Näiden ominaisuuksien heritabiliteetit ovat suhteellisen korkeita. Kirpichnikov (1981) on laskenut Svärdsonin (1950, 1952) aineistojen perusteella siivilähampaiden heritabiliteetiksi 0.54-0.81.

Kantoja, alalajeja, lajeja, jopa sukuja onkin coregonidien ryhmässä identifioitu etupäässä siivilähampaiden lukumäärän perusteella. Ominaisuuden perinnöllinen tausta on polygeeninen, mutta Svärdsonin (1952) mukaan ympäristö aiheuttaa korkeintaan yhden tai kahden siivilähampaan muutoksen populaation keskiarvoon. Mm. Lindsey (1981) on kuitenkin siioilla osoittanut,

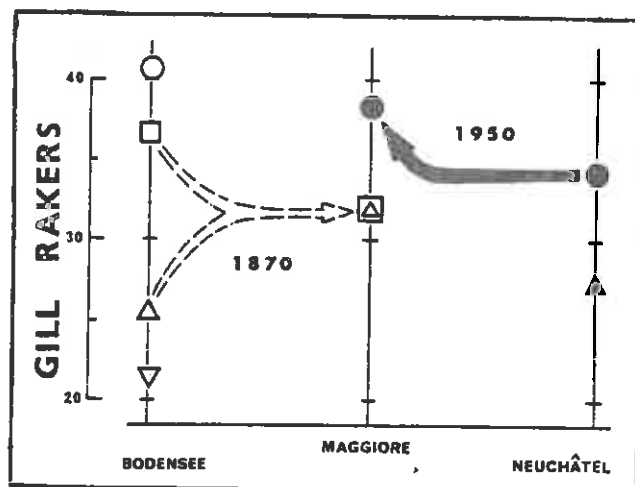
että tämänkin ominaisuuden suhteen tapahtuu adaptiivista radi-
aatiota eli sopeutumislevittäytymistä sekä toisaalta ominai-
suuden korvautumista (Laihonen et al., 1985 suomenos engl.
termistä character displacement). Muutoksia aiheuttaa ennen
kaikkea kilpailu.

Esimerkiksi istutuksen yhteydessä populaatio voi saada laajem-
man mahdollisuuden hyödyntää ympäristön ravinnonlähteitä kuin
alkuperäisellä populaatiolla oli aikaisemmassa kilpailutilan-
teessa. Tällöin voi siivilähampaiden lukumäärän vaihteluväli
kasvaa populaatiossa, kun harvinaisemmatkin muodot osoittautu-
vat hyödyllisiksi, eikä valinta karsi niitä. Vastaavasti uu-
dessa kilpailutilanteessa voi siivilähampaiden lukumäärän kes-
kiarvo siirtyä. (Ominaisuus ei siis oikeastaan korvaudu, vaan
muuttuu.)

Muutos siivilähampaiden keskiarvossa voi tapahtua hyvinkin no-
peasti, kuten Maggiore-järvestä on kuvattu (Berg, 1970). 1860-
1870 tuotiin Bodenseesta kaksi siikatyyppiä Maggiore-järveen.
Näiden siivilähammaslukumäärien keskiarvot olivat 25 ja 37.
Nämä risteytyivät muodostaen "lavarello"-tyypin, jonka siivilä-
hampaiden keskiarvo oli 31.3 kappaletta. Vuonna 1950 istutettiin
"bondella"-tyyppiä Neuchâtel-järvestä Maggioreen. Kolmessa su-
kupolvessa tämän tyypin keskiarvo nousi 34:stä 37.7:ään. (Kuva 3.)
Berg (1970) pitää tätä esimerkkinä keinotekoisesta valintapaineen
aiheuttamasta muutoksesta.

Kuva 3. Lago Maggiorin siikojen siivilähammas-
lukumäärien siirtymä

Kuvassa näkyvät istutettujen
kantojen sekä alkuperäisten
kantojen siivilähammasluku-
määrien keskiarvot.



Loch (1974) on osoittanut, miten Kanadan järvissä siivilähampaiden keskimääräinen pituuskin muuttuu ympäristön vaihdoksen myötä. Yleisesti ottaen siivilähampaiden lukumäärällä ja pituudella on ravinnon laatuun ja sitä kautta myös kasvuun vahva korrelaatio. Tarjolla olevat ravintoresurssit vaikuttavat siivilähampaiden morfologiaan valinnan ja kilpailun kautta.

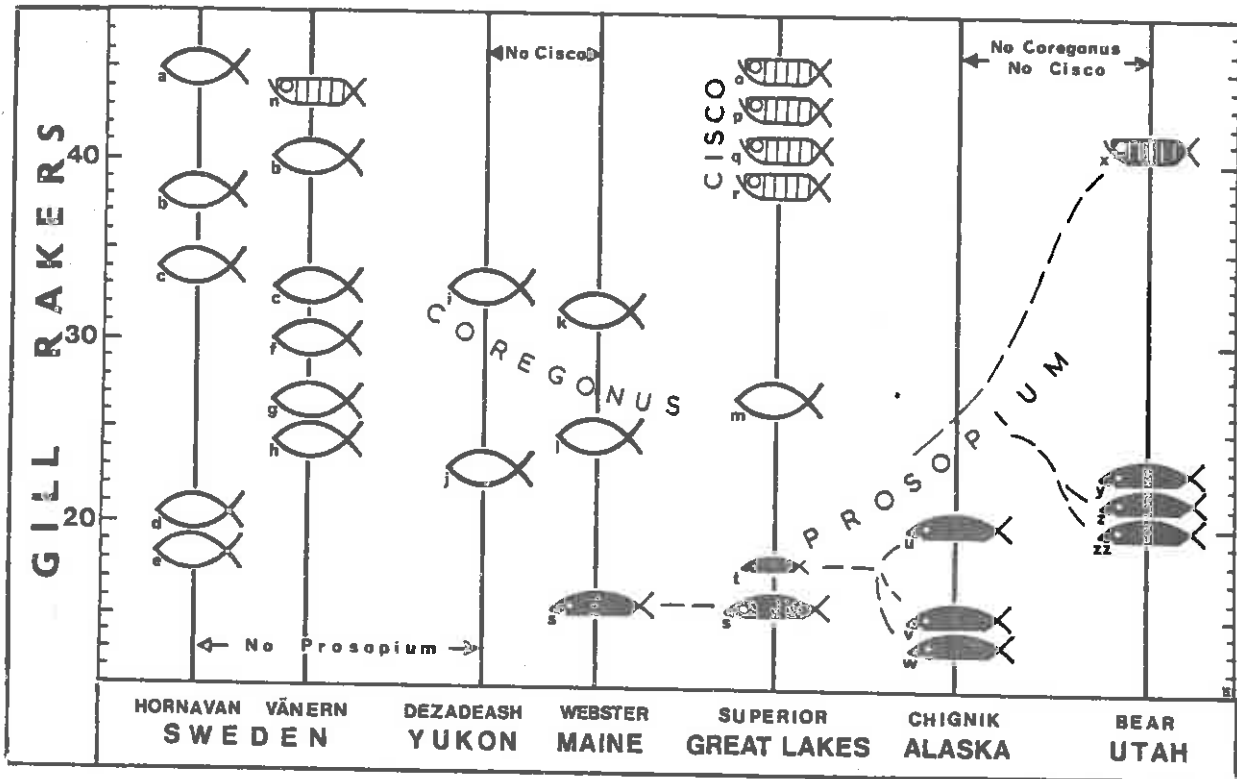
Siikojen sukuisten kalojen ryhmä pyrkii aina käyttämään kokonaan tarjolla olevan ravintoresurssitilan (Kuva 4, s. 14). Pohjois-Amerikassa pääasiassa muikut (*Leucichthys*-ryhmä, vrt. kuva 2 sivulla 7) täyttävät ekologiset lokerot. Mistä muikut puuttuvat, siellä esiintyy sympatrisia erilaistuneita siikapopulaatioita. Näistä yksi yleensä täyttää muikun ekologisen tilan, toinen on usein kääpiöitynyt. Euraasiassa resurssitilan täyttävät *Coregonus*-ryhmän siikatyyppit. Mikäli siika ja muikku esiintyvät yhdessä, siika saattaa olla kääpiöitynyt. Joissakin harvinaisissa tapauksissa lajit voivat myös risteytyä (Pethon, 1974).

Jokaisessa vesistössä kunkin coregonidimuodon siivilähampaiden morfologia muuntuu yhteisön mukaan. Kaikissa vesissä aikaa ei ole kulunut riittävästi ryhmän kokonaissopeutumiseen. Toisaalta ympäristön muuttuminen ja ihmisen aiheuttamat valintapaineet voivat jatkuvasti vaikuttaa siivilähampaiden kehitykseen. Tästä syystä on varottava nojautumasta yksinomaan niihin siikojen systemaattisessa kantojen määrittelyssä.

2.3.2. BIOKEMIALLISTIS-GENEETTISET MENETELMÄT

1970-luvun alussa Behnke (1970) kiinnitti kalageneettisessä symposiumissa huomiota sytogeneettisiin ja biokemiallisiin menetelmiin taksonomisten ongelmien ratkaisemisessa Salmo- ja Coregonus-suvuissa. Siinä missä klassinen systemaattikko lähtee tutkimuskohteen fenotyypistä eli ilmiästä, moderni tutkija keskittyy perinnölliseen ainekseen eli genotyyppiin.

Sytogenetiikka on valaissut lohikalojen suhteita tapauksissa, joissa morfologia ja meristiset piirteet eivät ole erottelussa auttaneet (Svårdson, 1945; Behnke, 1970; Simon 1963, 1964). Pelkkä DNA-määrän toteaminen on tuonut esiin mielenkiintoisia kysymyksiä salmonidien polyploidisaatiosta eli kromosomiston moninkertaistumisesta (Ohno, 1970).



Kuva 4. Coregonidien resurssitilan käyttö

Coregonodien siivilähammaslukumäärät seitsemässä järvessä. Jokainen symboli vastaa yhden tyyppin keskiarvoa seuraavasti:

valkoiset-Coregonus

- a. *C. pallasii*
- b. *C. nilssonii*
- c. *C. wartmanni*
- d. *C. widegreni*
- e. *C. fera*
- f. *C. fera* x *wartmanni*
- g. *C. wartmanni*
- h. *C. lavaretus*
- i. tiheäsiivilähampainen
- j. harvasiivilähampainen
- k. tiheäsiivilähampainen
- l. harvasiivilähampainen

Yukon-tyyppi

Maine-tyyppi

viivoitetut-Leucichthys

- n. *C. albula*
- o. *C. artedi*
- p. *C. hoyi*
- q. *C. kiyi*
- r. *C. zenithicus*

mustat-Prosopium

s.-zz.

Prosopium-sukuiset siiat ovat luoteiselle Pohjois-Amerikalle ominaisia lajeja. Toisin kuin muilla siioilla ei niiden sierainaukossa ole ihosiltaa eikä suuontelon pohjassa hampaita. Muoto on pyöreähkö verrattuna Coregonus-suvun siikoihin.

Booke (1968) vertasi amerikkalaisten coregonidien DNA:n syto- siini-guaaniini-suhteita, mutta ei löytänyt merkittävää eroa lajien välillä. Hienostuneet soluviljely- ja raitavärjäysmenetelmät ovat mahdollistaneet tarkemman genomien analyysin. Norjassa on Grammeltvedt (1974, 1975) tutkinut kirjolohien kromosomeja, Suomessa Palva (1986) lohien ja Neuvostoliitossa mm. Viktorovsky ja Ermolenko (1982) siikojen kromosomeja. Lajien välillä voidaan osoittaa eroja. Toisaalta ovat kromosomaaliset menetelmät kalakantojen vertailussa jääneet vähemmälle, koska yksilökohtainen kudosten välinen ja itse menetelmistä aiheutuva muuntelu tekee tulkinnat vaikeiksi.

Tärkein vielä tällä hetkellä yleisessä käytössä olevista biokemiallisista menetelmistä perinnöllisen yhtenäisyyden mitta- uksessa ja kalakantojen suhteiden tutkimuksessa on entsyymi- elektroforeesi. Tosin on DNA-hybridisaatiota jo aiemmin (mm. Mednikov et al., 1977) ja restriktioentsyymitekniikoita aivan viime aikoina (Avisé et al., 1984; Berg & Ferris, 1984) käytetty lajien, alalajien ja kantojen tutkimuksessa.

Avisé (1975) arvioi elektroforeesia systemaattisessa tutkimuk- sessa ja toteaa, ettei allotsyymien arvo ole valinnan neutrali- teetistä riippuvainen. Verrattuna ekologiaan, käyttäytymiseen, morfologiaan tai sytologiaan perustuviin fylogenieihin tai su- kupuihin, elektroforeesiin perustuva on objektiivinen ja tarkka (joskaan ei välttämättä "oikeampi"). Entsyymimuotojen perinnöl- linen tausta on suhteellisen yksinkertainen. Menetelmä kuiten- kin rajoittuu vain eläviin eliöihin, entsyymikuvat ovat usein vaikeaselkoisia ja tutkimus parhaimmillaankin antaa kuvan vain osasta genomia. Seksuaalinen isolaatio saattaa kehittyä ilman entsyymaattista erilaistumista, jolloin elektroforeesin erotte- lukyky alalajitasolla on huono (Kirkpatrick & Selander, 1979; Utter, 1981). Toisaalta morfologisesti toisiaan muistuttavien sisaruslajien erottelussa se on useinkin tehokas menetelmä (kts. esim. Oxford & Rollinson, 1983).

Entsyymigeneettisillä menetelmillä saadut sukupuut korreloivat yleensä suhteellisen hyvin anatomisiin ja kromosomaalisiin

ainakin kaloilla (Utter et al., 1973 lohet; Avise & Smith, 1974 aurinkoahvenet). Elektroforeesi on silti luonteeltaan feneettinen tekniikka, mistä johtuen tuloksien yhdistäminen muihin tietoihin on aiheellista (mm. Thorpe, 1979).

2.3.3. MONIMUUTTUJAMENETELMÄT

Erilaisten suhteiden, regressioiden, korrelaatioiden ja luokitelujen hyödyllisyydestä systematiikassa on kiistelty siinä määrin, että monimuuttujamenetelmien hyväksikäyttö on yleistynyt. Suomessakin on kehitetty tietokoneohjelmia siikakantojen eroteluun (Salojärvi & Auvinen, 1980). Fournier et al. (1984) ovat Kanadassa kehittäneet hienostuneen menetelmän, jolla kalojen sekapopulaatioita voidaan erotella samanaikaisesti jatkuvista ja diskreeteistä muuttujista. Diskriminanttifunktioilla on pysytetty tehokkaasti erottelemaan mm. pohjoisamerikkalaisia siikakantoja.

Ihssen et al. (1981a) testasivat Great Lakes-alueen allopatristen siikakantojen erottuvuutta. Morfologisiin ja meristisiin muuttujiin perustuva diskriminanttifunktio täsmällisesti eroteli yksilöt omiin kantoihinsa. Kannat tutkittiin myös elektroforeettisesti. Erittäin merkittävästi erottuvia alleelifrekvenssejä löydettiin kuudesta lokuksesta (32 tutkittiin). Standardietäisyydet vastasivat sitä järjestystä missä kantojen arvioidaan erkaantuneen toisistaan viimeisen jääkauden jälkeen. Meristiset dendrogrammit eli sukupuut vastasivat elektroforeettisia, morfologiset eivät täysin.

Casselman et al. (1981) arvioivat Lake Huronin siikakantoja 11 morfometrisen ja seitsemän meristisen ominaisuuden sekä 32 lokuksen (12 entsyymiä) suhteen. Multivariaattianalyysi ja elektroforeesi yhtäpitävästi erottelivat viisi kannaksi luokiteltavaa yhtenäistä yksikköä. Myös Kristofferson (1978) on Lake Winnipegistä vastaavalla tavalla erotellut siikojen alapopulaatioita.

Kunkin kalakannan ominaisuudet ovat monimutkainen vuorovaikutus perinnöllisiä, elimistöllisiä ja ympäristöön liittyviä tekijöitä, jotka ovat merkittävästi riippuvaisia historiallisesta taustasta. Seuraavassa hieman tämän tutkimusalueen menneisyydestä ja nykytilasta.

3. SAIMAA

3.1. SYNTYHISTORIA

Vuoksen vesistön vaiheet kytkeytyvät läheisesti Itämeren menneisyyteen. Saimaan synty liittyy Fennoskandiaa peittäneen mannerjäätikön vetäytymiseen. Saarnisto (1970) on väitöskirjassaan selvittänyt järviryhmän kehitystä tukeutuen jäätikön reunamuodostumista, sedimenteistä, maan kohoamisesta ja kivikautisista ranta-asutuksista tehtyihin tutkimuksiin.

Noin 10 500 vuotta sitten jäätikön reunaan muodostui salpauskelkiä. Sulava jää synnytti Baltian jääjärven ja tämän yhteyteen eteläisen Saimaan. Veden pinta oli huomattavasti valtameren pinnan yläpuolella, mutta laski Keski-Ruotsiin muodostuneen salmen kautta samalle tasolle. Suolaisen veden tulviessa n. 10 000 v.s. Itämeren altaaseen ei Saimaa enää ollut yhteydessä syntyvään Yoldia-mereen vaan itsenäinen järvi, jonka vedet kuitenkin purkautuivat mereen. Aluksi oli Saimaa kallellaan Lappeenrannasta pohjoisluoteeseen ja täten laski vetensä pohjoiseen. Jääpeitteen painosta vapautunut maa kohosi sittemmin kallistaen alueen kaakkoon, jolloin laskuväylä muuttui täysin. Itämeren allas joutui n. 9000 v.s. jälleen valtamerta ylemmäksi, Tanskan salmet kuivuivat ja paikalle syntyi makea Ancy-lus-järvi. Tällöin Saimaan vedet virtasivat Kallaveteen, joka oli edellä mainitun suurjärven lahti. Noin 8000 v.s. itsenäistyi Saimaa Ancy-lus-järvestä täysin. Aikaisemmin erillinen Etelä-Saimaa kallistui pohjoisten järviolueitten yhteyteen ja muodosti laajan samassa tasossa olevan vesistön, jolle Aaro Hellaakoski (1922) antoi nimen Suur-Saimaa. (Saarnisto, 1970)

Myöhemmin tulvivat vedet pohjoisesta Makkuslammen kynnyksen yli ja lopulta mursivat Salpausselän. Saimaan vedet syöksyivät kohti Laatokkaa synnyttäen Vuoksen laakson. Veden pinta laski useita metrejä. Vesistön latvaosista lukuisia järviä kuroutui itsenäisiksi. 2500 v.s. Varkauden kynnys erotti luoteiset vesistön osat eteläisestä Saimaasta. Näin vähitellen muotoutui Vuoksen vesistön suurin yhtenäinen vesialue, jota nykyisin kutsutaan edelleen Suur-Saimaaksi tai Renquistin (1952) mukaan Iso-Saimaaksi.

3.2. VESISTÖT JA VIRTAAUKSET

Suur-Saimaa muodostaa yhtenäisen valuma-alueen (vrt. kuva 5, s. 19). Kallavesi, Pielinen ja Höytiäinen katsotaan siihen kuulumattomiksi, koska ne poikkeavat hydrologiselta luonteeltaan (mm. Kuusisto, 1978).

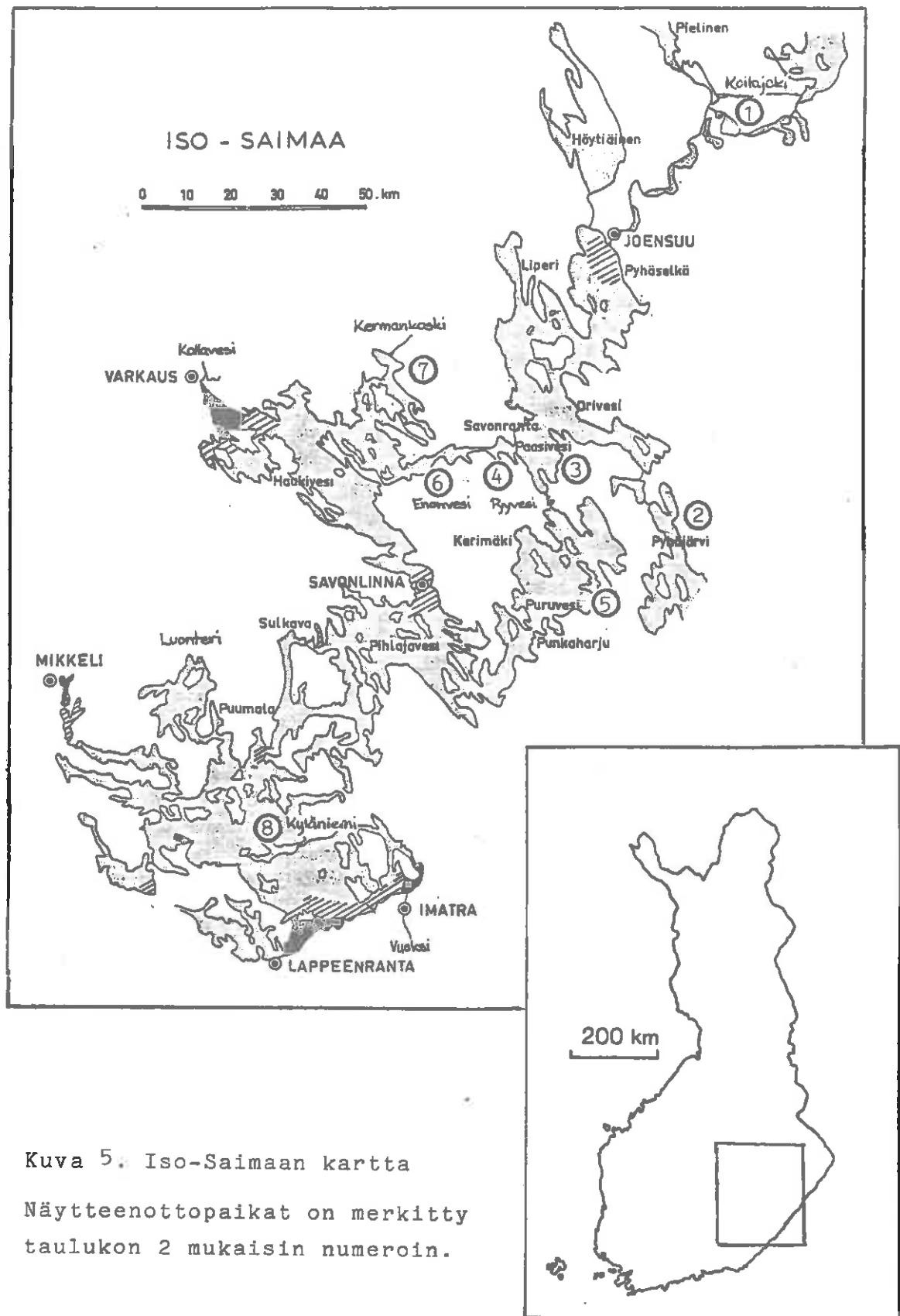
Tutkimusvesistöni pohjoisin, Koitajoki, on Pielisjoen haara. Pielisjokea pitkin tulevat Pyhäselän-Oriveden pohjoisosaan Pielisen suunnan vedet. Keskivirtaama on $228 \text{ m}^3/\text{s}$ (Kauppi et al., 1985). Edellä mainitun vesistön eteläpäässä on Paasivesi, josta virtaama Pyyvedelle ja edelleen Enonvedelle on $295 \text{ m}^3/\text{s}$. Kermankosken kautta purkautuvat Kallaveden itäisen haaran ja Juojärven reitin vedet $54 \text{ m}^3/\text{s}$. Haukiveteen tulevat Tappuvirran kautta edelliset ($326 \text{ m}^3/\text{s}$) sekä Kallaveden läntisen haaran vedet ($113 \text{ m}^3/\text{s}$). Puruvesi on oma selvä altaansa, joskin sinne purkautuu Paasivedeltä Raikun kanavan kautta vesiä $5 \text{ m}^3/\text{s}$. Myös Pyhäjärvi on oma yksikkönsä, vaikka sen vesiä virtaakin Puhoksen kautta Oriveteen.

Ala-Saimaalle Liittokiven selälle Kyläniemen pohjoispuolelle tulevat Lietveden kautta Luonterin ja Puumalansalmelta pohjoisten reittien vedet sekä lännestä Louhi- ja Yöveden vedet. Kyläniemen eteläpuolelta virtaukset kulkevat Vuoksen suulle ja purkautuvat Laatokkaan.

3.3. KALASTO

Iso-Saimaasta on Seppovaaran (1969) mukaan tavattu 33 kalalajia. Ihminen on kalastuksella ja istutuksilla, jätevesillä ja ruoppauksilla voimakkaasti muuttanut luontaista lajistoa ja sen runsaussuhteita. Saimaalla, kuten muuallakin, on ollut yleissuuntauksena taloudellisesti arvokkaiden lajien taantuminen ja vähempiarvoisten runsastuminen. Taloudellisesti merkittävin laji on muikku, joka kilpailee resursseista siian kanssa.

Siikoja Saimaassa on ainakin kaksi alkuperäistä lajia: pienempi vaellussiika (C. lavaretus) ja suurempi nykyisin harvinaisempi planktonsiika (C. muksun). Alueen pohjoisosassa kalastajat käyttävät lajeista nimityksiä tuppisiika ja jalosiika, varsinaisen Saimaan alueella puhutaan yksinkertaisesti pikku- ja isosiikasta.



Kuva 5. Iso-Saimaan kartta
Näytteenottopaikat on merkitty
taulukon 2 mukaisin numeroin.

Vaellussiian varsinainen levinneisyysalue maassamme on Pöhjan- ja Suomenlahteen laskevissa vesistöissä. Näissä se on myös siioistamme nopeakasvuisin : 6-7 vuotiaana 40-45 cm pitkä ja 0.5-1.5 kg painava. Saimaassa vaellussiika jää kuitenkin pieneksi - keskikooltaan tämä "tuppisiika" on 25 cm pitkä ja 100g painava (Seppovaara, 1969). Poikaset syövät eläinplanktonia sekä pieniä pinta- ja pohjaeläimiä, aikuiset enimmäkseen nilviäisiä. Vaellussiika kutee sorapohjaisissa virtapaikoissa loka-marras-kuussa.

Iso-Saimaassa tuppisiika on levinnyt suurimpaan osaan allasta. Sen sijaan planktonsiikaa tavataan vain Pyhäselässä, Orivedessä, Paasivedessä, Lietvedessä ja Etelä-Saimaalla sekä Iso-Saimaan yläpuolisista vesissä (Seppovaara, 1969). Vuoksen vesistö lienee planktonsiian ainoita luontaisia esiintymisalueita. Ympäristöministeriön uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunta (1986) luokitteleeekin planktonsiian erittäin uhanalaiseksi. Runsaiden istutusten vuoksi alkuperäisiä kantoja on jäljellä hyvin vähän. Ainut vahva kanta on Koitajoella. Tappuvirran, Orivirran, Pilpankosken sekä Partakosken kannat ovat ilmeisen heikot tai tuhoutuneet (uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö, 1986). Syynä lienevät mm. syväväylätöiden aiheuttamat kutualueiden menetykset.

Planktonsiika suosii puhtaita viilleitä vesiä. Osa kaloista vaeltaa virtapaikoille kudulle, osa kutee järvien rannoilla ja ka-reilla 0.5-5 metrin syvyydessä. Planktonsiika syö sekä poikase-
sena että aikuisena eläinplanktonia, aikuisena lisäksi vesi-
hyönteisten toukkia, pohjaeläimiä ja kalanpoikasia. Seppovaa-
ran (1969) ja Mäkisen (1962) mukaan se kasvaa Saimaassa hyvin-
kin kaksikiloiseksi.

Tutkimusalueeseen kuuluvassa Pohjois-Karjalan Pyhäjärvässä elää ilmeisesti luontaisena hietasiika (C. acronius). Laji viihtyy vain kylmissä vesissä, kesäisin järven syvänteissä, viilleän ve-
den aikaan myös rantavyöhykkeessä. Poikaset syövät eläinplank-
tonia ja aikuiset pohjaeläimiä: nilviäisiä, siiroja ja vesihyön-
teisten toukkia.

Järvisiika (C. oxyrhynchus) luetaan usein myös Vuoksen vesistön alkuperäisiin siikalajeihin. Lisäksi on Suur-Saimaan vesiin istutettu siperialaista peledsiikaa sekä useita muita alkuperältään vieraita kantoja.

Nykyinen tilanne on Saimaalla siikojen osalta sekava. Eri muotojen levinneisyyksien yksityiskohdat sekä kantojen muutokset tunnetaan huonosti. Viljelytoiminta ja velvoite- ym. istutukset edellyttävät ainakin perustiedot kantojen ekologisista ja geneettisistä suhteista. Jalostus- ja hoitotoimenpiteet on suunniteltava perinnölliset näkökannat huomioon ottaen. Työni on alustava selvitys Saimaan siikojen entsyymigeneettisestä muuntelusta ja sen suhteesta kantojen ja lajien määrittelyyn.

4. AINEISTO JA MENETELMÄT

4.1. NÄYTTEET JA KÄSITTELY

Tutkittu aineisto käsittää 12 siikanäytettä, joiden koko on 10-102 yksilöä (taulukko 2.). Paasivedestä näytteitä on vuosilta 1983 ja 1984, Kyläniemeltä ja Koitajoelta 1984 ja 1985, sekä muualta yksittäisinä vuosilta 1984 ja 1985. Elektroforeettisesta analyysistä jouduin jättämään Paasiveden vanhimman näytteen pois materiaalin huonokuntoisuuden vuoksi. Yksilöitä tutkimuksessa on tällöin kaikkiaan 393. Näytteenottopaikkojen sijainti selviää kartasta sivulla 19 (kuva 5.).

Kaikista kaloista on mahdollisuuksien mukaan otettu pituus-, paino-, sukupuoli-, ikä- ja ennen kaikkea siivilähammastiedot. Siivilähampaat on laskettu ensimmäiseltä oikeanpuoleiselta kiduskaareltä preparaattimikroskooppia apuna käyttäen. Lajien oletusarvoina on käytetty edellä esitettyä Tuunaista (1968) seuraavaa jaottelua. Pyhäjärven näytettä on pidetty hieta-siikana. Kustakin yksilöstä on pakkaseen tallennettu lihas- ja maksanäyte, joista on tehty entsyymigeneettinen analyysi.

4.2. ELEKTROFOREESI

Elektroforeesitekniikka perustuu proteiinien erilaiseen liikkuvuuteen väliaineessa sähkökentässä. Liikkumiserot johtuvat proteiinien erilaisista varauksista ja molekyyliarakenteista.

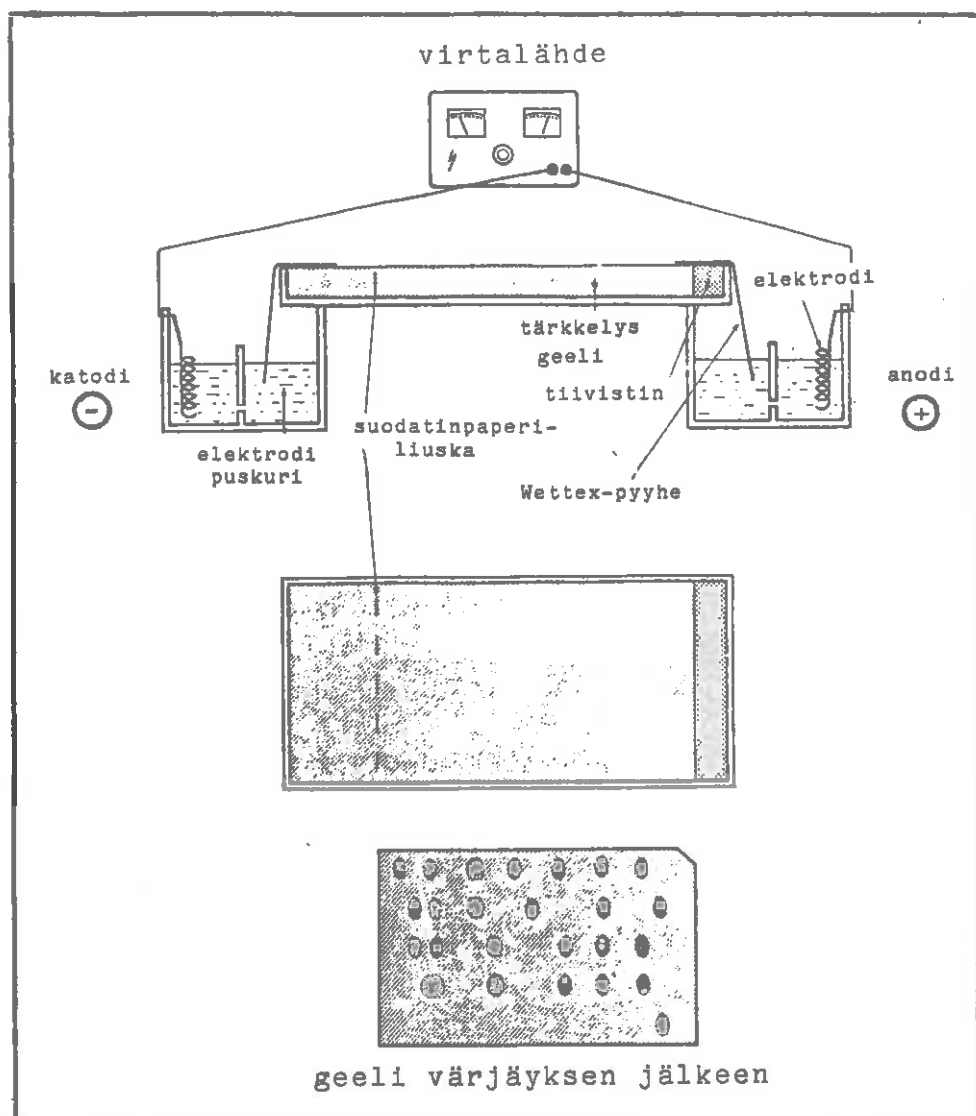
Taulukko 2. Näytteet

kartta- numero	paikka	koodi	pvm.	yksilö- määrä	oletettu siikalaji
1	Koitaajoki	KM1	17.11.84	18	plankton-
	Koitaajoki	KM2	kesä 85	38	"
2	Pyhäjärvi	PP1	12.02.84	50	hieta-
3	(Paasivesi	PL1)	13.07.83	(35)	tuppi- eli
	Paasivesi	PL2	27.03.84	54	vaellus-
	Paasivesi	PL3	24.05.84	33	"
4	Pyyvesi	PL4	27.08.84	12	"
5	Puruvesi	PL5	29.03.84	20	"
6	Enonvesi	EM1	talvi 84	10	plankton-
7	Kermankoski	KO1	16.11.84	26	järvi-
8	Kyläniemi	KL1	kesä 84	30	tuppi- eli
	Kyläniemi	KL2	kesä 85	102	vaellus-
					"
				Σ 393	(428)

Lisäksi liikkuvuuteen vaikuttavat väliaineen tiheys (geelin prosenttisuus), puskurien pH ja ionivahvuus, lämpötila, virran voimakkuus ja ajoaika. Jossain määrin voivat vaikuttaa myös tutkimuseliön ikä ja kehitysvaihe (mm. Nyman, 1967). Horison-taalinen elektroforeesilaitteisto näkyy kuvassa 6 sivulla 23.

Maksa- ja lihasnäytteet murskattiin käsin tai koneellisesti (multifix-homogenisaattorilla) tislatussa vedessä tai esi-käsiteltiin 2% fenoksi-etanolissa (pH 7,5) ja sentrifugoitiin 1,5 ml Eppendorf-putkissa. Kudosneste imeytettiin suodatin-paperiliuskoille, jotka aplikoitiin geelille.

Geelit valmistettiin 12% hydrolysoidusta perunatärkkelyksestä muovisiin muotteihin. Käytössä olivat seuraavat puskurit ja ajo-olosuhteet (s. 24):



Kuva 6. Horisontaalinen tärkkelys-
elektroforeesilaitteisto

Elektroforeesi suoritetaan ionisoituneessa ympäristössä korkean puskurikapasiteetin omaavassa heikkojen elektrolyyttien vesiliuoksessa. Sähkövirta ajetaan negatiiviselta katodilta Wettex-pyyhkeen kautta jäähdytetyn tärkkelysgeelin läpi positiiviselle anodille. Geeli leikataan teräslangan avulla 1-1,5 mm levyiksi ja nämä värjätään erikseen kullekin entsyymille tarkoitetussa väriliuoksessa. Eri tavoin liikkuneet allotsyymit näkyvät juovina geelillä.

A. Ridgeway et al., 1970

Elektrodipuskuri: 0,06 M LiOH (tai NaOH)
 0,3 M H_3BO_3 pH 8,1
 Geelipuskuri: 0,03 M Tris
 0,005 M sitraatti
 1% elektrodipuskuria pH 8,5
 Jännite 12,5 V/cm
 Ajoaika 6 tuntia

B. Clayton & Tretiak, 1972

Elektrodipuskuri: 0,04 M sitraatti pH 6,1
 Geelipuskuri: 0,002 M sitraatti pH 6,0
 puskurien pH-säätö N-(3-aminopropyl)-
 morfoliinilla
 Jännite 12,5 V/cm
 Ajoaika 6 1/2 tuntia

C. Cross & Payne, 1977

Elektrodipuskuri: 0,135 M Tris
 0,045 M sitraatti pH 7,1
 Geelipuskuri: 1:15 laimennettu
 elektrodipuskuri pH 7,1
 Jännite 10 V/cm
 Ajoaika 5 tuntia

D. Varvio-Aho & Pamilo, 1980

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 10 V/cm
 Ajoaika 5 tuntia

Ennen koko aineistoa kattavaa entsyymigeneettistä analyysiä tehtiin esiselvitys soveltuvista puskureista, värjättävistä entsyymeistä, muuntelevista lokuksista sekä tarkistettiin pakkasessa säilytettyjen näytteiden kunto. Selvityksessä värjättiin 20 entsyymiä käyttäen kuutta eri värjäyspuskuria:

- _____

sekä verrattiin näitä odotettujen heterotsygotioiden H_e osuuteen. Poikkeaman osoittamiseen Hardy-Weinbergin lukusuhteiden mukaisesta tasapainosta käytettiin χ^2 -testiä sekä Wrightin (1965) fiksoitumisindeksiä: $F = 1 - H_o / H_e$. Kun $F > 0$, on heterotsygootteja odottua vähemmän; kun $F < 0$, on niitä odotettua enemmän. Jos $F = 0$, on populaatio HW-tasapainossa.

Populaatioiden genotyyppirakennetta tutkittiin lisäksi Wrightin (1978) F-analyysillä. Muuntelevista lokuksista laskettiin erikseen fiksoitumisindeksit F_{IT} ja F_{IS} sekä alleelifrekvenssien standardoitu varianssi F_{ST} , jotka toteuttavat yhtälön: $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{ST})(1 - F_{IS})$.

F_{IT} ilmaisee koko aineiston poikkeamisen Hardy-Weinbergin tasapainon mukaisesti odotetusta heterotsygotiasta, F_{IS} yksittäisen populaation poikkeamisen H_e :stä ja F_{ST} populaatioiden erilaistumisesta johtuvan heterotsygoottien alijäämän lisäyksen. F_{IS} :n merkitsevyys testattiin Li & Horvitzin (1953) mukaisella kaavalla: $\chi^2 = n(F_{IS})^2$, missä n =yksilömäärä ja F_{IS} yksittäiselle alleelille laskettu arvo. Kahden alleelin lokuksessa arvo on molemmille alleeleille sama.

Geenidiversiteetti

Näytteiden muuntelua verrattiin niiden keskimääräisellä geenidiversiteetillä. Laskennallisesti tämä vastaa odotettua heterotsygotiaa H_e , mutta populaatioiden poiketessa HW-tasapainosta Nei (1973) kehoittaa käyttämään geenidiversiteettiä. Keskimääräinen heterotsygotia tai geenidiversiteetti $\bar{H}_e$ saatiin kaikkien tutkittujen lokusten heterotsygotioiden aritmeettisena keskiarvona. Keskiarvoille laskettiin myös keskivirheet. $\bar{H}_e$ laskettiin vertailun vuoksi suoraan (direct count), sekä korjaamattomista ($H_e = 1 - \sum x_i^2$) ja korjatuista ($H_e = 2n(1 - \sum x_i^2) / (2n - 1)$) diversiteeteistä. (Kts. Nei, 1978.)

Muuntelun jakautumista tarkasteltiin Nein (1973) diversiteetti-analyysillä. Kokonaisdiversiteetti (H_T) jaetaan populaatioiden sisäiseen (H_S) ja väliseen (D_{ST}) diversiteettiin. $H_T = H_S + D_{ST}$.

Kokonaisdiversiteetti $H_T = 1 - \sum \bar{x}_i^2$, missä $\bar{x}$ on populaatioiden alleelifrekvenssien keskiarvo. H_S on populaatioiden diversiteettien keskiarvo ja D_{ST} saadaan edellä mainittujen erotuksena: $D_{ST} = H_T - H_S$. Populaatioiden välisen diversiteetin osuus kokonaisdiversiteetistä on $G_{ST} (= D_{ST} / H_T)$.

Geneettinen etäisyys ja ryhmittelyanalyysi

Näytteiden välistä geneettistä etäisyyttä tarkasteltiin Nein (1972) standardietäisyydellä D , joka on identtisyyden I negatiivinen luonnollinen logaritmi. Vertailun vuoksi käytettiin myös Nein (1978) korjattuja otoskoon huomioivia etäisyyksiä. Identtisyyys $I = \sum x_i y_i / \sqrt{\sum x_i^2 \sum y_i^2}$, missä x_i on i :nnes alleelifrekvenssi populaatiossa X ja y_i on i :nnes alleelifrekvenssi populaatiossa Y . Näytteiden välisten etäisyyksien lisäksi laskettiin etäisyydet kantojen, "lajien" ja lokusten väleille.

Näytteiden keskinäisiä suhteita havainnollistettiin UPGMA- (=unweighted pairgroup arithmetic average) ryhmittelyanalyysillä käyttäen edellä mainittuja Nein geneettisiä etäisyyksiä. Erilaiset ryhmittelytekniikat antavat hieman erilaiset dendrogrammit eli sukupuut. Prager ja Wilson (1978) tutkivat kahden evolutiiviset suhteet huomioivan fylogeneettisen menetelmän (Fitch & Margoliash, 1967; Farris, 1972) sekä UPGMA-menetelmän (Sneath & Sokal, 1973) soveltuvuutta biokemiallisiin aineistoihin perustuvien sukupuiden rakentamisessa. He vertasivat SD- ja F-arvoilla epäsuoria tekniikoita (immunologia, DNA-hybridisaatio, tärkkelyselektroforeesi) suoriin (aminohappo- ja nukleotidisekvenssit). Fitch-Margoliashin menetelmä osoittautui epäsuorille käyttökelpoisimmaksi, Farrisin puolestaan suorille aineistoille. UPGMA soveltuu Farrisin menetelmää paremmin elektroforeesiaineistoille. Fitch-Margoliashin menetelmään verrattuna UPGMA ei "riittävästi" huomioi eroja evoluutionopeudessa eri kehityslinjojen välillä. Omassa aineistossani en katsonut eroilla olevan merkitystä, sillä jääkauden jälkeinen evolutiivinen aika on Saimaan yhtenäisellä vesistöalueella varsin lyhyt. Tyydyin UPGMA-ryhmittelyanalyysiin myös siksi, että katsoin aineistoni riittämättömäksi varsinaisen sukupuun rakentamiseen. Menetelmä on feneettinen ja havainnollistaa nimenomaan geneettisiä eroja tutkittujen ryhmien välillä.

5. TULOKSET

5.1. NÄYTTEIDEN LUONNEHDINTA

5.1.1. Siivilähampaat

Aineiston lajimääritys tapahtui perinteiseen tapaan siivilähampaista. Tulkitsin lajit seuraavasti:

20-26 sh	<u>C. acronius</u>	hietasiika
27-34 sh	<u>C. lavaretus</u>	tuppisiika (vaellus-)
38-43 sh	<u>C. oxyrhynchus</u>	järvisiika
51-63 sh	<u>C. muksun</u>	planktonsiika

Siivilähampaiden rakenne oli periaatteessa kahden tyyppinen: harvahko, lyhyt ja tanakka (hieta- ja tuppisiika) tai tiheä, pitkä ja hento (järvi- ja planktonsiika). (Vrt. valokuvia liitteessä) Siivilähampaissa esiintyi lukuisia Salmicola heinzi L.-copepodeja loisina.

Siivilähampaslukumäärien perusteella seitsemän näytteistä oli tuppisiikaa, neljä planktonsiikaa ja yksi hietasiikaa (Taulukko 3., s. 29). Kuudessa näytteessä oli ainakin yksi näytelajista poikkeava yksilö. Kyläniemen näytteissä esiintyi muutama planktonsiika. Lajia on alueelle istutettu; mahdollisesti sitä löytyy luontaisestikin. Havaitsin myös joitakin "välimuoto"-lukumääriä siivilähampaita omaavia yksilöitä. Väljästi tulkiten nämä voivat olla vaihtoehtoisesti tuppisiikaa tai järvisiikaa, mahdollisesti myös jonkinlaisia risteytymiä. Mäkinen (1962) on opinnäytetyössään todennut tuppi- ja planktonsiian Pyhäselällä elävän puhtaina kantoina keskenään. Etelä-Saimaalta en löytänyt tietoa järvisiikaistutuksista. Ellei järvisiika luontaisesti esiinny tuppisiian joukossa, voitaisiin olettaa, että vieraiden kantojen istuttaminen on mahdollisesti aiheuttanut risteytymistä plankton- ja tuppisiian välillä.

Kermankosken näyte sisälsi muutamia tuppisiikoja sekä useita planktonsiikoja. 38-43 siivilähampaan yksilöt tulkitsin järvisiioiksi. Paasiveden näytteissä oli muutamia plankton- ja järvisiikoja. Molempia on 1980 istutettu läheiseen Pyyveteen (MMM kalastusosaston istutuspöytäkirjat). Pyyveden yksilömääräisesti pienestä näytteestä en näitä lajeja kuitenkaan löytänyt.

Saimaan tuppisiikojen siivilähammaslukumäärien keskiarvot (28-31 sh) näissä näytteissä ovat lähellä vaellussiian merimuotoja (vrt. Lehtonen, 1981). Keski-Suomen lavaretus-tyypeillä keskiarvot ovat 33-38 siivilähammasta (Mäkinen, 1962). Tämä viittaa mahdollisesti Saimaan kehityshistoriaan ja aiempaan meriyhteyteen (kts. 3.1.).

Pyhäjärven näyte on kokonaisuudessaan hietasiikaa. Järvessä on aiemmin ollut myös nopeakasvuinen muoto, joka kalastajien mukaan on hävinnyt voimalaitoksen rakentamisen jälkeen. Ilmeisesti kutualueet ovat tuhoutuneet (Hietanen, 1984). Vuoksen vesistön alueella Pyhäjärvessä esiintyy hietasiian ainut populaatio. Tyyppiä löytyy kyllä pohjoisempaa, mm. Oulunjärvestä.

Taulukko 3.

Siivilähampaiden lukumäärien keskiarvot ja vaihteluvälit, lajimääritys

(Huom. Vaihteluvälien "poikkeavia" ääriarvoja ei ole huomioitu)

populaatio	koodi	sh-lukumäärä		n	siikalaji
		keski-arvo	vaihteluväli		
Koitaajoki	KM1	54.94	(51-63)	18	plankton-
Koitaajoki	KM2	ei tietoja		38	"
Pyhäjärvi	PP1	23.10	(20-27)	50	hieta-
(Paasivesi	PL1)	30.33	(27-34)	(35)	tuppi- eli
Paasivesi	PL2	29.93	(25-33)	54	vaellus-
Paasivesi	PL3	29.61	(25-34)	33	"
Pyyvesi	PL4	27.91	(26-30)	12	"
Puruvesi	PL5	31.20	(26-34)	20	"
Enonvesi	EM1	54.36	(51-64)	10	plankton-
Kermankoski	KO1	44.58	(40-54)	26	järvi-
Kyläniemi	KL1	29.33	(27-32)	30	tuppi- eli
Kyläniemi	KL2	30.79	(27-34)	102	vaellus-
Σ 393 (428)					

5.1.2. Ikä, kasvu ja sukupuolijakauma

Näytekalojen keskimääräiset pituudet ja painot sekä ominaisuuksien, myös iän, vaihteluvälit näkyvät taulukossa 4. Yhdistetyt lajitiedot ovat taulukossa 5.

Tuppi- ja hietasiikanäytteet ovat rakenteeltaan nuorempia ja yksilöt kooltaan pienempiä kuin järvi- ja planktonsiikanäytteissä. Osaltaan tähän saattaa vaikuttaa esimerkiksi pyyntitapa, sillä hietasiikakin kasvaa suhteellisen suurikokoiseksi (mm. Hietanen, 1984). Planktonsyöjät ovat kuitenkin nopeakasvuimpia ja pitkäikäisempiä kuin tuppisiika (Seppovaara, 1969).

Näytteiden sukupuolijakaumat (ei taulukossa) ovat osin vinoja. Joistakin nuorista pakastetuista yksilöistä oli sukupuoli mahdollon määrittää. Keskimäärin oli kutuaikaan syksyllä pyydetyissä näytteissä (Kermankoski, Koitajoki) enemmän koiraita, keväällä pyydetyissä (Paasiveden näytteet) suurin piirtein yhtä paljon koiraita ja naaraita, ja kesällä pyydetyissä (Kyläniemen ja Pyyveden näytteet) enemmän naaraita. Otokset ovat tosin yksilömääräisesti pieniä, jolloin koko populaation jakaumista on varoen tehtävä päätelmiä.

Taulukko 4. Siikojen pituus, paino ja ikä

populaatio	koodi	pituus (cm)		paino (g)		ikä
		$\bar{x}$	vaihteluväli	$\bar{x}$	vaihteluväli	
Koitajoki	KM1	39.63	(33.5-49.5)	584.9	(300-1250)	ei tiet.
Koitajoki	KM2	ei tietoja		ei tietoja		ei tiet.
Pyhäjärvi	PP1	21.65	(19.0-25.4)	65.5	(44-99)	2-4
(Paasivesi	PL1)	20.85	(16.0-25.0)	71.2	(30-128)	1-4
Paasivesi	PL2	20.35	(12.5-27.5)	30.3	(15-142)	2-4
Paasivesi	PL3	20.98	(14.5-24.5)	62.5	(17-124)	2-4
Pyyvesi	PL4	20.36	(19.0-23.5)	78.1	(51-124)	2 ⁺ -4 ⁺
Puruvesi	PL5	22.01	(17.0-27.0)	84.3	(35-153)	2-5
Enonvesi	EM1	38.68	(32.0-44.0)	483.8	(230-700)	4-8
Kermankoski	KO1	40.87	(33.0-48.0)	592.6	(235-1400)	ei tiet.
Kyläniemi	KL1	28.90	(23.5-36.9)	200.5	(88-457)	2 ⁺ -5 ⁺
Kyläniemi	KL2	24.19	(15.5-43.5)	104.4	(25-680)	1-8 ⁺

Taulukko 5.

Yhdistetyt
lajitiedot

yhdistetty laji	sh-lukumäärä ($\bar{x}$)	keskipituus (cm)	keskipaino (g)
hietasiika	23.10	≈20	≈65
tuppisiika	29.87	20-30	30-200
järvisiika	41.6	≈40	≈590
planktonsiika	54.66	>35	480-580

5.2. ENTSYIMIEN TULKINTA

Esiselvityksessä kokeillut 20 entsyymiä, niiden rakenne sekä entsyymilokusten (geenien paikkojen) lukumäärä ja muuntelevuus näkyvät taulukossa 6 sivulla 32. Taulukosta ilmenevät myös käytetyt kudokset ja värjäyspuskurit. Nomenklatuuri on Allendorf et al. (1979) systeemin mukainen. Lokukset on numeroitu katodisesta anodiseen liikkumisjärjestyksessä. Kaikista näytteistä tulkitut muuntelevat entsyymisysteemit alleeleineen näkyvät kuvassa 7 (s. 37). Alleelit ovat samassa lokuksessa samaan kohteeseen vaikuttavia, mutta vaikutukseltaan erilaisia geenejä. Värjätyillä geeleillä alleelien proteiinituotteet näkyvät eri tavoin liikkuneina täplinä. Seuraavassa esitän lyhyen entsyymikohtaisen tulkinnan näistä entsyymikuvista tutkimillani siioilla ja lähisukuisilla lohikaloilla.

ADH ilmenee eli ekspressoituu maksakudoksessa lohikaloilla yhtenä katodisena lokuksena (May, 1979). Muikulla entsyymi muuntelee (Vuorinen, 1984). Omista näytteistäni entsyymi oli vaikeahko tulkita, mutta joissakin yksilöissä havaitsin ADH-1 lokuksessa polymorfismia. ADH:lla esiintyy myös anodinen lokus, ADH-2, joka ei muuntele. Lokshina (1980) on kari-, pohja- ja peledsiialla todennut entsyymin kokonaan monomorfiseksi.

AAT (toiselta nimeltään glutamaattioksalosetaattitransaminaasi, GOT) tunnetaan lohikaloilla sekä sytosomaalisessa että mitokondriaalisessa muodossa. Lihaksessa on duplikoitunut eli kaksinkertaistunut lokus AAT-3,4. Muikulla alleeleja on kolme (Vuorinen, 1984). Useimmissa näytteissäni entsyymikuvat olivat liian tuhraisia muuntelun luotettavaan tulkintaan. Parhaan tuloksen sain Tris-sitraattipuskurilla, jolloin kaikki lokukset ekspressoituvat anodisesti. Katodisella alueella (morfoliinipuskurilla ajettaessa) on ilmeisesti kaksi lokusta, kuten muillakin lohikaloilla (May, 1980). Nämä eivät siialla ilmeisesti muuntele.

CPK:n värjäsin amidomustalla, tulos ei aina ollut kovin selvästi tulkittava. Entsyymi on dimeeri, mutta ei yleensä muodosta heterodimeerejä. Lihaksessa on duplikoitunut CPK-1,2-lokus.

Taulukko 6. Entsyymit

kansainvälinen numero	entsyymi	rakenne	lokusten lukumäärä	lokusten muutelu (katodi-anodi)	käytetty kudos	puhkuri- järjestelmät	puhkuri- värijäys- puhkuri
1.1.1.1.	ADH	alkoholidehydrogenaasi	2	+	M	A (C)	IV
2.6.1.1.	AAT	aspartaattiaminotransferaasi	3	(-)(-)+	L	C D B	VI
2.7.3.2.	CPK	kreatiinifosfokinaasi	3	(+)(-)(-)	L	A	VI
1.6.4.3.	DIA	diaforaasi	1	-	M	B	VI
3.1.1.1.	EST	esteraasi	3	+(+)(-)	M	A	I
4.2.1.2.	FUM	fumaraasi	2	-	L	A	IV
1.1.1.49.	G6PDH	glukoosi-6-fosfaattidehydrogenaasi	1 (2)	(+)	M	A	IV
5.3.1.9.	GPI	glukoosifosfaatti-isomeraasi	2	+	M, L	A D C	III
1.1.1.8.	G3P	glyserol-3-fosfaattidehydrogenaasi	2	+	M, L	C	V
2.7.1.1.	HK	heksokinaasi	2	-	M	A	VI
1.1.1.42.	IDH	isositraattidehydrogenaasi	2	+	(L)M	C D	V
1.1.1.27.	LDH	laktaattidehydrogenaasi	2 (3)	+	L(M)	A C	IV
1.1.1.37	MDH	malaattidehydrogenaasi	2	+	(M)L	B	IV
1.1.1.40	ME	malaattientisyymi	2	(+)+	(M)L	B	VI
3.4.1.3.	PEP	peptidaasi	2	-	M	A	II
2.7.5.1.	PGM	fosfoglukomutaasi	3	-	L(M)	A	III
1.1.1.46.	PGD	fosfoglukonaattidehydrogenaasi	1 (2)	(-)	L, M	B	IV
1.1.1.14.	SDH	sorbitolidehydrogenaasi	2	(+)-	M(L)	C D	IV
1.15.1.1.	SOD	superoksididismutaasi	2	-(+)	M(L)	(A)	*
1.2.1.37.	XDH	ksantiinidehydrogenaasi	1	-	M	A	IV

Huomautuksia:

M=monomeeri

D=dimeeri

T=tetrameeri

M=maksa

L=lihas

kts. s. 24

kts. s. 25

Lisäksi ainakin muilla lohikaloilla esiintyvät lokukset CPK-3 ja CPK-4 silmä- ja sukupuolirauhaskudoksissa (Allendorf et al., 1977; Vuorinen, 1984). Fergusonin ja kumppaneiden (1978) tavoin havaitsin vahvan ja himmeän juovan. Muuntelusta oli vaikea tehdä selkoa. Casselman et al. (1981) sekä Ihssen et al. (1981) mukaan sillisiialla entsyymi muuntelee.

DIA on monomeerinen entsyymi. Se näkyi himmeästi yhtenä lokuksena, joka ei muunnellut.

EST värjäytyi yhtä hyvin erilaisilla väriaineilla (Fast Blue, Black K, Fast Red), eikä entsyymikuvissa ollut eroa. Tulkitin kolme lokusta, joista ainakin EST-1 muuntelee. Todennäköisesti myös EST-2 muuntelee. Lokus erottuu paremmin LiOH- kuin NaOH-puskurilla. Allendorf et al. (1977) totesivat taimenella EST-2:n muuntelevaksi, Simonsen ja Frydenberg (1972) lohikaloihin kuulumattomalla kivinilkalla EST-3:n. Vuorisen (1981) mukaan muikulla on EST-muuntelua, jota hän ei kuitenkaan tarkemmin tulkitse. Ferguson et al. (1978) eivät havainneet Coregonuksilla populaatiokohtaista muuntelua, mutta löysivät eri siioista eri alleelit. Lokshina (1980) löysi peled- ja pohjasialta kaksi EST-2 alleelia ja neljä EST-1 alleelia. Omista näytteistäni löysin kolme EST-1 alleelia. Muuntelua esiintyi kaikilla tutkituilla kannoilla.

FUM:lla esiintyi kaksi aktiivisuusaluetta (=lokusta), samaan tapaan kuin esimerkiksi taimenella (Allendorf et al., 1977). Kuvat olivat himmeitä, mutta entsyymi vaikutti kaikilla yksilöillä monomorfiselta.

G6PDH esiintyi maksakudoksessa yhtenä lokuksena, joka mahdollisesti muuntelee - tulkinta epäselvän jäljen vuoksi on vaikeaa. Kysymyksessä voi olla kaksikin lokusta. Allendorf et al. (1977) mukaan taimenella lokuksia on kaksi, toinen kylläkin munuaiskudoksessa.

GPI värjäytyi varsin vaihtelevalla menestyksellä. Kokeilin usealla puskurijärjestelmällä sekä lihas- että maksakudosta, värjäten vuoroin agarissa ja liuoksessa. Eri kudoksista eks-

pressoituivat omat duplikoituneet lokuksensa, kussakin eri alleelit. Molemmat, GPI-1,2 ja GPI-3,4, muuntelevat. Mutta erityisesti maksakudoksen entsyymikuvia on vaikea tulkita. Ferguson et al. (1978) tulkitsivat lihaksen 8-12 juovaa kolmeksi lokukseksi, itse tulkitsin ne kahdeksi. Allendorf et al. (1977) havaitsivat taimenella kolme, Cross ja Ward (1980) lohella kaksi lihaslokusta. Lohella lokukset eivät muuntele. Joillakin geeleillä näkyi sekundäärisiä isoentsyymejä, jotka liikkuivat nopeasti anodille.

G3P on erittäin muunteleva ja siksi tärkeä entsyymi coregonidien tutkimuksessa. Valitettavasti en saanut entsyymikuviani kunnolla tulkittua. Kokeilemistani puskureista Varvio-Ahon ja Pamilon (1980) antoi selkeimmän kuvan, mutta vain osassa näytteistä. Siioilla, kuten muillakin lohikaloilla on kaksi G3P-lokusta. Toinen on duplikoitunut lokus G3P-1,2. Molemmat lokukset muuntelevat kaikilla coregonideilla (esim. Vuorinen, 1981 & 1984 muikku; Clayton & Franzin, 1970 ym. amerikkalainen sillisiika). C. clupeaformiksella valkoisessa lihaskudoksessa näkyy kaksi lokusta, punaisessa yksi. Risteytyskokeilla Franzin ja Clayton (1973) ovat todenneet 14 fenotyyppiä viiden alleelin yhdistelmänä (oletus on 18). Siioilla lokuksista G3P-1,2 on muuntelevin (Clayton et al., 1973; Ferguson, 1974).

HK ekspressoituu yleensä kahtena monomorfisena lokuksena maksakudoksessa. Monista näytteistäni jälki oli hyvin himmeää ja tulkinta hiukan epävarmaa.

IDH on ilmeisesti herkkä pakastesäilytykselle (todenneet mm. Casselman et al., 1981; Avise & Selander, 1972). Erityisesti maksakudoksen entsyymikuvaa oli vaikea saada edes näkyviin; aktiivisuuserot olivat suuria. Sekä maksa- että lihaskudoksessa oli muuntelua. Molemmissa esiintyi duplikoitunut lokus ja omat alleelinsa.

LDH on G3P:n lisäksi tärkeimpiä ja eniten siika- (ja muissakin kala-) töissä käytettyjä entsyymejä. Sen tulkinta on kuitenkin erittäin hankalaa. Juovia on jopa 15 ja kahden duplikoituneen

lokuksen alleelit sekoittaa helposti keskenään. Periaatteessa lihaskudoksessa erottuu katodisempi LDH-1,2 ja maksakudoksessa anodisempi LDH-3,4. Molemmissa ekspressoituu siialla useampi alleeli (Clayton et al., 1973; Kirkpatrick & Selander, 1979; Lokshina, 1980). Lisäksi ainakin muikulla (Vuorinen, 1984) ja taimenella (Allendorf et al., 1977) esiintyy silmäkudokselle spesifinen lokus LDH-5.

MDH-lokuksset ovat edellisen entsyymin lokusten tavoin kudosspesifisiä. Maksassa esiintyy duplikoitunut lokus MDH-1,2 ja lihaksessa toinen, MDH-3,4. Molemmat muuntelevat, mutta koko aineistosta sain vain lihasalleelit tulkittua. Lokusten juovien väliin muodostuu heterodimeerisiä välijuovia, "interbändejä". Franzin ja Clayton (1977) havaitsivat saman yksilön MDH-3,4 lokuksen ekspressoituvan eri tavoin valkoisessa ja punaisessa lihaskudoksessa. En voinut testata tätä pakastettuani vain valkoista lihasta. Kudoksessa alleeleja esiintyi kaksi. Muuntelua totesin kaikissa kannoissa.

ME on rakenteeltaan tetrameeri, mutta muistuttaa muuten dimeeristä MDH:ta. Entsyymi esiintyy sytosomaalisessa ja mitokondriaalisessa muodossa. Molemmat ekspressoituvat duplikoituneina lokuksina coregonideilla (Kirkpatrick & Selander, 1979 siika; Vuorinen, 1984 muikku). Taimenella (Allendorf et al., 1977) ja lohella (Cross et al., 1979) vain toinen lokuksista on havaittu duplikoituneeksi. Lokshina löysi peledsiian lihaslokuksesta kolme alleelia. Omien siikojeni lihaslokus muunteli, mutta en pystynyt sitä luotettavasti tulkitsemaan.

PEP:lla on kaksi lokusta, joista nopeampi maksalokus muuntelee. Värjäsin entsyymin aina maksasta, lihaksesta en saanut sitä yleensä lainkaan näkyviin. Yksi harvinainen alleeli esiintyi kahdessa populaatiossa.

PGM on monomeerinen entsyymi. Maksakudos ei antanut tulkittavaa tulosta läheskään aina. Lihaskudoksesta hidas katodinen lokus näkyi C-puskurijärjestelmällä hämärästi tai ei lainkaan. A-puskurijärjestelmällä anodisia lokuksia oli kolme,

joista nopein muunteli. Tämä on siialla ilmeisesti duplikoitunut lokus, kuten muikullakin, mutta vain toinen alkuperäisistä lokuksista segregoituu (Vuorinen, 1984).

PGD ei ollut näytteissäni yleensä tarpeeksi aktiivinen tulkittavaksi. Ilmeisesti kyseessä on yksi tai kaksi lokusta. Vuorinen (1984) tulkitsee muikulla yhden lokuksen.

SDH on labiili entsyymi ja kärsii pakkassäilytyksestä. IDH:n tavoin aktiivisuuserot maksakudoksessa olivat suuria. Muiden lohikalojen tapaan esiintyy siialla maksassa duplikoitunut lokus SDH-1,2 (Cross & Ward, 1980; Vuorinen, 1984). Muuntelua näyttää lokuksessa olevan, mutta tulkinta on hyvin hankalaa. Lihaskudoksessa on nopeammin liikkuva muuntelematon lokus SDH-3. Engel et al. (1970) sekä Ferguson et al. (1978) toteavat siiat tämän entsyymin suhteen polymorfisiksi, mutta eivät tarkemmin kuvaa muuntelun laatua. Ståhl (1981) tulkitsee lohien juovat kahden lokuksen tuotteiksi.

SOD (eli tetratsoliumoksidaasi, TO) värjäytyy muiden värjäysten yhteydessä (mm. ADH, CPK, PGM). Se näkyy tummaksi värjäytyneellä geelillä vaaleina juovina. Maksakudoksessa juovat jäivät himmeiksi. Lokuksia oli yksi, muuntelua ei esiintynyt. Lihaksessa näkyi toinen, pitemmälle liikkuva lokus, joka mahdollisesti muuntelee. Vuorinen (1984) toteaa muikulla vain yhden SOD-lokuksen, Lokshina (1980) Coregonus-suvulla kaksi. Hänen mukaansa lihaslokuksessa (SDH-2) on peledsiialla eri alleeli kuin pohja- ja vaellussiialla sekä muikulla, joilla kaikilla on sama.

XDH näkyi erittäin himmeänä anodisena lokuksena. Se on todennäköisesti kaikilla coregonideilla monomorfinen (Ferguson et al., 1978; Vuorinen, 1984), kuten myös kirjolohella (Allendorf et al., 1975) ja taimenella (Allendorf et al., 1977).

Kaikkiaan 20 entsyymijärjestelmän noin 40 lokuksesta 12 oli monomorfisia, kuusi todennäköisesti monomorfisia, 16 muuntelevia ja kuusi todennäköisesti muuntelevia. 15 lokuksista esiintyi duplikoituneena (=37 %).

Tilastollisessa käsittelyssä BIOSYS-1 ohjelmalla vertasin näytteitä, kantoja ja lajeja 13 lokuksen suhteen:

ADH-2	FUM-2	PGM-2	XDH-1
DIA-1	MDH-3,4	PGM-3,4	
EST-1	PEP-2	SDH-3	
FUM-1	PGM-1	SOD-1	

Valitsin nämä lokukset, koska ne olivat kaikista näytteistä jotenkin tulkittavissa. Paasivesi-1 näytteen jouduin karsimaan, koska maksakudokset olivat kaloista lähes tuhoutuneet pitkän säilytyksen seurauksena.

ATK-ohjelmaa varten laskin duplikoituneesta MDH-3,4 lokuksesta alleelifrekvenssit ja sijoitin niitä vastaavat genotyyppifrekvenssit yhteen lokukseen. Ohjelmaa varten oli näytekoot kyseisen entsyymin kohdalla myös tuplattava, sillä genotyyppifrekvensseistä ei olisi tullut kokonaislukuja. Tämän ei kuitenkaan pitäisi mainittavasti vaikuttaa tulosten tulkintaan, koska frekvenssit ovat suhteellisia arvoja.

Lisäksi muodostin geneettisen vertailun vuoksi kaikista näytteistä yhdistetyn siivilähampaiden lukumäärään (38-43 sh) perustuvan järvisiikapopulaation, Y01. Kyseessä on korkeintaan muutama "järvisiika"-yksilö isompaa näytettä (>50 kalaa) kohti, joten näitä yksilöitä ei ko. näytteistä ole tilastollista käsittelyä varten poistettu. Hierarkista analyysiä varten yhdistin näytteitä järvikohtaisiksi kannoiksi sekä siivilähampasjaottelun mukaisesti lajeiksi.

5.3: ALLEELI- JA GENOTYYPPIFREKVENSSIT

Kolmestatoista työssä huomioidusta lokuksesta kolme muunteli kaikissa näytteissä, yksi vain neljässä kahdestatoista näytteestä. Muuntelevaksi katsoin lokukset, joissa yleisimmän alleelin frekvenssi oli alle tai yhtä kuin 0,990. Polymorfisten lokusten alleelifrekvenssit näkyvät taulukossa 7 sivulla 39 ja alleelifrekvenssien erojen merkitsevyydet näytteiden ja lajien välillä taulukossa 8 sivulla 40.

Taulukko 7. Muuntelevien lokusten alleelifrekvenssit

Taulukossa n=otoskoko, MDH:n kohdalla todelliset luvut ovat suluisissa. Alla on avain populaatioiden numerointiin tietokonetulostuksessa.

ALLELE FREQUENCIES IN POPULATIONS 1 THRU 12 *****												
LOCUS	POPULATION											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
EST-1 (N)	18	38	47	50	33	20	12	6	25	28	94	11
A	0.444	0.250	0.266	0.170	0.242	0.175	0.125	0.250	0.320	0.179	0.234	0.364
B	0.361	0.487	0.606	0.730	0.667	0.625	0.625	0.333	0.580	0.507	0.612	0.500
C	0.194	0.263	0.128	0.100	0.091	0.200	0.250	0.417	0.100	0.214	0.154	0.136
MDH-3 (N)	18	38	47	50	33	20	12	6	25	28	94	11
A	0.556	0.417	0.667	0.644	0.553	0.724	0.563	0.650	0.577	0.733	0.634	0.409
B	0.444	0.583	0.333	0.356	0.447	0.276	0.438	0.350	0.423	0.267	0.366	0.591
PEP-2 (N)	18	38	50	50	31	20	12	6	26	30	99	11
A	1.000	1.000	1.000	0.990	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.983	0.990	0.864
B	0.000	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.010	0.136
PGM-3 (N)	18	38	50	50	31	20	12	10	23	28	102	10
A	0.944	0.789	0.870	0.740	0.871	0.875	0.792	0.850	0.826	0.750	0.775	0.750
B	0.056	0.211	0.130	0.260	0.129	0.125	0.208	0.150	0.174	0.250	0.225	0.250
KEY TO POPULATIONS *****												
ORIGINAL POP. NO.	POP. NO. ON PRINTOUT		POPULATION NAME		PL4		PL5		PL6		PL7	
KM1	1		KOITAJOKI				EMI				PURUVEI	
KM2	2		KOITAJOKI				KOI				PYYVEI	
PP1	3		PYHAJURVI				KL1				ENDRVEI	
PL2	4		PAASIVEI				KL2				KERMANKOSKI	
PL3	5		PAASIVEI				YOI				KYLANIEMI	
											KYLANIEMI	
											JARVISIIKA	

Taulukko 8. Alleelifrekvenssien erojen merkitsevyydet

a. Näytteiden välillä

lokus	χ^2	df
EST-1	26,277	22
MDH-3,4	16,305	11
PEP-2	21,814*	11
PGM-3,4	7,827	11

b. Lajien välillä

lokus	χ^2	df
EST-1	16,255*	6
MDH-3,4	4,424	3
PEP-2	23,326***	3
PGM-3,4	2,471	3

EST-1 lokuksessa esiintyi kolme alleelia, joista A tai C oli yleisin vain yhdessä näytteessä. Kaikissa muissa oli B-alleeli yleisin. Nämäkin poikkeamat voivat olla pienen otoskoon (<20 yksilöä) aiheuttamaa vinoumaa, sillä erot B-alleelin frekvenssiin ovat pienet. Tuppi- ja hietasiikakannoissa oli B-alleelin frekvenssi selvästi korkeampi kuin planktonsiiloissa. Järvisiian frekvessit ovat edellä mainittujen väliltä.

MDH-3,4-lokuksessa voi kuvattu muuntelu mainituista oletuksista johtuen hieman poiketa todellisuudesta. Lokuksen kaksi alleelia ovat Koitajoen planktonsiikakannassa lähes yhtä yleisiä, hieta- ja tuppisiikakannoissa oli A-alleeli selvästi yleisempi. Järvisiialla oli B-alleelin frekvenssi hiukan korkeampi.

PEP-2 lokuksen B-alleelia esiintyi harvinaisena kolmessa tuppisiikanäytteessä sekä hieman yleisempänä kootussa järvisiikanäytteessä (Y01).

PGM-3,4 lokuksen A-alleeli oli kaikissa näytteissä selvästi yleisin, eivätkä frekvenssit eronneet toisistaan kovinkaan merkitsevästi.

Alleelifrekvenssit eivät kaiken kaikkiaan eronneet merkitsevästi näytteiden välillä. Vain peptidaasin frekvenssit erosivat jokseenkin merkitsevästi. Lajien välisessä vertailussa nämä erot kuitenkin korostuvat : peptidaasin alleelifrekvenssit eroavat erittäin merkitsevästi lajien välillä. Myös esteraasin alleelifrekvenssit eroavat jokseenkin merkitsevästi (taulukko 8, s.40).

Hardy-Weinbergin tasapainon testaus

Havaittujen ja odotettujen heterotsygotioiden poikkeavuuden testaus (taulukko 9, s.42-44) osoitti vain yhden lokuksen poikkeavan erittäin merkitsevästi HW-tasapainosta : Koitajoki-2 näytteen MDH-3,4 lokus. Kahden muun näytteen MDH-3,4 lokuksen χ^2 -testisuure oli jokseenkin merkitsevä (Paasivesi-2 ja Kermankoski). Poikkeama voi johtua ensyymien tulkinnasta. Lokus on duplikoitunut ja fenotyyppien lukeminen monijuovaisista entsyymikuvista ei aina ole täysin yksiselitteistä. Muuntelua voi todellisuudessa olla kahdessakin lokuksessa. Lisäksi ATK-ohjelmaa varten tehty keinotekoinen alleelifrekvenssien siirto yhden lokuksen genotyyppifrekvensseiksi on voinut vahvistaa pieniäkin todellisia poikkeamia. Pyhäjärven näytteessä EST-1 lokus poikkesi jokseenkin merkitsevästi HW-tasapainosta.

F-arvot (taulukko 10, s. 45) osoittavat viiden näytteen kohdalla vähäistä heterotsygotian ylijäämää PGM-3,4 lokuksessa. PEP-2 lokuksessa ylijäämää on kaikissa muuntelevissa näytteissä. Saman kertoo F_{IT} -arvo tämän lokuksen kohdalla, vaikka ylijäämä on pieni. Koko aineiston heterotsygotian alijäämä EST-1 ja MDH-3,4 lokuksissa on suurempi. F_{IS} -arvojen testaus kertoo, että yksittäinen populaatio aiheuttaa kokonaispoikkeamasta EST-1 lokuksen C-alleelissa merkitsevän osan, MDH-3,4 ja PEP-2 lokuksissa jokseenkin merkitsevän osan. F_{ST} -arvot ovat suhteellisen pieniä, populaatioiden erilaistumisesta johtuva poikkeama HW-tasapainosta on vähäistä.

Taulukko 9. Hardy-Weinberg lukusuhteiden testaus

Taulukossa näkyvät havaitut ja odotetut heterotsygoottien lukumäärät, χ^2 -testisuure ja vapausasteet sekä Wrightin (1965) fiksoitumisindeksi.

CHI-SQUARE TEST FOR DEVIATION FROM HARDY-WEINBERG EQUILIBRIUM ***** COEFFICIENTS FOR HETEROZYGOTE DEFICIENCY OR EXCESS *****						
POPULATION:	LOCUS	OBSERVED HETEROZYGOTES	EXPECTED HETEROZYGOTES	CHI- SQUARE	DF	FIXATION INDEX (F)
KOITAJOKI, (KM1)	EST-1	10	11.417	5.617	3	0.124
	MDH-3	20	17.778	0.563	1	-0.125
	PGM-3	2	1.889	0.062	1	-0.059
KOITAJOKI, (KM2)	EST-1	19	23.987	3.322	3	0.208
	MDH-3	27	61.250	39.392 ***	1	0.559
	PGM-3	12	12.632	0.095	1	0.050
PYHAJARVI, (FP1)	EST-1	19	25.628	10.016 #	3	0.259
	MDH-3	42	42.667	0.023	1	0.016
	PGM-3	11	11.310	0.038	1	0.027
PAASIVESI, (PL2)	EST-1	18	21.410	3.011	3	0.159
	MDH-3	39	49.551	4.897 *	1	0.213
	PEP-2	1	0.990	0.005	1	-0.010
	PGM-3	24	19.240	3.060	1	-0.247
PAASIVESI, (PL3)	EST-1	15	16.121	1.513	3	0.070
	MDH-3	33	32.629	0.009	1	-0.011
	PGM-3	6	6.968	0.598	1	0.139

Taulukko 9. Hardy-Weinbergin lukusuhteiden testaus (jatkoa)

POPULATION:	LOCUS	OBSERVED HETEROZYGOTES	EXPECTED HETEROZYGOTES	CHI- SQUARE	DF	FIXATION INDEX (F)
PURUVESI, (FL4)	EST-1	10	10.775	0.446	3	0.072
	MDH-3	15	15.197	0.006	1	0.013
	PGM-3	5	4.375	0.408	1	-0.143
PYRVESI, (PL5)	EST-1	7	6.375	1.813	3	-0.098
	MDH-3	11	11.813	0.114	1	0.069
	PGM-3	3	3.958	0.703	1	0.242
ENONVESI, (EM1)	EST-1	4	3.917	1.260	3	-0.021
	MDH-3	8	9.100	0.292	1	0.121
	PGM-3	3	2.550	0.311	1	-0.176
KERMANKOSKI, (KO1)	EST-1	9	13.780	6.362	3	0.347
	MDH-3	18	25.385	4.401*	1	0.291
	PGM-3	6	6.609	0.195	1	0.092
KYLÄNIEMI, (KL1)	EST-1	17	15.500	3.492	3	-0.097
	MDH-3	20	23.467	1.309	1	0.148
	PEP-2	1	0.983	0.009	1	-0.017
	PGM-3	10	10.500	0.063	1	0.048

Taulukko 9. Hardy-Weinbergin lukusuhteiden testaus (jatkoa)

POPULATION:	LOCUS	OBSERVED HETEROZYGOTES	EXPECTED HETEROZYGOTES	CHI- SQUARE	DF	FIXATION INDEX (F)
KYLÄNIEMI, (KL2)	EST-1	46	51.441	5.242	3	0.106
	MDH-3	96	86.280	2.361	1	-0.113
	PEP-2	2	1.980	0.010	1	-0.010
	PGM-3	30	35.627	2.545	1	0.158
JÄRVISIIRIKA, (Y01)	EST-1	6	6.591	6.006	3	0.090
	MDH-3	10	10.636	0.079	1	0.060
	PEP-2	3	2.591	0.274	1	-0.158
	PGM-3	5	3.750	1.111	1	-0.333

Taulukko 10. Alleelikohtaiset F-parametrit

Taulukossa näkyvät Wrightin (1978) F-analyysin fiksoitumisindeksit F_{IS} ja F_{IT} sekä alleelifrekvenssien standardoidut varianssit F_{ST} yksittäisille alleeleille ja kaikille lokuksille. F_{IT} ilmaisee koko aineiston poikkeamisen HW-tasapainon mukaisesta odotetusta heterotsygotiasta, F_{IS} yksittäisen populaation poikkeamisen ja F_{ST} populaatioiden erilaistumisesta johtuvan heterotsygoottien alijäämän lisäyksen. Taulukossa näkyy myös F_{IS} :n merkitsevyys. Kahden alleelin lokuksessa F_{IS} -arvo on molemmille alleeleille sama. n=yksilömäärä.

F-STATISTICS FOR INDIVIDUAL ALLELES *****					$\chi^2 = n(F_{IS})^2$	
LOCUS!	ALLELE	F (IS)	F (IT)	F (ST)	n	χ^2
EST-1	A	0.031	0.069	0.039		0.367
	B	0.132	0.178	0.053		6.656
	C	0.138	0.182	0.052		7.275 **
	MEAN	0.101	0.144	0.048	382	
MDH-3	A	0.104	0.141	0.041		4.239 *
	B	0.104	0.141	0.041		
	MEAN	0.104	0.141	0.041	392	
PEP-2	A	-0.124	-0.015	0.097		6.012 *
	B	-0.124	-0.015	0.097		
	MEAN	-0.124	-0.015	0.097	391	
PGH-3	A	-0.020	0.006	0.025		0.157
	B	-0.020	0.006	0.025		
	MEAN	-0.020	0.006	0.025	392	
ALL LOCI	MEAN	0.072	0.110	0.042		

5.4. GENEETTINEN MUUNTELU

Koko aineistossa esiintyi melkoisesti muuntelua. ATK-analysoidussa aineistossa oli muuntelevia lokuksia 23-30 % (taulukko 11). Esiselvityksen huomioon ottaen voidaan siikojen polymorfisten lokusten osuus arvioida vieläkin suuremmaksi, jopa 35-50 %:seksi (vrt. taulukko 6, s. 32). Keskimääräinen heterotsygotia 13 lokusta kohden on noin 10 %:n luokkaa, vaihdellen hie-man laskukaavan mukaan. Suora laskutapa ($=\bar{H}_o$, direct count) antaa alhaisempia arvoja kuin Nein (1972, 1978) diversiteetit, joiden keskiarvot kaikille näytteille ovat 10.3 % ja 10.5 %.

Taulukko 11. Keskimääräinen näytekohtainen muuntelu

GENETIC VARIABILITY AT 13 LOCI IN ALL POPULATIONS ***** (STANDARD ERRORS IN PARENTHESES) (keskivirheet sulussa)				
POPULATION	MEAN HETEROZYGOSITY			PERCENTAGE OF LOCI POLYMORPHIC
	DIRECT- COUNT	NEI (1972) BIASED	NEI (1978) UNBIASED	
1. KOITAJOKI, (KM1)	0.094 (0.057)	0.095 0.059	0.097 (0.060)	23.1
2. KOITAJOKI, (KM2)	0.079 (0.045)	0.112 0.061	0.113 (0.062)	23.1
3. PYHAJARVI, (PP1)	0.082 (0.045)	0.094 0.053	0.094 (0.053)	23.1
4. PAASIVESI, (PL2)	0.094 (0.049)	0.099 0.052	0.100 (0.052)	30.8
5. PAASIVESI, (PL3)	0.088 (0.050)	0.093 0.052	0.094 (0.053)	23.1
6. PURUVESI, (PL4)	0.088 (0.049)	0.089 0.050	0.091 (0.051)	23.1
7. PYYVESI, (PL5)	0.099 (0.056)	0.104 0.056	0.108 (0.058)	23.1
8. ENONVESI, (EM1)	0.105 (0.059)	0.105 0.060	0.111 (0.064)	23.1
9. KERMANKOSKI, (KO1)	0.074 (0.040)	0.102 0.056	0.104 (0.057)	23.1
10. KYLANIEMI (KL1)	0.102 (0.055)	0.104 0.054	0.106 (0.055)	30.8
11. KYLANIEMI, (KL2)	0.102 (0.054)	0.106 0.056	0.107 (0.056)	30.8
12. JARVISIIKA, (YO1)	0.136 (0.061)	0.130 (0.060)	0.136 (0.063)	30.8

Keskimääräisen heterotsygotian arvioiden erot heijastuvat diversiteettianalyysiin. Kokonaisdiversiteetti (H_T) laskettiin suoraan alleelifrekvensseistä ja on vertailussa vakio. Sen sijaan sisäisen diversiteetin (H_S) erilaiset estimaatit vaikuttavat näytteiden välisen diversiteetin (D_{ST}) arvioihin (kts. taulukko 12). Nein (1972) standardidiversiteeteistä lasketut G_{ST} -arvot vastaavat F_{ST} -arvoja.

Taulukko 12. Diversiteettianalyysi

G_{ST} -arvot kaikille lokuksille on laskettu D_{ST} ja H_T -arvojen keskiarvoista

lokus	$\bar{h}$ estimaatti	H_T	H_S	D_{ST}	G_{ST}	F_{ST}
EST-1		0.587				0.048
	direct count		0.502	0.085	0.145	
	Nei 1972		0.558	0.029	0.049	
	Nei 1978		0.575	0.012	0.020	
MDH-3,4		0.482				0.041
	direct count		0.414	0.068	0.141	
	Nei 1972		0.463	0.019	0.039	
	Nei 1978		0.468	0.014	0.029	
PEP-2		0.028				0.097
	direct count		0.029	0.001	0.036	
	Nei 1972		0.026	0.002	0.071	
	Nei 1978		0.027	0.001	0.036	
PGM-3,4		0.296				0.025
	direct count		0.294	0.002	0.007	
	Nei 1972		0.289	0.007	0.024	
	Nei 1978		0.295	0.001	0.003	
KAIKKIEEN KESKIARVO		0.348				0.042
	direct count		0.309	0.039	0.126	
	Nei 1972		0.334	0.014	0.042	
	Nei 1978		0.341	0.007	0.020	

Nein (1978) korjatuilla arvoilla näytteittäin laskettuna populaatioiden välisen muuntelun osuus kokonaismuuntelusta on 2 %. Lajeittain laskettuna osuus on vieläkin pienempi, vain 1,2 %. Populaatioiden sisäisen muuntelun osuus kokonaismuuntelusta on yli 95 %.

5.5. GENEETTINEN ETÄISYYS JA RYHMITTELYANALYYSI

Geneettiset etäisyydet ja identtisyysdet kaikille näytteille Nein (1972) standardikaavan ja Nein (1978) korjatun standardi-kaavan mukaisesti laskettuina näkyvät matriisitaulukkoissa 13 sivulla 49 ja 14 sivulla 51. Vastaavat dendrogrammit näkyvät sivuilla 50 ja 52 (kuvat 8 ja 9). Kantojen ja lajien väliset etäisyydet ja identtisyysdet ovat matriisitaulukkoissa 15 ja 16 sivuilla 53-55. Yhteenvetona taulukoista olkoot seuraavat etäisyyksien keskiarvot ja vaihteluvälit:

	<u>Näytteet (väliset)</u>	
Nei 1972	0.005 (0.001-0.014)	
Nei 1978	0.003 (0.000-0.012)	
	<u>Kannat (sisäiset)</u>	<u>(väliset)</u>
Nei 1972	0.003 (0.001-0.006)	0.005 (0.001-0.013)
Nei 1978	0.002 (0.000-0.004)	0.003 (0.000-0.010)
	<u>Lajit (sisäiset)</u>	<u>(väliset)</u>
Nei 1972	0.004 (0.001-0.007)	0.006 (0.001-0.014)
Nei 1978	0.002 (0.000-0.004)	0.003 (0.000-0.012)

Standardietäisyydet ovat suurempia, mutta korjatut etäisyydet lienevät kuitenkin pienten otosten vertailussa lähempänä totuutta. Näytekohtaisessa analyysissä etäisyydet ovat suurimmillaankin vain 0.014, kantakohtaisessa 0.013 ja lajikohtaisessa vertailussa 0.014. Etäisyydet ovat niin pieniä, ettei UPGMA-dendrogrammi ole kovin havainnollistava. Voidaan kuitenkin selvästi todeta lajiryhmien C. muksun (planktonsiika) ja C. lavaretus (tuppisiika) erottuvan toisistaan. Geneettiset etäisyydet ovat 0.001-0.012. C. oxyrhynchus (järvisiika) sijoittuu tiheäsiivilähämpäisten ja C. acronius (hieyasiika) harvasiivilähämpäisten näytteiden joukkoon. Joissakin tapauksissa kantojen sisäiset etäisyydet ovat samaa luokkaa kuin niiden väliset. Myös lajitasolla C. lavaretuksen keskimääräinen lajinsisäinen geneettinen etäisyys on sama kuin lajin keskimääräinen etäisyys C. acroniukseen. Nein (1972) standardietäisyyksistä ja korjatuista geneettisistä etäisyyksistä (Nei, 1978) muodostetut dendrogrammit eivät oleellisesti eroa toisistaan.

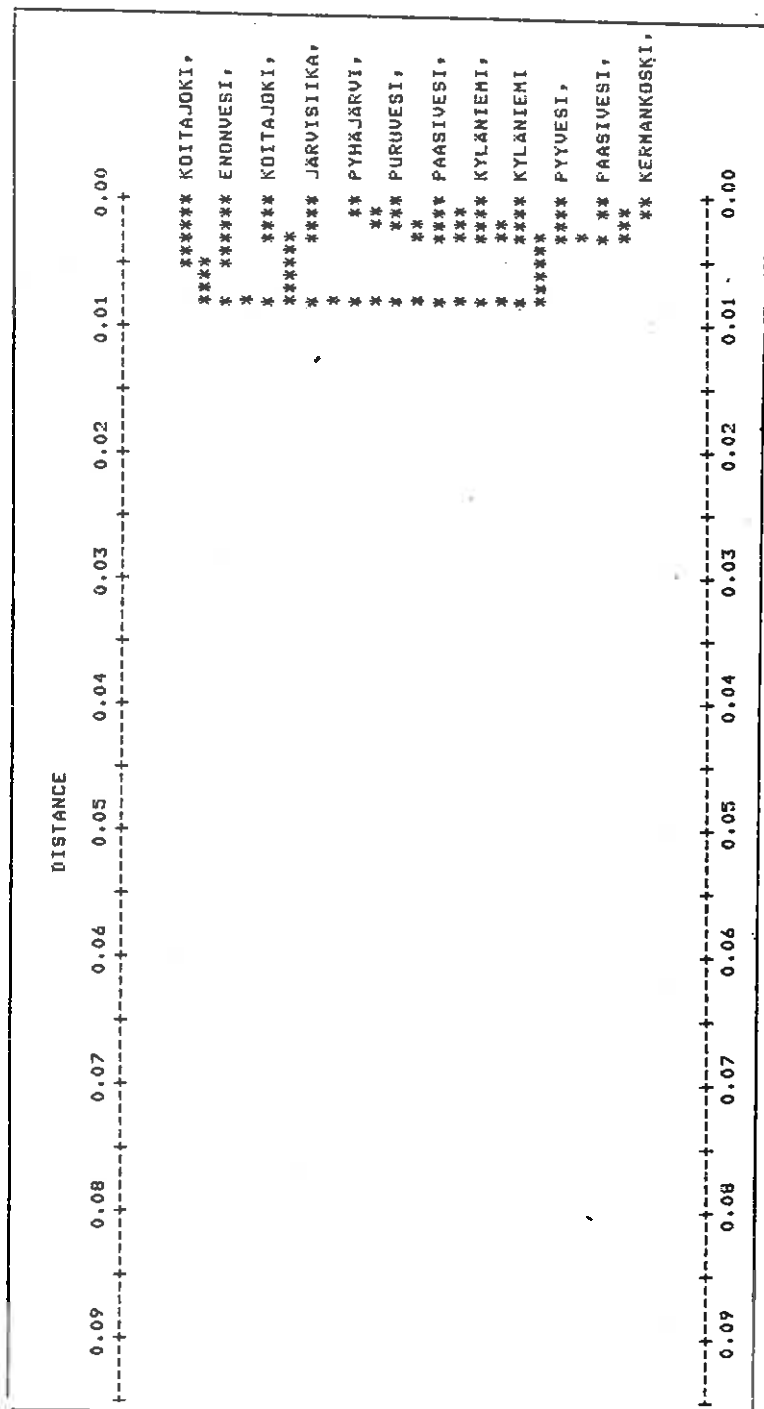
Taulukko 13. Etäisyysmatriisi

Matriisin lävistäjän yläpuoliset arvot ovat Nei (1972) standardeja geneettisiä etäisyyksiä, alapuoliset Nei (1972) standardeja identtisyysarvoja.

MATRIX OF GENETIC SIMILARITY AND/OR DISTANCE COEFFICIENTS *****												
BELOW DIAGONAL: NEI (1972) GENETIC IDENTITY ABOVE DIAGONAL: NEI (1972) GENETIC DISTANCE												
POPULATION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 KOITAJOKI, KM1	****	0.006	0.006	0.014	0.007	0.009	0.009	0.005	0.004	0.012	0.008	0.008
2 KOITAJOKI, KM2	0.994	****	0.007	0.009	0.005	0.010	0.003	0.007	0.004	0.010	0.005	0.003
3 PYHÄJÄRVI, PP1	0.994	0.993	****	0.003	0.001	0.001	0.003	0.007	0.001	0.002	0.001	0.009
4 PAASIVESI, PL2	0.986	0.991	0.997	****	0.003	0.003	0.002	0.012	0.003	0.002	0.001	0.010
5 PAASIVESI, PL3	0.993	0.995	0.999	0.997	****	0.003	0.002	0.010	0.001	0.005	0.002	0.006
6 FURUVESI, PL5	0.991	0.990	0.999	0.997	0.997	****	0.003	0.006	0.003	0.001	0.002	0.014
7 PYYVESI, PL4	0.991	0.997	0.997	0.998	0.998	0.997	****	0.006	0.003	0.003	0.001	0.007
8 ENONVESI, EM1	0.995	0.993	0.993	0.988	0.990	0.994	0.994	****	0.008	0.007	0.007	0.013
9 KERNANKOSKI,	0.996	0.996	0.999	0.997	0.999	0.997	0.997	0.992	****	0.004	0.001	0.005
10 KYLÄNIEMI, KL1	0.988	0.990	0.998	0.998	0.995	0.999	0.997	0.993	0.996	****	0.001	0.013
11 KYLÄNIEMI, KL2	0.992	0.995	0.999	0.999	0.998	0.998	0.999	0.993	0.999	0.999	****	0.007
12 JÄRVISIIPKA,	0.992	0.997	0.991	0.990	0.994	0.986	0.993	0.987	0.995	0.987	0.993	****

Kuva 8. Dendrogrammi

Kuvassa näkyy Nein (1972) standardietäisyyksiin perustuva UPGMA-ryhmittelyanalyysillä rakennettu Saimaan siikojen sukupuu. Koitajoen ja Enonveden näytteet ovat planktonsiikaa, Puru-, Paasi- ja Pyyveden sekä Kyläniemen näytteet tuppisiikaa ja Pyhäjärven näyte hietasiikaa. Kermankosken näyte on sekapopulaatio.



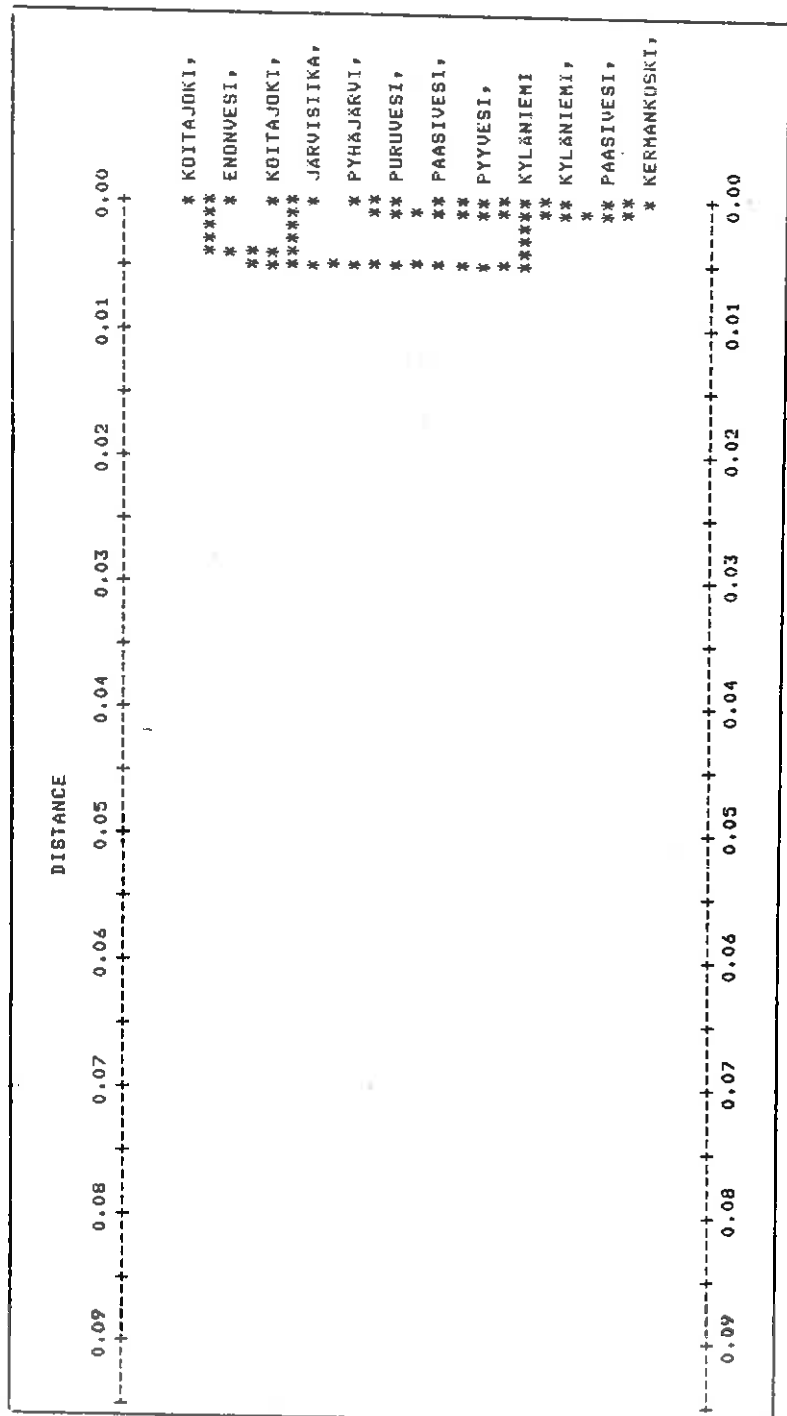
Taulukko 14. Etäisyysmatriisi

Matriisin lävistäjän yläpuoliset arvot ovat Nein (1978) korjattuja geneettisiä etäisyyksiä, alapuoliset Nein (1978) korjattuja identtisyysarvoja.

MATRIX OF GENETIC SIMILARITY AND/OR DISTANCE COEFFICIENTS *****												
BELOW DIAGONAL: NEI (1978) UNBIASED GENETIC IDENTITY ABOVE DIAGONAL: NEI (1978) UNBIASED GENETIC DISTANCE												
POPULATION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 KOITAJOKI, KM1	****	0.004	0.004	0.012	0.005	0.007	0.006	0.000	0.002	0.010	0.006	0.004
2 KOITAJOKI, KM2	0.996	****	0.006	0.008	0.004	0.008	0.001	0.003	0.002	0.008	0.004	0.000
3 PYHÄJÄRVI, PP1	0.996	0.994	****	0.002	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.001	0.000	0.006
4 PAASIVESI, PL2	0.988	0.992	0.998	****	0.001	0.001	0.000	0.008	0.002	0.001	0.000	0.006
5 PAASIVESI, PL3	0.995	0.997	1.000	0.999	****	0.002	0.000	0.006	0.000	0.003	0.001	0.003
6 PURUVESI, PL5	0.993	0.992	1.000	0.999	0.998	****	0.000	0.002	0.001	0.000	0.000	0.010
7 PYYVESI, PL4	0.994	0.999	1.000	1.000	1.000	1.000	****	0.001	0.000	0.000	0.000	0.002
8 ENONVESI, EM1	1.000	0.997	0.997	0.992	0.994	0.998	0.999	****	0.003	0.002	0.003	0.006
9 KERHANKOSKI,	0.998	0.998	1.000	0.998	1.000	0.999	1.000	0.997	****	0.002	0.000	0.001
10 KYLÄNIEMI, KL1	0.991	0.992	0.999	0.999	0.997	1.000	1.000	0.998	0.998	****	0.000	0.009
11 KYLÄNIEMI, KL2	0.994	0.996	1.000	1.000	0.999	1.000	1.000	0.997	1.000	1.000	****	0.004
12 JÄRVISIKA,	0.996	1.000	0.994	0.994	0.997	0.991	0.998	0.994	0.999	0.991	0.996	****

Kuva 9. Dendrogrammi

Kuvassa näkyy Nein (1978) korjattuihin etäisyyksiin perustuva UPGMA-ryhmittelyanalyysillä rakennettu Saimaan siikojen sukupuu. Koitajoen ja Enonveden näytteet ovat planktonsiikaa, Puru-, Paasi- ja Pyyveden sekä Kyläniemen näytteet tuppisiikaa ja Pyhäjärven näyte hietäsiikaa. Kermankosken näyte on sekapopulaatio.



Taulukko 15. Kantakohtaiset geneettiset etäisyydet
a. Nein (1972) standardietäisyydet

MATRIX OF SIMILARITY/DISTANCE COEFFICIENTS AVERAGED BY STOCK									
COEFFICIENT: NEI (1972) GENETIC DISTANCE									
STOCK	NO. OF POPS.	1	2	3	4	5	6	7	8
1 KYLMÄENI	2	0.001 (0.001-0.001)							
2 PAASTIVESI	2	0.002 (0.001-0.003)	0.003 (0.003-0.003)						
3 PURUVESI	1	0.002 (0.001-0.002)	0.003 (0.003-0.003)	XXXXX (XXXXX-XXXXX)					
4 PYTVESI	1	0.002 (0.001-0.003)	0.002 (0.002-0.002)	0.003 (0.003-0.003)	XXXXX (XXXXX-XXXXX)				
5 PYHÄJÄRVI	1	0.002 (0.001-0.002)	0.002 (0.001-0.003)	0.001 (0.001-0.001)	0.003 (0.003-0.003)	XXXXX (XXXXX-XXXXX)			
6 KOITAJOKI	2	0.009 (0.005-0.012)	0.008 (0.005-0.014)	0.009 (0.009-0.010)	0.006 (0.006-0.009)	0.006 (0.006-0.007)	0.006 (0.006-0.006)		
7 ENONVESI	1	0.007 (0.007-0.007)	0.011 (0.010-0.012)	0.006 (0.006-0.006)	0.006 (0.006-0.006)	0.007 (0.007-0.007)	0.006 (0.005-0.007)	XXXXX (XXXXX-XXXXX)	
8 KERNANKOSKI	1	0.003 (0.001-0.004)	0.002 (0.001-0.003)	0.003 (0.003-0.003)	0.003 (0.003-0.003)	0.001 (0.001-0.001)	0.004 (0.004-0.004)	0.008 (0.008-0.008)	XXXXXX (XXXXXX-XXXXXX)
9 JÄRVISIIKA	1	0.010 (0.007-0.013)	0.008 (0.006-0.010)	0.014 (0.014-0.014)	0.007 (0.007-0.007)	0.009 (0.009-0.009)	0.005 (0.003-0.008)	0.013 (0.013-0.013)	0.005 (0.005-0.005)

Taulukko 15. Kantakohtaiset geneettiset etäisyydet
b. Nein (1978) korjatut etäisyydet

MATRIX OF SIMILARITY/DISTANCE COEFFICIENTS AVERAGED BY STOCK *****									
COEFFICIENT: NEI (1978) UNBIASED GENETIC DISTANCE									
STOCK	NO. OF POPS.	1	2	3	4	5	6	7	8
1 KYLANIEMI	2	0.000 (0.000-0.000)							
2 PAASIVESI	2	0.001 (0.000-0.003)	0.001 (0.001-0.001)						
3 PURUVESI	1	0.000 (0.000-0.000)	0.002 (0.001-0.002)	***** (*****-*****)					
4 PYVUESI	1	0.000 (0.000-0.000)	0.000 (0.000-0.000)	0.000 (0.000-0.000)	***** (*****-*****)				
5 PYHAJARVI	1	0.001 (0.000-0.001)	0.001 (0.000-0.002)	0.000 (0.000-0.000)	0.000 (0.000-0.000)	***** (*****-*****)			
6 KOITAJOKI	2	0.007 (0.004-0.010)	0.007 (0.004-0.012)	0.007 (0.007-0.008)	0.003 (0.001-0.005)	0.005 (0.004-0.006)	0.004 (0.004-0.004)		
7 ENONVESI	1	0.003 (0.002-0.003)	0.007 (0.006-0.008)	0.002 (0.002-0.003)	0.001 (0.001-0.001)	0.003 (0.003-0.003)	0.002 (0.000-0.003)	***** (*****-*****)	
8 KERMANKOSKI	1	0.001 (0.000-0.002)	0.001 (0.000-0.002)	0.001 (0.001-0.001)	0.000 (0.000-0.000)	0.000 (0.000-0.000)	0.002 (0.002-0.002)	0.003 (0.003-0.003)	***** (*****-*****)
9 JARVISIIKA	1	0.006 (0.004-0.009)	0.005 (0.003-0.006)	0.010 (0.010-0.010)	0.002 (0.002-0.002)	0.006 (0.006-0.006)	0.002 (0.000-0.004)	0.006 (0.006-0.006)	0.001 (0.001-0.001)

*** vain yksi populaatio mukana

Taulukko 16. Lajikohtaiset geneettiset etäisyydet
a. Nein (1972) standardietäisyydet

MATRIX OF SIMILARITY/DISTANCE COEFFICIENTS AVERAGED BY SPECIES *****					
COEFFICIENT: NEI (1972) GENETIC DISTANCE					
SPECIES	NO. OF POPS.	1	2	3	4
1 LAVARETUS	6	0.002 (0.001-0.005)			
2 ACRONIUS	1	0.002 (0.001-0.003)	***** (*****-*****)		
3 MUKSUN	3	0.008 (0.003-0.014)	0.007 (0.006-0.007)	0.006 (0.005-0.007)	
4 OXYRHYNCHUS	2	0.006 (0.001-0.014)	0.005 (0.001-0.009)	0.007 (0.003-0.013)	0.005 (0.005-0.005)

b. Nein (1978) korjatut etäisyydet

MATRIX OF SIMILARITY/DISTANCE COEFFICIENTS AVERAGED BY SPECIES *****					
COEFFICIENT: NEI (1978) UNBIASED GENETIC DISTANCE					
SPECIES	NO. OF POPS.	1	2	3	4
1 LAVARETUS	6	0.001 (0.000-0.003)			
2 ACRONIUS	1	0.001 (0.000-0.002)	***** (*****-*****)		
3 MUKSUN	3	0.006 (0.001-0.012)	0.004 (0.003-0.006)	0.003 (0.000-0.004)	
4 OXYRHYNCHUS	2	0.003 (0.000-0.010)	0.003 (0.000-0.006)	0.003 (0.000-0.006)	0.001 (0.001-0.001)

*** vain yksi populaatio mukana

Lokuskohtaiset etäisyysvertailut osoittavat kunkin lokuksen erottelukyvyn ryhmien välillä. Lajien väliset etäisyyksien keskiarvot on koottu taulukkoon 17. EST-1 erottelee parhaiten kaikki lajiparit, paitsi järvisiian harvasiivilähempaisista tuppi- ja hietasiiasta. Tämän MDH-3,4 tekee paremmin. PGM-3,4:n merkitys lajeja erottelevana lokuksena on varsin pieni. PEP-2 erottelee lähinnä järvisiian muista lajeista.

Taulukko 17. Keskimääräiset lokuskohtaiset geneettiset etäisyydet lajeittain

lokus	EST-1		MDH-3,4	
	Nei 1972	Nei 1978	Nei 1972	Nei 1978
vertailtavat siikalajit				
plankton-tuppi	0.147	0.093	0.046	0.039
hieta -tuppi	0.016	0.003	0.010	0.005
hieta -plankton	0.121	0.072	0.049	0.044
järvi -plankton	0.082	0.013	0.053	0.040
järvi -hieta	0.023	0.000	0.131	0.118
järvi -tuppi	0.064	0.018	0.115	0.101

lokus	PEP-2		PGM-3,4	
	Nei 1972	Nei 1978	Nei 1972	Nei 1978
vertailtavat siikalajit				
plankton-tuppi	0.000	0.000	0.010	0.005
hieta -tuppi	0.000	0.000	0.008	0.005
hieta -plankton	0.000	0.000	0.003	0.001
järvi -plankton	0.012	0.005	0.016	0.006
järvi -hieta	0.012	0.005	0.015	0.000
järvi -tuppi	0.010	0.004	0.006	0.000

6. TULOSTEN TARKASTELU

6.1. AINEISTON KOKO

Muuntelun kokonaiskuvan saamiseksi tulisi kiinnittää huomiota populaatioiden sisäiseen ja populaatioiden väliseen muunteluun sekä populaatioiden keskeisen perinnöllisen samanlaisuuden malliin. Tällaisen kuvan saamiseen tarvitaan 25-30 lokusta, joista kolmannes on polymorfisia sekä ainakin 40-50 yksilöä jokaisesta vertailtavasta populaatiosta kohden (Lewontin, 1974; Nei, 1975; Allendorf & Utter, 1979; Allendorf & Phelps, 1981a).

Tämän työn noin 40 lokuksesta 27 oli tulkittavia ja näistä noin puolet polymorfisia. Koko aineistosta tutkittiin kuitenkin vain neljä muuntelevaa lokusta. Näytekoot vaihtelivat suuresti. Yhdistetyssäkään käsittelyssä ei järvisiialle saatu riittävää otoskokoa. Muista lajeista saatiin lajivertailuun vähintään 50 yksilöä.

Toisaalta Nein (1978) mukaan pienikin otoskoko on riittävä geneettisen etäisyyden arviointiin, mikäli tutkittujen lokusten lukumäärä on suuri (n. 50). Enemmän yksilöitä tarvitaan luotettavaan muuntelun ja geneettisen erilaistumisen arviointiin silloin, kun heterotsygotia-aste on korkea, sillä etäisyyden keskivirhe on tällöin suuri.

Edellisen perusteella siikalajeista tekemäni johtopäätökset lienevät suuntaa antavia. Muuntelevia lokuksia olisi mielellään saanut olla enemmän, erityisesti jos haluttaisiin verrata myös kantoja tarkemmin keskenään.

6.2. POLYPLOIDISAATIO JA ENTSYymiEN TULKINTA

Polyploidisaatio eli kromosomiston moninkertaistuminen ei kaloissa ole epätavallista (ref. Schultz, 1980; Allendorf & Thorgaard, 1984). Tunnetaan kaksi heimoa, joiden kehitys on tapahtunut polyploidisaation kautta: imukarpit (Catostomidae) ja lohikalat (Salmonidae). Ryhmistä ensimmäinen on palannut diploidiseen (2n) tilaan, mutta lohikaloilla prosessi on vielä kesken (Engel et al., 1975; May et al., 1979).

Lohikalat ovat Ohnon (1970) mukaan tertiäärikaudella noin 50 miljoonaa vuotta sitten läpikäyneet kromosomiston tetraploidisaation ($4n$). Kromosomikomplementin kaksinkertaistuminen eli duplikaatio ilmenee suurempana solukohtaisen DNA:n määränä ja kromosomikäsivarsien lukumääränä lähitaksoneihin verrattuna. Lisäksi on kaikilla lohikaloilla tavattu useita duplikoituneita entsyymilokuksia (May, 1980). Myöhemmin ovat lajit eriytyneet huomattavasti, osalla on tapahtunut sekundäärinen genomien diploidisoituminen. Kaikilla kromosomiluku on jälleen vähentynyt.

Duplikoitunut tila on coregonidien ryhmässä edelleen havaittavissa niin karyologisesti kuin sytokemiallisestikin (Ohno, 1970; Engel et al., 1971). Muinaisella tetraploidilla siikalalla oli oletettavasti 96 kromosomia. Myöhemmin on tapahtunut yhteen liittymistä ja uudelleen järjestymistä, mikä on pienentänyt kromosomien lukumäärää. Lähes kaikissa nykyisissä Coregonus-lajeissa diploidinen ($2n$) kromosomiluku on 80 (Allendorf & Thorgaard, 1984 yhteenveto). Karyotyyppi kuitenkin vaihtelee.

Polyploidisaatio ja sen jälkikehitys tekee lohikalojen entsyymikuvat usein vaikeasti tulkittaviksi. Elektroforeettinen ekspressio perustuu periaatteessa neljään, eikä kahteen "geeniannokseen", jolloin fenotyyppejäkin on enemmän kuin diploidisessa lokuksessa (kts. kuva 10, s. 59). Lajista riipuen 40-50 % lohikaloista tutkituista entsyymeistä on nykyisin vain yhden lokuksen koodaamia; toiseen lokukseen on fiksoitunut toimimaton nolla-alleeli tai lokus on siirtynyt muihin tehtäviin (May, 1980). Toisaalta eri lokusten koodaamat polypeptidit voivat olla liikkuvuudeltaan identtisiä (Allendorf et al., 1975). Tällaisissa tapauksissa tarvitaan risteytyskokeitä periytymismekanismien selvittämiseksi. Fenotyyppisen ekspression mukaan ei aina voida tehdä yksiselitteisiä johtopäätöksiä (vrt. Allendorf et al., 1975). Tetrasominen ja disominen periytyminen on usein vaikea erottaa.

Quaternary structure	SINGLE LOCUS			Subunit structure	DUPLICATED LOCUS				
MONOMER	●	●	●	○	●	●	●	●	●
	AA	AK	KK		AAAA	AAAK	AAAK	AKKK	KKKK
DIMER	●	●	●	○○	●	●	●	●	●
	AA	AK	KK		AAAA	AAAK	AAAK	AKKK	KKKK
TETRAMER	●	●	●	○○○○	●	●	●	●	●
	AA	AK	KK		AAAA	AAAK	AAAK	AKKK	KKKK

Kuva 10.

Yksinkertaisen ja duplikoituneen lokuksen entsyymikuvat

Monomeerisen, dimeerisen ja tetrameerisen lokuksen alleelien A ja A' muodostamat juovakuviot eli fenotyypit. Alle on merkitty vastaavat genotyypit. Alayksikkö rakenne on esitetty avoimin ja täytetyin pistein, jotka viittaavat alleelien proteiini-tuotteisiin.

Vuorisen (1984) mukaan sekä muikun että siian (*C. lavaretus*) geeneistä 58 % on edelleen duplikoituneena. Tässä työssä duplikoituneita lokuksia oli 37 %. Muista salmonideista poiketen mm. ME-3,4 ja GPI-3,4 ovat siialla ja muikulla duplikoituneita. Molemmista GPI: tä koodaa neljä lokusta, muilla lohikaloilla vain kolme (May, 1980). Siialla esiintyy kaksi katodista GPI-lokusta, muikulla vain yksi (Vuorinen, 1984).

Siian duplikoituneet lokukset näkyvät taulukossa 18 sivulla 60. Lokusten periytyminen kaikissa tapauksissa on todennäköisesti disominen (Allendorf et al., 1975; Vuorinen, 1984).

Taulukko 18. Duplikoituneet lokukset siialla

entsyymi	lokus	
AAT	3,4	(m)=mitokondriaalinen
CPK	1,2	(s)=sytosomaalinen
GPI	1,2	
GPI	3,4	
G3P	1,2	
IDH	1,2	
IDH	3,4	
LDH	1,2	
LDH	3,4	
MDH (m)	1,2	
MDH (s)	3,4	← isolokuksia
ME (m)	1,2	
ME (s)	3,4	
PGM	3,4	← isolokuksia ?
SDH	1,2	

Lohikalojen entsyymisysteemit ovat varsin läheisiä. Duplikoituneisuusaste ja yleisimmät alleelit vaihtelevat. Kudosspesifiset lokukset voivat olla erilaiset, kuten lokusten muuntelevuuskin. Miten entsyymisysteemit sitten erottelevat juuri siikapopulaatioita ja miten vertautuu siikojen entsyymimuuntelu muiden lohikalojen muunteluun ?

6.3. ENTSYymiEN EROTTELUKYKY

Aineistostani en pystynyt osoittamaan ainuttakaan varsinaista markkerialleelia, joka olisi suoraan erotellut siikakantoja tai edes "lajeja" toisistaan. PEP-2 lokuksen harvinainen B-alleeli tosin kasaantui yhdistettyyn järvisiikanäytteeseen, mutta esiintyi myös tuppisiikanäytteissä. Havaitut geneettiset erot perustuivat lähinnä alleelifrekvenssieroihin, jotka nekään eivät olleet tilastollisesti kovin merkitseviä. Lajitasolla esteraasi ja malaattidehydrogenaasi olivat tärkeimmät

tiheäsiivilähampaaisia ja harvasiivilähampaaisia siikoja alleelifrekvenssein erottavat entsyymit. EST-1 ja MDH-3,4 olivat myös diversiteettianalyysissä muuntelevimmat lokukset.

Esteraasi on monissa eläinryhmissä erittäin muunteleva entsyymi ja sellaisena hyvä systemaattinen työkalu. Yksi ainut hämäästyttävän muunteleva esteraasilokus, jossa esiintyy kolmesta jopa 25-30:een alleelia lajista riippuen, on riittänyt kymmenen pohjoisamerikkalaisen Colias-suvun perhosen erotteluun ja ryhmittelyyn (Burns, 1975).

Saimaan siikakannoilla on suhteellisen lyhyt jääkauden jälkeinen historia. Vaikka Suur-Saimaan järvet ovat osittain erillisiä altaita, mahdollistavat virtausolosuhteet vesien välillä sen, ettei kantojen välille ole muodostunut merkittävää lisääntymisestä. Perinnöllistä, ainakin entsyymigenettistä, erilaistumista on ilmeisesti tapahtunut varsin vähän. Ekologisia eroja kantojen välillä voidaan kuitenkin osoittaa mm. kutukäyttäytymisessä ja ravinnonkäytössä.

Suuremmassa mittakaavassa varsinaiset allopatriset ja osin sympatrisetkin siikapopulaatiot voidaan elektroforeettisesti erottaa. Franzin ja Clayton (1977) osoittivat Länsi-Kanadassa C. clupeaformiksen LDH- ja G3P-alleelifrekvensseissä genokliinejä ja hahmottelivat näiden perusteella populaatioiden jääkauden jälkeistä leviämishistoriaa alueella. Imhof et al. (1980) käyttivät edellä mainittujen entsyymien lisäksi MDH:ta sillisiikakantojen identifiointiin ja kantojen ajallisen ja paikallisen ulottuvuuden (engl. range) määrittelyyn.

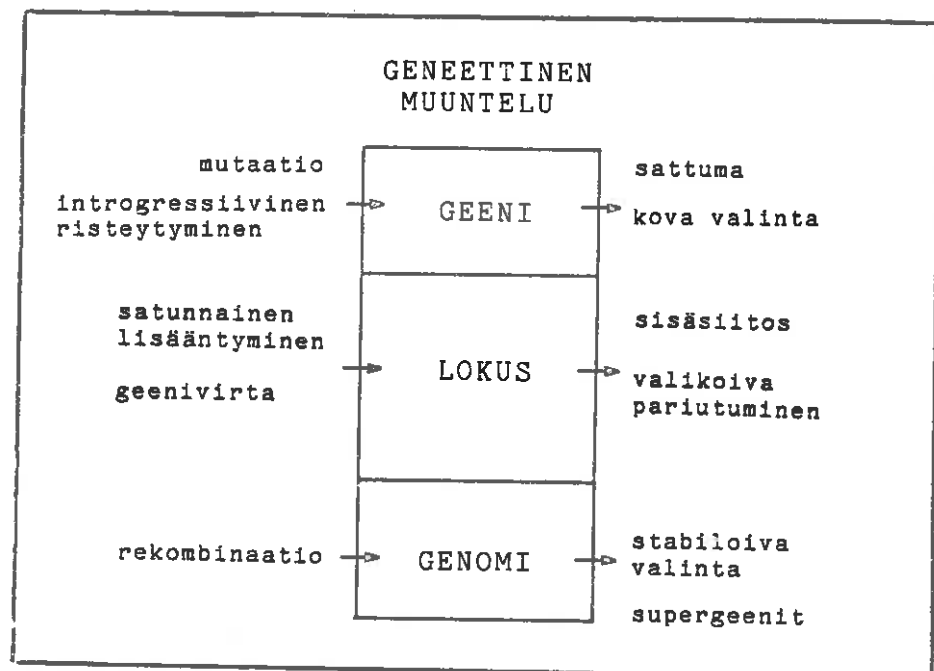
Myös risteymien erotteluun entsyymit soveltuvat usein. Tosin Pethon (1974) ei esimerkiksi esteraasin perusteella kyennyt erottamaan muikkua ja siikaa. Ferguson (1974) väittää saman entsyymin kuitenkin erottelevan brittiläisiä siikoja. Fergusonin työtovereineen (1978) on erotellut skandinaavisia ja pohjoisamerikkalaisia siikoja brittiläisistä myös CPK-, PGM-, GPI-, IDH- ja SOD-alleeleilla. Samoja entsyymejä ovat Vuorinen ja Piironen (1984) käyttäneet merilohen ja -taimenen erottamiseen. Nymanin (1967) mukaan pelkkä esteraasikin erottelee näitä hybridejä.

6.4. GENEETTINEN MUUNTELU

6.4.1. MUUNTELUUN VAIKUTTAVIA TEKIJÖITÄ

Muuntelun materiaalia, uutta perinnöllistä ainesta, syntyy eri tasoilla eri tavoin (kts. kuva 11). Geenitasolla tapahtuu mutaatioita - syntyy uusia alleeleja. Myös geeniaineksen yhteensulautuminen lisää perinnöllistä muuntelua. Lisäystä tasoittavat sattuma ja valinta. Muuntelu säilyy lokustasolla mikäli populaatio lisääntyy umpimähkäisesti Hardy-Weinbergin tasapainon mukaisesti ja edellä mainitut voimat ovat pieniä. Jos kuitenkin tapahtuu sisäsiitosta tai valikoivaa pariutumista, homotsygoottien osuus lisääntyy eli muuntelun määrä pienenee. Ristisiitos ja geenivirta vaikuttavat tätä kehitystä vastaan.

Genomitasolla muuntelua lisää tehokkaasti rekombinaatio, mihin valinta kuitenkin vaikuttaa tasapainottavasti. Koadaptoituneet eli ympäristöön toisiinsa kytkeytyneinä sopeutuneet geeniyhdistelmät voivat jarruttaa uuden muuntelun syntymistä. Hybridisaation tapahtuessa nämä nk. supergeenit voivat rikkoutua.



Kuva 11. Geneettiseen muunteluun vaikuttavia tekijöitä eri tasoilla

Eri evoluutiotekijöiden suhteellista merkitystä siikojen muuntelun kannalta on vaikea arvioida. Tämän tutkimuksen perusteella voidaan todeta, että lyhyestä kehityshistoriastaan huolimatta on Saimaan siikakannoilla tapahtunut jonkin verran alleelimutaatiota. Useimmat alleelit ovat kuitenkin kaikille kannoille yhteisiä. Kauan sitten syntyneistä risteytymistä on valinta luultavasti karsinut huonot geeniyhdistelmät. Toisaalta ainakin Svärdsonin (1970) mukaan introgressiota on siioilla tapahtunut. Uusia perinnöllisiä kytkentöjä on saattanut muodostua.

Kalastus, istutukset ym. ihmisen toiminta on vaikuttanut populaatiokokoihin ja geenivirtaan. Eräitä alkuperäisiä siikakantoja on kalastettu lähes uhanalaisen pieniksi (Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö, 1986). Vieraat geeniyhdistelmät on keinotekoisesti tuotu alkuperäisten geenipoolien yhteyteen. Luonnon tilassa erilaiset kutupaikat ja -ajat ovat riittäneet pitämään siikakannat erillään. Kutupaikkojen tuhoutuessa tai vieraita kantoja istutettaessa ovat alkuperäiset kannat voineet sekoittua.

Aineistostani löysin sekapopulaatioihin viittaavia näytteitä useammasta järvestä. Esimerkiksi Kyläniemen ja Kermankosken näytteissä siivilähampaiden lukumäärien vaihteluväli ja keskihajonta yhtä lajia tarkasteltaessa ovat suurempia kuin olettaisi, mikäli kyseessä olisivat sympatriset erilliset populaatiot näissä vesissä. Istutuksista on usein vaikea saada kattavia tietoja, mutta oletettavasti risteytymistä (myös vieraitten kantojen kanssa) on Saimaassa tapahtunut.

Geenivirran arviointiin tarvitaan tarkempia tietoja siikojen vaelluksista eli migraatiosta. Meressä on C. lavaretuksella havaittu selvä vuodenaikaisrytmiikka kutu- ja syönnösvaelluksissa (mm. Ikonen, 1977 & 1982). Vaellukset voivat olla kymmeniä, jopa satoja kilometrejä. Voisi olettaa kalojen myös sisävesissä tekevän pitkiäkin vaelluksia. Vaellusten merkitystä pohdittaessa tarvitaan puolestaan tietoja efektiivisen geenipoolin (lisääntymiskykyisen populaationosan) koosta sekä kantojen historiallisesta taustasta.

Allendorf ja Phelps (1981a) ovat simuloimalla arvioineet minkä verran migraatiota "tarvitaan" havaitun erilaistumistason ylläpitoon alapopulaatioiden välillä. Oleellinen on migranttien absoluuttinen, ei niinkään suhteellinen lukumäärä. Yksikin migrantti takaa yleensä populaatioille samat alleelit, mutta ei yhtäläisiä alleelifrekvenssejä. Toisaalta voi alleelifrekvensseissä olla merkittävä ero, vaikka migraatio olisi huomattavaakin. Populaation koosta riippuu miten sattuma ja migraatio yhdessä vaikuttavat alleelifrekvenssien jakautumiseen alapopulaatioissa.

6.4.2. GENEETTISEN JA MORFOLOGISEN MUUNTELUN SUHDE

Morfologinen muuntelu ei välttämättä ole kytketty entsyymigeneettiseen muunteluun. Usein alleeliheterotsygotiaa pidetään tärkeänä rakenteellisenkin muuntelun osoittajana. Selkärangattomilla ja vaihtolämpöisillä homotsygoottien on kuitenkin havaittu muuntelevan fenotyypillisesti heterotsygootteja enemmän (Mitton, 1978; Eanes, 1978). Kaloilla, ei ainakaan punakampeilla (McAndrew et al., 1982), silakalla (Ryman et al., 1984) eikä lohella (Beacham & Withler, 1985) ole havaittu entsyymimuuntelun olevan mitenkään morfologiseen muunteluun korreloituva.

Lewontin (1984) on osoittanut, miksi laskennallisestikaan muuntelu morfologisessa ominaisuudessa ei ole verrattavissa elektroforeettiseen. Perinnöllinen tausta on eri tavoin rakentunut, eikä ominaisuuksien toiminnallisiakaan yhteyksiä voida helposti näyttää. Lewontin varoittaaakin menemästä syvällisiin johtopäätöksiin.

Työssäni olen ottanut lähtökohdaksi siivilähampaiden lukumäärään perustuvan ryhmäjaottelun ja verrannut sitten entsyymielektroforeettista muuntelua ryhmien välillä. Mitään varsinaista yhteyttä siivilähampaiden muunteluun sinänsä ei ollut tarkoitus osoittaa. Kalabiologiset mittaukset halusin tehdä lähinnä verratakseni kantojen ekologisia piirteitä.

Korrelaatioiden etsiminen ei liene kovinkaan hedelmällistä siikojen perinnöllisen muuntelun tutkimuksessa. Sen sijaan eri menetelmin saatujen tietojen yhdistäminen ryhmien välisen erojen kuvaamiseksi olisi valaisevampaa.

6.4.3. PERINNÖLLISEN MUUNTELUN MITTAUS KALOILLA

Morfologisten ominaisuuksien alhaisesta heritabiliteetista johtuen ovat biometriset ja toisaalta metodologisista ongelmista johtuen kromosomaaliset menetelmät antaneet vain viitteellisen kuvan kalojen muuntelusta. Täydentävää täsmällisempää tietoa on saatu proteiinitutkimuksista.

Proteiinimuuntelua on tutkittu mm. kaksikulotteisella kromatografialla, aminohapposekvensoinnilla, immunologisilla menetelmillä, "finger-printing"-tekniikalla ja ennen kaikkea tärkeys- ja polyakrylamidielektroforeesilla. Niin rakenne- kuin entsyymiproteiineissa on kaloilla todettu huomattavaa muuntelua.

1970-luvun alussa oli veriryhmämuuntelua analysoitu ainakin 50 kalalajilla (Kirpichnikov, 1973). Hemoglobiinit havaittiin lohikaloilla usein monomorfisiksi, mutta siioilla kuitenkin polymorfisiksi (Lindsey et al., 1970).

Transferiineja on tutkittu ainakin 30 kalalajilla. Useimmilla lajeilla on todettu yksi Tf-lokus ja useampi kodominantti eli yhtä vallitseva alleeli. Lokshina (1980) on siioilla havainnut muutamia harvinaisiakin Tf-alleeleja. Kalojen muita seerumiproteiineja on vähemmän tutkittu geneettiseltä kannalta.

Entsyymiproteiinien tutkimus on osoittanut, että kalat ovat heterotsygotteja hyvin monien entsyymigeenien suhteen. Heterotsygotia-aste on keskimäärin korkea ja laskee yleensä vain erityisoloissa, kun populaatiot ovat pieniä (viljely, kallioluolat jne.)

Entsyymimuuntelun taustalla oleva teoria ei ole aivan yksiselitteinen. Luonnonpopulaatioissa muuntelua ylläpitävää tekijää on vaikea osoittaa. (Onko kysymyksessä heterotsygootin valinta-etu, tasapainottava valinta vai neutraalimuuntelu?) Voidaan kuitenkin olettaa, että entsyymipolymorfismit ovat suuntaa antavia adaptaation kannalta tärkeän muuntelun määrän arvioinnissa.

Työssäni entsyymimuuntelun määrän arvioilla on korkea varianssi johtuen mm. testattavien lokusten vähälukuisuudesta. Keskimääräinen heterotsygotia $\bar{H}$ on tällöin parempi muuntelun mitta kuin keskimääräinen polymorfia-aste $\bar{P}$, koska se ei ole riippuvainen otoskoosta. Myös $\bar{H}$:lla on tosin huono puolensa siinä, että tutkittavien lokusten valinta voi vääristää arviota (Nevo, 1978). Tästäkin syystä Lewontin (1974) kehoittaa käyttämään mahdollisimman monta lokusta muuntelun mittaukseen. Molemmat, $\bar{H}$ ja $\bar{P}$, ovat kohtalaisia populaatio-, mutta huonoja lajitason muuntelun estimaatteja (Nevo, 1978).

6.4.4. MUUNTELUN MÄÄRÄ JA LAATU

Kaloilla perinnöllistä muuntelua on yleensä enemmän kuin nisäkkäillä. Lohikaloilla sitä kuitenkin on vähemmän kuin kaloilla keskimäärin (kts. taulukko 19, s. 67). Coregonus-suvulla muuntelua on runsaasti. Vuorisen (1984) mukaan muikun keskimääräinen heterotsygotia on 0.079. Pohjoisamerikkalaisten siikojen arviot ovat samaa luokkaa: 0.065-0.073 (Casselman et al., 1981), 0.045-0.083 (Ihssen et al., 1981a) ja 0.077 (Kirkpatrick & Selander, 1979). Oman aineistoni arviot ovat jonkin verran korkeampia, 0.074-0.136 (direct count), mikä johtunee laskelmissa huomioitujen lokusten vähälukuisuudesta.

Gyllenstein (1985) on kirjallisuuden perusteella verrannut kalojen perinnöllisen muuntelun jakautumista osatekijöihin. Geenidiversiteetti tai kokonaismuuntelu koostuu populaatioiden sisäisestä ja välisestä muuntelusta. Suurin osa muuntelusta näyttää olevan populaatioiden sisäistä ja vain pieni osa niiden välistä muuntelua (taulukko 20, s. 68).

Taulukko 19. Keskimääräinen heterotsygotia ja polymorfia-aste eri kalalajeilla

Taulukossa näkyvät keskimääräisen heterotsygotian ja polymorfian keskiarvot ja vaihteluvälit kullekin lajille tai ryhmälle. Oman työni kohdalla olen laskenut keskiarvon kolmella eri menetelmällä saaduista arvoista ja vaihteluvälin näiden ääriarvoista.

laji/ryhmä	H %		P %		lähde
	keski- arvo	vaihtelu- väli	keski- arvo	vaihtelu- väli	
88 (P) - 105 (H) kalalajia	5.0	(0-18.1)	18.7	(0-65.0)	Kirpichnikov, 1981
61 kalalajia	5.1	(0-13,8)	15.2	(0-41.0)	Nevo, 1978
9 lohilajia, USA	3.6	(0- 9.8)	-	-	Allendorf & Utter, 1979
26 lohilajia	4.6	(0-13.3)	23.6	(0-50.0)	Kirpichnikov, 1981
5 Coregonus-lajia		(5-15.0)	-	(12-36)	Lokshina, 1980
C. albula	7.9	(4.8-10.4)	42.0	-	Vuorinen, 1984
C. clupearformis	7.5	(4.5- 8.4)	-	(20-28)	Casselman et al., 1981; Ihssen et al., 1981a; Kirkpatrick & Selander, 1979
Coregonus-suku	9.8	(7.4-13.6)	25.6	(23.1-30.8)	Tämä työ

Taulukko 20. Populaation sisäisen ja välisen muuntelun jakautuminen kaloilla

laji/ryhmä	populaatioiden muuntelu		lähde
	sisäinen (%)	välinen (%)	
merikalat	95.8	1.55	Gyllenstein, 1985
järvikalat	68.2	29.4	"
Salmo trutta	73	27	Ryman & Ståhl, 1981
S. salar	78	22	Ståhl, 1981 & 1983
S. gairdneri	85	15	Allendorf, 1975
Coregonus-suku	> 95	< 5	Tämä työ
C. albula	86.1	13.9	Vuorinen, 1984
C. clupeaformis	86.6	13.4	Ihssen et al., 1981a

Gyllensteinin (1985) luvut eivät summaudu sataan prosenttiin, sillä hän on vertailussaan huomioinut myös ryhmien välisen muuntelun.

Taulukon 20 lohikalojen muuntelun jakautumisen vertailussa voidaan todeta, että läheistenkin lajien muuntelun laatu voi olla varsin erilaista. Oman aineistoni keskimääräinen populaation sisäinen muuntelu on runsaampaa kuin muikulla tai sillisiialla.

6.4.5. GENEETTINEN ERILAISTUMINEN JA LAJIKYSYMYS

Allo- ja isoentsyymeillä ei välttämättä sinänsä ole mitään tekemistä lajiutumistapahtuman kanssa. Erot muuntelun kuvassa ja suhteellinen erilaistuminen ryhmien välillä ilmaisevat kuitenkin karkeasti aikaa, joka on kulunut kehityslinjojen eroamisesta.

Avise & Aquadro (1982) ovat luoneet katsauksen entsyymaattisiin tutkimuksiin perinnöllisestä erilaistumisesta. Useimmissa töissä rinnastettava suure on joko Nein (1972) samanlaisuuskerroin I tai geneettinen etäisyys D, joissakin samanlaisuutta kuvaava suure on Rogersin (1972) S. Näiden yhteys voidaan laskea kaa-

valla $D = -\ln I$; S korreloi voimakkaasti I:hin. Vertailuun on poimittu vähintään 14 lokusta ja kolme alaryhmää käsittäviä tutkimuksia. Katsauksen perusteella kaloilla on sukutasolla havaittu keskimäärin samanasteinen erilaistuminen ($D=0.36$) kuin nisäkkäillä ($D=0.30$). Etäisyydet ovat suurempia kuin linnuilla ($D=0.10$), mutta pienempiä kuin matelijoilla ($D=0.51$).

Mainittuihin sukutason geneettisen etäisyyden arvioihin katsottaessa voidaan helposti kyseenalaistaa Saimaan siikojen lajistatus. Standardietäisyydet näiden "lajien" välillä ovat tämän selvityksen mukaan parhaimmillaankin alle 0.015. Identtisyysindeksin valossa on saman lajin populaatioiden samankaltaisuus Kirpichnikovin (1981) mukaan kaloilla 0.97-0.99. Saimaan siikojen identtisyysarvot ovat 0.98-0.99. Lajien välillä Kirpichnikovin (1981) kokoamat keskiarvot vaihtelevat 0.46:sta lohikaloilla 0.94:ään Malawi-järven cichlideillä. Kaikkien lajien keskiarvo on 0.68.

Edellisen perusteella voidaan Steinmannin (1951) ja Koswigin (1963) ekotyypit nähdä ehkä uudessa valossa. Vesistöjen rajat ovat tehokkaita kalojen leviämisesteitä, joten kalojen perinnöllinen erilaistuminen on huomattavasti todennäköisempää kuin linnuilla tai nisäkkäillä. Suur-Saimaan vesistöalueet ovat osittain erillisiä altaita, mutta ovat virtausyhteydessä toisiinsa - vesistöä on ajateltava kokonaisuutena. Jääkauden jälkeinen aika on lajiutumisprosessia ajatellen verraten lyhyt, noin 8000 vuotta. Ympäristötekijöiden voidaan olettaa säilyneen jokseenkin samanlaisina ; kovin erilaisia alueellisia valintapaineita tuskin on esiintynyt. Toisaalta siikat ovat parvikaloja ja pyrkivät ryhmänä käyttämään hyväksi kaikki tarjolla olevat ravintoresurssit. Kilpailu on voinut aiheuttaa muotojen paikallista erilaistumista.

Geneettiset erot nykyisten Suur-Saimaan siikamuotojen välillä ovat kuitenkin niin pieniä, ettei ainakaan tiheäsiivilähampaisten (> 40 sh), eikä toisaalta harvasiivilähampaisten (< 35 sh) tyyppien jakaminen useammiksi lajeiksi tunnu oikeutetulta. Ryhmittelyanalyysi jakaa populaatiot kahteen ryhmään (kts. kuvia 8 ja 9 sivuilla 50 ja 52), joiden voitaisiin ajatella vastaavan Järven (1943) yli 40 vuotta sitten esittämää kahden lajin jaottelua. Lavaretus- ja muksuntyypit eroavat ekologiaaltaan ja kutukäyttäytymiseltään niin, etteivät ne sympatrisina yleensä risteidy. Näihin tyypeihin sisältyy kuitenkin melkoisesti muuntelua ja populaatioiden välillä on tapah-

tunut vähittäistä eriytymistä. On muodostunut paikallisia rotuja (Steinmannin sukulaisparvia) tai ekotyyppejä.

Svårdsonin (1957) mukaan harvasiivilähampainen pohjasiika ja tiheäsiivilähampainen planktonsiika olivat siikaryhmän ensimmäiset jääkauden jälkeiset tulokkaat Fennoskandiassa. Myöhemmin erittäin muuntautumiskykyinen lavaretus-tyyppi levittäytyi koko alueelle ja ilmeisesti pystyi syrjäyttämään ainakin pohjasiian. Varsinaisessa Saimaassa lavaretus-tyypistä kehittyi pienikasvuinen tuppisiika. Se lienee elänyt rinnan luontaisen planktonsiian kanssa. Nykyisemmissä vaiheissa ovat kalastus ja kutualueiden tuhoutuminen vähentäneet luontaisia planktonsiikakantoja Suur-Saimaassa. Tuppisiika on menestynyt hyvin ja levittäytynyt laajalle altaassa.

Voitaisiin ajatella, että plankton- ja tuppisiika olisivat nykyisinä sympatrisina populaatioina varsinaisia lajeja. Harvasiivilähampainen hietasiika olisi Pyhäjärvässä itsenäiseksi kehittynyt ekotyyppi - ravintotottumuksiaan ja sitä kautta vähitellen siivilähampaitaan muuttanut lavaretus-muoto. Järvisiika olisi vastaavalla tavalla kehittynyt planktonsiikamuoto. Järven (1943) mukaan olisi järvisiikakin lavaretus-muoto. Hierarkkinen geneettisten etäisyyksien analyysi sekä UPGMA-ryhmittely tukevat kuitenkin muodon sijoittumista muksun-tyyppiin.

Saimaan siiat eivät biologisen lajikäsityksen mukaan ole varsinaisia lajeja. Echellen ja Kornfieldin (1984) määritelmän (s. 9) mukaisesti tätä (ja mahdollisesti koko Euroopan) siikojen ryhmää voisi pitää alkavana tai jo olemassa olevana lajiparvena. Populaatioilla on osittain päällekkäiset ekologiset ja morfologiset ominaisuudet. Kutupopulaatiot ovat osittain erilaistuneet ja niiden välillä on rajoitetusti geenivaihtoa. Lajiutumisprosessi on kesken.

Koska siikataksien systemaattinen taso on edelleen epäselvä, kannattaisi tyyppejä lähestyä vesistökohtaisina kantoina. Kantojen erottelun ja alueellisen määrittelyn tulisi tapahtua kaikkia mahdollisia muuttujia käyttäen, tietoja yhdistäen (kts. 2.3. sivulta 10).

Thorpen (1979) mielestä myös taksonomian tulevaisuus on biokemiallisten tekniikoiden yhdistämisessä morfologisen muuntelun tutkimukseen, kuten kanadalaisten siikojen kanta-analyyseissä on tehty (vrt. Kristofferson, 1978; Casselman et al., 1981; Ihssen et al., 1981a). Avisen työtovereineen (1984) tekemä mitokondriaalisen DNA:n

restriktioentsyymikartoitus Kaakkois-Yhdysvalloissa esiintyvän isoaurinkoahvenen (*Lepomis macrochirus*) alalajeissa avaa niinikään mielenkiintoisia näköaloja siikakantojen tutkimukseen.

Tämänhetkiselällä tietämyksellä voitaisiin Veijo Pruukin (1986) ehdottaman käytännön tapaan mm. Suur-Saimaalla lajia pienemmistä yksiköistä käyttää vesistön tai vesistön osan mukaisia kantanimityksiä, esimerkiksi Vuoksen vesistön tai Koitajoen tiheäsiivilähampainen siika jne. Tämä tuntuisi käytännön hoitotyön kannaltakin järkevältä ratkaisulta.

6.5. KANTOJEN HOITO

6.5.1. MUUNTELUN MERKITYS

Perinnöllinen monimuotoisuus on edellytys lajin sopeutumiselle ympäristöönsä. Se on myös luonnonvara, jota valintajalostus käyttää hyväkseen. Jos muuntelu vähenee, heikkenee kyky sopeutua muuttuvaan ympäristöön ja arvo jalostusmateriaalina laskee. Ihmisen toiminta on voimakkaasti vaikuttanut paikallisesti sopeutuneiden lajien muunteluun. Esimerkiksi Suomen lohikantojen kokonaismuuntelu on vähentynyt luontaisten kantojen tuhoutuksessa jokia rakennettaessa (Koljonen, 1983 & 1985). Ovatpa jotkin kalalajit suoranaisesti uhattuinkin (mm. Koljonen ja Vickholm, 1986). Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietinnön (1986) mukaan ovat Suomessa erittäin uhanalaisia toutain, järvi- ja merilohi sekä taimen ja planktonsiika; silmällä pidettäviin kuuluvat mm. pohja- ja vaellussiika. Tämä tarkoittaa alkuperäisiä luonnonkantoja. Uhanalaisia lajeja voidaan suojella viljelyllä, mutta tällöin on säilytettävä kantojen monimuotoisuus ja varottava sotkemasta niitä keskenään. Työ edellyttää huolellista alkuperäisten kantojen kartoitusta ja yksityiskohtaisten hoitosuunnitelmien laatimista.

Varsin suuri osa kalojen perinnöllisestä muuntelusta on kantojen välistä muuntelua. Siksi olisi suojelussakin kiinnitettävä huomiota nimenomaan kantojen ominaispiirteiden säilyttämiseen. Kalojen uhanalaisuudessa on useinkin kysymys siitä, että varsin suuresta yksilömäärästä huolimatta lajin alkuperäinen

perinnöllinen aines ja ominaisuudet kokonaisuutena ovat uhatuina. Viljelykannat voivat poiketa perinnöllisesti suurestikin vastaavista luonnonkannoista johtuen pienistä yksilömäristä viljelykantoja perustettaessa. Viljely myös muuttaa jossain määrin kantojen perinnöllistä rakennetta. Luonnollisten ominaisuuksien säilyttämiseksi olisi tärkeää pyrkiä aikaansaamaan viljelykannasta luonnossa elävä osakanta, johon luonnonvalinta jatkuvasti vaikuttaisi (Koljonen & Vickholm, 1986). Tavallaan siikojen luonnonravintolammikoissa kasvatettavat populaatiot ovatkin juuri tällaisia, kunhan perustaja- (=emokala-)yksilöitä on ollut riittävästi.

Kalojen viljelyssä on myös huomioitava muuntelun rakenne lajien eri kannoissa. Esimerkiksi kirjolohien (kuten siikojenkin) muuntelu on suureksi osaksi populaation sisäistä, jolloin valintaohjelma, joka perustuu mihin tahansa "tyypilliseen" populaatioon voi olla onnistunut. Sen sijaan lohilla ja taimenilla, joilla populaatioiden välinen muuntelu on suurempaa, tulisi jalostus perustaa useammille kannoille (Allendorf & Phelps, 1981b ym.). Näin siksi, että on voitu osoittaa muuntelun merkitsevästi pienenevän laitosoloissa (Ståhl, 1983; Allendorf & Phelps, 1980). Ei ainoastaan jalostusaines, vaan myös jalostettu aines on pyrittävä pitämään riittävän heterogeenisenä.

6.5.2. ISTUTUKSET

Kesänvanhoja siianpoikasia on meillä istutettu vuosisadan alusta lähtien. Lammikkoviljely aloitettiin 20-30-luvulla ja laajamittaiseksi se kasvoi 60-luvulla. 1981 plankton-, pohja- ja peledsiikaa viljeltiin istutuksiin yhteensä noin 15 miljoonaa kappaletta (Salojärvi, 1983).

Istutuksia tehtäessä ei aina ole kiinnitetty riittävästi huomiota kantojen alkuperään, minkä vuoksi ne ovat päässeet sekoittumaan keskenään. Puhtaita luonnonkantoja plankton- ja pohjasiasta on vaikea löytää. Ensin mainittua on esiintynyt varmasti vain Vuoksen ja Oulujoen vesistöissä, jälkimmäistä tava-

taan luontaisena Inarinjärvestä ja eräistä Kuusamon ja Muonion järvistä. Molempia viljellään laajamittaisesti ja erityisesti planktonsiikaa on istutettu velvoite- ym. istutuksina eteläiselle Suur-Saimaalle. Istutetut viljelykannat ovat olleet kuitenkin muista kuin alueen alkuperäisistä kannoista kasvatettuja, pääosin Koitajoelta tai muualta kotoisin olevia kantoja. Haukiveteen istutettiin 1980-luvun alussa tuntemattoman taustan omaavaa järvisiikaa sekä muikkua. Kokonaan vierasperäistä peltysiikaa on istutettu paljon Suur-Saimaan luoteisiin (Varkaus-Kuopio-Iisalmi-suunnan) vesistöihin.

Istutettujen siikakantojen perinnöllinen tausta ei siis ole ollut yksiselitteinen, eikä perustajapopulaatioiden kokoa ole useinkaan voinut kuin karkeasti arvioida. Aikaisemmin on istutusten tilastointikin ollut heikkoa, nykyisin ovat kaikki virallisten tahojen (kalastuspiirit, MMM kalastusosasto) valvomat istutukset hyvin kirjattuja.

Itä-Suomen vesioikeuden ja Kuopion hovioikeuden päätösten nojalla on koko Suur-Saimaan alueella (Kallaveden reitti mukaanlukien) voimassa kolmisenkymmentä siikojen istutusvelvoitetta. Istutukset korvaavat veden otosta (puunjalostus- ja kaivosteollisuus), vesien rakennuksesta (väylät ym.), säännöstelystä tai likaamisesta (asutus- ja teollisuusjätevedet) poikastuotannolle tai muuten kalakannalle aiheutuvaksi arvioidun vahingon. Vuonna 1983 velvoitteina istutettiin noin 650 000 kesänvanhaa siianpoikasta. Lisäksi esimerkiksi 1984 istuttivat maatalouskeskukset ja kalastuspiirit kalastuskorttivaroista noin 70 000 ja Kalamiesten keskusliiton jäsenyhdistykset ainakin 40 000 siianpoikasta. (Tiedot ovat MMM:n kalastusosaston istutuspöytäkirjoista).

Missä määrin eri siikakannat ovat perinnöllisesti sotkeutuneet on vaikea sanoa. Mutta sellaisille alueille, missä vielä mahdollisesti on alkuperäisiä lisääntyviä kantoja, ei viljelypoikasia ainakaan vieraista kannoista pitäisi istuttaa.

Ne ovat usein geneettisesti yhdenmukaisempia ja risteytyessään alkuperäisen kannan kanssa ne voivat aiheuttaa luonnonkannan ympäristöön sopeutuneiden perinnöllisten rakenteiden murtumista.

Sellaisten sympatristen kantojen hoito, joilla vallitsee tasapainoinen osittainen introgressio, vaatii riittäviä tietoja geenivirran määrästä ja vaikutuksista populaatio-ominaisuuksiin näissä kannoissa. Tästä syystä tulisi Suur-Saimaan kaltaisessa laajassa vesistösystemissä tarkkaan tutkia kalojen liikkeitä, ominaisuuksien alueellista vaihtelua sekä verrata luonnossa elävien populaatioiden geneettistä muuntelua laitoskantoihin. Näitä tietoja hyväksi käyttäen voidaan oikein säilyttää ja hoitaa jäljellä olevaa perinnöllistä rikkautta.

KIIITOKSET

Kiitän avusta ja kärsivällisyydestä kaikkia RKTL:n kalantutkimusosaston henkilöitä, jotka ovat työhöni jotenkin osallistuneet. Erityisesti kiitän Jorma Toivosta rahoituksen järjestämisestä, Tauno Nurmiota ja Irma Kolaria näytteiden hankkimisesta sekä Marja-Liisa Koljosta käytännön työn ohjauksesta. Lisäksi ansaitsevat kiitoksen Pekka Korhonen ja Pekka Kotilainen avusta näytteiden käsittelyssä sekä Pekka Pamilo ja Irma Saloniemi neuvoista tietokoneen käytössä. Ilman heitä ei työni olisi vielääkään valmis!

KIRJALLISUUS

- Allendorf, F.W., Utter, F.M., May, B.P. 1975: Gene duplication in the family Salmonidae. II. Detection and determination of the genetic control of duplicate loci through inheritance studies and the examination of populations. - In: Markert, C.L. (edit.), Isozymes IV. Genetics and evolution: 415-432. New York.
- 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. & Utter, F.M. 1979: Population genetics of fish. - In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (eds.), *Fish physiology*: 407-454. London.
- 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: Use of allelic frequencies to describe population structure. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1507-1514.
- Allendorf, F.W. & Phelps, S.R. 1981b: Isozymes and the preservation of genetic variation in salmonid fishes. - In: Ryman, N., *Fish gene pools*, *Ecol. Bull.* 34: 37-52.
- Allendorf, F.W. & Thorgaard, G.H. 1984: Tetraploidy and the evolution of salmonid fishes. - In: Turner, B.J. (edit.), *Evolutionary genetics of fishes*: 1-53. New York.
- Awise, J.C. 1975: Systematic value of electrophoretic data. - *Syst. Zool.* 23: 465-481.
- Awise, J.C. & Selander, R.K. 1972: Evolutionary genetics of cave dwelling fishes of the genus *Astyanax*. - *Evolution* 26: 1-19.
- Awise, J.C. & Smith, M.H. 1974: Biochemical genetics of sunfish. II. Genic similarity between hybridizing species. - *Am. Nat.* 108: 458-471.

- Avise, J.C. & Aquadro, C.F. 1982: A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. - In: Hecht, M., Wallace, B., Prance, G.T. (eds.), *Evolutionary Biology*, vol. 15: 151-185. New York.
- Avise, J.C., Bermingham, E., Kessler, L.G., Saunders, N.C. 1984: Characterization of mitochondrial DNA variability in a hybrid swarm between subspecies of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). - *Evolution* 38: 931-941.
- Beacham, T.D. & Withler, R.E. 1985: Heterozygosity and morphological variability of pink salmon (*Ochorhynchus gorbuscha*) from southern British Columbia and Puget Sound. - *Can. J. Genet. Cytol.* 27: 571-579.
- Behnke, R.J. 1970: The application of cytogenetic and biochemical systematics to phylogenetic problems in the family Salmonidae. - *Trans. Amer. Fish. Soc.* 99: 237-248.
- Behnke, R.J. 1972: The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. - *J. Fish. Res. Board Can.* 29: 639-671.
- Berg, A. 1970: A comparative study of food and growth, and competition between two species of coregonids introduced into Lake Maggiore, Italy. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), *Biology of coregonid fishes*: 311-346. Winnipeg.
- Berg, L.S. 1932: Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfischen Europas. - *Zoogeographica* 1: 107-208.
- Berg, W.J. & Ferris, S.D. 1984: Restriction endonuclease analysis of salmonid mitochondrial DNA. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1041-1047.
- Booke, H.E. 1968: Cytotaxonomic studies of the coregonine fishes of the Great Lakes, USA: DNA and karyotype analysis. - *J. Fish. Aquat. Sci.* 25: 1667-1687.
- Burns, J.M. 1975: Isozymes in evolutionary systematics. - In: Markert, C.L. (edit.), *Isozymes IV. Genetics and evolution*: 49-62. New York.
- Casselman, J.M., Collins, J.J., Crossman, E.J., Ihssen, P.E., Spangler, G.R. 1981: Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks of the Ontario waters of Lake Huron. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1772-1789.

- Clayton, J.W. 1981: The stock concept nad the uncoupling of organismal and molecular evolution. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1515-1522.
- Clayton, J.W. & Franzin, W.G. 1970: Genetics of multiple lactate dehydrogenase isozymes in muscle tissue of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). - J. Fish. Res. Board Can. 27: 1115-1121.
- Clayton, J.W. & Tretiak, D.N. 1972: Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. - J. Fish. Res. Board Can. 29: 1169-1172.
- Clayton, J.W., Franzin, W.G., Tretiak, D.N. 1973: Genetics of glyserol-3-phosphate dehydrogenase isozymes in white muscle of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). - J. Fish. Res. Board Can. 30: 187-193.
- 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., Abreu-Grobois, A. 1979: Duplicate loci and allelic variation for mitochondrial malic enzyme in the Atlantic salmon *Salmo salar* L. - Comp. Biochem. Phys. 62B: 403-406.
- Cross, T.F. & Ward, R.D. 1980: Protein variation and duplicate loci in the Atlantic salmon *Salmo salar* L. - Genet. Res. 36: 147-165.
- Dottrens, E. 1959: Systematique des coregones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. - Rev. Suisse Zool. 66: 1-66.
- Eanes, W.F. 1978: Morphological variance and enzyme heterozygosity in the monarch butterfly. - Nature 276: 263-264.
- Echelle, A.A. & Kornfield, I. (eds.) 1984: Evolution of fish species flocks. - 257 pp. Orono, Maine.
- Engel, W., Op't Hof, J., Wolf, V. 1970: Genduplikation durch polyploide Evolution: die Isoenzyme der Sorbitdehydrogenase bei herings- und lachartigen Fischen (*Isospondyli*). - Humangenetik 9: 157-163.

- Engel, W., Schmidtke, J., Wolf, V. 1971: Genetic variation of alpha-glyserophosphate dehydrogenase isozymes in clupeoid and salmonid fish. - *Experientia* 27: 1489-1491.
- Engel, W., Schmidtke, J., Wolf, V. 1975: diploid-tetraploid relationships in teleostian fishes. - In: Markert, C.L. (edit.), *Isozymes IV. Genetics and evolution*: 449-462 New York.
- Fabricius, E., Lindroth, A. 1954: Experimental observations on the spawning of whitefish. - *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 35: 105-112.
- Farris, J.S. 1972: Estimating phylogenetic trees from distance matrices. - *Am. Nat.* 106: 645-668.
- Ferguson, A. 1974: The genetic relationships of the coregonid fishes of Britain and Ireland indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins. - *J. Fish Biol.* 6: 311-315.
- Ferguson, A. 1980. *Biochemical systematics and evolution*. - 194 pp. London.
- Ferguson, A., Himberg, K.-J.M., Svärdson, G. 1978: systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae. - *J. Fis Biol.* 12: 221-233.
- Fitch, W.M. & Margoliash, E. 1967: Construction of phylogenetic trees. - *Science* 155: 279-284.
- Fournier, D.A., Beacham, T.D., Riddell, B.E., Busack, C.A. 1984: Estimating stock composition in mixed stock fisheries using morphometric, meristic and electrophoretic characteristics. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 400-408.
- Franzin, W.G. 1974: Genetic studies of protein variants and their use in a zoogeographic study of lake whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchell) in western Canada. Ph.D. Thesis. - 178 pp. Winnipeg.
- Franzin, W.G. & Clayton, J.W. 1977: A biochemical genetic study of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in western Canada. - *J. Fish Res. Board Can.* 34: 617-625.

- Garside, E.T., Christie, W.J. 1962: Experimental hybridization among three coregonine fishes. - Trans. Am. Fish. Soc. 91: 196-200.
- Gasowska, M. 1960: Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new feature: that of the shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare. - Ann. Zool. 18: 471-513.
- Gasowska, M. 1970: Osteological analysis of the forms of the species *Coregonus lavaretus*(L) from Poland and their relationship to forms from other places. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), Biology of coregonid fishes: 209-218. Winnipeg.
- Grammeltvedt, A.-F. 1974: A method for obtaining chromosome preparations from rainbow trout (*Salmo gairdneri*) by leucocyte culture. - Norw. J. Zool. 22: 129-134.
- Grammeltvedt, A.-F. 1975: Chromosomes of salmon (*Salmo salar*) by leucocyte culture. - Aquaculture 5: 205-209.
- Gyllensten, U. 1985: The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous and freshwater species. - J. Fish Biol. 26: 691-699.
- Hellaakoski, A. 1922: Suur-Saimaa. - Fennia 43: 1-137.
- Hietanen, K. 1984: Karjalan Pyhäjärven siikakannat. Opinnäytetyö kalatalouteknikkotutkintoa varten. - 29 s. Helsinki.
- Himberg, K.-J.M. 1970: A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), Biology of coregonid fishes: 219-250. Winnipeg.
- Hubbs, C.L. 1955: Hybridization between fish species in nature. - Syst. Zool. 4: 1-20.
- Ihssen, P.E., Evans, D.O., Christie, W.J., Reckahn, J.A., Desjardine, R.L. 1981a: Life history, morphology and electrophoretic characteristics of five allopatric stocks of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great Lakes region. - Can. J. Fish. aquat. Sci. 38: 1790-1807.

- Ihssen, P.E., Booke, H.E., Casselman, J.M., McGlade, J.M., Payne, N.R., Utter, F.M. 1981b: Stock identification: materials and methods. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1838-1855.
- Ikonen, E. 1977: Ahvenkoskella merkittyjen vaellussiikojen *Coregonus lavaretus* (L) s.str. vaelluksista, kasvusta ja kuolleisuudesta. Pro gradu. - 70 s. Helsinki.
- Ikonen, E. 1982: Migration of river-spawning whitefish in the Gulf of Finland. - Finnish Fish Res. 4: 40-45.
- Imhof, M., Leary, R., Booke, H.E. 1980: Population or stock structure of lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Northern Lake Michigan as assessed by isozyme electrophoresis. - J. Can. Fish. Aquat. Sci. 37: 783-793.
- Järvi, T.H. 1928: Über die Arten und Formen der Coregonen s.str. in Finnland. - Acta Zool. Fenn. 5: 1-259.
- Järvi, T.H. 1943: Zur Kenntnis der Coregonformen Nord-Finnlands insbesondere des Kuusamo-Gebietes. - Acta Zool. Fenn. 40: 1-91.
- Kauppi, M., Kettunen, I., Kivinen, J., Niinioja, R., Sandman, O. 1985: Saimaan tila ja siihen vaikuttavat tekijät. - Vesi-hallituksen tiedotus 254: 1-147.
- Kirkpatrick, M. & Selander, R.K. 1979: Genetics of speciation in the lake whitefishes in the Allegash Basin. - Evolution 33: 478-485.
- Kirpichnikov, V.S. 1973: Biochemical polymorphisms and micro-evolution processes in fish. - In: Schröder, J.H. (edit.), Genetics and mutagenesis of fish: 223-241. Berlin.
- Kirpichnikov, V.S. 1981: Genetic basis of fish selection. - 410 pp. New York.
- Koljonen, M.-L. 1983: Lohikantojen geneettinen muuntelu. - Luonnon Tutkija 87: 96-99.
- Koljonen, M.-L. 1985: Suomen lohikantojen entsyymigeneettinen muuntelu. -RKTL monistettuja julkaisuja 37:1-94.

- Koljonen, M.-L. & Vickholm, M. 1986: Kalakantojamme uhkaa yksipuolistuminen. - Suomen Luonto 45: 16-19.
- Koswig, C. 1963: Ways of speciation in fishes. - Copeia 2: 238-244.
- Kristofferson, A.H. 1978: Evidence for the existence of subpopulations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Winnipeg. M.Sci. Thesis. - 94 pp. Winnipeg.
- Kulmatycki, W.J. 1927: Studien an Coregonen Polands. - Arch. Hydrobiol. Rubactwa 1: 275-336.
- Kuusisto, E. 1978: Suur-Saimaan vesitase ja tulovirtaaman ennustaminen. - Vesientutkimuslaitoksen julkaisuja 26: 1-66.
- Laihonen, P., Salo, J., Vuorisalo, T. 1985: Evoluutio. - 392 s. Helsinki.
- Lehtonen, H. 1981: Biology and stock assessment of Coregonids by the Baltic coast of Finland. - Finnish Fish. Res. 3: 31-83.
- Lewontin, R.C. 1974: The genetic basis of evolutionary change. - 346 pp. New York.
- Lewontin, R.C. 1984: Detecting population differences in quantitative characters as opposed to genetic frequencies. - Am. Nat. 123: 115-124.
- Li, C.C. & Horvitz, D.G. 1953: Some methods of estimating the inbreeding coefficient. - Am. J. Hum. Genet. 5: 107-117.
- Lind, E.A. & Kaukoranta, E. 1974: Characteristics, population structure and migration of the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in the Oulujoki River. - Ichthyol. Fenn. Borealis 4: 160-217.
- Lindsey, C.C. 1961: The bearing of experimental meristic studies on racial analysis of fish populations. - Proc. 9th Pac. Sci. Congr. Bangkok 1957: 54-58.
- Lindsey, C.C. 1981: Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of Coregonid fishes. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1497-1506.

- Lindsey, C.C., Clayton, J.W., Franzin, W.G. 1970: Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* whitefish complex. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), *Biology of Coregonid fishes*: 127-146. Winnipeg.
- Loch, J.S. 1974: Phenotypic variation in the lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, induced by introduction into a new environment. - *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 55-62.
- Lokshina, A.B. 1980: Comparative analysis of some proteins in whitefishes. - In: *Problems of genetics and selection in fishes*: 40-57. Leningrad.
- May, B. 1980: The salmonid genome: evolutionary restructuring following a tetraploid event. Ph.D. Thesis. - 199 pp. University Park, Pennsylvania.
- May, B., Wright, J.E., Stoneking, M. 1979: Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae: results from experiments with *Salvelinus* and review of the literature on other species. - *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 1114-1128.
- Mayr, E. 1970: *Populations, species and evolution*. - 453 pp. Cambridge, Massachusetts.
- McAndrew, B.J., Ward, R.D., Beardmore, J.A. 1982: Lack of relationship between morphological variance and enzyme heterozygosity in the plaice, *Pleuronectes platessa*. - *Heredity* 48: 117-125.
- Mednikov, B.M., Reshetnikov, Yu.S., Shubina, E.A. 1977: Investigation of the relatedness between whitefishes using the molecular hybridization technique. - *Zool. Zh.* 56: 333-341.
- Mitton, J.B. 1978: Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations. - *Nature* 273: 661-662.
- Mäkinen, K. 1962: *Eräiden Pohjois-Karjalan järvien siikamuodoista. Pro gradu.* - 64 s. Helsinki.
- Mäkinen, K., Kokko, H., Kokko, T. 1981: Pohjois-Karjalan läänin kalataloussuunnittelu. Vaihe I. Pyhäselkä-Orivesi-Pyhäjärvi. väliraportti 1.2.1981. - 102 s. Joensuu.

- Nei, M. 1972: Genetic distance between populations. - *Am. Nat.* 106: 283-292.
- 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.
- Nevo, E. 1978: Genetic variation in natural populations: patterns and theory. - *Theor. Pop. Biol.* 13: 121-177.
- Nikolsky, G.V. & Reshetnikov, Yu.S. 1970: Systematics of Coregonid fishes in the USSR. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), *Biology of the Coregonid fishes*: 251-266. Winnipeg.
- Nyman, L. 1967: Protein variation in Salmonidae. - *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 47: 5-38.
- Ohno, S. 1970: *Evolution by gene duplication*. - 160 pp. Berlin.
- Oxford, G.S. & Rollinson, D. 1983: *Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance*. - 405 pp. London.
- Palva, T.K. 1986: Cytogenetic and mitochondrial DNA analyses of four salmonid fish species. - *Kuopion yliopiston julkaisu. Luonnontieteet. Alkuperäistutkimukset* 6/1986: 1-139.
- Pethon, P. 1974: Naturally occurring hybrids between whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and cisco (*Coregonus albula* L.) in Orrevann. - *Norw. J. Zool.* 22: 287-293.
- Prager, E.M. & Wilson, A.L. 1978: Construction of phylogenetic trees for proteins and nucleic acids: empirical evaluation of alternative matrix methods. - *J. Mol. Evol.* 11: 129-142.
- Pravdin, I.F. 1954: *Sigi Vodoemov Karelo-Finskoi SSR*. - 324. Izd. Akad. Nauk, Karelo-Finsk. Filial.
- Pruuki, V. 1986: Siikojen lajikysymys - nimistön ja luokittelun kirjavuutta. - *Suomen Kalastuslehti* 93: 21-24.
- Rasmuson, M. 1981: Some aspects of available resources of genetic variation. - In: Ryman, N. (edit.), *Fish gene pools*. *Ecol. Bull.* 34: 53-59.

- Renquist, H. 1952: The inland waters. - Fennia 72: 161-200.
- Reshetnikov, Yu. S. 1980: Ekologija i sistematika sigovi ryb. Moskva.
- Ridgeway, G.J., Sherburne, S.W., Lewis, R.D. 1970: Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. - Trans. Am. Fish. Soc. 99: 147-151.
- Rogers, J.S. 1972: Measures of genetic similarity and genetic distance. - Studies in Genetics 7213: 145-153. Univ. of Texas Publ.
- Ryman, N. 1983: Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. - Aquaculture 33: 1-21.
- Ryman, N. & Ståhl, G. 1981: Genetic perspectives of identification and conservation of Scandinavian stocks of fish. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1562-1575.
- Ryman, N., Lagercrantz, V., Anderson, L., Chakraborty, R., Rosenberg, R. 1984: Lack of correspondence between genetic and morphological variability patterns in Atlantic herring (*Clupea harengus*). - Heredity 53: 687-704.
- Saarnisto, M. 1970: The late Weichselian and Flandrian history of the Saimaa lake complex. - Commentat. Phys.-Math. 37. Soc. Sci. Fenn. 107 pp.
- Salojärvi, K. 1983: Rearing of whitefish fingerlings in natural food ponds and stocking of inland waters with one-summer old fingerlings in Northern Finland. - Suomen Kalatalous 51: 51-66.
- Salojärvi, K. & Auvinen, H. 1980: A computer program for classifying sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) stocks. - Finnish Fish. Res. 3: 23-28.
- Schultz, R.J. 1980: Role of polyploidy in the evolution of fishes. - In: Lewis, W.H. (edit.), Polyploidy: Biological relevance: 313-340. New York.
- Seppovaara, O. 1969: Ison-Saimaan kalat ja kalastus. - Suomen Kalatalous 38: 1-84.
- Shaposhnikova, G.Kh. 1970: On the taxonomy of whitefishes from the USSR. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), Bio-

- logy of the Coregonid fishes: 195-207. Winnipeg.
- Simon, R.C. 1963: Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of Pacific salmon (*Oxyrhynchus*). - *J. Morphol.* 112: 77-95.
- Simon, R.C. 1964: Cytogenetics, relationships and evolution in Salmonidae. Ph.D. Thesis. Seattle.
- Simonsen, V. & Frydenberg, O. 1972: Genetics of *Zoarces* populations. II. Three loci determining esterase isozymes in eye and brain tissue. - *Hereditas* 70: 235-242.
- Smith, G.R. & Todd, T.N. 1984: Evolution of species flocks of fishes in north temperate lakes. - In: Echelle, A.A. & Kornfield, I. (eds.), *Evolution of fish species flocks*: 45-68. Orono, Maine.
- Smith, S.H. 1957. Evolution and distribution of the Coregonids. *J. Fish. Res. Board Can.* 14: 599-604.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. 1973: Numerical taxonomy. - 573 pp. San Francisco.
- Sõrmus, I. 1976: Meie rannikuvete siiavormid. - *Eesti loodus* 19: 657-662.
- Steinmann, P. 1951: Monographie der schweizerischen Koregonen. - *Schweiz. Z. Hydrol.* 13: 54-155.
- Storer, T.I., Usinger, R.L., Stebbins, R.C., Nybacken, J.W. 1979: General Zoology. 6th edit.-902 pp. New York.
- Ståhl, G. 1981: Genetic differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Sweden. - In: Ryman, N. (edit.), *Fish gene pools*. *Ecol. Bull.* 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.
- Svårdson, G. 1945: Chromosome studies on Salmonidae. - *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 23: 1-151.
- Svårdson, G. 1949: The Coregonid problem. I. Some general aspects of the problem. - *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 29: 89-101.

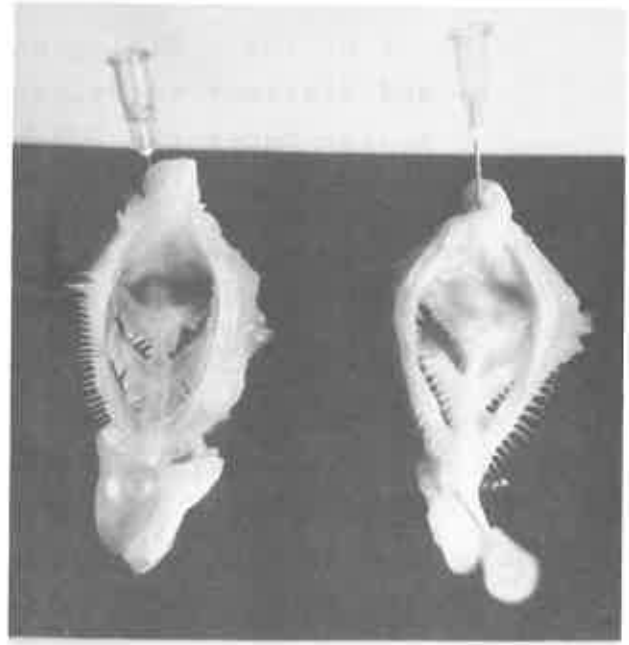
- Svårdson, G. 1950: The Coregonid problem. II. Morphology of two Coregonid species in different environments. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 31: 151-162.
- Svårdson, G. 1952: The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gill rakers. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 33: 204-232.
- Svårdson, G. 1953: The Coregonid problem. V. Sympatric whitefish species of Lakes Idsjön, Storsjön and Hornavan. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 34: 141-166.
- Svårdson, G. 1957: The Coregonid problem. VI. The palearctic species and their intergrades. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 38: 267-356.
- Svårdson, G. 1958: Interspecific hybrid populations in Coregonus. - Uppsala Univ. Årsskr. 6: 231-239.
- Svårdson, G. 1965: The Coregonid problem. VII. The isolating mechanisms in sympatric species. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 46: 95-123.
- Svårdson, G. 1970: Significance of introgression in coregonid evolution. - In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.), Biology of Coregonid fishes: 33-59. Winnipeg.
- Svårdson, G. 1979: Speciation of Scandinavian Coregonus. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 57: 1-95.
- Thienemann, A. 1922: Weitere Untersuchungen an Coregonen. - Arch. Hydrobiol. 13: 415-471.
- Thorpe, J.P. 1979: Enzyme variation and taxonomy: the estimation of sampling errors in measurements of interspecific genetic similarity. - Biol. J. Linn. Soc. 11: 369-386.
- Tuunainen, P. 1968: 8. Siika. -Teoksessa: Svårdson, G., Nilsson, N.-A., Dahlström, H., Tuunainen, P., Kalat, kalavesien hoito ja kalanviljely : 132-138. Helsinki.
- Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö. Osat 1-3. - 466 s. Helsinki, 1986.

- Utter, F.M. 1981: Biological criteria for definition of species and distinct intraspecific populations of anadromous salmonids under the U.S. Endangered Species Act 1973. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1626-1635.
- Utter, F.M., Allendorf, F.W., Hodgins, H.O. 1973: Genetic variability and relationships in Pacific salmon and related trout based on protein variations. - Syst. Evol. 22:257-270.
- Utter, F.M., Hodgins, H.O., Allendorf, F.W. 1974: Biochemical genetic studies in fishes: potentialities and limitations. - In: Malins, D.C. & Sargent, J.R. (eds.), Biochemical and biophysical perspectives in marine biology, vol. 1: 213-238. New York.
- Varjo, M. 1981: Kalanimiluettelo. - Luonnon Tutkija 85:1-60. (lisäside).
- Varvio-Aho, S.-L. & Pamilo, P. 1980: A new buffer with wide applicability. - Isozyme Bull. 13: 114.
- Viktorovsky, R.M. & Ermolenko, L.N. 1982: The chromosomal complexes of *Coregonus nasus* and *C. lavaretus* and the problem of the *Coregonus* karyotype divergence. - Tsitologiya 24: 797-801.
- 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. - 580 pp. Chicago.
- Vuorinen, J. 1984: Biochemical genetic studies on salmonid populations. Väitöskirja. - 11 s. + 7 julk. Joensuu.
- Vuorinen, J., Himberg, K.-J.M., Lankinen, P. 1981: Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (Salmonidae) populations in Finland. - Hereditas 94: 113-121.
- Vuorinen, J. & Piirainen, J. 1984: Electrophoretic identification of Atlantic salmon, brown trout and their hybrids. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1834-1837.

SIIVILÄHAMPAAT

Planktonsiika (vasemmalla)

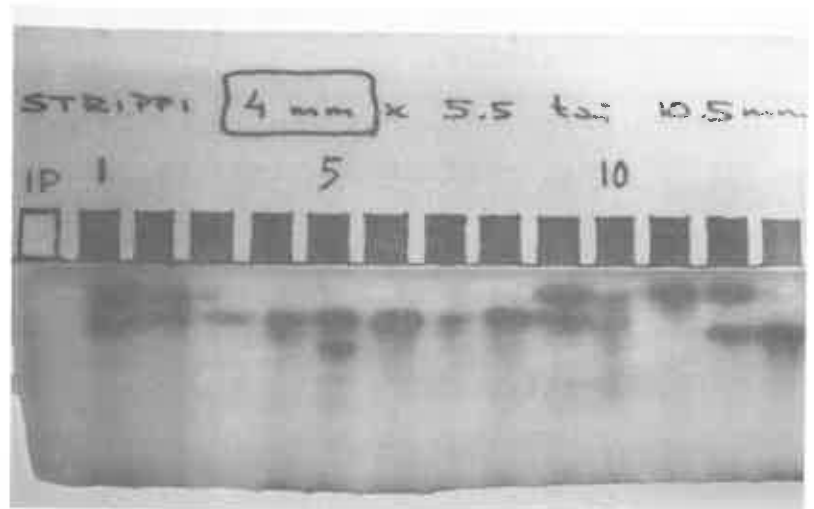
Tuppisiika (oikealla)



ENTSYYMIGEELIT

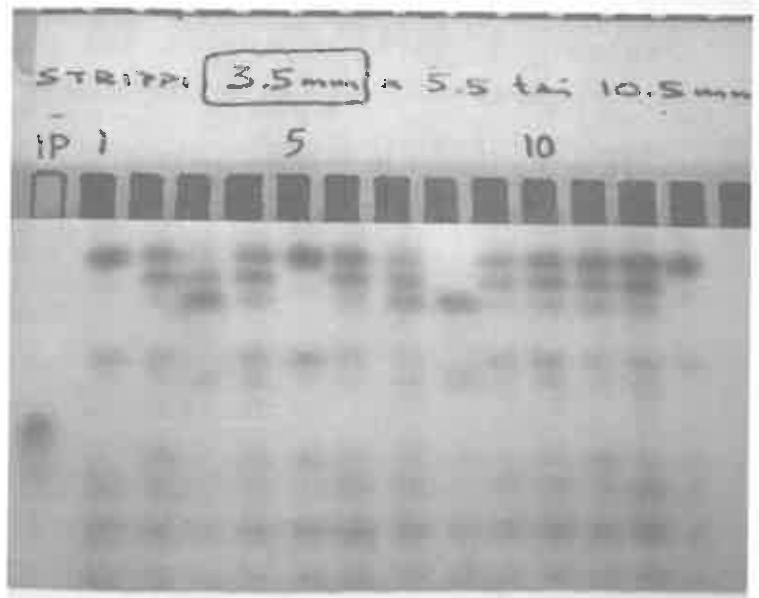
Eстераasi

alleelit	fenotyyppi/ genotyyppi						lokus
	—	—	—	—	—	—	EST-3
	—	—	—	—	—	—	EST-2
A —	—	—	—	—	—	—	EST-1
B —	—	—	—	—	—	—	
C —	—	—	—	—	—	—	
	AA	AB	BB	BC	CC	AC	



Malaattidehydrogenaasi

alleelit	fenotyyppi/ genotyyppi						lokus
A —	—	—	—	—	—	—	MDH-3,4
B —	—	—	—	—	—	—	
	—	—	—	—	—	—	heterodimeeriä
	—	—	—	—	—	—	MDH-1,2
	—	—	—	—	—	—	
	AA	AA	AA	AB	BB		
	AA	AB	BB	BB	BB		



**RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS,
KALANTUTKIMUSOSASTO**

MONISTETTUA JULKAISUJA

- No 41. SALOJÄRVI, K. ja PARTANEN, H.: Oulujärven kalatalouden kehittämissuunnitelma. Osa II: Suunnitelma. Helsinki 1985. 116 s.
- No 42. PURSIANEN, M., ASLA, I., KANNEL, R. ja WESTMAN, K.: Lohenpoikasten vapautusallas-kokeet Selkämeren rannikolla vuosina 1983—1984. 1—28.
NAARMINEN, M.: Lohi- ja taimenmerkintöjen yhteydessä tapahtuvasta kalojen käsittelystä, kuljetuksesta ja istutuksesta. 29—62. Helsinki 1985.
- No 43. SALMI, P.: Ammattikalastuksen investointien, vuosiansioiden ja saaliiden aikasarja-analyysi vuosilta 1978—1982. Helsinki 1986. 46 s.
- No 44. KALLIO, I.: Vaelluskalakantojen nykyinen tila ja hoito. 1—51.
KALLIO, I.: Istutettujen ja luonnonkudusta peräisin olevien emolohien (*Salmo salar* L.) fekunditeetti ja mätimunien koko. 53—74. Helsinki 1986.
- No 45. LOUHIMO, J. ja HONKASALO, L.: Taimenkanta ja taimenen ympäristövaatimukset Evon Luutajoessa. 1—74.
JUTILA, E.: Vaikkojoen kunnostussuunnitelmaa koskeva tarkastus- ja selvitystyö. 75—96.
JUTILA, E.: Selvitys Vieksinjoen vesistön uittolaitteiden ja -rakenteiden kalataloudelle aiheuttamista haitoista sekä niiden poistamiseksi tarvittavista toimenpiteistä. 97—112.
JUTILA, E.: Hossanjoen uittoperkauksien aiheuttamat kalataloudelliset vahingot sekä niiden poistamiseksi tarvittavat toimenpiteet. Hossanjoen uittosäännön kumoamiseen liittyvä kalataloudellinen selvitys. 113—126. Helsinki 1986.
- No 46. Nahkiainen-nejonögon -symposiumin, 17.—18.10.1979 Kalajoki. Toim. T. Järvenpää ja K. Westman. Helsinki 1986. 107 s.
- No 47. LEHTONEN, H., BÖHLING, P. och HUDD, R.: Siken och sikfisket i Kvarkenområdet. Helsinki 1986. 76 s.
- No 48. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1986. Helsinki 1986. 178 s.
- No 49. ERONEN, T., HANSKI, A., HYYTINEN, L. ja KAIJOMAA, V.-M.: Vuoksen vesistöalueen lohi- ja taimenkantojen hoidon puiteohjelma. Helsinki 1986. 117 s.
- No 50. TUUNAINEN, P., VUORINEN, P., RASK, M., JÄRVENPÄÄ, T. ja VUORINEN, M.: Happaman laskeuman vaikutukset kaloihin. Raportti vuodelta 1985. English summary: Effects of acidic deposition on fish, Report 1985. 1—39.
TIKKA, J. ja PAASIVIRTA, L.: Ahvenen populaatiorakenne, kasvu ja tuotanto kahdessa eteläsuomalaisessa metsäjärven. 40—63. Helsinki 1986.
- No 51. Valtion kalanviljelyn VII neuvottelupäivät 12.—14.4. 1983 Punkaharjulla. Toim. A. Vihervuori. Helsinki 1986. 119 s.
- No 52. NIKINMAA, B.: Inverkan av ljus och insekttillskott till födan på tillväxten hos laxyngel *Salmo salar*. Helsinki 1986. 79 s.
- No 53. Papers presented at ICES Statutory Meetings in 1984—86 by Finnish participants. Helsinki 1986. 260 pp.
- No 54. JÄRVENPÄÄ, T.: Veden vähähappisuuden ja happamuuden vaikutukset ravun hemolymfaan. Helsinki 1986. 64 s.
- No 55. NYLUND, V.: Ravun loisen, *Psorospermium haeckeli* Hilgendorf rakenne, haittavaikutukset ja taksonominen asema. Helsinki 1986. 60 s.
- No 56. KETTUNEN, J. ja HILDÉN, M.: Populaatioanalyysi ja sen herkkyyssparametrien muutoksille. Helsinki 1986. 50 s.
- No 57. IKONEN, E., JUTILA, E., KOLJONEN, M.-L., PRUUKI, V. ja ROMA-KANIEMI, A.: Tornionjoen vesistön meritaimenkantojen tila, geneettiset erot ja viljelytarpeet. Helsinki 1986. 103 s.
- No 58. SALOJÄRVI, K. ja HUUSKO, A.: Sotkamon reitin velvoitehoidon tulokset v. 1981—1985, tuloksiin vaikuttavat tekijät ja suositukset hoidon kehittämiseksi. Helsinki 1987. 311 s.

SISÄLTÖ

HEINONEN, M.: Suur-Saimaan siikojen taksonomia ja geneettinen muuntelu. 88 s.

ISBN 951-9092-88-9
ISSN 0358-4623
Helsinki 1987
Yliopistopaino