

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 62/2025

Vuoksen vesistön järvitaimen- kantojen geneettinen kartoitus ja laitoskalaston eheyttäminen (VuoTaGe)

Loppuraportti

Matti Janhunen, Tuomas Leinonen ja Miika Tapio

 Luke

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 62/2025

Vuoksen vesistön järvitaimenkantojen geneettinen kartoitus ja laitoskalaston eheyttäminen (VuoTaGe)

Loppuraportti

Matti Janhunen, Tuomas Leinonen ja Miika Tapio

Viittausohje:

Janhunen, M., Leinonen, T. & Tapio, M. 2025. Vuoksen vesistön järvitaimenkantojen geneettinen kartoitus ja laitoskalaston eheyttäminen (VuoTaGe) : Loppuraportti. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 62/2025. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 32 s.

Matti Janhunen ORCID ID, <https://orcid.org/0000-0002-5651-5287>



ISBN 978-952-419-091-6 (Verkkajulkaisu)

ISSN 2342-7639 (Verkkajulkaisu)

URN <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-419-091-6>

Copyright: Luonnonvarakeskus (Luke)

Kirjoittajat: Matti Janhunen, Tuomas Leinonen ja Miika Tapio

Julkaisija ja kustantaja: Luonnonvarakeskus (Luke), Helsinki 2025

Julkaisuvuosi: 2025

Kannen kuva: Matti Janhunen

Tiivistelmä

Matti Janhunen¹, Tuomas Leinonen² ja Miika Tapio³

¹ Luonnonvarakeskus, Joensuu

² Luonnonvarakeskus, Helsinki

³ Luonnonvarakeskus, Jokioinen

Vaelluskalakannoista kerättävää genomista tietoa voidaan käyttää niiden viljelytoiminnan kehittämiseen (geneettinen hallinta), tuki-istutusten kohdentamiseen ja hoitotoimien tuloksellisuuden tarkkailuun. Tässä tutkimushankkeessa selvitettiin Luken säilytysviljelyssä pidettävien ja Vuoksen vesistöalueen järvitaimenkantojen (Pielisen ja Heinäveden reitit) perinnöllistä eroavaisuutta SNP-geenimerkkien sekvensoinnilla. Vertailevaa genotyypitysaineistoa kerättiin ja analysoitiin lisäksi muutamista Pielisen valuma-alueella olevista purotaimenkohteista. Osasta luonnosta pyydettyjä purotaimenen poikasia perustettiin emokalasto Luken laitosviljelyyn, jolloin paikallista kantaa edustavien koiraiden ja vaeltavan hoitokannan (JT-VUV) naaraiden risteyttämisellä tuotettiin geneettisesti monimuotoista, "villiytettyä" kalamateriaalia Pielisen ympäristön pienvirtavesien tuki-istutuksissa käytettäväksi.

Pielisen ja Heinäveden reitin taimenet jakautuivat hienokseltaan toisistaan poikkeaviin geneettisiin ryhmiin: Lieksanjoesta ja Pielisjoesta pyydetty emokalat sekä samoilta alueilta perustettu laituskanta ryhmittivät yhteen, ja Heinäveden reitin laituskanta erosi näistä merkittävästi omaksi populaatiokseen. Osakantojen välillä oli kuitenkin havaittavissa aiempi geneettinen sekoittuminen viljelyssä. Havaittujen erojen perusteella Lieksanjoen-Pielisen ja Heinäveden reitin emokalastojen eriyttäminen on edelleen käypä ratkaisu Vuoksen vesistön järvitaimenkantojen hoidossa. Viljelykantojen eriyttäminen edellyttää samalla johdonmukaista istutusten alueellista linjausta.

Paikalliset taimenpopulaatiot osoittautuivat teholliselta kooltaan ja monimuotoisuudeltaan pieniksi ja erottuivat toisistaan omaleimaisina, joko osin tai täysin eristäytyneinä ryhminä. Hie-man yllättäen havaittiin Viekijoen ja Kuohattijoen purotaimenissa geneettistä yhteneväisyyttä ja ensin mainitun populaation osalta myös sekoittumista Pielisen reitin järvitaimeneen. Toisaalta merkillepantavaa oli, ettei merkittävää sekoittumista esiintynyt edes sijainneiltaan läheisten ja toisiinsa suorassa yhteydessä olevien uomien välillä (Juuanjoki-Vepsänjoki ja Ihan-tojoki-Korisevanjoki). Osassa tutkittuja pienvirtavesiä näyttäisi lisääntyvän myös yksittäisiä järvitaimenia, jolloin paikalliset populaatiot saavat luontaista geenivirtaa vaeltavista yksilöistä.

Luonnonvaraisten kalakantojen palauttamista ja säilymistä edesauttaa riittävä geneettinen monimuotoisuus, mikä tukee niiden resilienssiä ja sopeutumiskykyä muuttuvassa ympäristössä. Taimenen perinnöllisesti erilaistuneet kannat ovat arvokkaita suojelullisia yksiköitä, koska niiden ominaisuudet käsittävät paikallisiin olosuhteisiin tarvittavia sopeumia. Hankkeessa käynnistetyn risteytysohjelman avulla pienten ja eristyneiden taimenpopulaatioiden osittaista vaellustaipumusta voidaan kuitenkin auttaa palauttamaan keinollisesti niihin vesistönsiin, missä vapaa vaellusyhteys joen ja järven välillä on säilynyt tai saatu aikaan toimivalla kalatiellä.

Asiasanat: geneettinen monimuotoisuus, kantaristeytykset, laitosviljely, uhanalaisuus, vaelluskalat

Abstract

Matti Janhunen¹, Tuomas Leinonen² and Miika Tapio³

¹ Natural Resources Institute Finland, Joensuu

² Natural Resources Institute Finland, Helsinki

³ Natural Resources Institute Finland, Jokiainen

Genomic information collected from migratory fish stocks can be used to develop their hatchery operations (genetic management), for targeted stockings, and monitoring the effectiveness of management measures. In this research project, the genetic diversity of adfluvial brown trout in the Vuoksi watershed (migratory strains from Pielinen and Heinävesi watercourses) was investigated by sequencing SNP gene markers. Comparative genotyping data were also collected and analyzed from a few resident trout stocks occurring in the catchment area of Lake Pielinen. A hatchery broodstock of resident trout juveniles caught from the wild was established for hatchery rearing. By crossing males from the resident stocks with females from the migratory stock genetically diverse fish material was produced for supportive stockings in small streams around Pielinen.

The trout in the Pielinen and Heinävesi watercourses were divided into slightly different genetic groups: the parent fish caught in the Lieksanjoki and Pielisjoki rivers grouped together with the hatchery broodstock established from the same areas, whereas the broodstock from Heinävesi area differed as a separate population. However, previous genetic mixing in hatchery breeding was observed between these two strains. Based on the observed differences, separation of the broodstocks from Lieksanjoki-Pielinen and Heinävesi areas is still an appropriate solution in the current management of adfluvial brown trout in the Vuoksi watershed. This policy also requires a consistent regional direction of stockings.

Resident trout populations proved to be small in terms of their effective size and diversity, and they separated as partially or completely isolated groups. Somewhat surprisingly, genetic similarity was observed among the trout samples of Viekijoki and Kuohattijoki rivers, and the first-mentioned population also showed mixing with the migratory stock of Pielinen. On the other hand, it was noteworthy that no significant mixing was observed even between adjacent streams that are close to each other in the same river system (Juuanjoki-Vepsänjoki and Ihantojoki-Korisevanjoki). In some of the small rivers studied, however, a few migratory individuals also apparently spawn, providing natural gene flow to local populations.

The restoration and preservation of wild fish stocks is facilitated by sufficient genetic diversity, which supports their resilience and adaptability in a changing environment. Genetically differentiated trout populations represent valuable conservation units, because their characteristics involve adaptations necessary for local conditions. However, through the artificial crossbreeding implemented in this project, the migratory tendency of small and isolated trout populations may be partially restored in certain parts of the Pielinen area where a free connection between the lake river and river has been preserved or created by means of a fish pass.

Keywords: genetic diversity, hybridization, hatchery breeding, migratory fish

Sisällys

1. Tausta ja tavoitteet	6
2. Kalamateriaali ja menetelmät	8
2.1. Emokalanäytteet luonnosta ja laitoksesta.....	8
2.2. Sähkökalastetut taimennäytteet Pielisen valuma-alueelta.....	10
2.3. Purotaimenkalaston perustaminen viljelyyn	13
2.4. Kantaristeytykset.....	14
3. Genomiset analyysit	16
3.1. Järvitaimenkantojen keskinäinen vertailu	16
3.2. Järvi- ja purotaimenkantojen vertailu	19
4. Loppuyhteenveto	26
Viitteet	29

1. Tausta ja tavoitteet

Taimen (*Salmo trutta*) tunnetaan elinkierroltaan monimuotoisena kalana, josta esiintyy sekä syönnösvaelluksen tekeviä, kalataloudellisesti arvokkaita että osittain tai kokonaan paikallisia eli koko elinkiertonsa ajan virtaavassa vedessä eläviä populaatioita (Huusko ym. 2017, Ferguson ym. 2019). Joki yhteyksien katkeamisen, elinympäristöjen heikentymisen, liiallisen kalastuksen ja petokalojen runsastumisen myötä ovat monet Suomen vaeltavista taimenkannoista ehtineet jo hävitä, ja vielä jäljellä olevat sinnittelevät nekin enemmän tai vähemmän heikossa tilassa (Syrjänen ym. 2017). Koska taimenen vaellustaipumus on osin geneettisesti määräytynyt (so. arviolta noin puolet sen vaihtelusta selittyy yksilöiden välisillä perinnöllisillä eroilla) ja alttiina voimakkaalle valintapaineelle (Ferguson ym. 2019), on se karsiutunut monista populaatioista epäsuotuisana ominaisuutena. Erityisesti eteläisemmissä sisävesissä me menestyvätkin lähinnä suojaisten purojen kitukasvuiset 'tammukat', joilla suppea elinpiiri on selviytymisen ja lisääntymisen edellytys.

Vuoksen päävesistöalueella esiintyvät vaeltavat järvitaimenkannat ovat niin ikään vaarassa hävitä lyhyellä aikavälillä ilman säännöllistä viljelyyn ja istutuksiin perustuvaa tukemista (Takkunen ym. 2018). Valtion vesiviljelyssä Pielisen reitin (Lieksanjoki-Pielisjoki) ja eteläisemmän Heinäveden reitin järvitaimenet yhdistettiin 1990-luvun puolivälissä yhdeksi vesistöalueen hoitokannaksi mahdollisimman korkean kokonaisdiversiteetin ylläpitämiseksi. Myöhemmin, toimenpideohjelman kirjauksen mukaisesti, näiden kahden hoitoalueen taimenet kuitenkin eriytettiin viljelyssä mikrosatelliittimuuntelussa havaittujen geneettisten eroavaisuuksien vuoksi (Piironen ym. 2016, Takkunen ym. 2018). Luultavasti molemmat taimenkannat ovat ehtineet menettää huomattavan osan alkuperäisestä geneettisestä muuntelustaan. Emokalapyynnissä saatujen laitoskalastojen perustajamäärät ovat olleet säännönmukaisesti pieniä. Lisäksi jo noin kymmenen vuoden ajan erityisen vakavana esiintynyt vesihometauti (saprolegnioosi) on verottanut niin Luonnonvarakeskuksen (Luken) kuin yksityisten viljelylaitosten taimenia merkittävässä määrin, kaventaen mahdollisuuksia perinnöllisesti edustavien emokalastojen ylläpitoon.

Viljelyvaraisessa lisäämisessä pienten populaatioiden geneettisen hallinnan merkitys korostuu, sillä kontrolloimaton sukulaistuminen (sukusiitoksen kasvu) ja muuntelun köyhtyminen voivat johtaa istutuksilla hoidettavan kalaston laadun merkittävään heikentymiseen. Luonnossa taimenkantojen perinnöllinen yksipuolisuus voi rajoittaa niiden mahdollisuuksia sietää ja sopeutua esim. ilmastonmuutoksen voimistamiin vaikutuksiin, mikä voi aiheuttaa merkittäviä lisähaasteita luontaisen lisääntymiskierron vahvistamiseen pyrittäessä. Toisaalta viljeltävän kalaston säännöllinen uusiminen ja täydentäminen edes osittaisen luonnonvalinnan läpikäyneillä kaloilla on tärkeää haitallisten perinnöllisten muutosvaikutusten (laitostumisen) hidastamiseksi (Araki ym. 2007, Christie ym. 2012, Willoughby & Christie 2019).

Viljelyn keinoin järvitaimenta voidaan toisaalta myös perinnöllisesti monipuolistaa ja 'villiyttää' risteyttämällä sitä luontaisesti lisääntyvien taimenkantojen kanssa (Vainikka ym. 2021, 2023). Eriytyneiden purotaimenpopulaatioiden perinnöllistä potentiaalia ja ominaisuuksia voidaan tarvita, kun yritetään vahvistaa vaeltavan taimenmuodon geneettistä monimuotoisuutta ja palauttaa sitä istutuksin laajemmalle niihin vesistönsosiin, missä vapaa vaellusyhteys joen ja järven välillä on säilynyt tai saatu aikaan esim. padon ohittavalla kalatieratkaisulla. Koska taimen, lohesta poiketen, pystyy levittämään poikastuotantoaan myös pieniin virtavesiin, on niiden hyödyntämistä tarpeen selvittää myös vaeltavien kannanosien palauttamista ajatellen.

Villiyttämisideaa on alettu soveltaa Oulujärven vesistössä hoidettavaan järvitaimenkantaan (Härkönen ym. 2023).

Taimenkantoja on hoidettava jatkossakin kestävästi, geneettisen monimuotoisuuden huomioivalla tavalla, eikä niiden ylläpitoa voida perustaa ainoastaan istutusten varaan. Vahvistuneet ja luonnonvaraiset kalakannat ovat edellytys myös vapaa-ajankalastuksen kestävälle järjestämiselle. Niissä kohteissa, joissa taimen vielä luontaisesti lisääntyy, tarvitaan perusteellinen geneettinen kartoitus ja vertailu saman vesistöalueen istutuksilla hoidettavaan järvitaimenkantaan. Uuden sukupolven geneettiset analyysitekniikat nk. SNP-geenimerkkejä (*single nucleotide polymorphism*) käyttäen tarjoavat toistaiseksi kauan käytössä olleisiin mikrosatelliitteihin verrattuna tehokkaamman keinon eri taimenkantojen erotteluun sekä niiden sisäisen perinnöllisen monimuotoisuuden ja sukulaisuussuhteiden määrittämiseen (Lemopoulos ym. 2019b). Niiden avulla voidaan toisaalta hakea ja tarkastella myös valinnan alla oleviin ominaisuuksiin, kuten vaelluskäyttäytymiseen, kytkeytyviä genejä (Lemopoulos ym. 2018, 2019a). Tässä hankkeessa kyseisiä määritysmenetelmiä hyödynnettiin Vuoksen vesistöalueen järvitaimenten erotteluun ja selvitettiin niiden eroja muutamista luonnonvaraisena elävistä (paikallisista) kannoista kerättyihin näytteisiin. Hanke toteutettiin samalla vaeltavien taimenkantojen hoitoa tukevia toimia ajatellen:

- selvittämällä Luken laitosviljelyssä pidettävien järvitaimenkantojen geneettistä rakennetta; poikkeavatko Lieksanjoen, Pielisjoen ja Heinäveden reitin taimenet toisistaan siinä määrin, että niitä tulisi ylläpitää jatkossakin erillisinä hoitokantoina?
- keräämällä ja analysoimalla geneettistä näyteaineistoa myös muutamista Pieliseen yhteydessä olevista virtavesistä, joissa vielä esiintyy luontaisesti lisääntyvä mutta oletettavasti valtaosin vaeltamaton purotaimenkanta
- perustamalla luonnosta pyydetyistä purotaimenista Luken laitosviljelyyn yksilöllisesti merkitty kalasto, jolloin sitä vaeltavan hoitokannan kanssa risteyttämällä voitiin tuottaa geneettisesti monimuotoinen ja kontrolloitu, vaellustaipumusta kantava emokalasto (F₁-sukupolvi) sekä istutusmateriaalia Pielisen valuma-alueen purokohteissa käytettäväksi.

Hanke toteutettiin yhteistyössä Itä-Suomen yliopiston ja paikallisten vesialueiden omistajien kanssa. Siinä tavoitteena oli samalla tunnistaa taimenelle sopivia kunnostus- ja hoitokohteita erityisesti Pieliseen laskevista virtavesistä (Ovaskainen & Vainikka 2023, ks. myös Valkonen & Laakkonen 2015). Geneettisissä selvityksissä hyödynnettiin lisäksi aiemmissä seurantahankkeissa Jyväskylän yliopiston kanssa kerättyjä Pielisjoen taimennäytteitä (Janhunen ym. 2024, Louhi ym. 2024). Sähkökalastettujen taimenten kudospäätteiden keräämisessä sovellettiin Itä-Suomen yliopiston koe-eläinlupaa ESAVI/4934/2021.

2. Kalamateriaali ja menetelmät

2.1. Emokalanäytteet luonnosta ja laitoksesta

Pielisen reitin järvitaimenkannan kudoksenäytteitä kerättiin Lieksanjoen (Lieksankoski) ja Pielisjoen (Kuurna) alimpien voimalaitosten alapuolelta vuosina 2018–2022 pyydetyistä kutuvalmiista kaloista (keskipituus \pm SD = 57 ± 14 cm, keskipaino \pm SD = 2201 ± 829 g, $n = 152$ kalaa, pl. vuonna 2018 pyydetyt 9 yks.) (Kuva 1, Taulukko 1). Kalat huumattiin soodapuskuroidulla trikaiinilla (MS-222), jonka jälkeen niistä määritettiin ruumiin kokonaispituus- ja massa sekä leikattiin pieni evänpalanäyte 99-%:lla etanolilla täytettyyn 1,5 ml sentrifugiputkeen säilöttäväksi. Pielisjoen vapaan alaosan alaosalta näyteaineistoa täydennettiin myös Kuurnan Laurinvirrasta kerätyillä pesäalkioilla (vuodet 2022 ja 2023) sekä Joensuun kaupunginkoskista sähkökalastetuilla kesänvanhoilla poikasilla (2023) (Janhunen ym. 2024, Louhi ym. 2024).

Kahden Vuoksen vesistöalueella hoidettavan ja Luken Saimaan kalantutkimus ja vesiviljely -yksikössä (Enonkoski) pidettävän järvitaimenkannan (kantatunnukset JT-VUV ja JT-HEI) laitoskalastonäytteitä kerättiin maaliskuussa 2022 ja 2023 kahden vuosiluokan (2019 ja 2020) kolmivuotiaista viljelyparvista (JT-VUV-19: keskipituus \pm -hajonta = 374 ± 28 mm, keskipaino \pm -hajonta = 658 ± 161 g, $n = 487$ yks.; JT-VUV-20: 374 ± 30 mm, 719 ± 205 g, $n = 239$ yks.; JT-HEI-19: 339 ± 57 mm, 505 ± 213 g, $n = 807$ yks.; JT-HEI-20: 388 ± 25 mm, 783 ± 182 g, $n = 240$ yks.) (Taulukko 1). JT-VUV-kalastot oli perustettu käyttäen Lieksanjoesta ja Pielisjoesta vuosina 1984–1995 pyydettyjen koiraiden pakastettua maitia sekä samantaustaisia laitoskoiraita ja -naaraita (vuosiluokat 2014 ja 2015). JT-HEI-kalastot oli perustettu Kermankoskista pyydetyistä ja Enonkosken laitoksella kutuikäisiksi kasvatetuista vanhemmista.

Mittausten ja näytteenoton yhteydessä trikaiinilla huumattujen kalojen vatsaonteloon asennettiin yksilöllinen 12 mm pitkä PIT-merkki (*Passive Integrated Transponder*), jonka perusteella se oli myöhemmin tunnistettavissa. Molempien viljelykantojen kudoksenäytteistä valittiin myöhemmin satunnaiset otokset geneettisiä määrittämiä varten (Taulukko 1).

Taulukko 1. Lieksanjoen ja Pielisjoen emokalapyynneistä saatujen aikuisten taimenten, Pielisjoen kutupesistä ja sähkökalastuksista kerättyjen alkioiden/poikasten ja Luken Enonkosken kalanviljelylaitoksella pidettävistä emokalastoista* (JT-VUV, JT-HEI) kerättyjen näytteiden määrät sekä kuhunkin ryhmään sovellettu genotyypausmenetelmä.

Näytteiden keruuvuosi	Näytteet peräisin	Analysoitu näytemäärä	Genotyypausmenetelmä
2018	Pielisjoki (aikuiset)	9	kaupallinen SNP-paneeli
2019	Lieksanjoki (aikuiset)	9	kaupallinen SNP-paneeli
2020	Lieksanjoki + Pielisjoki (aikuiset)	47+3	sekvensointi (GbS) ja kaupallinen SNP-paneeli
2021	Lieksanjoki + Pielisjoki (aikuiset)	43+2	sekvensointi (GbS) ja kaupallinen SNP-paneeli
2022	Lieksanjoki + Pielisjoki (aikuiset)	46+2	kaupallinen SNP-paneeli
		Yht. 161	
2023	Pielisjoki (poikaset)	64	
		Yht. 64	
2022	JT-VUV-19	184	sekvensointi (GbS) ja mikrosatelliitit
	JT-HEI-19	184	sekvensointi (GbS)
2023	JT-VUV-20	239	kaupallinen SNP-paneeli
	JT-HEI-20	240	kaupallinen SNP-paneeli
		Yht. 847	

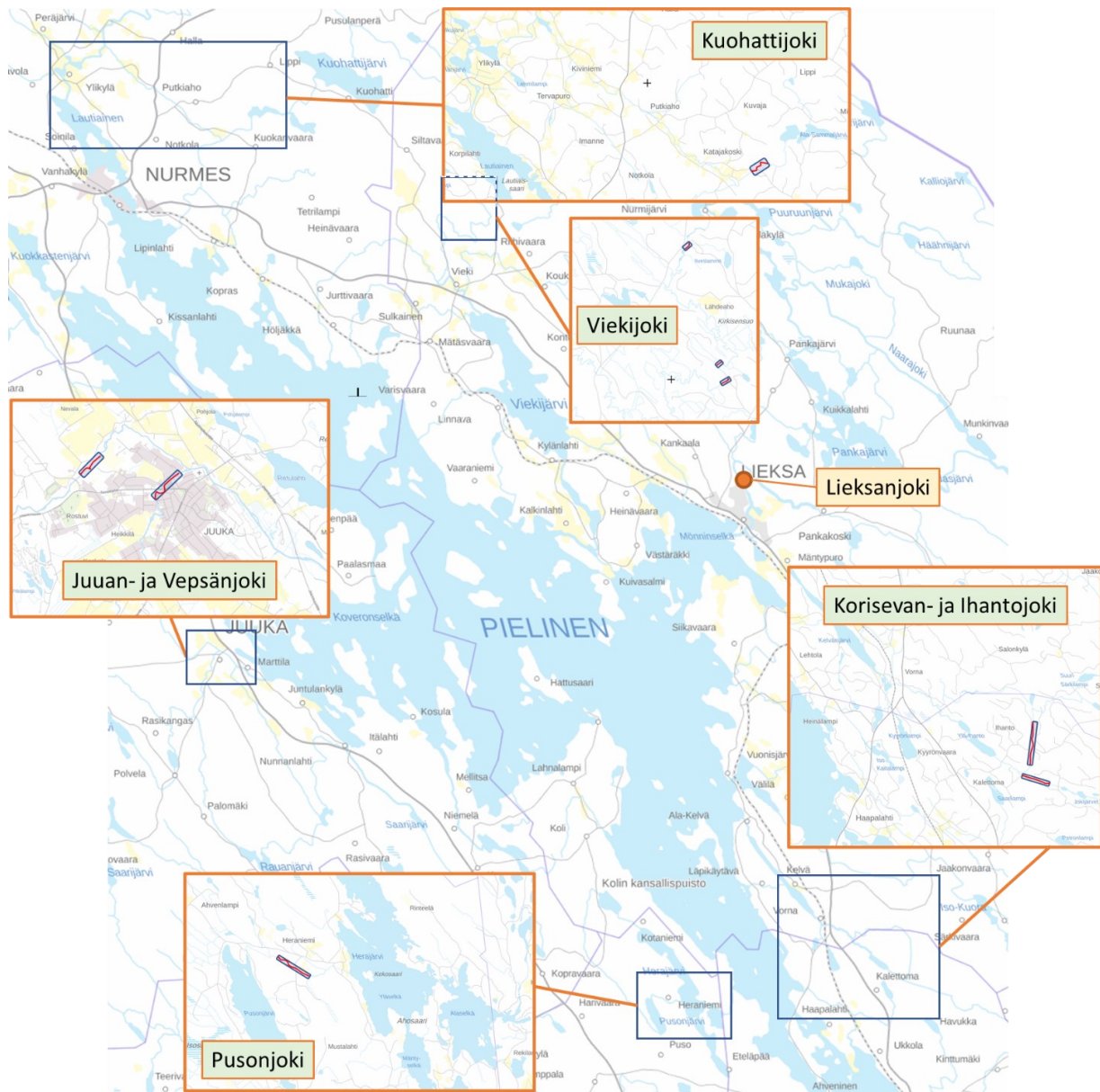
* Viljelykanta JT-VUV polveutuu Pielisen reitin (Lieksanjoen/Pielisjoen) luonnonpyynneistä saaduista taimenemoista, JT-HEI on perustettu Heinäveden reitiltä. Kantatunnuksen perässä oleva numero tarkoittaa parven vuosiluokkaa (2019/-20).



Kuva 1. Lieksanjoesta syksyllä 2022 pyydetty järvitaimenkoiras mittauspöydällä käsittelyä varten. Vuodesta 2015 lähtien on kaikki Lieksanjoen emokalapyynneissä saadut aikuiset taimenet siirretty voimalapatojen ja Pankajärven yläpuolisille koskialueille joko suoraan tai osittain lypsettynä (JT-VUV-laitoskannan uusiminen). Lieksanjoen kutukantaa on täydennetty vähäisessä määrin myös Pielisjoesta saatujen yksilöiden siirroilla.

2.2. Sähkökalastetut taimennäytteet Pielisen valuma-alueelta

Geneettisen näytemateriaalin ja Luken Enonkosken vesiviljely-yksikköön perustettavan laitosemokalaston hankkimista varten suoritettiin muutamien Pieliseen suoraan tai välillisesti yhteydessä olevien virtavesien sähkökalastuksia elokuun aikaan vuosina 2022 ja 2023 (Kuva 2). Lähes kaikilla kalastetuilla jokikohteilla tiedettiin etukäteen esiintyvän luontaisesti taimenta, mutta niiden oletetaan edustavan pääasiassa tai kokonaan vaeltamattomia, paikalliseksi muodostuneita kantoja (Valkonen & Laakkonen 2015, Ovaskainen & Vainikka 2023). Luonnosta kerätyistä näytteistä selvitettiin, kuinka laaja geneettinen muuntelu niiden populaatioissa esiintyy (kts. alla) ja toisaalta missä määrin eri jokikohteista pyydyt taimenet eroavat geneettisesti toisistaan ja Pielisen alueen hoitokannasta (JT-VUV).



Kuva 2. Pielisen valuma-alueen joet, joista pyydettiin taimenia geneettisiä näytteitä ja laitosemokalaston perustamista varten. Lieksanjoella kudulle nousseiden järvitaimenten pyynti tapahtui verkoilla, muissa kohteissa pyynnit tehtiin sähkökalastamalla. Karttapohjat: © Maanmittauslaitos.

Pyynnit tehtiin yhteistyössä Itä-Suomen yliopiston kanssa kolmen henkilön maastoryhmällä akkukäyttöistä Hans Grassl IG-200- sähkökalastuslaitetta ja kahta keruuhaavia käyttäen. Koska taimenia pyydettiin ainoastaan näytteenottotarkoituksessa suhteellisen laajoja virta-alueita läpikäyden, ei kalastettuja pinta-alatietoja ja niihin pohjautuvia arvioita eri-ikäisten taimenten esiintyvyydestä (minimitiheyksistä) ole käytettävissä. Pielisen länsipuolelta kalastettaviksi kohteiksi valittiin toisiinsa liittyvien Juuanjoen ja Vepsänjoen haarojen alemmat koskiosuudet (Herralankoski ja Ilvolankoski), jotka ovat osittain kunnostettuja ja tarjoavat suoran, vapaan vaellusyhteyden järvelle, sekä Herajärven ja siitä laskevan Herajoen kautta Pieliseen esteettömästi yhteydessä oleva Pusonjoki (Mustalahdentien alittava nimetön koskiosuus). Pielisen kaakkoispuolella sähkökalastuksia tehtiin suoraan siihen laskevalla Kelvänjoella (myllypadon alapuolella; ei taimenhavaintoja) sekä saman vesireitin ylemmissä osissa mutta vielä tuolloin nousuesteen takana sijaitsevilla Korisevanjoella (Ihannontien molemmin puolin) ja Ihantojoella (vesiputouksen alapuolinen osuus), jotka liittyvät toisiinsa Kelvänjärven yläpuolella. Pielisen pohjoispuolella ensisijainen kalastettava kohde oli Kuohattijoki (näytekalat saatiin Tamppi- ja Tuohikoskesta), joka on osittain kunnostettu ja laskee vetensä Viitajärven ja Saramojoen kautta Pieliseen. Kuohattijoen alaosassa sijaitsevan Kohisevankosken kalliokynnäs on kuitenkin potentiaalinen taimenen nousueste. Sähkökalastusta tehtiin myös toisessa Nurmeksen alueella olevassa pienvirtavedessä, Joutenpurossa, josta ei kuitenkaan saatu taimenhavaintoja. Lieksan Viekijärven yläpuolisessa Viekijoessa vuonna 2023 tehty sähkökalastus epäonnistui alkuunsa laiterikon vuoksi, eikä kalastusyrittystä enää myöhemmin uusittu kovan tulvan takia. Viekijoesta saatiin kuitenkin vuonna 2021 kerättyjä näytteitä analyysiin 16 taimenyksilöltä (pyyntipaikat Pitkäkoski, Nahkakoski ja Uramonkoski).

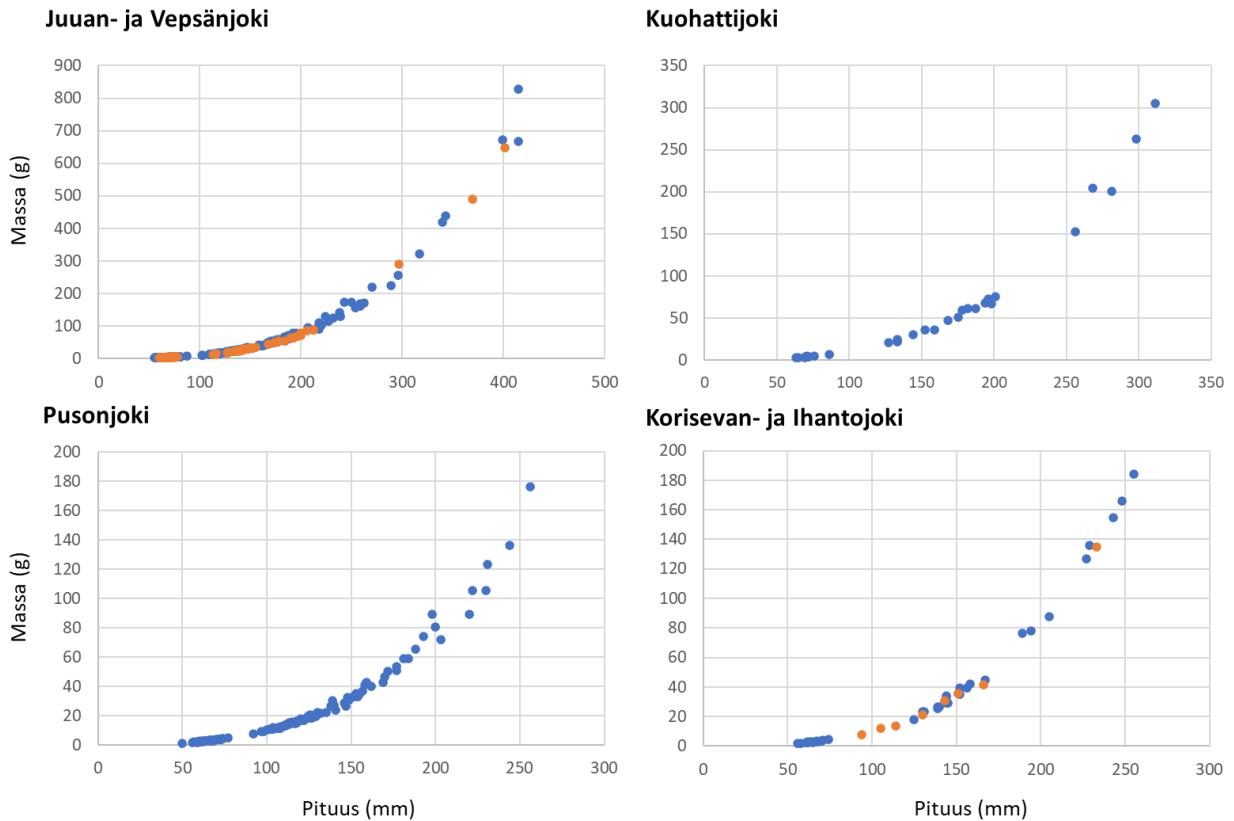
Kaikilta kiinnisaaduilta taimenilta määritettiin kokonaispituus- ja massa sekä otettiin pieni pala pyrstöevästä säilöttäväksi myöhempiä DNA-määrittelyjä varten. Kalojen yksilölliset tiedot kirjattiin kenttälomakkeille. Taulukossa 2 on esitetty eri jokien poikaspyynneistä saadut yksilömäärät ja kuvassa 3 kalojen pituus-massajakaumat.

Taulukko 2. Pielisen valuma-alueella sijaitsevista joista sähkökalastamalla pyydystettyjen rasvaevällisten taimenten lukumäärät jokialueittain, kesänvanhat ja sitä vanhemmat ikäluokat eriteltyinä. Kaikista kaloista määritettiin geneettinen vaihtelu evänpalasta otetusta näytteestä kaupallisella SNP-merkkipaneelilla. Suluisissa olevat arvot kertovat Enonkoskelle laitoskasvatukseen vuonna 2022 siirrettyjen yksilöiden määrän. Samaan jokisysteemiin kuuluvat parit on osoitettu sinisellä pohjalla.

Jokikohde	Kesänvanhat	1-vuotiaat tai vanhemmat	Yhteensä
Juuanjoki	110 (106)	116 (23)	226 (129)
Vepsänjoki	33 (33)	40 (21)	73 (54)
Pusonjoki	53 (46)	86 (53)	154* (99)
Korisevanjoki	15 (12)	25 (11)	40 (23)
Ihantojoki	1 (1)	7 (4)	8 (5)
Kuohattijoki	10	20	30
Viekijoki			16*
Yhteensä	231 (197)	295 (113)	516 (310)

* Analysoitavia näytteitä hankittu osaksi jo hanketta edeltävältä vuodelta 2021 tehdyistä pyynneistä (Pusonjoki 15 yks., Viekiäjoki 16 yks.)

Sähkökalastuksissa saatiin jossain määrin rohkaisevia tuloksia taimenkantojen tilan ja elvyttämisen kannalta: erityisesti Pieliseen suoraan laskevien ja vapaan vaellusyhteyden tarjoavien Juuan- ja Vepsänjoen mutta myös Kuohattijoen, Pusonjoen ja Ihantojen-Korisenvanjoen taimenkannat osoittautuivat yksilötiheyksiltään elinvoimaisuutta indikoiviksi ja kokorakenteeltaan monipuolisiksi (Kuva 2). Muutamien pyydettyjen yksilöiden perusteella Juuan- ja Vepsänjoen taimenen kasvupotentiaalin havaittiin olevan jopa yllättävän korkea (Kuvat 3 ja 4).



Kuva 3. Eri jokikohteista sähkökalastamalla pyydettyjen taimenten pituus-massa-suhteet. Vepsänjoen ja Ihantojen havainnot on merkitty oranssin pistein erotukseksi samoissa kuvajissa olevista Juuanjoen ja Korisevanjoen havainnoista. Kuohattijoen taimenet pyydettiin vuonna 2023, muut 2022.



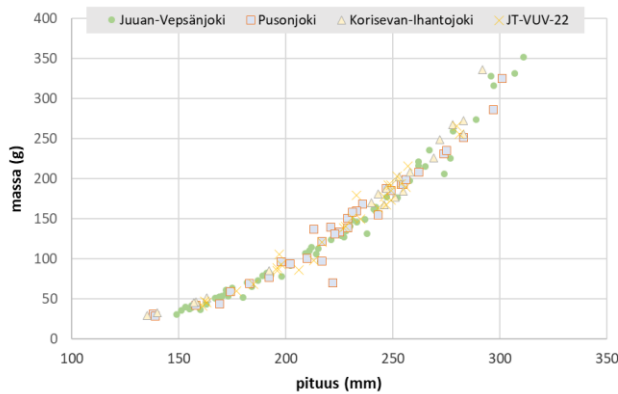
Kuva 4. Juuan- ja Vepsänjoen alaosien sähkökalastuksissa (v. 2022) saatiin kiinni muutama +40 cm:n pituinen taimen.

2.3. Purotaimenkalaston perustaminen viljelyyn

Ensimmäisen laitossukupolven emokalasto perustettiin vuoden 2022 sähkökalastuspyynnissä saaduista purotaimenen poikasista kolmen jokijärjestelmän alueilta (Taulukko 2). Emokalaston perustajiksi valittiin pääasiassa kesänvanhoja mutta myös vanhemman ikäluokan alle 150 mm:n yksilöitä. Eri ikäisillä poikasilla voitiin lisätä viljelyyn saatavan populaation monimuotoisuutta. Kaikki laitokselle viedyt kalat merkittiin mittausten yhteydessä vatsaonteloon asennettavalla yksilöivällä PIT-merkillä (pituus 12 mm). Yksilötunnisteiden ansiosta eri jokikohteista pyydetyt taimenet voitiin yhdistää yhdeksi kasvatusparveksi. Luonnosta hankittavan kalamateriaalin siirtoon Enonkosken laitoksen karanteenitiloihin hankittiin lupa Ruokavirastolta (lupapäätös: 4827/05.01.01.02/2022).

Laitoskasvatukseen otetut poikaset kuljetettiin Enonkosken viljelylaitokselle hapetetussa säiliössä ja yhdistettiin yhdeksi kasvatusparveksi yksikön karanteeniosastolle. Parven joukkoon laitettiin verrokiksi 30 kesänvanhaa viljelyperäistä järvitaimenen (JT-VUV) poikasta; näiden kalojen kokotietoja ei kuitenkaan tuossa vaiheessa mitattu. Viljellyt poikaset toimivat samalla 'tuutoreina' luonnosta siirrettyjen kalojen opetellessa syömään kuivarehua. Poikasten totuttelu keinoravintoon aloitettiin ruokkimalla niitä jonkin aikaa pilkotuilla karpäsentoukilla. Kuivarehupellettien osuutta lisättiin vähitellen tarjottavassa ravinnossa, jolloin kalat oppivat syömään niitä hyvin. Suurin osa kalojen kuolleisuudesta laitoksessa tapahtui heti siirron jälkeen, jonka jälkeen kasvatusparvesta poistui vain yksittäisiä kaloja. Odotettua korkeampi alku-kuolleisuus johtunee enimmäkseen pyyntiajan lämmenneistä vesistä, mikä voimisti kalojen pyynnistä, käsittelystä ja siirrosta aiheutuneen stressin vaikutusta (veden lämpötilan vaihteluväli eri pyyntikohteissa 13,4–17,6 °C). Vuoden 2022 loppuun mennessä siirrettyjen kalojen selviytyvyys oli kuitenkin edelleen hyvä (90 %).

Laitosparvi käytiin läpi 19.3.2024, jolloin kalat olivat olleet laitoskasvatuksessa 19 kuukauden ajan. Tuolloin kaikki elossa olevat yksilöt tunnistettiin ja niiden pituudet ja paino mitattiin (Kuva 5). Eritaustaisten kalojen selviytyvyyksissä oli tilastollisesti merkitsevät erot (yleistetty lineaarinen malli: $F_{2,306} = 9,16$, $p < 0,001$): Juuanjoen-Vepsänjoen kannan yhteinen eloonjäänti oli 53 % ($n = 97$ yks.), Pusonjoen 34 % ($n = 34$ yks.) ja Korisevanjoen-Ihantojoen 71 % ($n = 20$ yks.). Vastaavasti ns. kontroleina pidetyt JT-VUV-viljelykannan yksilöt olivat edelleen kaikki hengissä ($n = 30$ yks.). Kahdeksalta luonnosta siirretyltä kalalta mikrosiru oli tippunut, joten joiltain osin selviytyvyysarvot ovat todellisuudessa hieman ilmoitettua suurempia. Viljely-ympäristöön siirretyn kalan selviytyvyyttä edesauttoi merkitsevästi suurempi siirtohetken koko (lähtöpituuden estimaatti \pm sen keskivirhe = 0.024 ± 0.005 : $F_{1,306} = 24,65$, $p < 0,001$). Kun kalojen yksilöllinen koko siirtohetkellä (pituus tai massa elokuussa 2022) otettiin tilastollisessa keskiarvovertailussa kovariaattina huomioon, luonnosta siirrettyjen poikasten keskikoossa ei maaliskuun 2024 mittauksissa havaittu merkitsevää eroa eri jokisysteemeistä pyydystettyjen kantojen välillä (yleinen lineaarinen malli: pituus 19.3.2024: $F_{2,147} = 0,83$, $p = 0,440$; paino 19.3.2024: $F_{2,147} = 0,53$, $p = 0,561$). Laitosemparven eri yksilöiden pituus-massa-suhteet sekä keskikoot ja -kuntokertoimet (ja vaihtelut) kannoittain on esitetty kuvassa 5.



Kanta	n	pituus	massa	kuntokerroin
Juuan- ja Vepsänjoki	97	216±45 (145–311)	128±80 (29–352)	1,10±0,08 (0,88–1,27)
Pusonjoki	34	225±34 (138–301)	144±73 (28–325)	1,14±0,13 (0,64–1,42)
Korisevan- ja Ihantojoki	20	231±52 (135–292)	169±91 (29–336)	1,20±0,06 (1,11–1,35)
JT-VUV	30	225±34 (161–281)	142±62 (41–266)	1,17±0,10 (0,99–1,41)

Kuva 5. Kesällä 2022 jokipoikasista perustetun emokalaparven yksilölliset pituus-massa-suhteet ja kantaakohtaiset pituuden (mm), massan (g) ja Fultonin kuntokerroimen ($100 \times g \times cm^{-3}$) keskiarvot \pm keskihajonnat (suluissa minimi ja maksimi) 19.3.2024 tehdyissä mittauksissa. JT-VUV edustaa verrokkina toiminutta viljelykantaa, jossa kaikki yksilöt olivat samanikäisiä (mittaushetkellä 2-vuotiaita).

2.4. Kantaristeytykset

Ensimmäinen taimenkantojen risteytyspolvi (F_1) tehtiin Enonkosken kalanviljelylaitoksella syksyllä 2024, jolloin kesällä 2022 luonnosta pyydettyjä ja laitoksessa sukukypsyyden saavuttaneita purotaimenkoiraita (yht. 45 yks.) paritettiin järvitaimennaaraiden kanssa (17 yks.; JT-VUV-viljelykanta, vuosiluokka 2020) nk. faktoriaalisella mallilla (Kuva 6). Vainikan ym. (2023) havaintojen mukaan mahdollisuudet siirtää vaellusgeenejä risteytettävään kalastoon voivat parantua nimenomaan käyttämällä vaeltavan kannan naaraita ja paikallisen (eli vaeltamattoman) taimenkannan koiraita, verrattuna toisin päin tehtyihin risteytyksiin (paikallinen naaras \times vaeltavan kannan koiras). Siinä jokaisen naaraan lypsetty mätiannos jaettiin 17 silmämääräisesti samansuuruiseen osaan, joista kukin hedelmöitettiin eri koirasta kerätyllä maidilla. Enempää naaraita ei ollut käytettävissä voimakkaan vesihomekuolleisuuden jäljiltä.

Jokaiselle lypsetylle naaraalle varattiin 15 purotaimenkoiraan maitia ja lisäksi 2 purotaimenten kanssa kasvaneiden järvitaimenkoiraiden (JT-VUV, vuosiluokka 2022) maitia. Kaikkiaan muodostettuja sisarusryhmiä tehtiin 289 kpl, jotka jakautuivat kolmeen eri hedelmöitysmatriisiin (matriisi A ja B: $6 \text{ ♀} \times 17 \text{ ♂} = 102$ perhettä molemmissa, matriisi C: $5 \text{ ♀} \times 17 \text{ ♂} = 85$ perhettä). Jokaisessa hedelmöitysmatriisissa oli vanhempina eri yksilöt, ja eri koiraskantojen edustus pyrittiin jakamaan mahdollisimman tasaisesti eri matriisien kesken.

Hedelmöityserät haudotaan erillään, jolloin niiden osuudet (geneettinen vaikutus) voitiin tasata jatkokasvatusvaiheeseen siirryttäessä. Eri hedelmöitysmatriisien perheet haudottiin eri kaukaloissa kahdella lokeroilla asetilla, joissa perheiden sijainti oli satunnaistettu. Risteytysperheiden tasatut mätierät siirrettiin ns. silmäpistevaiheessa Luken Taivalkosken laitokselle uudeksi emokalastoksi talven 2025 aikana toisen vastaavanlaisen kalaston jäädessä Enonkoskelle jatkokasvatukseen. Siten muodostettua risteymäkalastoa voidaan aikanaan käyttää tuottaessa järvitaimenen takaisinristeymiä (F_2 -sukupolvi). Varsinaisesta emokalastosta ylijäänyttä kalamateriaalia voidaan istuttaa koeluontaisesti ja harkinnan mukaan jo F_1 -vaiheessa sopiviin Pielisen valuma-alueen virtavesiin, erityisesti niille alueille, mistä kalastoa muodostaneet koirat ovat lähtöisin. Tätä varten Enonkoskelle muodostettiin myös suuremmat risteytettyjen taimenten jatkokasvatusryhmät purotaimenalkuperän (isäkannan) mukaan eriytettyinä.



♀\♂	A			B			C										
	Purojoki	Purojoki	Koriseväj.	Purojoki	Koriseväj.	Ihantopki	Juonjoki	Juonjoki	Vesipijoki	Juonjoki	Vesipijoki	Vesipijoki	JT-VUV	JT-VUV			
1	1	7	13	19	25	31	37	43	49	55	61	67	73	79	85	91	97
2	2	8	14	20	26	32	38	44	50	56	62	68	74	80	86	92	98
3	3	9	15	21	27	33	39	45	51	57	63	69	75	81	87	93	99
4	4	10	16	22	28	34	40	46	52	58	64	70	76	82	88	94	100
5	5	11	17	23	29	35	41	47	53	59	65	71	77	83	89	95	101
6	6	12	18	24	30	36	42	48	54	60	66	72	78	84	90	96	102
7	103	109	115	121	127	133	139	145	151	157	163	169	175	181	187	193	199
8	104	110	116	122	128	134	140	146	152	158	164	170	176	182	188	194	200
9	105	111	117	123	129	135	141	147	153	159	165	171	177	183	189	195	201
10	106	112	118	124	130	136	142	148	154	160	166	172	178	184	190	196	202
11	107	113	119	125	131	137	143	149	155	161	167	173	179	185	191	197	203
12	108	114	120	126	132	138	144	150	156	162	168	174	180	186	192	198	204
13	205	210	215	220	225	230	235	240	245	250	255	260	265	270	275	280	285
14	206	211	216	221	226	231	236	241	246	251	256	261	266	271	276	281	286
15	207	212	217	222	227	232	237	242	247	252	257	262	267	272	277	282	287
16	208	213	218	223	228	233	238	243	248	253	258	263	268	273	278	283	288
17	209	214	219	224	229	234	239	244	249	254	259	264	269	274	279	284	289

Kuva 6. Taimenen risteytyksissä muodostettiin kolme hedelmöitysmatriisia (A–C), joissa 5–6 järvitaimenaarasta (rivit) paritettiin 17 koiraan (sarakkeet) kanssa, muodostaen yht. 289 hedelmöityserää (täyssisarusrhyhmää). Koiraat edustivat eri jokikohteista pyydystettyjä purotaimena (yht. 45 yks.) ja järvitaimenen viljelykantaa JT-VUV (6 yks.).

Koska viljelyllä pidettävien emokalastojen hallinta on lähtökohtaisesti niiden geneettisen monimuotoisuuden hallintaa, tämän hankkeen yhtenä tavoitteena oli kehittää kustannustehokasta standardiprosessia Luken viljelyprosesseihin emokalojen geneettisen tiedon perusteella. Siinä Enonkosken laitoksella pidettävien järvitaimenen (JT-VUV- ja JT-HEI) emokalastojen uusiminen suunniteltiin toteutettavan osaksi Luken ja Vajus-Micro Oy:n kehittämää kaupallista emokalastojen hallintatyökalua hyödyntäen (kts. https://www.youtube.com/watch?v=gf_6qBaNzSw). Geneettisen aineiston pohjalta molempien järvitaimenkantojen vanhemmalle sukukypsyyvälle vuosiluokalle 2019 muodostettiin sukulaisuustaulukot. Mikrosatelliittimerkeillä määritettynä JT-VUV-kalaston 184 näytettä jakaantuivat 55 täyssisarperheeseen, joissa oli vähintään kaksi sisarusta. Tämä oli vain 26 % alkuperäisestä vuosiluokan perustamisessa tehtyjen täyssisarperheiden määrästä ($N = 209$). Puolisisarusia, joilla on yksi yhteinen vanhempi (isä tai äiti), oli yhteensä 28 perheestä. Tämäkin oli vain 20 % alkuperäisestä puolisisarperheiden määrästä ($N = 138$). Emokalastojen uudistamisen kannalta saatu tulos tarkoittaa sitä, että parituskaavioihin oli tuolloin käytettävissä alle 30 emokalaa, jotta läheisten sukulaisten keskinäiset paritukset olisi voitu välttää. Joiltakin osin mikrosatelliitteihin perustuvissa sisarussuhteiden tunnistamisessa oli kuitenkin epävarmuutta.

Sukulaisuusien suhteen hallitut paritukset oli määrä toteuttaa syksyllä 2022 ja 2023 tehtävissä JT-VUV- ja JT-HEI-laitosemokalastojen uudistamisissa, mutta vakavan vesihome-epidemian vuoksi aie ei onnistunut. Ensimmäisenä syksynä kaikki kutuvalmiit vuosiluokan 2019 kalat jouduttiin hätälypsämään ennenaikaisesti (aiottua edeltävällä viikolla), eikä sukulaisuussuhteita huomioivia hedelmöityksiä ehditty tehdä. Seuraavaan syksyyn mennessä myös nuorempi vuosiluokka (2020) oli kokenut voimakasta vesihomekuolleisuutta molemmissa taimenkannoissa, eikä koiraspuolisia yksilöitä ollut enää tuossa vaiheessa käytössä lainkaan. Yllä kuvatun mukaisesti ainoiden elossa olleiden ja lypsettyjen JT-VUV-20-naaraiden (17 yks.) mäti käytettiin risteymäkalaston luomiseen. Vesihomekuolemien takia Enonkosken laitoksella ei ole tällä hetkellä lainkaan mätiä tuottavia järvitaimenkalastoja.

3. Genomiset analyysit

3.1. Järvitaimenkantojen keskinäinen vertailu

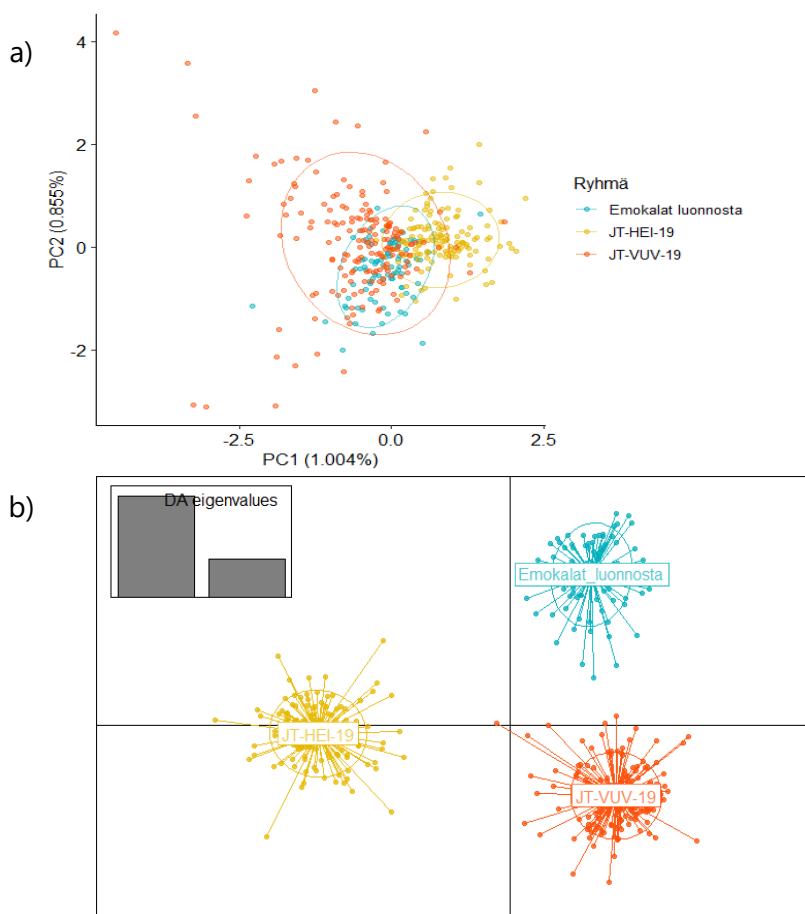
Vaeltavan taimenen osakantojen mahdollisten perinnöllisten erojen tunnistaminen on olennainen seikka niiden hoitosuunnitelman kannalta. Laitoksesta ja luonnosta kerätyt taimenäytteet genotyyplitettiin Lukessa kehitetyllä sekvensointigenotyyppitysmenetelmällä (GBS, *Genotyping-By-Sequencing*; Fischer ym. 2025) hyödyntäen lajin referenssigenomia. Sekvensointigenotyyppitysmenetelmä kykenee tunnistamaan ja käyttämään kohdepopulaatioiden DNA:n monimuotoisuutta tarkemmin kuin SNP-siruteknologia, joka rajoittuu alkuperäisen sirunsuunnittelupopulaation DNA-monimuotoisuuden kartoittamiseen toisissa populaatioissa (Saint-Pé ym. 2019). RAD-sekvensoinnissa (RAD, Restriction-site Associated DNA sequencing) miljoonista rajoitusentsyymeillä pilkotuista DNA-pätkistä suodatetaan SNP-geenimerkit, joiden lopullinen määrä riippuu mm. siitä, kuinka paljon näytteissä esiintyy muuntelua, millä kriteereillä niitä suodatetaan ja kuinka hyvin sekvensointi on onnistunut (Miller ym. 2007, Lempoulous ym. 2019b). Tulos voi siten vaihdella muutamasta sadasta kymmeneen tuhansiin SNP-merkkeihin, jotka analysoituihin lopulta otetaan. Saatuja muuntelevia SNP-merkkejä voidaan edelleen hyödyntää emokalaston sukulaisuuksien ja monimuotoisuuden kontrollointiin yksilöiden välisiä parituksia tehtäessä.

Sekvensoitu järvitaimenten näyteaineisto käsitti yhteensä 463 yksilöä, joista 184 oli JT-HEI-laitoskaloja (vuosiluokka 2019), toiset 184 JT-VUV-laitoskaloja (vuosiluokka 2019) ja 95 Lieksanjoesta ja Pielisjoesta pyydettyjä kutukaloja (JT-VUV-laitoskalaston perustajat vuosina 2020 ja 2021) (Taulukko 1). Kunkin näytteen DNA pilkottiin kahdella rajoitusentsyymillä (PstI ja SphI). Pilkotusta DNA:sta tehtiin kokovalintaa hyödyntäen ddRAD-kirjasto, joka sisälsi otoksen genomista. Parillisten päiden sekvensointi (PE-sekvensointi, 2×75 bp) suoritettiin NextSeq 550:llä (Illumina, San Diego, CA, USA). Raakadatan analyysissä geenimerkin alhaisimmaksi määrityskattavuudeksi asetettiin 25 %. Ensimmäisen alleelien määritysten jälkeen aineisto sisälsi 10 299 vaihtelevaa genomien paikkaa 479 yksilössä mutta aineiston kattavuus oli alhainen. Aineisto genotyyplitettiin uudelleen Gerardin ja Ferräon (2020) menetelmällä ottaen mukaan vain vähintään 5x-kattavuudella sekvensoidut merkit kullekin näytteelle. Ennen analyysijä genotyyppiaineistosta poistettiin ne yksittäiset genotyypit, joiden luotettavuus oli liian alhainen sekä SNP-geenimerkit tai näytteet, joissa oli liikaa puuttuvia tietoja, joissa ei ilmenyt muuntelua sekä ne, jotka eivät täyttäneet populaatiogeneettisten analyysien oletuksia (linkittymisepätasapaino, Hardy-Weinberg tasapaino, harvinaisemman alleelin taajuus – MAF $> 0,01$). Näiden poistojen jälkeen aineisto sisälsi 2 501 SNP-geenimerkkiä 401 näytteelle (89 emokalaa luonnosta, 136 JT-HEI-19-laitoskalaa ja 176 JT-VUV-19-laitoskalaa). Tämän jälkeen poistettiin vielä mahdollisesti geenimerkit, joihin valinta on voinut vaikuttaa käyttäen pääkomponenttimenetelmää Privén ym. (2020) mukaisesti. Jäljelle jäi 2 468 SNP-geenimerkkiä, jotka ilmentävät populaatioiden historiaan liittyvää neutraalimuuntelua (perustajanvaikutus, geneettinen ajautuminen ja sekoittuminen). SNP-geenimerkkien karsinta tehtiin plink-ohjelmalla (Chang ym. 2015). SNP-merkit, joihin on mahdollisesti kohdistunut luonnonvalintaa, eroteltiin neutraaleista SNP-merkeistä R-ohjelmiston (R Core Team 2019) pcadapt-paketilla (Luu ym. 2017) käyttämällä Bonferroni-korjausta ja asettamalla väärin löydösten raja-arvoksi 10 %. ja R-ohjelmiston (R Core Team 2019) pcadapt (Luu ym. 2017) paketilla.

Populaatiogeneettiset analyysit tehtiin R-ohjelmiston (R Core Team 2019) adegenet-paketilla (Jombart 2008), jolla laskettiin populaatioiden keskimääräiset genomiset sukusiitosasteet (F_{IS}), populaatioiden välistä geneettistä etäisyyttä kuvaavat F_{ST} -arvot ja niiden luottamusvälit sekä tehtiin pääkomponenttien erotteluanalyysi (DAPC) ja siihen perustuva nk.

uudelleenosoitusanalyysi (*reassignment*). Uudelleenosoitusanalyysissä jokainen taimenyksilö otetaan erikseen ja katsotaan, millä todennäköisyydellä se on jostain analyysissä olevista taimenkannoista. Mitä selkeämmin taimenkannat eroavat toisistaan, sitä selkeämmin taimenyksilöt päätyvät uudelleenosoitusanalyysissä samaan taimenkantaan kuin muutkin samasta paikasta kerätyt näytteet. Populaatioiden teholliset koot (N_e) laskettiin NeEstimator-ohjelmalla (Do ym. 2014). Sukulaisuudet laskettiin COLONY-ohjelmalla (Jones & Wang 2009).

Taimennäytteet jakautuivat pääkomponenttianalyysin perusteella lievästi toisistaan poikkeaviin ryhmiin: Heinäveden reitin laitoskanta (JT-HEI-19) poikkesi merkittävästi muista, kun taas luonnosta (Lieksanjoesta ja Pielisjoesta) pyydetyt emokalot sekä samoilta alueilta perustettu laitoskanta (JT-VUV-19) ryhmittyivät yhteen, kuitenkin niin, että laitoskannan yksilöt olivat enemmän toisistaan erillään (Kuva 7a). Sama populaatiorakenne on selvemmin näkyvässä pääkomponenttien erotteluanalyysissä (Kuva 7b). On kuitenkin huomattava, että erotteluanalyysi (DAPC) yrittää löytää mahdollisimman selkeitä erot ennalta ilmoitettujen ryhmien välillä, ja runsailla SNP-määrillä (kuten tässä tutkimuksessa) se onnistuu hyvin, eli kuvissa erot näyttävät huomattavan suurilta, vaikka eivät välttämättä biologisesti niin merkittäviä olisikaan. Pääkomponenttianalyysissä sen sijaan ei tehdä oletuksia ryhmistä, mutta koska muuttujia eli SNP-merkkejä on käytössä paljon, on kunkin yksittäisen pääkomponentin selittävyys usein hyvin pieni (Kuva 7a). Eri pääkomponentit selittävätkin kaikenlaisia yksilöiden välisiä eroja, jotka eivät välttämättä täsmää populaatioiden erojen kanssa.



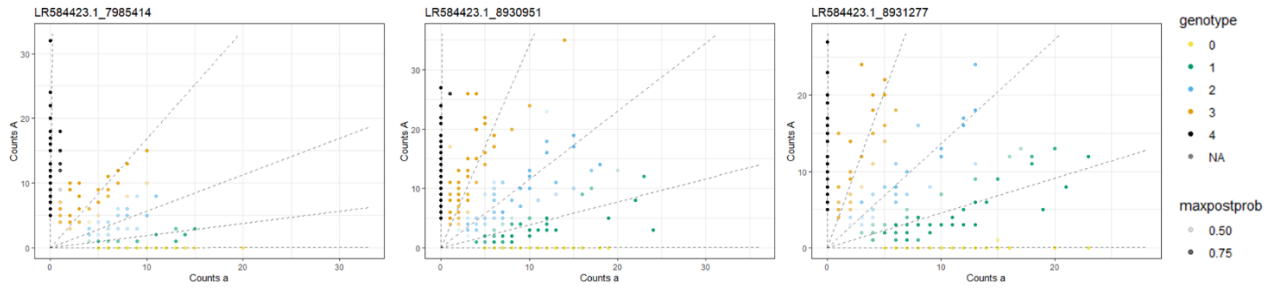
Kuva 7. GBS-aineiston perusteella tehty järvitaimenen geneettisen vaihtelun monimuuttujakuvaus a) pääkomponenttianalyysillä ja b) pääkomponenttien erotteluanalyysillä. Ryhmät JT-HEI ja JT-VUV edustavat viljelykantoja (Enonkosken laitoskalastot), ja luonnosta kerätyt näytteet ovat Lieksanjoesta ja Pielisjoesta pyydettyjä emokaloja. Ellipsien sisällä on 95 % kunkin populaation pistemäärästä.

Kaikki taimenkannat erosivat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan (so. F_{ST} -arvojen luottamusvälit eivät sisältäneet nollaa), ja uudelleenosoitusanalyysi osoitti kaikki yksilöt omiin ryhmiinsä. Perinnöllinen monimuotoisuus oli kaikissa ryhmissä hyvin rajallinen. Ryhmien välillä ei ollut eroja monimuotoisuuden määrässä, mutta ryhmien sisäisen rakenteen määrä (F_{IS}) vaihteli ol- len pienin Pielisen reitin laitoskannassa JT-VUV ja suurin Heinäveden reitin laitoskannassa (Taulukko 3).

Taulukko 3. Populaatiogeneettiset perussuureet: niiden erilaistuminen (F_{ST}), alirakenne (F_{IS}), havaittu heterotsygotia (H_o) ja geenidiversiteetti (H_e). Suluissa olevat arvot ovat estimaattien 95 %:n luottamusvälit.

Suure	Emokalat luonnosta	JT-HEI-19	JT-VUV-19
F_{ST} JT-HEI-19	0.031 (0.025, 0.038)		
F_{ST} JT-VUV-19	0.016 (0.011, 0.023)	0.025 (0.021, 0.029)	
F_{IS}	0.339 (0.302, 0.376)	0.493 (0.47, 0.517)	0.272 (0.252, 0.292)
H_o	0.17	0.13	0.20
H_e	0.26	0.26	0.27

Suuri puuttuvien genotyyppien osuus (63 %) ja korkea F_{IS} -arvo sekä alhainen keskimääräinen geenimerkkialueen kattavuus (~3x) oletettavasti johtuu liian suuresta määrästä sekvensoituja genomialueita, jolloin datan tuottaminen ei kohdistunut riittävästi samoille perimän alueille. Uudelleen genotyypin määrittämisessä käytettiin menetelmää, joka kykenee käsittelemään myös ploidiluvultaan poikkeavat geenimerkit, koska lohensukuisten kalojen ploidiluku on usein epäselvä; ne ovat historialtaan auto-tetraploideja, eli niillä on evoluution aikana oma genomi kaksinkertaistunut ja kokonais-DNA:n määrä siten kasvanut huomattavasti muihin selkärangkaisiin kaloihin (esim. särkikaloihin) verrattuna (Allendorf & Thorgaard 1984). Tetraploidisten geenimerkkien luotettavan tyypityksen on esitetty vaativan jopa 60–80x kattavuutta (Uitdewilligen ym. 2013). Sen vuoksi data käsiteltiin olettaen diploidigenomi, eli tehtiin pseudo-diploidisaatio, mikä hukkaa osan informaatiosta. Joillakin geenimerkeillä tetraploidinen luonne näytti selvältä. Kuva 8 näyttää kolme geenimerkkiä kromosomista 31, joissa on vahvasti tetraploidiselta näyttävä jakauma. Tällaisten varsinaisten tetraploidilokusten lisäksi osa duplikoitujen alueiden vaihtelusta voi olla vain toisessa genomien kopiassa (esim toisessa karttapaikassa aina "a/a" ja toisessa "a/a", "a/A" tai "A/A"), mikä voi olla vaikea genotyypittää, mutta tyypityksen jälkeen analysoida tavallisen SNP:n tavoin. Tetraploidi- tai triploidiluonteen säilyttäneitä genomialueita ei usein käytetä populaation historian määrittelyssä niiden käsitte- lyn monimutkaisuuden vuoksi, mutta esimerkiksi geenikartoituksessa niitä ei voi ohittaa ja niillä voi olla ekologinen merkitys, ja taimenen genomirakennetta on tarve selvittää tarkem- min.



Kuva 8. Kolme lähellä toisiaan kromosomissa 31 (geenipankkitunnus LR584423) sijaitsevaa geenimerkkiä, joissa kaikissa samantyyppinen alleelien lukumäärien jakauma. Jakauma sopii kahdentuneelle tai tetraploidiselle genomialueelle, jossa molemmissa genomipaiko

Järvitaimenkantojen mahdolliset alkuperäiset erot ovat voineet kadota aiempina vuosikymmeninä, 1980–1990-luvuilta lähtien, jolloin valtion kalanviljelyyn Enonkoskelle perustettiin lähes vuosittain uusia emokalastoja Lieksanjoesta, Pielisjoesta ja Kermankoskista pyydettyjä taimenia keskenään risteyttämällä (Makkonen ym. 1996, Takkunen ym. 2018). Edelleen huomioden, että tätä ns. yhdistettyä Vuoksen taimenkantaa on käytetty runsain määrin koko Vuoksen vesistöalueen istutuksiin, tässä ja aiemmassa Pirosen ym. (2016) selvityksessä havaitut sangen vähäisen perinnölliset erot ovat ymmärrettäviä. Erityisesti Lieksanjoesta ja Pielisjoesta saadut järvitaimenet ovat olleet suurimmaksi osaksi istutusperäisiä, koska vapaan vaellusyhdyden poikastuotantoalueita ja luontaista vaelluspoikastuotantoa niillä ei ole juurikaan enää ollut.

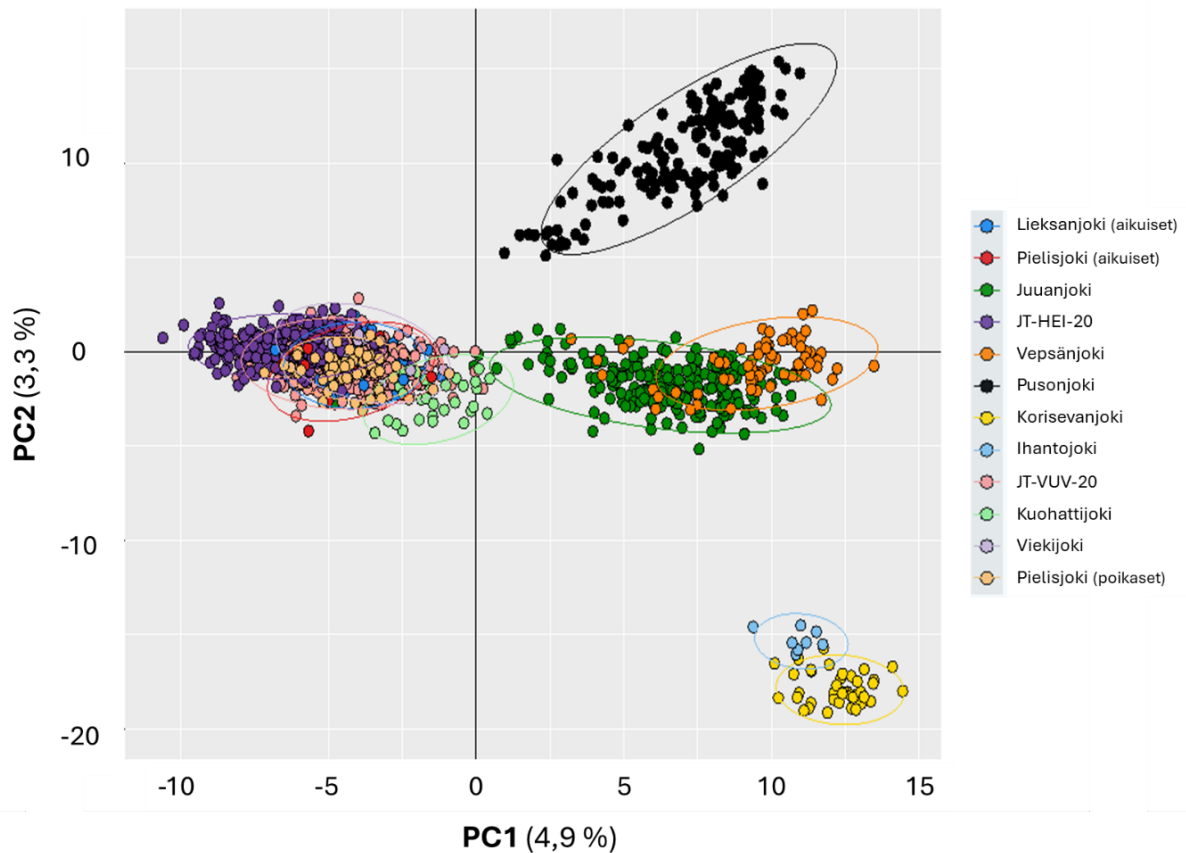
3.2. Järvi- ja purotaimenkantojen vertailu

Laitoksesta ja luonnosta kerättyjen taimennäytteiden (emokalat, pesäpoikaset) genomiaineisto hankittiin palveluna Identigeniltä (Merck Ltd.), joka on ainoa taimenen SNP-genotyypitystä tarjoava kaupallinen toimija. Näytteet genotyyppitettiin 4 000 SNP-geenimerkillä, jotka on valittu kattamaan taimenen perimä (genomi) mahdollisimman tasaisesti. Ennen analyysejä genotyyppiaineistosta poistettiin ne SNP-geenimerkit, joissa ei ilmennyt muuntelua sekä ne, jotka eivät täyttäneet populaatiogeneettisten analyysien oletuksia (linkittymisepätasapaino, Hardy-Weinberg tasapaino, $MAF > 0,01$). Analyyseihin valikoitui lopulta 1 276 SNP-geenimerkkiä, jotka ilmentävät populaatioiden historiaan liittyvää neutraalimuuntelua (perustajavaikutus, geneettinen ajautuminen ja sekoittuminen). Populaatiogeneettiset parametrit laskettiin edellisessä osiossa kuvatulla tavalla.

Taimennäytteet jakautuivat genotyyppiensä perusteella neljään selkeästi erilaiseen ryhmään (Kuvat 9 ja 10). Yhdessä ryhmässä olivat Vuoksen ja Heinäveden reitin laitoskannat (JT-VUV ja JT-HEI, molemmat vuosiluokasta 2020), Pielis- ja Lieksanjoen emokalat (aikuiset, pyydetty vuosina 2018–2022) sekä poikasnäytteet Pielisjoesta ja Viekijoesta. Juuanjoen ja Vepsänjoen taimenet muodostivat oman, yhteisen ryhmänsä, kuten Pusonjoen taimenetkin. Kaikki yksittäiset taimenkannat erosivat kuitenkin tilastollisesti merkitsevästi toisistaan (so. F_{ST} -arvojen luottamusvälit eivät sisältäneet nollaa), ja havaittujen todennäköisyyksien perusteella myös erottelua kuvaavien puunhaarojen sijaintia voidaan pitää luotettavana (Kuva 11).

Eniten geneettistä samankaltaisuutta ja uudelleenosoitusanalyysissä havaittua sekoittumista esiintyi Lieksanjoen ja Pielisjoen emokalanäytteissä, joiden välinen F_{ST} oli vain 0,01 (Kuvat 9–12). F_{ST} :n luottamusvälin alempi arvo (0,003) huomioden näiden kahden emokalapopulaation geneettisellä erolla ei liene käytännön biologista merkitystä. Siten, odotusten mukaisesti,

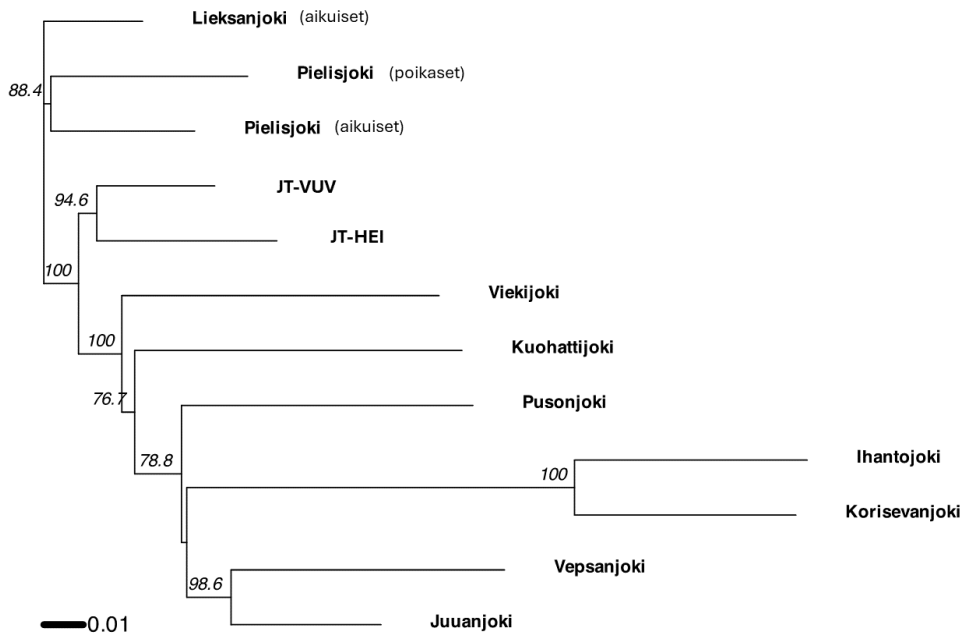
Lieksanjoen ja Pielisjoen aikuiset emotaimenet edustavat geneettisesti yhtenevää istutusperäistä kantaa. Seuraavaksi vähiten eroa oli Lieksanjoen ja Pielisjoen emokalojen ja JT-VUV-laitoskannan välillä ($F_{ST} = 0,02$), mikä on linjassa GBS-menetelmällä ja eri osa-aineistolle tehtyjen määritysten kanssa. Hieman odotusten vastaisesti Lieksanjoen emokalat ja JT-VUV erosivat yhtä paljon Pielisjoen poikasista kuin JT-HEI-laitoskannan kaloista ($F_{ST} = 0,03$). Järvitaimenen laitoskalastojen keskinäinen eroavaisuus oli samansuuruinen (0,03). Selkeimmin muista taimeista poikkesivat puolestaan Korisevanjoen ja Ihantojoen taimenkannat, jotka muistuttivat kuitenkin suuresti toisiaan. Tämän jokireitin populaatiohaarojen keskinäinen bootstrap-luku oli lisäksi 100, eli näytteet ryhmittivät yhteen 100 %:ssa toistoja (Kuva 11).



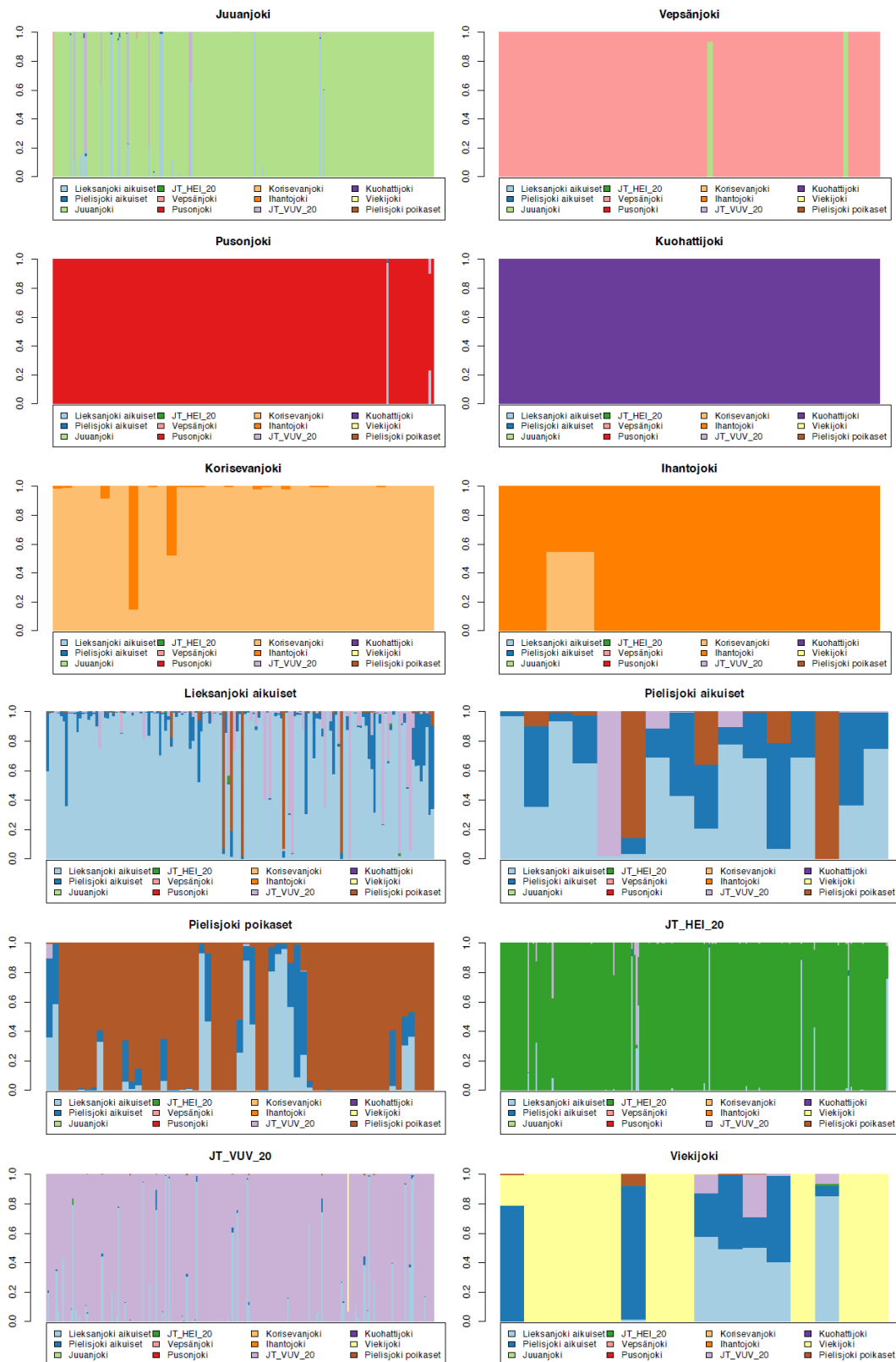
Kuva 9. Taimennäytteiden perinnölliset erot 1 276 SNP-geenimerkin perusteella. Kuvassa jokaisen yksilön pistemäärä on esitetty kahdella ensimmäisellä (ominaisarvoiltaan merkittävimmällä) pääkomponentin akselilla. Ryhmät JT-HEI ja JT-VUV edustavat laitoskalastoja, muut ryhmät luonnosta kerättyjä näytteitä. Ellipsien sisällä on 95 % kunkin populaation pistemäärästä.



Kuva 10. Taimenkantojen väliset perinnölliset erot F_{ST} -indeksillä mitattuna.



Kuva 11. Taimenkantojen väliset geneettiset etäisyydet sukupuuna kuvattuna (DA). Oksanhaarojen tukiarvot perustuvat uudelleenotantamenetelmään (bootstrap), jossa puu piirretään 1 000 kertaa ja tukiarvo kuvaa osuutta (%) puista, joissa oksanhaarat ovat puun samassa kohdassa.



Kuva 12. Pielisen valuma-alueen joista ja Pielisjoesta kerättyjen taimennäytteiden sekoittumista kuvaavan 're-assignment'-analyysin tulokset, jotka havainnollistavat yksilöiden todennäköisen alkuperän. Näytteiden alkuperän (populaation) mukaan eritellyissä kuvissa on esitetty yksittäiset taimenyksilöt, ja pylvään korkeus kuvaa todennäköisyyttä, jolla yksilö on peräisin jostain analysoidusta populaatiosta.

Taimenkantojen sisäinen muuntelu oli melko pientä, ja tehollinen populaatiokoko (N_e , laskennallinen arvio lisääntyvän populaation koosta) jäi kaikissa reilusti alle suositellun, lyhyellä aikavälillä kestävästä populaatiokoon ($N_e > 50$; Franklin 1980 tai $N_e > 100$; Frankham ym. 2014) (Taulukko 4). Lieksanjoen ja Pielisjoen emokalojen osalta N_e :tä ei raportoida, koska usean perättäisen vuoden pyynneistä saatujen yksilöiden yhdistäminen ei anna todellista kuvaa kutupopulaatioiden suuruudesta. On kuitenkin huomattava, ettei viljelyyn ja (tai) ylisiirtoihin ole ollut käytettävissä yli 50 kutevaa kalaa minään yksittäisenä vuotena; emokalojen määrästä lasketut N_e -arvot olivat enimmillään Lieksanjoella 39–40 (vuodet 2020–2022).

Sukusiitosta kuvaava tunnusluku (F_{IS}) oli Viekijokea lukuun ottamatta kaikissa taimenkannoissa negatiivinen (Taulukko 4). Negatiivinen F_{IS} viittaa ryhmittyneeseen populaation sisäiseen rakenteeseen, eli taimenkannoissa, joiden F_{IS} on negatiivinen, ovat yksilöt jakautuneet pienempiin, eriytyneisiin ryhmiin. Tätä tulosta tukevat myös sukulaisuusanalyysit, joiden mukaan eri purojen ja sivujokien taimenkannoissa on merkkejä täyssisarperheistä. Tulosten perusteella pientenkin sivujokien taimenkannat näyttävät jakautuvan siten, että esim. eri koski-alueilla tavataan lähisukulaisista koostuvia taimenen alapopulaatioita.

Taulukko 4. Taimenkantojen geneettinen monimuotoisuus ilmaistuna tehollisena populaatiokokona (N_e ja sen 95 %:n luottamusväli linkkuveitsimenetelmällä laskettuna) ja sukusiitosindeksinä (F_{IS} ja sen 95 % luottamusväli). Nollasta poikkeavat F_{IS} -arvot on väritetty harmaalla. Lieksanjoen ja Pielisjoen aikuisten taimenten N_e :tä ei laskettu, koska niiden näytteet kerättiin useamman vuoden emokalapyynneistä.

Näytekantha	n	N_e	95 % luottamusväli		F_{IS}	95 % luottamusväli	
			alaraja	yläraja		alaraja	yläraja
Ihantojoki	8	23,5	9,1	ääretön	-0,06	-0,10	-0,03
JT-HEI-20	240	26,3	24,4	28,3	-0,04	-0,06	-0,04
JT-VUV-20	238	37,4	33	42,4	-0,04	-0,05	-0,03
Juuanjoki	224	36,5	31,9	41,6	-0,02	-0,03	-0,02
Korisevanjoki	40	15,7	12,8	19,4	-0,05	-0,10	-0,05
Kuohattijoki	29	10,3	7,2	14,6	-0,04	-0,07	-0,03
Lieksanjoki (aikuiset)	141				-0,03	-0,04	-0,03
Pielisjoki (aikuiset)	16				-0,02	-0,04	-0,01
Pielisjoki (poikaset)	61	26,7	22,1	32,7	-0,08	-0,11	-0,08
Pusanjoki	153	20,9	18,4	23,7	-0,04	-0,06	-0,04
Vepsänjoki	73	28,8	23,9	35,1	-0,05	-0,06	-0,04
Viekijoki	16	6,1	3	10,7	0	-0,03	0,01

Geneettisten tulosten perusteella Pielisen valuma-alueen pienissä virtavesissä elää tunnistettavia mutta teholliselta kooltaan ja monimuotoisuudeltaan pieniä taimenkantoja, jotka eroavat enemmän tai vähemmän toisistaan sekä alueen istutuksilla ja emokalapyynnein hoidettavasta Vuoksen vesistön (Pielisen reitin) järvitaimenkannasta. Vaikka havaitut geneettiset erot olivat selkeitä eri vesireittien taimenten välillä, olivat ne maltillisia verrattuna muiden vesistöjen, esim. Oulankajoen ja Tenojoen taimeniin. Geneettinen omaleimaisuus ja pieni populaatiokoko ovat paikallisille tammukakannoille tyypillisiä (kts. Alioravainen ym. 2025 ja siinä olevat viitteet). Eristyneiden populaatioiden välillä nähtävät erot ovat paljolti seurausta

perustajanvaikutuksesta (eli millainen kalajoukko alueelle on aikanaan asettunut esim. ihmisen tuomana) ja sen jälkeisestä geneettisestä ajautumisesta, mikä samalla pienentää populaatioiden geneettisen muuntelun määrää (Star & Spencer 2013). Populaatioissa, joissa geneettinen muuntelu on vähäistä ja sukulaisuus korkea, geneettiset erot muihin populaatioihin voivat korostua. On kuitenkin huomattava, että populaatioiden geneettiseen eriytymiseen voivat vaikuttaa myös erot otoskoossa: suuret otoskoot erottuvat selkeämmin erotteluanalyysissä (esim. DAPC) kuin populaatiot, joissa otoskoko on pienempi. Tässä selvityksessä selvin poikkeama muista analysoiduista taimenista havaittiin Korisevanjoen ja lhantojoen näytteissä. Nämä kaksi toisiinsa liittyvää, Kelvånjärven yläpuolista kohdetta olivat vielä ennen vuotta 2024 nousuesteen takana, joten geenivirtaa alapuolisesta vesistöstä ei ole voinut tapahtua pitkään aikaan. Nyt vapaa vaellusyhteys Pieliseen on kuitenkin palautunut Kelvånjoen myllypadon poistamisen ja kalatien rakentamisen seurauksena.

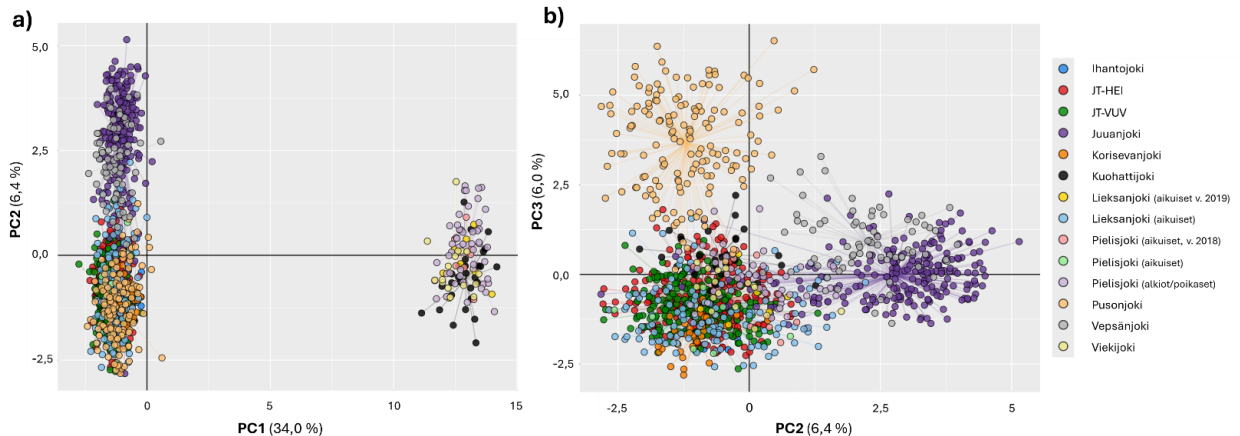
Toiseksi selvimmin omaksi ryhmäkseen erottui Pusionjoen populaatio. Vaikka Pusionjoen populaation geneettinen omannäköisyys johtuu mahdollisesti vieraan istutuskannan alkuperästä (POSELY:stä saatu tiedonanto 26.2.), saatiin tässä selvityksessä todennäköinen, kahteen näytteeseen perustuva havainto myös järvitaimenen geneettisestä vaikutuksesta (ks. Kuva 12). Pusionjoesta on havaittu syksyllä 2023 tehdyssä kuduntarkkailussa yksi suurikokoinen, arviolta lähellä kahta kg:n painoa oleva nousutaimen (paikallisen osakaskunnan Lauri Karjunen, suullinen tiedonanto 27.2.2025), ja kalastajien havaintoja kookkaista kaloista on saatu myös alapuolisen Herajärven puolelta, jonne järvitaimenta on myös suoraan istutettu (paikallisen osakaskunnan Seppo Kähkönen, suullinen tiedonanto 24.4.2025). Aiemmassa mitokondrio-DNA:han perustuvassa vertailussa on havaittu, ettei Pusionjoen populaatiossa ole yhteisiä kantamuotoja nykyisen Pielisen (Vuoksen vesistön) vaeltavan taimenten kanssa (Lumme ym. 2005): kahdeksan Pusionjoen taimenta tutkituista yhdeksästä edusti haplotyyppiä AAABA, kun taas samassa tutkimuksessa olleista 50 viljellystä (Lieksanjoen) järvitaimenesta löytyi ainoana haplotyyppinä AAAAA.

Vaikka toisiinsa suoraan yhteydessä olevien Juuanjoen ja Vepsånjoen taimenet muodostivat selvän ja loogisen ryhmittymän, havaittiin Juuanjoen näytteissä myös useampia Pielisen reitin hoitokantaan (Lieksanjoen ja JT-VUV-emokaloihin) vertautuvia yksilöitä (Kuvat 9 ja 12). Kantojen geneettisen sekoittumisen varmentaminen vaatisi kuitenkin tarkempaa struktuuritarkastelua, mitä ei tämän hankkeen puitteissa ehditty tekemään. Juuanjoen tapauksessa järvitaimenen geneettinen vaikutus voi selittyä myös takavuosien istutuksilla. Kymmenen vuotta sitten sinne istutettiin Luken Enonkosken kalanviljelylaitokselta poistoon meneviä parisenttisiä taimenenpoikasasia huomattava, noin 50 000 yksilön määrä (paikallisen osakaskunnan pj. Esa Eronen, suullinen tiedonanto 26.8.2022). Juuanjoen ja Vepsånjoen samoin kuin Korisevanjoen ja lhantojoen taimenetkaan eivät kuitenkaan näyttäneet sanottavammin sekoittuvan keskenään, mikä viittaa molempien kantojen pääosin paikalliseen elintapaan. Mikäli taimenet liikkuisivat eri jokihaarojen välillä, ei jokisysteemien sisäisiä perinnöllisiä eroja esiintyisi.

Hieman yllättäen myös Viekiöjoen ja Kuohattijoen taimenissa havaittiin geneettistä yhteneväisyyttä ja ensin mainitun populaation osalta jopa selvää sekoittumista Pielisen reitin järvitaimeneen (Kuvat 9 ja 12). Viekiöjoen kalojen geneettinen ero Lieksanjoesta pyydettyihin emokaloihin ja JT-VUV-laitoskaloihin ($F_{ST} = 0,07$) oli kuitenkin tilastollisesti merkitsevä. Viekiöjoesta kerrotaan saadun joitain suurikokoisia, kudulle nousseita järvitaimenia (Pielisen-Karjalan kalatalousalueen pj. Jukka Turunen, suullinen tiedonanto 14.2.2025), ja tämän vesireitin taimenkannan tilan ja mahdollisten kunnostustarpeiden arvioiminen vaatisikin lisäselvityksiä. Saramojoen kautta Pieliseen laskevan Kuohattijoen alaosassa (Kohisevankoski) sijaitsee varsin

korkea vesiputous, joka on mahdollinen noususte. Kuohattijokeen on istutettu menneinä vuosikymmeninä useaan otteeseen pieniä määriä pyyntikokoista Vuoksen kantaa olevaa taimenta ja lisäksi noin 15 vuotta sitten reitin yläosan kunnostetuille koskipaikoille Miihkelinlammen tuntumaan on tehty yksittäinen 1-vuotaiden poikasten istutus (paikallisen osakaskunnan pj. Mikko Kokkonen, suullinen tiedonanto 20.2.2025 ja Jukka Turunen, suullinen tiedonanto 26.2.2025). Kuohattijoen yläpuoliseen Kuohattijärveen on niin ikään istutettu säännöllisesti kaksivuotiaita järvitaimenia myös viimeisinä vuosina, mutta näistä istutuseristä peräisin olevien kalojen laskeutumisesta Kuohattijokeen ei ole tietoa; sen mahdollisesti estää ympärivuotisesti Myllykosken pato, jonka alapuolisilta koskilta tämän hankkeen näytteet hankittiin. Mainittakoon vielä tässä yhteydessä, että vaelluspoikasten koepyyntissä keväällä 2024 Kuohattijosta saatiin yksi ilmeinen taimensmoltti.

Populaatioiden historiaa kuvastavan neutraalimuuntelun lisäksi genomiaineistosta tunnistettiin 84 SNP-merkkiä, jotka ovat todennäköisesti kytkeytyneet johonkin ekologiseen ominaisuuteen, ja joihin on luultavasti vaikuttanut luonnonvalinta. Luonnonvalinnan vaikutuksen alla olevat SNP-merkit jakoivat taimenpopulaatiot ensin kahteen selkeään ryhmään (Kuva 13a) ja sen jälkeen kolmeen selkeään ryhmään (Kuva 13b). Kahteen ryhmään jako (Kuva 13a) liittyy mahdollisesti genomien rakenteeseen tai johonkin muuhun tekniseen tekijään. Kolmeen ryhmään jaossa (Kuva 13b) erottuvat selkeästi omina ryhminään Pusonjoen taimenet sekä Juuan- ja Vepsänjoen taimenet. Tulosten taustalla olevien geenien ja ekologisten tekijöiden määrittely vaatii tarkempia jatkotutkimuksia, mutta jo näiden tulosten perusteella voidaan päätellä, että Pieliseen liittyvien jokisysteemien villien taimenpopulaatioiden välillä on myös perinnöllisiä ekologisia eroja ja sopeutumia eri jokien paikallisiin ympäristöihin.



Kuva 13. Taimennäytteiden perinnölliset erot 84 'outlier'-SNP-geenimerkin eli mahdollisesti ekologisiin ominaisuuksiin kytkeytyneiden ja luonnonvalinnan vaikutuksen alla olevien SNP-geenimerkkien perusteella. Kuvassa jokaisen yksilön pistemäärä on esitetty a) kahdella ensimmäisellä sekä b) toisella ja kolmannella (ominaisarvoiltaan merkitsevimmällä) pääkomponentin akselilla. Ryhmät JT-HEI ja JT-VUV edustavat laitoskalastoja, muut ryhmät luonnosta kerätyjä näytteitä.

4. Loppuyhteenveto

Luonnonkalakantojen riittävä geneettinen monimuotoisuus on perustavanlaatuinen tekijä, joka tukee niiden resilienssiä ja sopeutumista muuttuvassa ympäristössä. Tietoa luonnonkantojen ja viljelyssä pidettävien emokalastojen genomiikasta voidaan käyttää kantojen käytön kohdentamiseen ja toiminnan kehittämiseen sekä sen tuloksellisuuden tarkkailuun. Tämä taimeneen ja Vuoksen vesistöön kohdistettu tutkimus- ja kehityshanke edesauttaa osaltaan geneettiseen tiedon käyttöä osana suunnitelmallista ja tavoitteellista kalavarojen hoitoa.

Vaikka Vuoksen vesistön järvitaimenen yhdistetyn yleiskannan viljelyä ja käyttöä istukastuotantoon on ehditty tehdä kauan aikaa, on pitkälti taantuneidenkin populaatioiden perinnöllisessä rakenteessa havaittavissa vielä vähäisiä alueellisia eroja. Tämän vuoksi – olkoonkin, että alueellisten osakantojen välillä heijastuu aiempi geneettinen sekoittuminen ja ne saattaisivat hyötyä mahdollisimman laajan ja yhteisen geenipohjan ylläpitämisestä viljelyssä – on erillisten Lieksanjoen-Pielisen ja Heinäveden reitin emokalastojen ylläpito toistaiseksi selkein ratkaisu Vuoksen vesistön järvitaimenkantojen hoidossa. Viljelykantojen eriyttäminen edellyttää luonnollisesti myös johdonmukaista istutusten linjausta, mikä on jo toistaiseksi tehty Vuoksen vesistön kalatalousalueiden käyttö- ja hoitosuunnitelmissa.

Geneettisen vertailun perusteella Pieliseen liittyvien jokisysteemien villit taimenpopulaatiot näyttäisivät olevan sijainneistaan riippuen joko täysin tai osin eristäytyneitä, eikä niiden merkittävää sekoittumista näyttäisi tapahtuvan edes saman jokijärjestelmän ja lyhyiden välimatkojen päässä toisistaan olevien uomien välillä (vrt. Juuanjoki-Vepsänjoki, Ihantojoki-Korisevanjoki). Genomiset erot myös mahdollisten valinnan alla olevien SNP-merkkien kohdalla viittaavat siihen, etteivät populaatioiden väliset erot todennäköisestikään perustu pelkästään populaatiohistoriaan, pullonkauloihin ja sattumaan, vaan populaatioiden välillä on myös sopeutumisen aiheuttamaa muuntelua, ja myös sitä kautta eri populaatiot ovat arvokkaita sellaisenaan. Useimmat Pielisen valuma-alueen paikallisista populaatioista ovat voineet saada alkunsa taimenistutusten 'vapailta vuosikymmeniltä', jolloin eri vesistöalueilta tuotua kalamateriaalia leviteltiin varsin huoletta ja alkuperästä välittämättä. Kajonmaan ja Korhosen (1986) mukaan Pohjois-Karjalan alueelle on istutettu purotainta 1960-luvulta lähtien noin 50:een eri kohteeseen (valtaosin Pielisen, Höytiäisen ja Koitereen ympäristöön). Perimätiedon mukaan ainakin Juuan- ja Vepsänjokeen ensimmäiset taimenistutukset tehtiin Puolangan ja Isojoen purotaimenkannoista, kun taas Vuoksen vesistöalueen järvitainta (vastakuoriutuneita poikasia) sinne alettiin istuttaa vasta 1990-luvulla (Kajonmaa & Korhonen 1986; POSELY:n tiedonanto 15.11.2024).

Osassa tutkittuja pienvirtavesiä lisääntyy mahdollisesti yksittäisiä Pielisestä nousseita järvitaimenia, jolloin paikalliset populaatiot saavat luontaista geenivirtaa muualta vaeltavista yksilöistä. Eri kantojen geneettiset eroavaisuudet (omannäköisyys) heijastelevat kuitenkin vahvasti niiden eristyneisyyden astetta. Purokohteista tapahtuvaa taimenten siirtymistä järvelle voitaisiin edesauttaa perinnöllistä vaellushalukkuutta kantavien kalojen istutuksilla. Tässä hankkeessa aloitetut järvi- ja purotainten risteytykset mahdollistavat jatkossa perinnöllisesti monipuolistetun ("villiytetyn") hoitokannan tai -kantojen tuotannollisen ohjelman laitosemokalastojen kautta. Risteytettyä kalamateriaalia voidaan käyttää vapaan vaellusyhteyden tarjoaviin jokikohteisiin tehtävissä tuki-istutuksissa (Kuva 14), mutta tuolloin on tiedostettava villien populaatioiden geneettisessä koostumuksessa mahdollisesti tapahtuva muutos. Risteyttäminen aikaansaama geneettisen muuntelun lisääntyminen voi toisaalta hyödyttää sekä pieniä ja

eristyneitä taimenpopulaatioita (lieventämällä geneettisen kutistumisen ja sukulaistumisen ongelmia) että laitosviljelyllä ylläpidettyä järvitaimenkantaa (parantamalla valinnan mahdollisuuksia mm. käyttäytymiseen liittyvää vaihtelua kasvattamalla; kts. Ågren ym. 2019, Alioravainen ym. 2020, Eronen ym. 2023). Koska purotaimenkannoissa on luultavimmin tapahtunut vahvaa valikoitumista, on niiden paikallisiin olosuhteisiin tarvittavia sopeumia (mm. hyvä sietokyky veden happamoitumista vastaan; kts. tutkittujen jokikohteiden pH-tulokset: Ovaskainen & Vainikka 2023) hyvä säilyttää myös istutuskaloja tuotettaessa. Geneettisesti monimuotoista järvi- ja purotaimenen risteytysmateriaalia voitaisiin levittää kohdennetusti myös sellaisille vastikään kunnostetuille koskikohteille, joissa taimenkanta on heikko tai puuttuu mahdollisesti vielä kokonaan (esimerkkeinä Pieliseen laskevista joista Kelvänjoki, Herajoki ja Saramojoen kokonaisuus). Samalla on mahdollista voimistaa paikallisten ja sellaisenaan kalataloudellisesti arvottomien populaatioiden vaellusominaisuuksia (Vainikka ym. 2023). Ainakaan toistaiseksi pienten Pieliseen laskevien jokien paikallisia taimenia ei ole kuitenkaan syytä sekoittaa Lieksanjoen pääuoman vaeltavan taimenen kanssa.

Luonnonvaraisten lohikalakantojen turvaaminen korostuu nykyään entistä enemmän viljelyyn liittyvien haasteiden, erityisesti vesihomeen laajalti heikentämän säilytysvarmuuden ja istukas-tuotannon vuoksi. Koska isokokoiseksi kasvavilla vaellustaimenilla on paitsi mittaamatonta suojeluarvoa myös huomattavaa kalataloudellista merkitystä, on tässä hankkeessa kartoitettuja vesistönsia hyödyllistä ottaa mukaan tämän vaelluskalaresurssin vahvistamisohjelmaan. Valuma-alueella tai itse jokikohteissa tehtävät kunnostustyöt sekä muut tukitoimenpiteet voivat johtaa toivottuun tulokseen kuitenkin vain siinä tapauksessa, jos pääaltailla ja vaellusreit-tien välillä harjoitettavaa verkkokalastusta pystytään merkittävästi rajoittamaan (kts. myös Syrjänen & Valkeajärvi 2010; Janhunen ym. 2025). Kestävä kalastuksen järjestäminen kosket-taa myös vapapyyntiä, eivätkä taimenen pienimuotoiset "lastentarhat" kestä sitä ensinkään. Koko elinkierron ja -piirin kattavan suojelun huomioivassa kokonaisuudessa korostuu ensikä-dessä maa- ja vesialueiden omistajien vastuu.



Kuva 14. Rakenteeltaan monimuotoiset, vedenlaadultaan kelpoiset ja vapaan vaellusyhteyden tarjoavat joet ovat järvitaimenen potentiaalisimpia kotiutuskohteita. Pielisen länsipuolelle laskevan Juuanjoen alaosalla elää paikoin tiheä, luultavimmin paikalliseen elämäntyylin valikoitunut taimenpopulaatio.

Kiitokset

Hanke toteutettiin pääosin Maa- ja metsätalousministeriön kalastuksen edistämismäärä-
hoista myöntämällä hankerahoituksella. Aineisto hankittiin osittain myös Itä-Suomen yliopis-
ton Ympäristö- ja biotieteiden laitoksen (prof. Anssi Vainikka) ja sen Pohjois-Savon ELY-kes-
kuksen (POSELY) kalastonhoitomaksuvaroista saaman rahoituksen tuella. Pielisjoen poikas-
näytteiden keräämisessä yhteistyötä tehtiin Jyväskylän yliopiston kanssa (Jukka Syrjänen);
siinä rahoitus järjestyi Pielisjoen kalatalousmaksuista (POSELY).

Viitteet

- Alioravainen, N., Prokkola, J.M., Lemopoulos, A., Härkönen, L., Hyvärinen, P. & Vainikka, A. 2020. Postrelease exploration and diel activity of hatchery, wild, and hybrid strain brown trout in seminatural streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77: 1772–1779. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0436>
- Alioravainen, N., Rauhala, E., Juutinen, A., Inkilä, E., Leinonen, T., Louhi, P., Rautiainen, S., Tuulentie, S. & Huusko, A. 2025. Tammukka: Tammukan kalastuksen ekologiset ja juridiset edellytykset. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 6/2025. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 46 s. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-419-012-1>
- Allendorf, F.W. & Thorgaard, G.H. 1984. Tetraploidy and the Evolution of Salmonid Fishes. Teoksessa: Turner B.J. (toim.). *Evolutionary Genetics of Fishes. Monographs in Evolutionary Biology*. Springer, Boston, MA., s. 1–53.
- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M.S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 318: 100–103. <https://doi.org/10.1126/science.1145621>
- Chang, C.C., Chow, C.C., Tellier, L.C., Vattikuti, S., Purcell, S.M. & Lee, J.J. 2015. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *Gigascience* 4: 13742–015. <https://doi.org/10.1186/s13742-015-0047-8>
- Christie, M.R., Marine, M.L., French, R.A. & Blouin, M.S. 2012. Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 238–242. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111073109>
- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G.M., Tillett B.J. & Ovenden J.R. 2014. NeEstimator v2: reimplementation of software for the estimation of contemporary effective population size (Ne) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14: 209–214. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- Eronen, A., Hyvärinen, P., Janhunen, M., Kekäläinen, J. & Kortet, R. 2023. Post-release exploration and stress tolerance of landlocked and anadromous Atlantic salmon and their hybrids. *Conservation Science and Practice* 5: e12893. <https://doi.org/10.1111/csp2.12893>
- Ferguson, A., Reed, T.E., Cross, T.F., McGinnity, P. & Prodöhl, P.A. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment. *Journal of Fish Biology* 95: 692–718. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Fischer, D., Tapio, M., Bitz, O., Iso-Touru, T., Kause, A. & Tapio I. 2025. Fine-tuning GBS data with comparison of reference and mock genome approaches for advancing genomic selection in less studied farmed species. *BMC Genomics* 26: 111. <https://doi.org/10.1186/s12864-025-11296-4>
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. Teoksessa: Soule, M.E. & Wilcox, B.A. (toim.). *Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., s. 135–140.

- Frankham, R., Bradshaw, C.J. & Brook, B.W. 2014. Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170: 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>
- Gerard, D. & Ferrão, L.F.V. 2020. Priors for genotyping polyploids. *Bioinformatics* 36: 1795–1800. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz852>
- Huusko, A., Vainikka, A., Syrjänen, J.T., Orell, P., Louhi, P. & Vehanen, T. 2017. Life-History of the Adfluvial Brown Trout (*Salmo trutta* L.) in Eastern Fennoscandia. Teoksessa: Lobón-Cervia, J. & Sanz, N. (toim.). *Brown Trout: Biology, Ecology and Management*. John Wiley & Sons Ltd., New Jersey, s. 267–295.
- Härkönen, L.S., Hyvärinen, P., Rinnevali, R., van der Meer, O., Orell, P., Veneranta, L., Erkinaro, J. & Louhi, P. 2023. Kalastonhoidon kehittäminen Oulujoen vesistöissä. *Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus* 47/2023, Luonnonvarakeskus, Helsinki. 138 s. <https://jukuri.luke.fi/handle/10024/553371>
- Janhunen, M., Leinonen, T. & Syrjänen J. 2024. Järvilohen ja taimenen vanhemmuusanalyysit Laurinvirran pesäalkioista. Hankkeen loppuraportti. Luonnonvarakeskus. 8 s.
- Janhunen, M., Vainikka, A. & Piironen, J. 2025. Relationship between size and condition metrics and the recapture probability of stocked landlocked Atlantic salmon and brown trout in lake fisheries. *Fisheries Research* 288: 107449. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2025.107449>
- Jombart, T. 2008. adegenet: a R Package for the Multivariate Analysis of Genetic Markers. *Bioinformatics* 24: 1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jones, O.R. & Wang, J. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10: 551–555. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>
- Kajonmaa, V.-M. & Korhonen, J. 1986. Virtakutuiset lohikalakannat ja niiden tila Pohjois-Karjalassa. Tiedotus nro 1. Pohjois-Karjalan kalastuspiirin kalastustoimisto, Joensuu. 64 s.
- Lemopoulos, A., Uusi-Heikkilä, S., Huusko, A., Vasemägi, A. & Vainikka, A. 2018. Comparison of migratory and resident populations of brown trout reveals candidate genes for migration tendency. *Genome Biology and Evolution* 10: 1493–1503. <https://doi.org/10.1093/gbe/evy102>
- Lemopoulos, A., Uusi-Heikkilä, S., Hyvärinen, P., Alioravainen, N., Prokkola, J.M., Elvidge, C.K., Vasemägi, A. & Vainikka, A. 2019a. Association mapping based on a common-garden migration experiment reveals candidate genes for migration tendency in brown trout. *G3 Genes|Genomes|Genetics* 9: 2887–2896. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400369>
- Lemopoulos, A., Prokkola, J.M., Uusi-Heikkilä, S., Vasemägi, A., Huusko, A., Hyvärinen, P., Koljonen, M.-L., Koskiniemi, J. & Vainikka, A. 2019b. Comparing RADseq and microsatellites for estimating genetic diversity and relatedness — Implications for brown trout conservation. *Ecology and Evolution* 9: 2106–2120. <https://doi.org/10.1002/ece3.4905>

- Louhi, P., Huusko, A., Huusko, R., Janhunen, M., Orell, P., Syrjänen, J., Härkönen, L.S. & Veneranta, L. 2024. Rakennettujen jokien vaelluskalakantojen hoitotoimenpiteet: Sateenvarjo III -hankkeen loppuraportti. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 55/2024. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 110 s. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-935-2>
- Lumme, J., Asplund, T., Kuusela, J., Veselov, A., Bakhmet, I., Potutkin, A. & Primmer, C. 2005. Endemic Karelian strains of brown trout, *Salmo trutta* L.: a preliminary analysis by mitochondrial DNA. Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Petroskoi, s. 71–80.
- Luu, K., Bazin, E. & Blum M.G. 2017. pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. Molecular Ecology Resources 17: 67–77. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12592>
- Makkonen, J., Piironen, J., Pursiainen, M., Toivonen, J. & Kolari, I. 1996. Pyyntitavat heikentävät järvitaimenen istutustulosta, Vuoksen vesistöalueelle vuosina 1979–1992 tehtyjen Carlin-merkintöjen tulokset. Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 108. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. 105 s. + liite. <http://urn.fi/URN:ISBN:951-776-066-3>
- Miller, M.R., Dunham, J.P., Amores, A., Cresko, W.A. & Johnson, E.A. 2007. Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers. Genome Research 17: 240–248. <https://doi.org/10.1101/gr.5681207>
- Nei, M., Tajima, F. & Tateno, Y. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. Journal of Molecular Evolution 19: 153–170. <https://doi.org/10.1007/bf02300753>
- Ovaskainen, J.-M. & Vainikka, A. 2023. Pienten virtavesien kunnostustarpeen kartoitus Pohjois-Karjalassa, Loppuraportti. Ympäristö- ja biotieteiden laitos Luonnontieteiden, metsätieteiden ja tekniikan tiedekunta, Itä-Suomen yliopisto. 31 s.
- Piironen, J., Koljonen, M.-L. & Koskiniemi, J. 2016. Vuoksen vesistön ja Mäntyharjun reitin taimenkantojen geneettinen kartoitus. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 7/2016. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 20 s. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-326-180-8>
- Privé, F., Luu, K., Vilhjálmsson, B.J. & Blum, M.G.B. 2020. Performing highly efficient genome scans for local adaptation with R Package pcadapt Version 4. Molecular Biology and Evolution 37: 2153–2154. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa053>
- Saint-Pé, K., Leitwein, M., Tissot, L., Poulet, N., Guinand, B., Berrebi, P., Marselli, G., Lascaux, J.-M., Gagnaire, P.-A. & Blanchet, S. 2019. Development of a large SNPs resource and a low-density SNP array for brown trout (*Salmo trutta*) population genetics. BMC Genomics 20: 582. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5958-9>
- Star, B. & Spencer, H.G. 2013. Effects of genetic drift and gene flow on the selective maintenance of genetic Variation. Genetics 194: 235–244. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.149781>

- Takkunen, T., Piironen, J., Kaijomaa, V.-M., Hyytinen, L., Makkonen, J., Vanninen, V., Malin, M., Hentinen, T., Jaatinen, R., Kiiskinen, P., Tarkiainen, J. & Rajala, J. (toim.) 2018. Vuoksen vesistöalueen järvitaimenkantojen toimenpideohjelma. Raportteja 60 | 2018. Pohjois-Savon elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus. 31 s. <https://urn.fi/URN:ISBN:978-952-314-741-6>
- Syrjänen, J. & Valkeajärvi, P. 2010. Gillnet fishing drives lake-migrating brown trout to near extinction in the Lake Päijänne region, Finland. *Fisheries Management and Ecology* 17: 199–208. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00738.x>
- Syrjänen, J.T., Vainikka, A., Louhi, P., Huusko, A., Orell, P. & Vehanen, T. 2017. History, conservation and management of adfluvial brown trout Stocks in Finland. Teoksessa: Lobón-Cervia, J. & Sanz, N. (toim.). *Brown Trout: Biology, Ecology and Management*. John Wiley & Sons Ltd., New Jersey, s. 697–733.
- Uitdewilligen, J.G.A.M.L., Wolters, A.M.A., D'hoop, B.B., Borm, T.J.A., Visser, R.G.F. & van Eck, H.J. 2015. Correction: A next-generation sequencing method for genotyping-by-sequencing of highly heterozygous autotetraploid potato. *PLoS ONE* 10: e0141940. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141940>
- Vainikka, A., Hyvärinen, P., Tiainen, J., Lemopoulos, A., Alioravainen, N., Prokkola, J.M., Elvidge, C.K. & Arlinghaus, R. 2021: Fishing-induced versus natural selection in different brown trout (*Salmo trutta*) strains. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 78: 1586–1596. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0313>
- Vainikka, A., Elvidge, C.K., Prokkola, J.M., Lemopoulos, A., Vornanen, M., Härkönen, L.S., Alioravainen, N. & Hyvärinen, P. 2023. Two-generation common-garden experiment reveals a strong genetic contribution to migration tendency in brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 80: 1394–1409. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2022-0304>
- Valkonen, N. & Laakkonen, M. 2015. Pielisen alueen virtavedet järvitaimenen ja järvilohen näkökulmasta. Toimenpideselvitys. Future Missions Oy:n julkaisu 1:2015. 51 s. <https://futuremissions.fi/wp-content/uploads/2015/11/Pielisen-virtavedet.pdf>
- Willoughby, J.R. & Christie, M.R. 2019. Long-term demographic and genetic effects of releasing captive-born individuals into the wild. *Conservation Biology* 33: 377–388. <https://doi.org/10.1111/cobi.13217>
- Ågren, A., Vainikka, A., Janhunen, M., Hyvärinen, P., Piironen, J. & Kortet, R. 2019. Does hybridization between strains affect early mortality, growth or personality in the brown trout (*Salmo trutta*)? *Scientific Reports* 9:2771. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35794-6>



**Löydät meidät
verkosta**

luke.fi



Luonnonvarakeskus (Luke) Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki