

## Siikakantojen geneettisen monimuotoisuuden selvitys mikrosatelliittimenetelmällä

### *Aineisto ja menetelmät*

#### Näytemäärä

Tässä tutkimuksessa on mukana kaikkiaan 25 siikakantaa. Näistä viisi on kantoja, joista on analysoitu sekä luonnosta pyydettyjä kaloja että laitosemoparvi (Oulujoen, Iijoen, Kalajoen ja Kymijoen vaellussiit sekä peledsiika). Iijoen luonnonkannasta on analysoitu sekä kesä- että syyskutuinen kanta. Kahdeksasta kannasta on analysoitu vain luonnonkaloja (Kemijoen, Kemijärven, Tornionjoen kesäkutuiset, Tornionjoen syyskutuiset, Ounasjoen ja Simojoen vaellussiit sekä Simpeleenjärven ja Vuohijärven järvisiit) ja 11 kannasta vain laitoskaloja (Kemijoen yläosan, Kokemäenjoen, Kuusinkijoen, Livojoen ja Luurojoen vaellussiit, Rautalammin vesistön, Sotkamon vesistön, Koitajoen ja Pielisjoen planktonsiit sekä Kallunkijärven ja Ivalojoen pohjasiit).

Siikakantojen monimuotoisuustaso on selvitetty analysoimalla kuusi muuntelevaa mikrosatelliittigeenipaikkaa kustakin kannasta. Yhdessä lokuksessa havaittiin kuitenkin nk. nolla-alleeli, eli monistumaton geenimuoto, joka voi vääristää tuloksia. Tämä geenipaikka on näinollen poistettu analyyseistä. Analysoitujen yksilöiden määräksi on pyritty saamaan 50, mutta käytännössä kaikki yksilöt harvoin toimivat kaikkien geenipaikkojen osalta. Mikäli yksilömäärä jonkin geenipaikan osalta on alhaisempi kuin 50, aineisto on korjattu vastaamaan tavoiteyksilömäärää Ewensin korjausmenetelmää käyttäen. Tulokset ovat näinollen suoraan vertailukelpoisia muiden kantojen kesken, analysoidusta yksilömäärästä riippumatta. Tulokset on jaoteltu kahteen ryhmään siten, että vaellussiit ja muut siikamuodot käsitellään erikseen.

#### Monimuotoisuus

Monimuotoisuusindekseinä on käytetty havaittua geenimuotojen määrää, havaittua heterotsygotia-astetta (erilaiset geenimuodot omaavien yksilöiden suhteellinen osuus) sekä odotettua heterotsygotia-astetta (geenidiversiteetti). Geenidiversiteetti vastaa odotettua heterotsygotia-astetta vastaavassa satunnaisesti lisääntyvässä populaatiossa. Mikäli kannan sisällä yksilöt lisääntyvät satunnaisesti eikä esimerkiksi sukusiitosta tai yksilömäärän romahduksia esiinny, ovat havaittu heterotsygotia-aste ja geenidiversiteetti yhtä suuria). Taulukossa 1 on esitetty viiden geenipaikan yli lasketut keskiarvot. Efektiivinen populaatiokoko, eli lisääntyvien yksilöiden määrä on laskettu Hillin metodia käyttäen. Tämä metodi edellyttää, että populaatioiden välillä ei ole muuttoliikettä, ts. että populaatiot ovat toisistaan eristyneitä. Mikäli muuttoliikettä (tai kantojenvälisiä istutuksia) esiintyy, arvio efektiivisestä populaatiokoosta saattaa olla liian suuri. Tässä laskettu arvo ei tule pitää absoluuttisesti täysin oikeina, vaan ohjelman laskema  $Ne$  riippuu siitä, mistä, miten ja milloin kyseisen kannan näyte on otettu. Mikäli näytteenotto on suoritettu esimerkiksi yhdeltä paikalta, se ei todennäköisesti kuvaa koko kannan tilannetta. Sama pätee tietysti muihinkin tässä esitettyihin monimuotoisuusindekseihin.

#### Kantojen väliset erot

Kantojen välisten erojen analyysi perustuu eroihin geenimuotojen taajuuksissa sekä määrissä. Taulukoissa 2, 3 ja 5 oleva numeroarvo eli  $F_{ST}$ -arvo kertoo kantojen välisen erilaisuuden (montako prosenttia kokonaismuuntelusta esiintyy kantojen välillä verrattuna kantojen sisäiseen geneettiseen muunteluun, esim  $F_{ST} = 0,00529$  tarkoittaa sitä, että 0,529% muuntelusta esiintyy kantojen välillä ja loput kantojen sisällä). Mitä suurempi  $F_{ST}$ -arvo on, sitä erilaistuneempia kannat ovat.  $F_{ST}$ -arvon

vieressä olevat tähdet kertovat tämän arvon tilastollisen merkitsevyyden, siis sen, onko se suurempi kuin nolla. Mikäli arvo ei ole tilastollisesti merkitsevä, kannat eivät ole geneettisesti erilaistuneita.  $F_{ST}$ -arvon alapuolella olevat tähdet kertovat geenimuotojen taajuuksissa esiintyvien erojen tilastollisen merkitsevyyden seuraavasti:

\*\*\*:  $p < 0,001$

\*\* :  $0,001 < p < 0,01$

\* :  $0,01 < p < 0,05$

NS: ei eroja geenimuotojen taajuuksissa.

Geenimuotojen taajuuksiin perustuva testi kertoo onko kantojen välillä geneettisiä eroja, ja  $F_{ST}$ -arvo puolestaan kertoo erojen suuruuden (montako prosenttia kokonaismuuntelusta esiintyy kantojen välillä, verrattuna kantojen sisäiseen muunteluun). Geenimuotojen taajuuksiin perustuva testi on konservatiivisempi kuin pelkkä  $F_{ST}$ -arvo.

## Kantojen väliset geneettiset etäisyydet

Kantojen väliset geneettiset etäisyydet on laskettu käyttämällä Nei DA distance –menetelmää. 'Puudiagrammi' kertoo eri kantojen suhteellisen geneettisen etäisyyden toisistaan. Mitä lähemmäs kannat sijoittuvat toisiaan, sitä läheisempää 'sukua' ne ovat toisilleen. Jokaisen viivan alussa oleva numero kertoo prosentuaalisesti kuinka todennäköistä on, että kanta sijoittuu juuri kyseiseen kohtaan. Mikäli luku on yli 50, tarkoittaa se yli 50%:n todennäköisyyttä, ja sijoittumista voidaan pitää melko varmana. Viivojen pituudet ovat puolestaan geneettisen erilaisuuden mitta: mitä pidempi viiva, sitä enemmän kanta poikkeaa muista kannoista.

## Vaellussiiat

### Monimuotoisuus

Monimuotoisuustaso on kaikkien luonnonkantojen osalta korkea, eikä merkittäviä eroja kantojen välillä ole. Luonnonkannoista keskimääräinen geenimuotojen määrä on alhaisin Ounasjoen kannassa. Laitoskantojen monimuotoisuustaso näyttäisi olevan hieman alhaisempi kuin luonnonkannoilla, mikä selittynee emoparvien perustajavaikutuksella. Tämä on selvästi nähtävissä Kokemäenjoen ja Livojoen laitoskannoissa, joissa geenimuotojen määrä jää alhaiseksi pienen efektiivisen koon vuoksi. Luonnonkantojen efektiivinen populaatiokoko on korkein Kalajoen kannassa ja alhaisin Tornionjoen syyskutusissa kannassa. Myös Kemijoen kesäkutuisen kannan efektiivinen koko on yllättävän alhainen. Nämä erot eivät ole kuitenkaan juurikaan vaikuttaneet geneettisen monimuotoisuuden tasoon. Jopa useimpien laitoskantojen monimuotoisuustaso on korkea suhteellisen pienestä efektiivisestä koosta huolimatta. Simojoen kannan efektiivisen koon laskeminen oli tietokoneohjelmalle ylivoimaista ilmeisesti vahvan heterotsygotia-alijäämän vuoksi (ohjelma antoi efektiiviseksi kooksi äärettömän).

Yleinen piirre monien kantojen osalta on poikkeama Hardy-Weinbergin tasapainotilanteesta (H-W tasapainotila: havaittu heterotsygotia-aste vastaa geenidiversiteettiä). Vahva heterotsygotia-alijäämä on havaittavissa Iijoen syyskutusissa, Kemijoen kesäkutuisessa, Tornionjoen kesäkutuisessa ja Simojoen kannassa. Laitoskantojen osalta vahva heterotsygoottisten yksilöiden alijäämä löytyi Kalajoen, Iijoen ja Lurojoen kannoista. Näiden kantojen osalta sukusiitosta mittaava  $F_{IS}$ -arvo on selvästi positiivinen kaikkien geenipaikkojen osalta. Tämä saattaa siis merkitä sukusiitoksen esiintymistä kyseisissä kannoissa, mutta se voi viitata myös kantojen sekoittumiseen, jolloin geenimuotojen määrä on "liian suuri" verrattuna havaittuun heterotsygotia-asteeseen. Kemijoen syyskutusissa ja Kymijoen luonnonkannassa sekä Kokemäenjoen, Kymijoen, Kemijoen yläosan, Kuusinkijoen ja Oulujoen laitoskannoissa alijäämä oli lievempi, mutta tilastollisesti merkitsevä kaikkien geenipaikkojen yli laskettuna. Näiden kantojen osalta  $F_{IS}$ -arvo ei ollut positiivinen kaikissa geenipaikoissa, joten selviä merkkejä sukusiitoksesta ei ole. Alijäämä viittaa siten enemmän sekoittumisen mahdollisuuteen, tai emoparvien yhdistämiseen (esimerkiksi Kymijoen tapauksessa).

**Taulukko 1.** Vaellussiikakantojen geneettinen monimuotoisuus ja efektiivinen populaatiokoko. Geenimuotojen määrä: keskimääräinen geenimuotojen määrä viidessä geenipaikassa.  $H_o$ : Havaittu heterotsygoottisten yksilöiden osuus (heterotsygotia-aste).  $H_e$ : Odotettu heterotsygoottisten yksilöiden osuus (geenidiversiteetti).  $N_e$ : Efektiivinen populaatiokoko 95% luottamusväleinen.

Kanta		Geeni- muotojen määrä	$H_o$	$H_e$	$N_e \pm 95\%$ luottamusväli
Oulujoki	Luonnonkanta (-99)	14,1	0,77	0,86	301 $\pm$ 61
	Laitoskanta (VS- OUJ-99)	16,3	0,73	0,86	241 $\pm$ 21
Kemijoki	Kesäkutuinen	17,2	0,73	0,85	78 $\pm$ 21
	Syyskutuinen	15,3	0,80	0,85	140 $\pm$ 38
Kemijoen yläosa, laitoskanta		14,9	0,82	0,85	37 $\pm$ 14
Kemijärvi, luonnonkanta		13,9	0,74	0,82	130 $\pm$ 30
Iijoki	Kesäkutuinen	15,9	0,82	0,86	114 $\pm$ 40
	Syyskutuinen	17,5	0,77	0,88	120 $\pm$ 36
	Laitoskanta	15,4	0,74	0,87	253 $\pm$ 49
Kalajoki	Luonnonkanta	15,0	0,81	0,86	1769 $\pm$ 59
	Laitoskanta (-95)	13,1	0,74	0,83	54 $\pm$ 18
Kymijoki	Luonnonkanta	15,3	0,78	0,88	1246 $\pm$ 89
	Laitoskanta (93,94)	13,8	0,82	0,85	37 $\pm$ 14
Tornionjoki	Kesäkutuinen	16,2	0,75	0,86	169 $\pm$ 45
	Syyskutuinen	14,1	0,78	0,86	55 $\pm$ 15
Ounasjoki, luonnonkanta		12,7	0,75	0,83	148 $\pm$ 25
Simojoki, luonnonkanta		15,6	0,81	0,86	--
Kokemäenjoki, laitoskanta (-92)		7,3	0,72	0,70	18 $\pm$ 6
Kuusinkijoki, laitoskanta (-90)		12,9	0,79	0,84	76 $\pm$ 28
Livojoki, laitoskanta (BH9)		8,7	0,74	0,75	36 $\pm$ 11
Luirojoki, laitoskanta (BE11)		13,0	0,74	0,81	43 $\pm$ 15

Vaellussiikojen luonnonkantojen väliset erot

Taulukko 2. Luonnonkantojen väliset  $F_{ST}$ -arvot tilastollisine merkitsevyyksineen (ylempi rivi) ja geenimuotojen taajuuksia testaavan analyysin tulos (alempi rivi).

	Oulujoki luonto	Kemijoki kesä	Kemijoki syys	Kemijoen yläosa	Kemijärvi	Iijoki kesä	Iijoki syksy	Kalajoki	Kymijoki	Tornionjoki kesä	Tornionjoki syys
Kemijoki kesä luonto	0,00001 NS										
Kemijoki syys luonto	0,00000 NS	0,00000 NS									
Kemijoen yläosa laitos	0,00102*** NS	0,00000 NS	0,00070* NS								
Kemijärvi luonto	0,00236*** NS	0,00000 NS	0,00455*** NS	0,00502*** *							
Iijoki kesä luonto	NS	NS	NS	NS	NS						
Iijoki syys luonto	0,00020* NS	0,00000 NS	0,00000 NS	0,00048 NS	0,00316** NS	NS					
Kalajoki luonto	0,00052** NS	0,00000 NS	0,00000 NS	0,00000 NS	0,00337*** NS	NS	0,00000 NS				
Kymijoki luonto	0,00010 NS	0,00011 NS	0,00000 NS	0,00080*** NS	0,00348*** NS	NS	0,00020 NS	0,00000 NS			
Tornionjoki kesä luonto	0,00032 NS	0,00000 NS	0,00000 NS	0,00101* NS	0,00548*** NS	NS	0,00022 NS	0,00057* NS	0,00052* NS		
Tornionjoki syys luonto	0,00226*** *	0,00000 NS	0,00000 **	0,00000 *	0,00343* **	*	0,00066 *	0,00000 *	0,00026 *	0,00201* *	
Ounasjoki luonto	0,00499*** NS	0,00000 NS	0,00572*** NS	0,00000 **	0,00180 NS	NS	0,00411** NS	0,00568*** NS	0,00055 NS	0,00416*** NS	0,00451** *
Kokemäenjoki laitos	0,00163*** **	0,00143* ***	0,00175*** ***	0,00257*** ***	0,00394** ***	***	0,00185*** **	0,00196*** ***	0,00175*** **	0,00218*** ***	0,00000 ***
Kuusinkijoki laitos	0,00037 **	0,00052 *	0,00028 *	0,00118*** ***	0,00529*** **	NS	0,00047* *	0,00046 NS	0,00037 *	0,00054 *	0,00073 **
Livojoki laitos	0,00232*** NS	0,00153* *	0,00192*** NS	0,00229*** *	0,00717*** **	*	0,00212*** NS	0,00218*** NS	0,00232*** NS	0,00244*** **	0,00000 ***
Luirojoki laitos	0,00192*** NS	0,00103 NS	0,00102* NS	0,00135* NS	0,00657*** *	NS	0,00192*** NS	0,00143*** NS	0,00172*** NS	0,00173*** NS	0,00000 *
Simojoki luonto	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	***

Taulukko 2. jatkuu.

	Ounasjoki	Kokemäen- joki	Kuusinki- joki	Livojoki	Luirojoki
Kokemäenjoki laitos	0,00107 ***				
Kuusinkijoki laitos	0,00257** **	0,00180*** **			
Livojoki laitos	0,00505*** **	0,00364*** ***	0,00249*** ***		
Luirojoki laitos	0,00707*** *	0,00358*** ***	0,00202*** **	0,00364*** **	
Simojoki luonto	NS	***	NS	NS	NS

Tilastolliset testit antavat joidenkin kantojen osalta hieman erilaiset tulokset, mikä johtuu erilaisista laskentatavoista. Tuloksia lieene paras tulkita siten, että jos molemmat testit ovat tilastollisesti merkitseviä, kantojen välillä on todellisia geneettisiä eroja. Geenimuototaajuuksiin perustuvan testin ollessa merkitsevä voidaan myös olla varmoja siitä, että kantojen välillä on geneettisiä eroja (nimenomaan geenimuotojen taajuuksissa, ei välttämättä erilaisten geenimuotojen esiintyvyydessä).

Yleisesti sanottakoon, että vaellussiikakantojen väliset erot ovat pieniä.  $F_{ST}$ -arvot antavat kantojen välisen muuntelun osuudeksi kaikissa vertailuissa alle 1%, mikä on vähän. Suurin osa havaitusta muuntelusta esiintyy siis kunkin kannan sisällä.

Vaellussiioista kaikkein 'erilaisin' näyttäisi olevan Kokemäenjoen kanta. Se poikkeaa tilastollisesti kaikista muista kannoista. Tässä tulee kuitenkin muistaa, että Kokemäenjoen kantaa edustaa yksi emoparvi, jonka efektiivinen koko on alhainen. Perustajavaikutus saattaa siis yksistään aiheuttaa havaitut erot muihin kantoihin verrattuna (samansuuruiset erot ovat yleisiä emoparvien välillä jopa saman kannan sisällä). Sama koskee myös Kuusinki-, Livo- ja Luirojokien laitoskantoja, jotka myös tilastotestien perusteella poikkeavat useista muista kannoista.

Analysoiduista luonnonkannoista geenimuotojen taajuuksien osalta 'erilaisin' näyttäisi olevan Tornionjoen syyskutuinen kanta. Se poikkeaa tilastollisesti merkitsevästi laitoskantojen ohella myös Oulujoen, Kemijoen syyskutuinen, Kemijärven, Iijoen, Kalajoen, Kymijoen ja Simojoen kannoista. Merkillepantavaa on, että Tornionjoen syyskutuinen kanta poikkeaa myös saman joen kesäkutuineista kannasta. Mistään suurista eroista ei voida puhua, mutta ero on kuitenkin samaa suuruusluokkaa kuin syyskutuinen kannan erot muihin edellä mainittuihin kantoihin verrattuna. Tornionjoen kesäkutuinen kanta ei sensijaan selvästi poikkea muista luonnonkannoista, vaikka muutamia tilastollisesti merkitseviä  $F_{ST}$ -arvoja esiintyy. Geenimuotojen taajuuksien osalta muut luonnonkannat eivät poikkea toisistaan.  $F_{ST}$ -arvojen osalta eroja löytyy, lähinnä Kemijärven ja Oulujoen osalta. Kemijoen kesäkutuinen kanta ei näytä poikkeavan muista luonnonkannoista edes  $F_{ST}$ -arvojen osalta. Myöskään Iijoen syyskutuinen luonnonkanta ei vaikuta kovin erilaistuneelta, merkitsevät  $F_{ST}$ -arvot löytyvät vain vertailussa Kemijärven ja Oulujoen välillä.

## Laitos- ja luonnonkantojen väliset erot

Taulukko 3. Laitos- ja luonnonkantojen väliset geneettiset erot:  $F_{ST}$ -arvo ja sen tilastollinen merkitsevyystaso sekä geenimuotojen taajuuksia testaavan testin merkitsevyystaso.

Kanta	Laitos- ja luonnonkannan välinen $F_{ST}$ -arvo ja tilastollinen merkitsevyys	Geenimuotojen taajuustestin merkitsevyystaso
Iijoki kesä & IJ BG1		NS
Iijoki syys & IJ BG1	0,00020 NS	NS
Kalajoki & KAL95	0,00034 NS	NS
Kymijoki & KYM9394	0,00054 NS (p = 0,063)	*
Oulujoki & OUL99	0,00112 NS	NS (p = 0,067)

Ainoa tilastollisesti merkitsevä ero laitos- ja luonnonkannan väliltä löytyi Kymijoen kannasta. Tämä johtunee perustajavaikutuksesta emoparven osalta. Emoparven efektiivinen koko on kohtuullisen pieni ja monimuotoisuustaso hieman alhaisempi kuin luonnonkannassa. Kymijoen kannan osalta voidaan todeta, että ainakaan nyt analysoitu emoparvi ei täysin edusta tämänhetkistä luonnonkantaa (näytteet syksyiltä 1999). Toisaalta Kymijoen emoparvi poikkeaa tilastollisesti merkitsevästi kaikista analysoiduista vaellussiikakannoista Tornionjoen kesäkutuista lukuunottamatta, kun taas Kymijoen luonnonkannan erot muihin vaellussiikakantoihin verrattuna ovat huomattavasti pienemmät (Taulukko 2). Emoparven perustamishistoriaa ja istutustoimintaa tuntematta on mahdotonta päätellä johtuvatko nämä erot perustajavaikutuksesta emoparven osalta (todennäköisin vaihtoehto) vai edustaako emoparvi paremmin Kymijoen alkuperäistä kantaa kuin -99 syksyllä pyydytetyt luonnonkalat.

## Vaellussiikojen erot muihin siikamuotoihin verrattuna

Geenimuotojen taajuustestin perusteella kaikki vaellussiiat eroavat geneettisesti Rautalammin ja Sotkamon vesistöjen planktonsiioista, Kallunkijärven pohjasiioista, Simpeleenjärven järvisiioista sekä peledsiista. Vaellussiioista ainoa luonnonkanta, joka eroaa Koitajoen planktonsiian laitoskannasta on Tornionjoen syyskutuinen kanta. Laitoskannoistakin ainoastaan Oulujoen, Kokemäenjoen ja Kymijoen kannat poikkeavat Koitajoen planktonsiista. Kaikki muut vaellussiikojen luonnonkannat paitsi Kalajoen, Kemijoen kesä- ja syyskutuiset sekä Iijoen kesäkutuiset eroavat Pielisjoen planktonsiian laitoskannasta. Ivalojoen pohjasiioista eroavat puolestaan Kemijärven ja Ounasjoen sekä Tornionjoen syyskutuisien vaellussiikojen luonnonkannat. Kaikki analysoidut vaellussiikojen laitoskannat sensijaan poikkeavat Ivalojoen pohjasiioista. Luonnonkannoista ainoastaan Tornionjoen syyskutuinen poikkeaa selvästi Vuohijärven järvisiioista.

Edellä mainitut erot perustuvat geenimuotojen taajuuksien erilaisuuteen.  $F_{ST}$ -arvojen perusteella löytyy hieman enemmän tilastollisesti merkitseviä eroja, esimerkiksi Koita- ja Pielisjokien sekä Vuohijärven osalta. Kaikkien kantojen väliset  $F_{ST}$ -arvot löytyvät liitteestä 1.

## Muut siikamuodot

### Monimuotoisuus

Taulukko 4. Muiden siikamuotojen geneettinen monimuotoisuus ja efektiivinen populaatiokoko.

Geenimuotojen määrä: keskimääräinen geenimuotojen määrä viidessä geenipaikassa.

$H_o$ : Havaittu heterotsygoottisten yksilöiden osuus (heterotsygotia-aste).

$H_e$ : Odotettu heterotsygoottisten yksilöiden osuus (geenidiversiteetti).

$N_e$ : Efektiivinen populaatiokoko 95% luottamusväleinen.

Kanta	Geeni- muotojen määrä	$H_o$	$H_e$	$N_e \pm 95\%$ luottamusväli
Rautalammin vesistön planktonsiika, laitoskanta (-93)	8,6	0,77	0,81	24 $\pm$ 9
Sotkamon vesistön planktonsiika, laitoskanta (-96)	9,5	0,72	0,77	1379 $\pm$ 49
Koitajoen planktonsiika, laitoskanta (BG10)	9,9	0,74	0,79	78 $\pm$ 20
Pielisjoen planktonsiika, laitoskanta (BH5)	11,9	0,78	0,79	73 $\pm$ 20
Kallunkijärven pohjasiika, laitoskanta (-94, -95, -96)	5,6	0,66	0,68	86 $\pm$ 23
Ivalojoen pohjasiika, laitoskanta (-86, -94)	10,9	0,77	0,81	71 $\pm$ 25
Simpeleenjärven järvisiika	13,9	0,79	0,87	141 $\pm$ 33
Vuohijärven järvisiika	13,1	0,83	0,86	3039 $\pm$ 78

Peledsiika, Endyrjärvi	Lokan tekoallas	2,9	0,02	0,16	9 ± 1
	Laitoskanta BG4	5,1	0,08	0,15	2 ± 1

Monimuotoisuustaso on korkein järvisiioilla, mikä tässä vertailussa johtunee siitä, että nämä ovat luonnonkantoja. Laitoskantojen osalta monimuotoisuustaso on alhaisempi, ja useimpien kantojen osalta efektiivinen kokokin on riittävän suuri. Rautalammin vesistön planktonsiioilla efektiivinen koko on kuitenkin suhteellisen alhainen. Kallunkijärven pohjasiikojen monimuotoisuus on selvästi muita kantoja alhaisempi (pelediä lukuunottamatta), vaikka efektiivinen koko on kohtuullisen korkea. Peledsiian osalta monimuotoisuustaso on hyvin alhainen, kaikissa tutkituissa geenipaikoissa on yksi hyvin yleinen geenimuoto ja vain muutama muu harvinaisempi geenimuoto. On siis olemassa suuri riski, että nämä harvinaiset geenimuodot häviävät kokonaan. Efektiivinen koko on hyvin pieni, mikä vastannee peledsiikakannan alkuperäistä alhaista perustajamäärää.

Yleinen piirre monien kantojen osalta on poikkeama Hardy-Weinbergin tasapainotilanteesta. Vahva heterotsygotia-alijäämä on havaittavissa peledsiikakannassa (sekä laitos- että luonnonnäytteet), ja erittäin korkea  $F_{IS}$ -arvo kaikkien geenipaikkojen osalta on selvä merkki sukusiitoksesta. Kallunkijärven ja Ivalojoen pohjasiioilla sekä Pielisjoen ja Sotkamon planktonsiioilla alijäämä oli lievempi, mutta tilastollisesti merkitsevä kaikkien geenipaikkojen yli laskettuna. Näiden kantojen osalta  $F_{IS}$ -arvo ei ollut positiivinen kaikissa geenipaikoissa, joten selviä merkkejä sukusiitoksesta ei ole. Heterotsygotia-alijäämää esiintyi vain yhdessä tai kahdessa geenipaikassa, joten se ei näiden kantojen osalta ole merkittävää. Rautalammin vesistön planktonsiioilla esiintyi alijäämää yhdessä geenipaikassa ja ylijäämää yhdessä geenipaikassa, ja Koitajoen planktonsiioilla ylijäämää yhdessä geenipaikassa. Nämäkin poikkeamat ovat lieviä ja siten suhteellisen merkityksettömiä.

## Kantojen väliset erot

Taulukko 5. Plankton-, pohja-, järvi- ja peledsiikakantojen väliset  $F_{ST}$ -arvot tilastollisine merkitsevyyksineen (ylempi rivi) ja geenimuotojen taajuuksia testaavan analyysin tulos (alempi rivi).

	MS-RAU	MS-SOT	MS-PIE	MS-KOI	PS-KLL	PS-IVA	Simpeleen-järvi	Vuohijärvi	Peled luonto
MS-SOT laitoskanta	0,00198*** ***								
MS-PIE laitoskanta	0,00187*** ***	0,00162*** **							
MS-KOI laitoskanta	0,00187*** ***	0,00162*** ***	0,00041 NS						
PS-KLL laitoskanta	0,00600*** ***	0,00568*** ***	0,00488*** ***	0,00513*** ***					
PS-IVA laitoskanta	0,00167*** ***	0,00152*** ***	0,00111*** *	0,00081** *	0,00535*** ***				
Simpeleenjärvi luonnonkanta	0,00167*** ***	0,00132*** ***	0,00121** ***	0,00121*** **	0,00528*** ***	0,00111*** *			
Vuohijärvi luonnonkanta	0,00672*** ***	0,00530*** ***	0,00614*** NS	0,00531*** NS	0,00854*** ***	0,00552*** NS	0,00635*** *		
Peled luonnonkanta	0,25057*** ***	0,25079*** ***	0,24869*** ***	0,24883*** ***	0,24859*** ***	0,24848*** ***	0,24956*** ***	0,23212*** ***	
Peled laitoskanta	0,29314*** ***	0,29388*** ***	0,29358*** ***	0,29358*** ***	0,28972*** ***	0,29338*** ***	0,29348*** ***	0,30014*** ***	0,24171*** ***



Lähes kaikkien kantojen välillä on selviä geneettisiä eroja Pielis- ja Koitajoen planktonsiikoja lukuunottamatta. Vuohijärven järvisiikojen osalta eroja geenimuotojen taajuuksissa ei löytynyt Pielis- ja Koitajoen planktonsiikoihin sekä Ivalojoen pohjasiikoihin verrattuna.  $F_{ST}$ -arvojen perusteella Vuohijärven järvisiika kuitenkin eroaa selvästi myös näistä kannoista. Peledsiian geneettiset erot muihin siikamuotoihin (myös vaellussiikoihin) verrattuna ovat lajitason eroja,  $F_{ST}$ -arvojen lähestyessä 30%:a. Peledsiian luonnonkanta (Lokan tekoaltaasta pyydytyt kalat) erosi myös selvästi analysoidusta peledin emoparvesta, mikä johtunee perustajavaikutuksesta (yksi emoparven erittäin harvinainen geenimuoto on luonnonkaloilla kymmenen kertaa yleisempi). Luonnosta pyydytyillä peledsiioilla yksi geenipaikka toimi hyvin huonosti, ja se on poistettu analyysistä, joten muiden geenipaikkojen arvot korostuvat peledin analyysissä.

## **Kantojen välinen geneettinen etäisyys (Kuva 1)**

Kantojen sijoittumisen todennäköisyyttä kuvaavat luvut ovat alhaisia, mikä merkitsee sitä, että kantojen välillä ei ole suuria geneettisiä eroja. Vaellussiikojen osalta Tornionjoen, Kemijoen, Kalajoen ja Oulujoen kannat näyttäisivät ryhmittyvän yhteen, mutta todennäköisyysarvot ovat alhaisia, joten selvistä sukulaisuussuhteista ei voida puhua. Useiden kantojen laitospopulaatiot ryhmittyvät lisäksi omasta kannastaan erilleen, mikä kertoo parvien perustajavaikutuksen ohella kantojen välisten erojen pienuudesta. Vaellussiikakantojen osalta selvin ja tilastollisestikin tukea saava ryhmittymä on Ounasjoen vaellussiikojen ryhmittyminen Ivalojoen pohjasiikojen kanssa ja Kemijärven vaellussiikojen ryhmittyminen yhteen edellisten kanssa. Maantieteellisesti tämä on ymmärrettävä tulos, olettaen että näillä kannoilla on ollut sama kantapopulaatio, josta ne ovat aikojen kuluessa eriytyneet. Istutuksilla saattaa tietenkin olla oma vaikutuksensa myös tähän ryhmittymään. Toinen selkeä pari on Kemijoen yläosan laitoskanta ja Livojoen laitoskanta. Tähänkin saattaa osittain syynä olla perustajavaikutus, mutta istutusten osuus on syytä selvittää.

Geneettisiä etäisyyksiä laskettaessa käytettiin vertailumateriaalina alustavia tuloksia Ruotsin Kalix- ja Rånejokien kannoista sekä Haaparannan edustan merialueenäyettä. Myös Suomenlahden alueen merialueenäyte on tässä vertailussa mukana. Suhteellisen selvä ryhmittymä on Tornionjoen kesäkutuisen kannan sijoittuminen yhteen Haaparannan merialueen kalojen kanssa. Myös Iijoen kesäkutuinen sijoittuu lähelle tätä ryhmittymää.

Muiden siikamuotojen osalta selkeä ryhmittymä on Pielis- ja Koitajoen vaellussiikojen ryhmittyminen yhteen sekä Kallunkijärven pohjasiikojen ryhmittyminen edellisten kanssa. Tämä ryhmittymä saattaa viitata näiden kantojen mahdolliseen yhteiseen itäiseen alkuperään, mikäli kantojen välillä ei ole tehty istutuksia (Pielis- ja Koitajoen tapauksessa näin on tehty, eikä niiden välillä siten ole geneettisiä erojakaan).

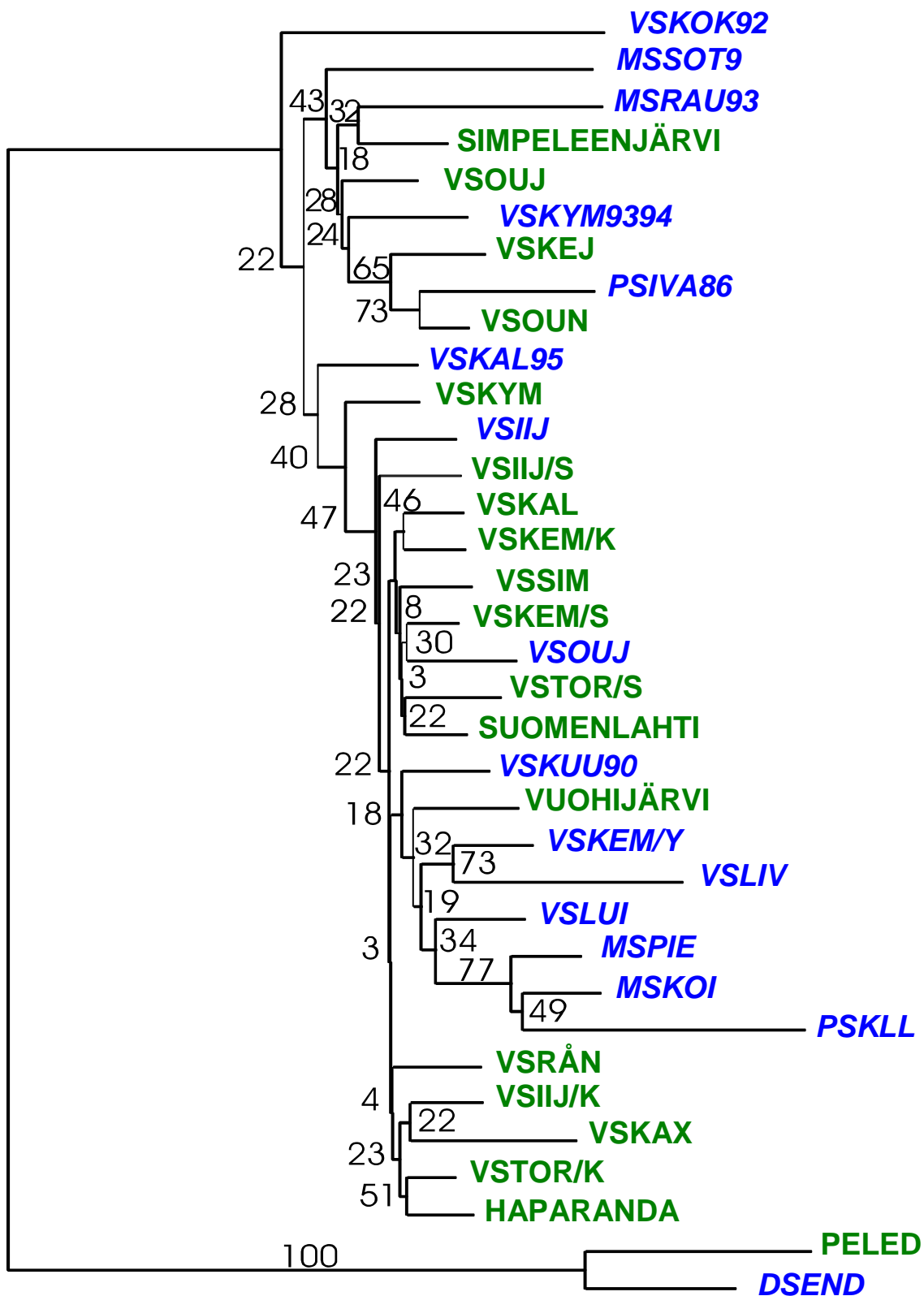
## **Yhteenveto**

Yhteenvetona voidaan todeta, että geneettiset erot tutkittujen vaellussiikakantojen välillä ovat pieniä. Sensijaan selvät geneettiset erot kantojen välillä on havaittavissa muiden siikamuotojen välillä, joista peledsiikaa voidaan pitää omana lajinaan. Suurin osa havaitusta muuntelusta on kuitenkin yksilöiden välistä muuntelua, ei kantojen välistä. Kannat, joista on vain laitoskannat edustettuina poikkeavat muista kannoista eniten, mikä saattaa johtua emoparvien pienestä efektiivisestä koosta (perustajavaikutus). Monimuotoisuusasteeltaan kannat ovat suunnilleen samantasoisia, ja monimuotoisuusaste on korkea muutamia poikkeuksia lukuunottamatta. Suuria eroja luonnon- ja laitoskantojen välillä ei ole (Kymijokea ja peledsiikaa lukuunottamatta). Kantojen väliset geneettiset etäisyydet ovat alhaiset eikä selviä vahvoja ryhmittymiä ole havaittavissa, mikä yhdessä useissa kannoissa esiintyvän heterotsygotia-alijäämän kanssa viittaa kantojen sekoittumiseen.

Eri siikamuotoja ei tämän selvityksen perusteella voida geneettisesti erotella eri muodoiksi, vaan ulkoiset erot eri muotojen välillä näyttäisivät olevan seurausta sopeutumisesta elinympäristöön (esimerkiksi elämiseen järvessä), ts. saatavilla olevaan ravintoon, kilpailijoihin ja muihin ympäristötekijöihin. Tämä aineisto viittaa enemmän siihen, että maantieteellisesti läheiset kannat ovat myös geneettisesti lähempänä toisiaan, vaikkakaan selvää geneettistä 'sukupuuta' ei voida kantojen todennäköisen sekoittumisen vuoksi laatia.

Tutkittujen viiden geenipaikan muuntelu pitäisi olla riittävä kantojen välisten erojen havaitsemiseksi. Sen sijaan tuo geenipaikkamäärä saattaa olla liian alhainen geneettisten etäisyyksien

arvioimiseksi luotettavasti, koska kantojen väliset erot ovat niin pieniä. Lisävalaistusta ongelmaan toisi vanhojen suomenäytteiden analysointi, jolloin voitaisiin todeta onko kantojen välillä ollut eroja ennen istutustoiminnan aloittamista. On tietenkin täysin mahdollista, että siikakantojen väliset geneettiset erot ovat luonnollisestikin alhaisia. Efektiivisen populaatiokoon laskemisessa suuresta yksilömäärästä on enemmän etua kuin suuresta määrästä geenipaikkoja, joten lisägeenipaikoista saattaisi olla hyötyä. Tässä esitetyt arvot antavat kuitenkin kohtuullisen hyvän arvion efektiivisen koon suuruusluokasta ja ovat täysin vertailtavissa eri kantojen välillä.



Kuva 1. Siikakantojen geneettiset etäisyydet. Kursiivilla painetut ovat laitoskantoja, muut luonnonkantoja.

